UNIVERSIDADE FEDERAL FLUMINENSE INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DINÂMICA DOS OCEANOS E DA TERRA

LAYLA POUBEL TUNALA

ECOFISIOLOGIA E RESILIÊNCIA DO CORAL RECIFAL ZOOXANTELADO *SIDERASTREA STELLATA* VERRIL 1868 EM FACE ÀS DIFERENTES PRESSÕES AMBIENTAIS

NITERÓI 2022

LAYLA POUBEL TUNALA

ECOFISIOLOGIA E RESILIÊNCIA DO CORAL RECIFAL ZOOXANTELADO *SIDERASTREA STELLATA* VERRIL 1868 EM FACE ÀS DIFERENTES PRESSÕES AMBIENTAIS

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Dinâmica dos Oceanos e da Terra do Departamento de Geologia e Geofísica, Instituto de Geociências, Universidade Federal Fluminense, como requisito parcial para a obtenção do Grau de Doutora em Ecologia Marinha.

Orientador: Dr. Ricardo Coutinho Co-orientador: Dr. Heitor Monteiro Duarte

> NITERÓI, RJ 2022

Ficha catalográfica automática - SDC/BIG Gerada com informações fornecidas pelo autor

T926e Tunala, Layla Poubel ECOFISIOLOGIA E RESILIÊNCIA DO CORAL RECIFAL ZOOXANTELADO SIDERASTREA STELLATA VERRIL 1868 EM FACE ÀS DIFERENTES PRESSÕES AMBIENTAIS / Layla Poubel Tunala. - 2022. 145 f.
Orientador: Ricardo Coutinho. Coorientador: Heitor Monteiro Duarte. Tese (doutorado)-Universidade Federal Fluminense, Instituto de Geociências, Niterói, 2022.
1. Coral (Zoologia). 2. Siderastrea stellata. 3. Fotobiologia. 4. Fotossíntese. 5. Produção intelectual. I. Coutinho, Ricardo, orientador. II. Duarte, Heitor Monteiro, coorientador. III. Universidade Federal Fluminense. Instituto de Geociências. IV. Título.

Bibliotecário responsável: Debora do Nascimento - CRB7/6368

LAYLA POUBEL TUNALA

ECOFISIOLOGIA E RESILIÊNCIA DO CORAL RECIFAL ZOOXANTELADO *SIDERASTREA STELLATA* VERRIL 1868 EM FACE ÀS DIFERENTES PRESSÕES AMBIENTAIS

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Dinâmica dos Oceanos e da Terra do Departamento de Geologia e Geofísica, Instituto de Geociências, Universidade Federal Fluminense, como requisito parcial para a obtenção do Grau de Doutora em Ecologia Marinha.

Aprovada em 25 de agosto de 2022

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Ricardo Coutinho Orientador

Prof. Dr. Carlos Eduardo Leite Ferreira Universidade Federal Fluminense

Prof. Dra. Cristiane F. da Costa Sassi Universidade Federal da Paraíba

Prof. Dr. Bernardo A. Perez da Gama Universidade Federal Fluminense

Prof. Dr. Frederico Tapajós de Souza Tâmega Universidade Federal do Rio Grande

Prof. Dra. Caroline Rezende Guerra (Suplente) Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira

"A vida não tem utilidade nenhuma. A vida não é para ser útil. Isso é uma besteira. A vida é tão maravilhosa que nossa mente tenta dar uma utilidade para ela. A vida é fruição. A vida é uma dança. Só que ela é uma dança cósmica. E queremos reduzi-la a uma coreografia ridícula e utilitária. Queremos reduzi-la a uma biografia: alguém nasceu, fez isso, fez aquilo, fundou uma cidade, inventou o fordismo, fez a revolução, fez um foguete, foi para o espaço. Tudo isso é uma historinha tão ridícula. A vida é muito mais do que tudo isso. Nós temos de ter coragem de ser radicalmente vivos. E não negociar uma sobrevivência."

A vida não é útil. Ailton Krenak, 2020.

Agradecimentos

Aos meus pais, Elizia e Salvador, pelo apoio incondicional e todo esforço para que eu pudesse caminhar pelos caminhos que desejei a cada momento. Pela paciência, torcida e compreensão. À minha companheira Carol por todos os dias compartilhados, pelos desafios que passamos juntas e pelas mãos sempre estendidas para me levantar.

Ao meu orientador Ricardo Coutinho, por sempre acreditar em mim e me dar abertura para que eu pudesse mostrar minhas potencialidades. Aos co-orientadores Fred e Heitor, por compartilharem tanto conhecimento e estarem sempre presentes e pacientes.

À Coordenação de Aperfeiçomento de Pessoal de Nível Superior – CAPES – pela bolsa de doutorado concedida pelo Programa de Demanda Social junto à Universidade Federal Fluminense; à Administração do Distrito Estadual de Fernando de Noronha (Estado de Pernambuco) pela isenção da Taxa de Preservação Ambiental e apoio à permanência e transporte na ilha em fevereiro de 2019; ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBIO) pela licença de pesquisa SISBIO número 67290-1 e ao Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira (IEAPM) pelo suporte laboratorial, de equipamentos, pessoal e embarcações.

Aos amigues que estiveram comigo mesmo sob à distância da pandemia, que me trouxeram forças, compartilharam suas experiências e não me deixaram esquecer do que a ciência é feita senão de dúvidas.

À Universidade pública de qualidade e gratuita, que me possibilitou ver o mundo com outros olhos, desenvolver minha autonomia crítica e lidar com a diversidade de pensamentos e informações de maneira aguçada.

Diante de tudo que vivenciamos nos últimos anos, agradeço aos exemplos de luta que me mostraram sempre enfrentamento e não deixaram o desânimo abater mesmo em face a esse cenário de ataque à educação e à ciência!

"Ecologia sem luta de classes é jardinagem" – Chico Mendes.

RESUMO

Os ambientes coralíneos são comunidades biológicas diversificadas e produtivas que prosperam em ambientes marinhos tropicais rasos e costeiros em todo o mundo. Esses ambientes dependem, em última análise, da irradiância solar para sua sobrevivência e crescimento. No entanto, as atividades humanas resultaram em ecossistemas degradados e funcionalmente alterados em todo o mundo, potencializando os efeitos das mudanças do clima e acelerados pelas catástrofes naturais. A cobertura de corais em recifes tropicais diminuiu substancialmente nos últimos 40 anos. No Brasil, a espécie Siderastrea stellata tem um papel de protagonismo no que se diz respeito a sua distribuição ao longo da costa em função de sua plasticidade. Assim, esta tese tem por objetivo principal trazer uma chance de dialogar entre os conhecimentos ecológicos que envolvem a potencial resiliência da espécie de coral em face à múltiplos estressores, à luz da fotobiologia – i.e. por meio de medidas da emissão da fluorescência da clorofila a do fotossistema II das zooxantelas hospedadas nestes organismos. Aspectos relacionados distribuição da espécie ao longo da costa brasileira, sua representatividade desde estudos prévios aos mais recentes, os impactos negativos promovidos pela falta de políticas públicas ambientais na regulação de bioinvasores, suas respostas diante de cenários de estresse fotoinibitório em diferentes temperaturas em Arraial do Cabo – um oásis coralíneo no Atlântico -, bem como a abordagem de aspectos de sua pigmentação em um ambiente significativamente distinto da área de ressurgência, em que o organismo se desenvolve em poças de maré e resiste à temperaturas extremas quando comparadas às temperaturas da região do Cabo Frio foram centrais nesta discussão. Nesta tese, além de uma revisão e atualização do status de S. stellata ao longo da costa brasileira, com enfoque na região do oasis coralíneo, nós detectamos a interação de uma ascidia (Didemnum sp "yellowish") potencialente invasora com três espécies de corais nativas (Siderastrea stellata, Millepora alcicornis e Mussismilia hispida) e com uma Espécie Marinha Não Indígena (NIMS) (Tubastraea spp.). Nossas observações mostraram que essas interações podem ter impacto negativo na resiliência de espécies endêmicas e nativas. Após a detecção, nós também diagnosticamos o efeito desta interação da ascidia com S. stellata. Nossos resultados demonstraram que, com a remoção da ascidia e em condições favoráveis para recuperação, após 48h houve ganho altamente significativo (p<0,0001) na eficiência fotossintética das colônias resilientes ($Fv/Fm = 0.627 \pm 0.073$). Essa diferença se estabilizou ao longo do tempo e permaneceu constante até o final de 10 dias, com aumentos graduais. Para os resultados apontados no Capítulo 3, nós destacamos que, sob temperaturas mais elevadas, as

colônias tiveram melhor desempenho com recuperação total em 6 dias, quando expostas à duas temperaturas após um estresse de luz. Nós propomos uma forte influência do Ciclo da Xantofila, principalmente sob baixas temperaturas, devido à alta irradiância que pode causar fotoinibição levando à desepoxidação da produção de Violaxantina e Zeaxantina, o que diminuiu os valores de Fv/Fm. No entanto, mais estudos são necessários para entender melhor a quantidade exata de tempo entre os eventos de estresse necessários para a resiliência de S. stellata, principalmente pelo fato de Arraial do Cabo estar localizado em uma região de ressurgência da Costa do Atlântico Sul. Por fim, quando observamos S. stellata em Fernando de Noronha, nossos resultados mostraram que colônias com pigmentação rosada podem estar associadas a temperaturas mais elevadas, indicando um ponto de saturação (Ek) elevado e consequente maior eficiência na dissipação da energia radiante. Nossa análise genética também demonstrou uma alta fidelidade em associação com Symbiodinium clado C predominantemente. Apesar disso, levantamos a hipótese de que essa associação pode ser resultado de mudanças nas populações do clado B devido a eventos estressantes. Desta maneira, a partir das discussões realizadas neste trabalho, busca-se uma integração do conhecimento para que possamos avançar nas questões que, quando isoladas, pouco nos dizem sobre essa esfera tão dinâmica que trata os processos ecológicos marinhos. Assim, espera-se trazer contribuições relevantes para o estado da arte desta matéria, além de provocar reflexões que nos incitem a olhar além das estreitas traves especificistas, mas que possam realçar o olhar através de uma ecologia multidisciplinar.

Palavras-chave: fotobiologia; branqueamento; fluorescência da clorofila; coral; temperatura.

ABSTRACT

Coral environments are diverse and productive biological communities that thrive in shallow tropical marine and coastal environments throughout the world. These environments ultimately depend on solar irradiance for their survival and growth. However, human activities have resulted in degraded and functionally altered ecosystems around the world, enhancing the effects of climate change and accelerated by natural disasters. Coral cover on tropical reefs has declined substantially over the past 40 years. In Brazil, Siderastrea stellata plays a leading role in terms of its distribution along the coast due to its plasticity. Thus, this thesis has as main objective to bring a chance to dialogue between the ecological knowledge that involves the coral species potential resilience in face of multiple stressors, through photobiology - i.e. through measurements of chlorophyll a fluorescence emission from photosystem II of zooxanthellae hosted in these organisms. Aspects related to the distribution of the species along the Brazilian coast, its representativeness from previous studies to the most recent ones, the negative impacts promoted by the lack of environmental public policies in bioinvaders regulation, its responses to photoinhibitory stress scenarios at different temperatures in Arraial do Cabo – a coralline oasis in the Atlantic – as well as addressing aspects of its pigmentation in an environment significantly different from the upwelling area, in which the organism thrives in tidal pools and resists extreme temperatures when compared to the temperatures of Cabo Frio region were central to this discussion. In this thesis, in addition to reviewing and updating the status of S. stellata along the Brazilian coast, focusing on the coral oasis region, we detected an interaction of a potentially invasive ascidian (Didemnum sp "yellowish") with three coral native species (S. stellata, Millepora alcicornis and Mussismilia hispida) and with a Non-Indigenous Marine Species (NIMS) (Tubastraea spp.). Our observations have shown that these interactions can have a negative impact on the resilience of endemic and native species. After detection, we also diagnosed the effect of this interaction of ascidian with S. stellata. Our results showed that with the removal of ascidian and under favorable conditions for recovery, after 48h there was a highly significant gain (p<0.0001) in the photosynthetic efficiency of the resilient colonies (*Fv/Fm* = 0.627 ± 0.073). This difference stabilized over time and remained constant until the end of 10 days, with gradual increases. For results pointed out in Chapter 3, we highlighted that under higher temperatures, colonies performed better with full recovery in 6 days, when exposed to two temperatures after a light stress. We propose a strong influence of the Xanthophyll Cycle, mainly at low temperatures, due to the high irradiance that can cause

photoinhibition leading to the deepoxidation of Violaxanthin and Zeaxanthin production, which decreased the Fv/Fm values. However, further studies are needed to better understand the exact amount of time between stress events required for the resilience of *S. stellata*, mainly because Arraial do Cabo is located in an upwelling region of South Atlantic Coast. Finally, when we observed *S. stellata* in Fernando de Noronha, our results showed that colonies with pinkish pigmentation may be associated with higher temperatures, indicating a high saturation point (*Ek*) and consequent greater efficiency in radiant energy dissipation. Our genetic analysis also demonstrated a high fidelity in association with predominantly *Symbiodinium* clade C. Despite this, we hypothesized that this association may be the result of changes in clade B populations due to stressful events. In this way, based on the discussions carried out in this work, an integration of knowledge is sought so that we can advance on issues that, when isolated, tell us little about this very dynamic sphere that deals with marine ecological processes. Thus, it is expected to bring relevant contributions to art state of this matter, in addition to provoking reflections that incite us to look beyond the narrow specificist beams, but that can enhance the look through a multidisciplinary ecology.

Keywords: photobiology; bleaching; chlorophyll fluorescence; coral; temperature.

Lista de figuras

Capítulo 1. Figura 1. Colônias de <i>S. stellata</i> registradas na Enseada do Forno	42
 Capítulo 2. 3.1. An unusual colonial ascidian (Chordata:Tunicata: Didemnidae) threatening coralline oasis in Southeastern Brazilian coast Figura 1. Different growth patterns observed <i>in situ</i> between yellowish <i>Didemnum</i> sp and <i>Mussismilia hispida</i> 	55
Figura 2. Yellowish Didemnum sp overgrowing Siderastrea stellata	56
Figura 3. Interaction between yellowish <i>Didemnum</i> sp and <i>Tubastraea</i> spp	57
Figura 4. Yellowish <i>Didemnum</i> sp overgrowing a <i>Millepora alcicornis</i> coral colony	58
3.2. Aliens or vampires? The case of a non-indigenous ascidian in photobiology and resilience of a reef coral <i>Siderastrea stellata</i> Figura 1. Arraial do Cabo location	65
Figura 2. <i>S. stellata</i> exposed tissue after removing the colonial non-native ascidian <i>Didemnum</i> sp. yellowish	66
Figura 3. Photosynthetic efficiency values of dark-adapted colonies of S. stellata over time	69
Capítulo 3. Figura 1. Mapa geográfico do Brasil com a localização do Estado do Rio de Janeiro e Arraial do Cabo	79
Figura 2. Espécimes de corais em fase de branqueamento registradas em 2019 na Baía de Arraial do Cabo	81
Figura 3. Monitoramento de temperatura na Baía de Arraial do Cabo	83
Figura 4. Amplitude térmica observada de fevereiro de 2017 a maio de 2019 na Baía de Arraial do Cabo, Rio de Janeiro	84
Figura 5. Variação da irradiância ao longo de um dia de céu limpo no sudeste brasileiro	85
Figura 6. Valores da emissão da fluorescência clorofila <i>a</i> ao longo do tempo	86
Figura 7. Valores médios da fluorescência mínima	87
Figura 8. Imagens da fluorescência da clorofila de duas amostras de <i>S. stellata</i> sob temperaturas de 18°C e 28°C	88

Figura 9. Gráfico de classes de Sneed & Folks das colônias de <i>Siderastrea</i>	89			
Capítulo 4.	07			
Figura 1. Fernando de Noronha Archipelago map	103			
Figura 2. Color gradients classification with coral colonies specimens conform Coral Health Chart	104			
Figura 3. RFLP patterns of <i>Taq</i> I digested 18S rDNA gene fragments amplified from <i>S. stellata</i> hosted <i>Symbiodinium</i>				
Figura 4. Chlorophyll <i>a</i> maximum quantum yield (dark-adapted samples) in relation to each sampled site, depth (m), pigmentation and temperature ($^{\circ}C$)	110			
Figura 5. Raw data of temperatures sampled <i>in situ</i> at each of sites	113			
Figura 6. Correspondence map	114			
Figura 7. Rapid Light Curves parameters (rETR, alpha and Ek) for all categories of observations	117			
Material suplementar Figura 1. Colônia de <i>S. stellata</i> na Piscina da Atalaia				
Figura 2. Colônias de <i>S. stellata</i> apresentando padrão de pigmentação transicional.				
Figura 3. Duas colônias de S. stellata com pigmentações rosadas	141			
Figura 4. Quatro colônias de <i>S. stellata</i> (a, b, d, f) na Piscina da Atalaia em Fernando de Noronha.	143			

Lista de tabelas

Capítulo 1. Tabela I. Quadro sintético das principais áreas abordadas no estudo de				
abordando as populações de Siderastrea stellata	36			
abordando as populações de Siderasirea sienaia	50			
Capítulo 2.				
3.2. Aliens or vampires? The case of a non-indigenous ascidian in photobiology and resilience of a reef coral <i>Siderastrea stellata</i>				
Tabela I. F statistics and significance levels from repeated measures				
factorial ANOVA on photosynthetic parameters obtained by PAM fluorometry on				
S. stellata during cultivation under different treatments (healthy and recovering)				
Capítulo 4.				
Tabela I. Temperature (°C) data registered by HOBO Pendant®				
Temperature/Light 64K Data Logger at each one of sampling sites	112			

Agradecimentos	vi
Resumo	Vii
Abstract	Ix
Lista de Figuras	Xi
Lista de Tabelas	Xiii
1. Introdução	15
2. Capítulo 1	29
3. Capítulo 2. Invasão alienígena	51
3.1. An unusual colonial ascidian (Chordata:Tunicata: Didemnidae) threatening	
coralline oasis in Southeastern Brazilian coast	51
3.2. Aliens or vampires? The case of a non-indigenous ascidian in photobiology and	
resilience of a reef coral Siderastrea stellata	61
4. Capítulo 3. Aspectos fisiológicos da resiliência de Siderastrea stellata sob	
estresse fotoinibidor	75
5. Capítulo 4. Symbiodinium spp. photobiology and clades hosted on Siderastrea	
stellata in the southwestern Atlantic	97
5.1. Material suplementar	139
6. Considerações finais	144

SUMÁRIO

1. Introdução

Os ambientes coralíneos – costões rochosos, recifes de corais – são comunidades biológicas diversificadas e produtivas que prosperam em ambientes marinhos tropicais rasos e costeiros e, em todo o mundo, cobrem cerca de 250.000km² (Burke et al., 2012). Embora os corais escleractíneos não sejam necessariamente o componente faunístico mais abundante ou diverso destes ambientes, eles são responsáveis pela conexão trófica fundamental, por meio de sua simbiose com as zooxantelas, e produzem a maior parte da estrutura do habitat para outros organismos do recife (Richmond, 1993). Além disso, os recifes são reatores biogeoquímicos, onde o alto metabolismo da comunidade bentônica transforma e recicla carbono, nitrogênio e outros nutrientes para as cadeias alimentares marinhas (D'elia & Wiebe, 1990). Neste sentido, destacam-se suas funções relacionadas à fotossíntese.

Os corais construtores de recifes dependem, em última análise, da irradiância solar para sua sobrevivência e crescimento. Esses corais têm como base nutricional as atividades fotossintéticas dos dinoflagelados hospedados neles. Esses pequenos simbiontes (5 a 13 μ m) ocorrem nos tecidos do hospedeiro em densidades de milhões de células por centímetro quadrado. Dezenas de compostos orgânicos produzidos por essas algas são entregues aos seus hospedeiros como combustível para processos metabolicamente caros, como crescimento de tecidos e construção de esqueletos de carbonato de cálcio. Estima-se que esses nutrientes satisfaçam grande parte das necessidades metabólicas diárias da maioria dos hospedeiros (Lajeunesse, 2020). Esse mutualismo íntimo é a base para a existência de todos os recifes de coral de águas rasas na Terra – e explica por que esses sistemas são tão produtivos em águas pobres em nutrientes.

Os recifes de coral estão entre os ecossistemas mais diversos do planeta (Veron, 1995). Apresentam grande relevância ecológica, social e econômica graças à sua elevada biodiversidade e à variedade de serviços ecossistêmicos que fornecem, como produção de carbonato, turismo, pesca, reciclagem de nutrientes e proteção costeira (Elliff e Kikuchi, 2017; Spalding et al., 2017). Além de desempenharem um papel importante na proteção da costa, fornecem berçários para muitas espécies de peixes oceânicos e representam uma fonte vital de alimento para as nações em desenvolvimento (Burke et al. 2012, Ferrario et al. 2014).

Estes ambientes sustentam 25% das espécies marinhas e fornecem bens e serviços valiosos do ecossistema, como turismo, pesca, proteção costeira e serviços culturais avaliados em bilhões de dólares anualmente (Moberg e Folke 1999; Burke et al., 2012; Grafeld et al.,

2017; Woodhead et al. 2019). Até 2008, pelo menos 500 milhões de pessoas em 109 países dependiam diretamente dos bens e serviços do ecossistema fornecidos pelos recifes (Moberg e Folke 1999; Wilkinson 2008). Dados mais recentes estimam cerca de 6 milhões de pescadores de ambientes recifais em todo o mundo (Teh et al., 2013) e que a pesca nestes ambientes está avaliada em 6 bilhões de dólares (Reefs at Risk Revisited Report; Eddy et al., 2021). Segundo a Agenda 2030, os oceanos representam cerca de 3 trilhões de dólares da economia global por ano, ou 5% do PIB global.

No entanto, as atividades humanas resultaram em ecossistemas degradados e funcionalmente alterados em todo o mundo. A cobertura de corais em recifes tropicais diminuiu substancialmente nos últimos 40 anos (Eddy et al, 2018; Hughes et al, 2018). O aquecimento antropogênico dos oceanos desencadeou branqueamento em massa e surtos de doenças, reduzindo a extensão da cobertura de corais de quase todos os recifes de corais tropicais do planeta (Selig et al., 2012; Hughes et al., 2018). Em geral, a cobertura histórica de corais foi estimada em 58% a 70% em sistemas de recifes de corais em todo o mundo (Eddy et al., 2018). Houve um declínio de aproximadamente 50% na cobertura de recifes de corais globalmente de 1957 a 2007 (Eddy et al., 2021). McAllister (1988) estimou as perdas na pesca devido à degradação dos recifes em mais de 80 milhões de dólares por ano, impactando 127.000 empregos e 637.000 pessoas. Como consequência, os impactos nos principais serviços do ecossistema incluem mudanças na segurança alimentar, qualidade da água e a perda de espécies e locais culturalmente valorizados (Isbell et al., 2017; IPBES, 2019).

Os ambientes coralíneos, com sua ampla diversidade de espécies, foram sujeitos a perturbações naturais desde seu surgimento, milhões de anos atrás (Richmond, 1993). No entanto, os distúrbios causados pela ação antropogênica, em sua fração de tempo proporcionalmente menor (cerca de 450 milhões de anos desde a origem dos corais antigos – ou 250 milhões de anos para os mais modernos – comparados com os aproximados 315 mil anos do *Homo sapiens* (Hublin et al., 2017) – tem sido a maior das preocupações (Richmond, 1993).

Não é muito antiga a ideia de que as alterações provocadas pelo modo de vida das sociedades modernas são tão ameaçadoras quanto os distúrbios naturais: alguns pesquisadores de corais argumentaram que distúrbios naturais, como eventos de El-Niño e tufões, devastaram historicamente vastas extensões de recifes de coral e que, em comparação, a perda antropogênica de recifes documentada foi menor em escala e de consequências indeterminadas a longo prazo. Por exemplo, Grigg e Dollar (1990) reconheceram a gravidade dos danos aos

recifes locais causados pelas atividades humanas, mas eles permaneceram não convencidos de que os distúrbios antropogênicos são tão sérios quanto os distúrbios naturais. Minimizar a relevância dos impactos de origem antrópica não parece adequado: é fundamental a reflexão de que não podemos controlar a natureza, mas podemos controlar os impactos humanos; que existem diferenças entre os efeitos da perturbação natural e antropogênica; e que os efeitos sinérgicos da perturbação antropogênica sobre a perturbação natural mudam as condições de recuperação destes ambientes.

Dito isto, somente a partir dos anos 2000 que o conceito de Antropoceno passou a ser amplamente discutido na literatura (Crutzen & Stoermer, 2000) – apesar do termo ter sido usado anteriormente na década de 1980 pelo biólogo Eugene F. Stoermer – e com ele o afloramento de inúmeras discussões e vertentes temporais da nova era. Os autores, na ocasião, propunham o uso do termo para caracterizar a época geológica atual dando ênfase nas "marcas" geológicas e ecológicas do homem. Assim, sugeriram o início desse período no final do século XVIII – a partir da Revolução Industrial –, com evidente aumento nas concentrações de CH₄ e CO₂. Para este segundo composto, estima-se valores de 285ppm no período pré-industrial em comparação aos 400ppm revelados para as décadas mais recentes (IPCC, 2014). Este valor é 145% maior que o valor estimado para o século XVIII e tem aumentado 2,21ppm ano⁻¹ na última década (World Meteorological Organization, 2018).

Cabe aqui fazer-se um breve histórico desta evolução das concentrações de CO₂ atmosférico desde então. Segundo Steffen et al. (2007), o Antropoceno começou por volta de 1800 com o início da industrialização, cuja característica central foi a enorme expansão do uso de combustíveis fósseis. Assim, a concentração atmosférica de dióxido de carbono tem sido utilizada como um indicador único e simples para rastrear a progressão do Antropoceno. De um valor pré-industrial de 270-275 ppm, o dióxido de carbono atmosférico subiu para cerca de 310 ppm em 1950. Até o início dos anos 2000, a concentração de dióxido de carbono na atmosfera terrestre chegou a valores que já excediam 380ppm, valor este considerado ao menos 80 ppm acima dos valores máximos dos últimos 740 mil anos (Epica, 2004).

Atualmente, não só mais de 85% da energia retida pelo aumento do efeito estufa é absorvida pelo oceano, mas de 30 a 40% do CO₂ emitido pelas fontes antropogênicas é consumido nos oceanos (Bindoff et al., 2007), onde reage com a água formando ácido carbônico. O ácido carbônico dissocia-se para formar íons bicarbonato e prótons que, por sua vez, reagem com íons carbonato para produzir mais íons bicarbonato, reduzindo a disponibilidade de carbonato para os sistemas biológicos. A diminuição das concentrações de

íons carbonato reduz a taxa de calcificação de organismos marinhos, como corais construtores de recifes (Kleypas et al, 1999; Raven et al, 2005).

Embora a mudança tenha sido uma característica da Terra ao longo de sua história e os corais escleractíneos (modernos) tenham surgido no meio do Triássico vivendo sob concentrações de CO₂ atmosférico muito mais altas, não há evidências de que eles vivessem em águas com baixa saturação mineral de carbonato. Estudos afirmam que não são seus valores absolutos que causam alterações impactantes, mas é o aumento rápido e não tamponado de concentrações de CO₂ atmosférico que causam variações no pH e na saturação de carbonato da água do mar (Knoll et al, 2008). A taxa de alteração de concentrações de CO₂ atmosférico é crítica, uma vez que os corais modernos não parecem ter a capacidade de se adaptar suficientemente rápido às alterações ambientais extemporâneas.

É inegável que o oceano tem um papel desproporcionalmente grande no clima da Terra. Durante o século 20, o aumento das concentrações de CO₂ atmosférico levou a um aumento na temperatura média dos oceanos globais em 0,74°C e no nível do mar em 17 cm (IPCC, 2007). Globalmente, as emissões de gases de efeito estufa aumentaram ao longo da última década, atingindo 59 gigatoneladas de CO₂ em 2019, cerca de 12% a mais do que em 2010 e 54% a mais que em 1990. Dados mais recentes apontados no Sexto Relatório de Avaliação do Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC, 2022) mostram que, para que tenhamos a chance de manter o limite de 1,5°C estabelecido pelo Acordo de Paris, o mundo deve atingir o pico de emissões de gases do efeito estufa dentro dos próximos três anos.

As mudanças na temperatura também estão influenciando a relação entre fotossíntese e respiração e, consequentemente, a produtividade primária líquida dos organismos fotossintetizantes. No caso dos corais construtores, o aumento das temperaturas está causando maior frequência e intensidade de eventos de branqueamento e mortalidade em massa de corais, enquanto a acidificação constante das águas oceânicas está diminuindo a capacidade dos corais de construir seus esqueletos calcários e, consequentemente, manter as estruturas dos recifes (Hoegh-Guldberg et al, 2007). Esses impactos estão colocando em risco centenas de milhares de espécies que tem os recifes de coral enquanto habitat.

Os eventos de calor do oceano impactaram significativamente os ecossistemas de recifes de coral em todo o mundo nas últimas décadas, causando o branqueamento generalizado de corais e a degradação de recifes (Baker et al., 2008; Hughes et al., 2017; Lough e Wilkinson, 2017). Os fatores críticos na determinação da severidade do branqueamento referem-se à magnitude e a duração do estresse térmico. A mortalidade de corais pode ocorrer onde o estresse

térmico é severo, prolongado ou onde a frequência de ocorrência não permite tempo de recuperação suficiente entre os eventos (Baker et al., 2008). As temperaturas elevadas do oceano também podem aumentar o risco de surtos de doenças de coral (Bruno et al., 2007), explosões populacionais de espécies invasoras marinhas e mudanças na composição de espécies do ecossistema (Coles et al., 2006; Oliver et al., 2018; Babcock et al., 2019). Projeta-se uma perda de até 90% dos recifes se o aquecimento do oceano exceder 1,5 °C (IPCC, 2018). O aumento da temperatura do oceano combinado com eventos mais extremos, como ondas de calor em função das mudanças climáticas, representa uma ameaça muito séria para os recifes de coral do mundo (IPCC, 2019).

Essas alterações significativas são amplamente irrefutáveis (Bindoff et al., 2007; Hoegh-Guldberg e Bruno, 2010) e devem ser motivo de séria preocupação, com o reconhecimento de que estamos vivendo uma emergência planetária (Hoegh-Guldberg et al, 2007). Desta maneira, não temos outra escolha a não ser mitigar uma das principais fontes do problema, por exemplo, reduzindo as emissões de gases de efeito estufa e, para isso, é necessária uma mudança de paradigma.

Dados sobre destruição de habitat, acúmulo de pesticidas e metais pesados, carreamento de nutrientes, sedimentação, escoamento e outros impactos relacionados às atividades humanas indicam que muitos recifes costeiros estão ameaçados por esses processos por meio de alterações na simbiose zooxantela-coral, mudanças nas interações competitivas, mortalidade direta, falha reprodutiva e recrutamento insuficiente (Richmond, 1993).

Além disso, os recifes estão expostos a estressores locais e/ou regionais, como escoamento de esgoto e agricultura (Bainbridge et al. 2018). Essas pressões que ocorrem em escala local, regional e global (como pesca excessiva, poluição, aumento das temperaturas globais) (Altieri et al., 2017; Hughes et al., 2018a; Rossi et al., 2019), vem alterando o estado do ecossistema e sua dinâmica e causando impactos severos em muitos tipos de recifes em todo o mundo (Hoegh-Guldberg et al., 2017; Hughes et al., 2018b). Como resultado, a abundância de corais construtores vem diminuindo consideravelmente, com os recifes e ambientes coralíneos se tornando cada vez mais dominados por macroalgas, pequenas esponjas (Schutte et al. 2010; De'ath et al., 2012), zoantídeos e octocorais tornando-se cada vez mais proeminentes, provavelmente substituindo os corais escleractinios por causa de sua fisiologia adaptativa, resistência a distúrbios e plasticidade em sua ecologia trófica (Bell et al., 2013; Cruz et al., 2018; Rossi et al., 2019; Soares et al., 2021). Consequentemente, os recifes mostram uma resiliência reduzida, tendo em vista que há uma tendência a um aumento no domínio de espécies

oportunistas e tolerantes ao estresse que colonizam rapidamente após uma perturbação (Mumby, 2009; Bozec e Mumby, 2015), de perda de espécies de corais escleractíneos com histórias de vida sensíveis ao estresse e levando a uma perda de biodiversidade valiosa.

Muitas vezes as causas exatas desses impactos não são claras, porque muitos organismos são expostos a múltiplas pressões simultaneamente (Halpern et al., 2019), e a sinergia entre as pressões locais e globais deve ser considerada para entender a tolerância do recife às mudanças ambientais em curso no Antropoceno (Hoegh-Guldberg et al., 2017; Hughes et al., 2017; Halpern et al., 2019). Ainda, a falta de compreensão integrada da dinâmica social e ecológica dos serviços ecossistêmicos resulta em incertezas sobre como os serviços responderão às mudanças ambientais futuras e em curso (Bennett et al., 2015). As relações entre o meio ambiente e o bem-estar humano dentro do conceito de serviços ecossistêmicos – assim descritos com um caráter utilitarista – são complexas (Daw et al., 2016) e importantes para que possamos compreender e aprofundar o debate ambiental, saindo da superficialidade do discurso especificista e buscando soluções em suas arraigadas causas. Em suma, as percepções de mudança e suas implicações podem moldar a capacidade adaptativa das comunidades humanas de acordo com o que é percebido ou não como um risco (Adger et al., 2008).

Pensando nos direcionamentos políticos para um futuro sustentável, a Agenda 2030 foi aprovada, em 2015, na Assembleia Geral das Nações Unidas, em que foram estabelecidos os 17 Objetivos do Desenvolvimento Sustentável (ODS) que deveriam ser alcançados por todos os países até 2030. Mais especificamente, o Objetivo 14 da Agenda 2030, Vida na Água, que visa conservar e promover o uso sustentável dos oceanos, dos mares e dos recursos marinhos. Quando as Nações Unidas concluíram a primeira Avaliação Mundial dos Oceanos, em 2016, com apontamentos urgentes para gerenciar com sustentabilidade as atividades no oceano. Assim, em 2017, foi proclamada a Década da Ciência Oceânica para o Desenvolvimento Sustentável, a ser implementada de 2021 a 2030, buscando cumprir os compromissos da Agenda 2030, com foco no ODS 14 e correlatos.

Em teoria, os ODS (14 e afins) garantiriam o gerenciamento sustentável e a proteção dos ecossistemas marinhos e costeiros, assim como combateriam os impactos da acidificação dos oceanos. Neste sentido, entende-se que intensificar a conservação e o uso dos recursos marítimos por meio de leis internacionais também colaboraria com a mitigação dos desafios para oceanos limpos e sustentáveis. Entretanto, o Brasil está muito aquém do acordo mundial. Estudos apontam que o Brasil não apresenta progresso satisfatório em nenhuma das metas dos

17 ODS (Relatório Luz, 2021). Ao contrário, cerca de 54% das metas estão atualmente em retrocesso, 16% estagnadas, 12% ameaçadas e 7% em progresso insuficiente.

Neste sentido, fazem-se cada vez mais necessários estudos multidisciplinares integrados que forneçam aos gestores instrumentos de monitoramento e conservação ambiental costeira. Não apenas, mas o diálogo entre a academia e poder público em esferas locais e regionais, em que se articulem estratégias embasadas nos avanços da ciência e as potencialidades socioculturais das comunidades costeiras. Em muitas áreas consideradas prioritárias, seja por sua sensibilidade e singularidade ou vulnerabilidade diante das diferentes pressões, ainda são escassas de informações científicas de base para consolidar políticas públicas ambientais eficientes. Assim, esta tese propõe avaliar alguns critérios multidisciplinares relacionados ao *status* de uma das espécies de corais mais abundantes e bem distribuídas na costa brasileira – e com características de um bom indicador ambiental –, que ampliem o conhecimento em relação à sua capacidade de resiliência em distintas situações.

Desta maneira, esta tese é constituída de quatro capítulos, em que o primeiro deles abordará uma revisão bibliográfica de alguns dos aspectos ecológicos e fisiológicos de *S. stellata* na costa brasileira, tendo como pilar a tese de Jacques Laborel. A partir desta revisão, pretende-se apresentar um panorama geral do *status* da referida espécie, a respeito de sua resiliência em relação aos aspectos populacionais (antes e depois) e como tem se comportado quando sob determinadas pressões em seu ambiente. Esta segunda, busca evidenciar alguns de seus aspectos fisiológicos no que dizem respeito a sua fotobiologia e sua recuperação diante de eventos de desequilíbrio ambiental que podem, por sua vez, serem indicativos de mudanças do clima.

No Capítulo 2 serão apresentados dois manuscritos submetidos no formato *short note*. A primeira delas, intitulada "An unusual colonial ascidian (Chordata: Tunicata: Didemnidae) threatening the coralline oasis in Brazilian Southeastern coast" trata do registro de ameaça a uma comunidade de corais situada em uma área de alta incidência antropogênica. O objetivo desta publicação é registrar a ocorrência de uma ascídia não-nativa¹ crescendo sobre as colônias de corais nativos e endêmicos, e revelar este impacto negativo emergente, preocupante à manutenção da biodiversidade coralínea presente no local.

¹ A ascídia referida como não-nativa foi registrada pela primeira vez no estudo de Granthom-Costa (2016) como incomum para região. Análises morfológicas de aspectos externos foram realizadas posteriormente, bem como foi obtido material genético para realização de análise dos dados moleculares. A espécie foi então identificada como pertencente ao gênero *Didemnum* Savigny, 1816 (Aplousobranchia: Didemnidae) e nomeada como *Didemnum* sp yellowish. Estes dados são resultados do manuscrito submetido de Granthom-Costa et al (dados não publicados).

Na segunda parte deste capítulo será exposto o manuscrito "Aliens or vampires? The case of a non-indigenous ascidian in photobiology and resilience of a reef coral *Siderastrea stellata*". Este trabalho abordará aspectos da fotobiologia das colônias de *S. stellata* no que diz respeito à recuperação de sua eficiência fotossintética, após um evento de recobrimento pela ascídia descrita previamente. Neste sentido, será abordada a resiliência do coral diante da interação com o organismo relativamente incomum, até o momento da coleta dos dados.

Dando sequência à abordagem dos aspectos referentes à resiliência de *S. stellata*, o Capítulo 3 trará um manuscrito a ser submetido para a revista científica "Journal of Experimental Marine Biology and Ecology". Este capítulo irá apresentar, de forma experimental, a recuperação de colônias de *S. stellata* após um evento de fotoinibição. Para isto, as amostras foram expostas a condições extremas de irradiância e, após fotoinibição identificada durante à medição dos valores da eficiência quântica relativa e máxima – por meio de fluorímetro –, foram observadas suas respostas em diferentes condições de temperatura. O objetivo deste capítulo foi observar padrões de recuperação de *S. stellata* após eventos de estresse extremo.

Buscando trazer ainda mais elementos para a análise da saúde dos corais diante da diversidade de pressões – tanto ambientais quanto antropogênicas – já registradas nestes organismos, o Capítulo 4 propõe uma integração do conhecimento no que diz respeito aos caracteres fisiológicos e genéticos do coral, em função das variações ambientais observadas no campo. É importante ressaltar que este estudo foi conduzido em um ambiente discrepante do representado nos estudos antecedentes nesta tese: os capítulos anteriores retratam as respostas do coral em uma área de ressurgência (Arraial do Cabo - RJ) da costa, ou ainda, constituem-se como amostras os organismos deste ambiente particular. Em contraposição, o estudo conduzido neste capítulo foi realizado em uma ilha oceânica na região nordeste do Brasil - o Parque Nacional de Fernando de Noronha. Nesta ocasião, toda a etapa que se refere ao estudo dos aspectos fisiológicos relacionados à fotobiologia do coral foi realizada in situ. Ainda, parte da fase de estudos moleculares foi realizada também no campo (coleta de material genético e acondicionamento) e concluída em laboratório. Neste sentido, é importante observar que algumas das variáveis ambientais de interesse para este estudo, como temperatura e irradiância, foram os fatores determinantes para analisar os resultados. Fatores estes que se comportaram de maneira distinta nas duas áreas de estudo observadas.

Como pontuado anteriormente, é fundamental que cada vez mais estudos interdisciplinares integrados sejam realizados, a fim de aprimorar o conhecimento e o estado da

arte dos processos ecológicos que incidem diretamente na qualidade de vida das populações humanas.

Referências bibliográficas

Adger, W. N., Dessai, S., Goulden, M., Hulme, M., Lorenzoni, I., Nelson, D. R., Naess, L. O., Wolf, J., & Wreford, A. (2008). Are there social limits to adaptation to climate change? Clim. Change, 93, 335–354. <u>https://doi.org/10.1007/s10584-008-9520-z</u>.

Altieri, A.H., Harrison, S.B., Seemann, J., Collin, R., Diaz, R.J., Knowlton, N., 2017. Tropical dead zones and mass mortalities on coral reefs. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 114, 3660–3665. <u>https://doi.org/10.1073/pnas.1621517114</u>.

Babcock, R. C., Bustamante, R. H., Fulton, E. A., Fulton, D. J., Haywood, M. D. E., Hobday, A. J., et al. (2019). Severe continental-scale impacts of climate change are happening now: extreme climate events impact marine habitat forming communities along 45% of Australia's coast. Front. Mar. Sci. 6:411. <u>https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00411</u>

Bainbridge, Z., Lewis, S., Bartley, R., Fabricius, K., Collier, C., Waterhouse, J., Garzon-Garcia, A., Robson, B., Burton, J., Wenger, A., Brodie, J. (2018). Fine sediment and particulate organic matter: A review and case study on ridge-to-reef transport, transformations, fates, and impacts on marine ecosystems. Mar. Pollut. Bull. 135:1205–1220.

Baker, A. C., Glynn, P. W., and Riegl, B. (2008). Climate change and coral reef bleaching: an ecological assessment of long-term impacts, recovery trends and future outlook. Estuar. Coast. Shelf Sci. 80, 435–471. <u>https://doi.org/10.1016/j.ecss.200809.003</u>

Bell, J.J., Davy, S.K., Jones, T., Taylor, M.W., Webster, N.S., 2013. Could some cora l reefs become sponge reefs as our climate changes? Global Change Biol. 19, 2613–2624. https://doi.org/10.1111/gcb.12212.

Bennett, E. M., Cramer, W., Begossi, A., Cundill, G., Díaz, S., Egoh, B. N., Geijzendorffer, I. R., Krug, C. B., Lavorel, S., Lazos, E., Lebel, L., Martín-López, B., Meyfroidt, P., Mooney, H. A., Nel, J. L., Pascual, U., Payet, K., Harguindeguy, N. P., Peterson, G. D., ... Woodward, G. (2015). Linking biodiversity, ecosystem services, and human wellbeing: Three challenges for designing research for sustainability. Current Opinion in Environmental Sustainability, 14, 76–85. <u>https://doi.org/10.1016/j.cosust.2015.03.007</u>.

Bindoff, N. L., Willebrand, J., Artale, V., Cazenave, A., Gregory, J. M., Gulev, S., ... & Woodworth, P. (2007). Observations: oceanic climate change and sea level.

Bozec, Y.M., Mumby, P.J., 2015. Synergistic impacts of global warming on the resilience of coral reefs. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 370, 1–9. <u>https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0267</u>.

Bruno, J. F., Selig, E. R., Casey, K. S., Page, C. A., Willis, B. L., Harvell, C. D., et al. (2007). Thermal stress and coral cover as drivers of coral disease outbreaks. *PLoS Biol.* 5:1220–1227.

Burke L, Reytar K, Spalding M, Perry A (2012) Reefs at risk revisited in the Coral Triangle. World Resources Institute, Washington DC.

Coles, S. L., Kandel, F. L. M., Reath, P. A., Longenecker, K., Eldredge, L. G., and Eldredge, L. G. (2006). Rapid assessment of nonindigenous marine species on coral reefs in the main Hawaiian Islands. Pac. Sci. 60, 483–507. <u>https://doi.org/10.1353/psc.2006.0026</u>.

Crutzen, P. J., Stoermer, E. F. (2000). The "Anthropocene". Global Change Newsletter, 41:17-18.

Cruz, I.C.S., Waters, L.G., Kikuchi, R.K.P., Leao, Z.M.A.N., Turra, A., 2018. Marginal coral reefs show high susceptibility to phase shift. Mar. Pollut. Bull. 135, 551–561. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.07.043.

D'elia CF, Wiebe WJ. 1990. Biogeochemical nutrient cycles in coral-reef ecosystems. Ecosyst. World 25:49–74

Daw, T. M., Hicks, C. C., Brown, K., Chaigneau, T., JanuchowskiHartley, F. A., Cheung, W. W. L., Rosendo, S., Crona, B., Coulthard, S., Sandbrook, C., Perry, C., Bandeira, S., Muthiga, N. A., SchulteHerbruggen, B., Bosire, J., & McClanahan, T. R. (2016). Elasticity in ecosystem services: Exploring the variable relationship between ecosystems and human wellbeing. Ecol. Soc., 21, 11–24. https://doi.org/10.5751/ES-08173-210211.

De'ath G, Fabricius KE, Sweatman H, Puotinen M (2012) The 27-year decline of coral cover on the Great Barrier Reef and its causes. PNAS 109:17995–17999.

Eddy, T. D., Lam, V. W., Reygondeau, G., Cisneros-Montemayor, A. M., Greer, K., Palomares, M. L. D., ... & Cheung, W. W. (2021). Global decline in capacity of coral reefs to provide ecosystem services. One Earth, 4(9), 1278-1285.

Eddy, T.D., Cheung, W.W.L., and Bruno, J.F. (2018). Historical baselines of coral cover on tropical reefs as estimated by expert opinion. PeerJ 6, e4308.

Elliff, C. I., & Kikuchi, R. K. (2017). Ecosystem services provided by coral reefs in a Southwestern Atlantic Archipelago. Ocean Coast. Manag., *136*, 49-55.

EPICA community members, Nature 429, 623 (2004).

Ferrario F, Beck M, Storlazzi C, Micheli F, Shepard C, Airoldi L. (2014). The effectiveness of coral reefs for coastal hazard risk reduction and adaptation. Nat. Commun. 5:3794.

Grafeld S, Oleson KLL, Teneva L, Kittinger JN (2017) Follow that fish: Uncovering the hidden blue economy in coral reef fisheries. PLoS ONE 12:e0182104.

Grigg, R. W. and S. J. Dollar. 1990. Natural and anthropogenic disturbance on coral reefs. *In* Z. Dubinsky (ed.), *Coral reefs*, pp. 439-452. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam.

Halpern, B.S., Frazier, M., Afflerbach, J., Lowndes, J.S., Micheli, F., O'Hara, C., Scarborough, C., Selkoe, K.A., (2019). Recent pace of change in human impact on the world's ocean. Sci. Rep. 9, 1–8. https://doi.org/10.1038/s41598-019-47201-9.

Hoegh-Guldberg, O., & Bruno, J. F. (2010). The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science*, *328*(5985), 1523-1528.

Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., ... & Hatziolos, M. (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. Science, *318*(5857), 1737-1742.

Hoegh-Guldberg, O., Poloczanska, E. S., Skirving, W., & Dove, S. (2017). Coral reef ecosystems under climate change and ocean acidification. Front. Mar. Sci., *4*, 158.

Hublin, J. J., Ben-Ncer, A., Bailey, S. E., Freidline, S. E., Neubauer, S., Skinner, M. M., ... & Gunz, P. (2017). New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of Homo sapiens. Nature, *546*(7657), 289-292.

Hughes, T.P., Anderson, K.D., Connolly, S.R., Heron, S.F., Kerry, J.T., Lough, J.M., Baird, A.H., Baum, J.K., Berumen, M.L., Bridge, T.C., Claar, D.C., Eakin, C.M., Gilmour, J.P., Graham, N.A.J., Harrison, H., Hobbs, J.P.A., Hoey, A.S., Hoogenboom, M., Lowe, R.J., McCulloch, M.T., Pandolfi, J.M., Pratchett, M., Schoepf, V., Torda, G., Wilson, S.K., 2018. Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the Anthropocene. Science (80-359, 80–83. https://doi.org/10.1126/science.aan8048.

Hughes, T.P., Barnes, M.L., Bellwood, D.R., Cinner, J.E., Cumming, G.S., Jackson, J.B.C., Kleypas, J., Van De Leemput, I.A., Lough, J.M., Morrison, T.H., Palumbi, S.R., Van Nes, E.H., Scheffer, M., 2017a. Coral reefs in the anthropocene. Nature 546, 82–90. https://doi.org/10.1038/nature22901.

Hughes, T.P., Kerry, J.T., Alvarez-Noriega, ´M., Alvarez-Romero, ´J.G., Anderson, K.D., Baird, A.H., Babcock, R.C., Beger, M., Bellwood, D.R., Berkelmans, R., Bridge, T.C.,

Butler, I.R., Byrne, M., Cantin, N.E., Comeau, S., Connolly, S.R., Cumming, G.S., Dalton, S.J., Diaz-Pulido, G., Eakin, C.M., Figueira, W.F., Gilmour, J.P., Harrison, H. B., Heron, S.F., Hoey, A.S., Hobbs, J.P.A., Hoogenboom, M.O., Kennedy, E.V., Kuo, C.Y., Lough, J.M., Lowe, R.J., Liu, G., McCulloch, M.T., Malcolm, H.A., McWilliam, M.J., Pandolfi, J.M., Pears, R.J., Pratchett, M.S., Schoepf, V., Simpson, T., Skirving, W.J., Sommer, B., Torda, G., Wachenfeld, D.R., Willis, B.L., Wilson, S.K., 2017b. Global warming and recurrent mass bleaching of corals. Nature 543, 373–377. <u>https://doi.org/10.1038/nature21707</u>.

IPBES. (2019). Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (S. Díaz, J. Settele, E. S. Brondízio, H. T. Ngo, M. Guèze, J. Agard, A. Arneth, P. Balvanera, K. A. Brauman, S. H. M. Butchart, K. M. A. Chan, L. A. Garibaldi, K. Ichii, J. Liu, S. M. Subramanian, G. F. Midgley, P. Miloslavich, Z. Molnár, D. Obura, A. Pfaff, S. Polasky, A. Purvis, J. Razzaque, B. Reyers, R. Roy Chowdhury, Y. J. Shin, I. J. Visseren-Hamakers, K. J. Willis, & C. N. Zayas, Eds.). IPBES secretariat, 56 pp.

IPCC (2018) Summary for policymakers. In: Global warming of 15°C An IPCC Special Report on the Impacts of Global Warming of 15° C Above Pre-Industrial Levels and Related Global Greenhouse Gas Emission Pathways, in the Context of Strengthening the Global Response to the Threat of Climate Change, Sustainable Development, and Efforts to Eradicate Poverty. 32. World Meteorological Organization, Geneva, Switzerland.

IPCC (2019). The Ocean and Cryosphere in a Changing Climate. Geneva: Intergovernmental Panel on Climate Change.

IPCC 2014 Summary for policymakers In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability.

IPCC Climate Change 2007: Summary for policymakers. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.

Isbell, F., Gonzalez, A., Loreau, M., Cowles, J., Diaz, S., Hector, A., Mace, G. M., Wardle, D. A., O'Connor, M. I., Duffy, J. E., Turnbull, L. A., Thompson, P. L., & Larigauderie, A. (2017). Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. Nature, 546, 65–72. <u>https://doi.org/10.1038/nature22899</u>.

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, 284(5411), 118-120.

Knoll, A.H., Bambach, R.H, Payne, J. L., Pruss, S., Fischer W. W. (2008). Earth Planet. Sci. Lett. 256, 295.

LaJeunesse, T. C. (2020). Zooxanthellae. Current Biology, 30(19), R1110-R1113.

Lough, J. M., and Wilkinson, C. (2017). "Coral Reefs and Coral Bleaching," in Oxford Bibliographies in Environmental Science, ed. E. Wohl (New York, NY: Oxford University Press). doi: 10.1093/OBO/9780199363445-0080.

McAllister, D. E. 1988. Environmental, economic and social costs of coral reef destruction in the Philippines. Galaxea 7:161-178.

Moberg F, Folke C (1999) Ecological goods and services of coral reef ecosystems. Ecol Econ 29:215–233.

Mumby, P.J., 2009. Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. Coral Reefs 28, 761–773. <u>https://doi.org/10.1007/s00338-009-0506-8</u>.

Oliver, E. C. J., Donat, M. G., Burrows, M. T., Moore, P. J., Smale, D. A., Alexander, L. V., et al. (2018). Longer and more frequent marine heatwaves over the past century. Nat. Commun. 9:3732. doi: 10.1038/s41467-018-03732-9

Raven, J., Caldeira, K., Elderfield, H., Hoegh-Guldberg, O., Liss, P., Riebesell, U., ... & Watson, A. (2005). Ocean acidification due to increasing atmospheric carbon dioxide. The Royal Society.

Reefs at Risk Revisited Report | World Resources Institute <u>https://www.wri.org/research/reefs-risk-revisited</u>.

Relatório Luz da Sociedade Civil Agenda 2030 de Desenvolvimento Sustentável Brasil. Disponível em https://gtagenda2030.org.br/relatorio-luz/relatorio-luz-2021/

Rossi, S., Isla, E., Bosch-Belmar, M., Galli, G., Gori, A., Gristina, M., Ingrosso, G., Milisenda, G., Piraino, S., Rizzo, L., Schubert, N., Soares, M., Solidoro, C., Thurstan, R.H., Viladrich, N., Willis, T.J., Ziveri, P., 2019. Changes of energy fluxes in marine animal forests of the anthropocene: factors shaping the future seascape. ICES J. Mar. Sci. 76, 2008–2019. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz147.

Schutte VGW, Selig ER, Bruno JF (2010) Regional spatio-temporal trends in Caribbean coral reef benthic communities. Mar. Ecol. Prog. Ser., 402:115–122

Soares, M. O., Rossi, S., Gurgel, A. R., Lucas, C. C., Tavares, T. C. L., Diniz, B., ... & Alvarez-Filip, L. (2021). Impacts of a changing environment on marginal coral reefs in the Tropical Southwestern Atlantic. Ocean Coast. Manag., *210*, 105692.

Spalding, M., Burke, L., Wood, S.A., Ashpole, J., Hutchison, J., zu Ermgassen, P., 2017. Mapping the global value and distribution of coral reef tourism. Mar. Pol. 82, 104–113. https://doi.org/10.1016/j.marpol.2017.05.014.

Steffen, W., Crutzen, P. J., & McNeill, J. R. (2007). The Anthropocene: are humans now overwhelming the great forces of nature. Ambio-Journal of Human Environment Research and Management, *36*(8), 614-621.

Teh, L.S.L., Teh, L.C.L., and Sumaila, U.R. (2013). A Global Estimate of the Number of Coral Reef Fishers. PLoS ONE 8, e65397.

Veron, J. E. N. (1995). Corals in space & time. The biogeography & Evolution of the scleractinia (Vol. xiii). Cornell University Press (Comstock).

Wilkinson C (2008) Status of coral reefs of the world: 2008. Global coral reef monitoring network and reef and rainforest research centre, Townsville.

Woodhead, A. J., Graham, N. A., Robinson, J. P., Norström, A. V., Bodin, N., Marie, S., ... & Hicks, C. C. (2021). Fishers perceptions of ecosystem service change associated with climate-disturbed coral reefs. People and Nature, *3*(3), 639-657.

World Meteorological Organization, 2018.

2. Capítulo 1. *Siderastrea stellata* sob a luz de Laborel (1970) e aspectos da ecologia e resiliência da espécie

Este capítulo traz uma revisão bibliográfica acerca de alguns dos caracteres ecológicos e populacionais do coral *Siderastrea stellata*, que é o objeto de estudo fundamental desta tese. O objetivo é apresentar o estado da arte desta espécie em relação aos principais aspectos biológicos de relevância ecológica em face às pressões antropogênicas, realizando uma contextualização histórica em paralelo aos estudos mais recentes, no que se refere a resiliência do coral face às mudanças climáticas.

É essencial destacar o recorte geográfico que será apresentado, a fim de sintetizar o conhecimento desta espécie amplamente distribuída na costa brasileira. Alguns dos principais pontos tratados aqui terão enfoque na região descrita como oásis coralíneo do Atlântico, sob a luz do estudo de Laborel, 1970 (atualizado em 2019). Por fim, serão apresentadas algumas observações de campo recentes, compostas por registros fotográficos de colônias de *S. stellata* em Arraial do Cabo.

Os trabalhos de Jacques Laborel em relação aos ambientes coralíneos no Brasil são um marco para a comunidade científica no estudo deste campo. Durante a década de 60, ele descreveu estes ambientes ao longo da costa brasileira, desde São Luís do Maranhão – considerando a inexistência de zonas recifais em toda região amazônica – até o litoral paulista. Assim, inicialmente, abordaremos aqui as observações em relação ao coral *Siderastrea stellata* e suas características ao longo da sua distribuição na costa estudada por Laborel.

No primeiro trecho considerado pelo biólogo, que compreende a região norte-nordeste da costa brasileira, de São Luis do Maranhão à Mossoró, no Rio Grande do Norte (RN) – denominado como "região norte do empobrecimento superficial" – observou-se comunidades coralíneas escassas, com predominância de *S. stellata* desempenhando o papel de construtor principal (Laborel, 1970). Atualmente, ainda é apontada como espécie mais frequente, juntamente com *Millepora alcicornis* e *Favia gravida* (Matthews-Cascon e Lotufo, 2006). Na região de Fortaleza, a espécie demonstrou dominar a fauna de corais (Laborel, 1970). Após a mudança de orientação na costa, na região do Cabo de São Roque (RN), esta tendência ainda se mantém. Com baixa diversidade de espécies, as grandes colônias arredondadas de *S. stellata* são responsáveis por 80% de toda a massa construtora (Laborel, 1970). Destacam-se, no entorno do Cabo de São Roque os recifes de Cioba, Fogo e Maracajaú. Neste último, caracterizou como com baixa diversidade, mas com dominância de *Palythoa caribaeorum* e *S. stellata*. Feitosa et

al (2002) identificou *S. stellata* como principal espécie construtora nos Parrachos de Maracajaú e Maida e Ferreira (2006) encontraram dominância de 100% de *S. stellata* na mesma região.

Ao contrário do que se observa na costa, as ilhas oceânicas de Fernando de Noronha (PE) e Atol das Rocas apresentam pequenas colônias de S. stellata com aproximadamente 5 cm de diâmetro. Estas colônias podem ser observadas abaixo da zona superficial, a partir dos 10m de profundidade, onde verifica-se um enriquecimento da fauna. Apesar disto, Echeverría et al (1997) indicaram a dominância de S. stellata na zona rasa nas Rocas e acreditavam que, em função de determinadas características - resistência a alta temperatura, alta turbidez e baixa salinidade (Leão et al, 1988) – poderiam explicar a dominância esmagadora da espécie em quase todas as áreas do Atol. Estes autores também a consideraram o principal organismo construtor e Longo et al (2015) consideraram-na enquanto a principal espécie representante dos corais duros. Entretanto, em Noronha não desempenha qualquer papel construtor. Além disso, durante o verão de 2019, em expedição científica do Departamento de Biotecnologia Marinha do Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira (IEAPM) à Fernando de Noronha, pôde-se observar uma alta frequência de S. stellata nas poças de maré e piscinas naturais, inclusive com pigmentações diferenciadas das observadas na costa da Região dos Lagos (RJ), com aspecto avermelhado-róseo (ver capítulo 3 deste documento). Ademais, nesta ocasião, também foram observadas pequenas colônias de tonalidade azulada em profundidades a partir de 10m (observação pessoal). Segundo Maida et al (1995), a espécie se distribui com grande abundância na baía do Sueste, com colônias raramente ultrapassando os 10cm de diâmetro.

De volta ao continente, segundo Laborel (1970), no Parracho de Pirangi, próximo a Natal (RN), foram registradas grandes colônias de *Siderastrea* spp., entre 2 e 8 m de profundidade, além de *M. alcicornis*. Maida & Ferreira (1997) consideraram *S. stellata* a principal espécie construtora nesta área. Seguindo para Pernambuco, na ponta norte da Ilha de Itamaracá, foi observada por Laborel uma composição de quase 90% de *Siderastrea stellata*.

A espécie de coral também foi considerada dominante na região do Capibaribe/Recife e arredores, bem como pouco mais ao sul, em Candeias, em que foi considerada a espécie mais importante, constituindo 80% da massa construída. Em toda esta faixa litorânea, desde Olinda à Boa Viagem, Laborel destacou a abundância de *S. stellata*, ao ponto que o coral era empregado na construção de fortificações e usado em fornos de cal. Segundo os apontamentos de Laborel – e os de atualmente –, os únicos corais vivos encontrados nesta faixa que abrange os recifes de Conceição e Pau Amarelo são *S. stellata* e *F. gravida*. Na região entre o Suape e Porto de Galinhas – o Recife do Muro Alto – foram citadas densas populações de *S. stellata*, *F. gravida* e *Palythoa caribaeorum* na tese de 1970. No entanto, segundo Costa et al (2014), observaram a quase inexistência de corais e zoantídeos no local, registrando apenas espécies de *S. stellata* e *Protopalythoa variabilis*. Os autores citam que isto foi ocasionado em função da construção do Complexo Industrial do Porto do Suape em 1979, o qual alterou a dinâmica de marés no local. A implementação do porto proporcionou mudanças nas condições ambientais, as quais levaram a altos períodos de dessecação e irradiação intensa no recife (Neumann-Leitão et al, 1999).

Dando sequência no recife de Porto de Galinhas, Laborel verificou, mais uma vez, uma elevada abundância de *S. stellata*, acompanhada de *Montastrea cavernosa* e *Millepora* spp. Neste sentido, observou que "bolas" de *S. stellata* se desenvolviam no fundo (7m) em contato com o sedimento. Segundo Barradas et al. (2010), os corais mais abundantes atualmente são *S. stellata*, *Mussismilia hispida*, *M. cavernosa*, *F. gravida* e *Agaricia humilis*.

Abrangendo a faixa que corresponde ao litoral sul de Pernambuco (Tamandaré) e ao litoral norte de Alagoas (Paripueira) – atualmente a Área de Proteção Ambiental (APA) Costa dos Corais – Laborel pontuou a respeito de certo nível de assoreamento em alguns pontos dos recifes, bem como a atividade de *Siderastrea* no nível dos sedimentos, como o já observado anteriormente para Porto de Galinhas e Itamaracá. Supôs, ainda, que as fundações destes recifes nos quais nomeou de "arredondados", na Praia de Campas (Laborel-Deguen et al, 2019), em grande parte devem ter sido estabelecidas em substrato móvel. Estimou também uma cobertura viva de corais em torno de 25%. Trinta anos mais tarde, ele sugeriu que mais de 80% daquela cobertura havia sido perdida. Sugestão na qual foi confirmada pelo Reef Check Brasil, em que se estimou 4% de cobertura de corais para aquela determinada região (Ferreira e Maida, 2006).

No Pontal do Peba (AL), há 20km ao norte da foz do Rio São Francisco, foram observados apenas cerca de 11% de representantes de corais zooxantelados, sendo *S. stellata* a espécie dominante (Laborel, 1970). Cabe aqui ressaltar que, de toda esta região descrita até então – do Cabo de São Roque à foz do Rio São Francisco – a faixa entre as cidades de Recife e Maceió constituem as formações recifais mais desenvolvidas, com uma fauna de corais mais rica que mais ao norte, com ocorrência de 10 das 18 espécies de corais zooxantelados registradas para a costa brasileira (Maida & Ferreira 1997).

Apesar disto, no litoral do estado da Bahia – e Arquipélago de Abrolhos – "se estende o centro da região coralínea, com os recifes mais extensos, mais expessos e mais ricos em termos de espécies". Na Baía de Todos os Santos (BTS), Laborel observou a presença de "cabeços" de aproximadamente 1,5 m de diâmetro, formados por *M. alcicornis, M. cavernosa*,

Mussimilia braziliensis e *S. stellata*. Entre os cabeços estavam presentes outras espécies de corais, contabilizando 11 espécies de corais escleractíneos e hidrocorais. A despeito da degradação do recife das Pinaumas, em função da mineração para a produção de cal, uma porção dos recifes da BTS segue assegurando uma elevada cobertura coralínea, alguns com mais de 30%. Em alguns destes recifes, a ocorrência de *Siderastrea stellata e S. radians* também foi registrada. Em suma, na BTS situam-se dezenas de recifes que somam mais 30 km² de área recifal. Com isso registra a ocorrência de 20 das 22 espécies nativas descritas para a costa leste (Menezes et al. 2013).

Em Ilhéus, diante do Porto, Laborel descreveu as condições como pouco favoráveis em detrimento do estuário do Rio Cachoeira. Apesar disto, pôde observar um crescimento potencial de corais na profundidade de 2 m. Com elevada proporção de colônias vivas, observou *S. stellata* como principal espécie construtora, compondo 80% do volume total na secção mais superficial. Em Recife de Fora (BA) também foi observada a mesma abundância para a espécie e altamente absorvida pela indústria de cal.

Abrolhos, por sua vez, chamou a atenção do pesquisador no que se refere à colonização no naufrágio do navio Rosalinda (naufragado em 1955, à época com 7 anos). Laborel observou colônias de *Mussismilia braziliensis* (10cm); *S. stellata* (7 cm), *Favia gravida* (5 cm) e *Meandrina brasiliensis* (1 a 2 cm). Além disso, avaliando a estrutura dos chapeirões, notou a diversidade e cobertura coralínea de forma que considerou que *S. stellata*, apesar de relativamente comum, teve seu papel construtor apagado. Ainda assim, o complexo recifal de Abrolhos seria provavelmente o local da maior população dessa espécie (Laborel, 1970; Castro, 1994), e em que ela também se encontraria dominante em relação a fauna de corais (Pitombo et al, 1988; Kikuchi & Leão, 1998).

Realizando estudos no local, foi observado por Segal e Castro (dados não publicados) e citado por Lins de Barros et al (2000) que *S. stellata* ocorreria principalmente em superfícies menos íngremes que outras espécies, como *Agaricia agarites* e *F. gravida*. Foi sugerido que esta ocorrência da espécie em superfícies menos íngremes poderia ser explicada por uma maior tolerância à sedimentação. Esta condição foi reforçada por resultados que mostraram que um número maior de gêneros de corais cresce em habitats mais íngremes e crípticos (Carleton & Sammarco, 1987).

Ainda na Bahia, na região sul da costa do estado, os Recifes de Itacolomis foram relatados por Laborel (1970) e Leão (1996), em função das formações estruturais desses recifes. No entanto, segundo Castro & Pires (2001), até o ano de 1999 essas formações permaneceram

pouco estudadas e pouco se avançou no que se diz respeito à sua fauna recifal. A partir deste ano, observações foram feitas a fim de realizar uma avaliação da área para a criação da Reserva Extrativista Marinha do Corumbau. A Unidade de Conservação se estende no mar, além da linha da costa, com estruturas recifais predominantes em torno de 20m de profundidade, os chapeirões, similar aos encontrados na região e Abrolhos (Leão et al., 2003). Em relação à riqueza, onze espécies de corais foram identificadas por Cruz et al (2008), incluindo o hidroide *Millepora alcicornis*. Neste sentido, a porcentagem de cobertura de *S. stellata* esteve entre as três espécies mais significativas, a qual inclui duas espécies de *Mussismilia* também. Em comparação, Segal & Castro (2001) identificaram 14 espécies de corais e três miléporas. Apesar disto, estes autores exploraram uma área de maior abrangência do que a referenciada em Cruz et al (2008).

Ao sul, próximo ao limite norte da divisa do Espírito Santo, os recifes parecem desaparecer. Barreira esta que sugere ser em função da foz do Rio Doce. Aqui configura-se o que Laborel chamou de "região sul de empobrecimento", que se estende, além da região do Cabo Frio (RJ), até o litoral paulista, em Santos. Buscando compreender os limites de distribuição das espécies de corais, Laborel empenhou-se em compreender os fatores que influenciavam sua distribuição e observou o desaparecimento de corais ao sul de Cabo Frio.

Por outro lado, na região do Cabo Frio, que hoje abrange os municípios de Arraial do Cabo, Cabo Frio e Armação dos Búzios, Laborel encontrou o que denominou de "oásis coralíneo", devido à abundância inesperadamente alta de corais, na atual Baía de Arraial do Cabo. Em função da mudança de orientação na costa para leste-oeste e a subsidência de águas frias com características subtropicais a partir da preponderância de ventos nordeste na costa, a fauna de Arraial do Cabo se apresenta com mudanças abruptas em sua composição, sem os corais escleractínios e hidrocorais nos costões com maior hidrodinamismo.

Naquela época, ele encontrou altas densidades dos corais endêmicos e nativos *M. hispida, S. stellata* e *Porites branneri*, podendo ser observados entre dois e oito metros de profundidade acompanhados pelo zoantídeo *P. caribaeorum*, o hidrozoário *M. alcicornis* e o octocoral *Phyllogorgia dilatata*. Esta região é considerada o limite sul de distribuição de muitas espécies, incluindo espécies de corais na costa brasileira, o que aumenta a importância do meio ambiente para a proteção (Briggs, 1974; Castro e Pires, 2001). Assim, caracteriza-se o limite de distribuição de formadores de recifes brasileiros como *S. stellata, P. branneri* e M. *alcicornis*, assinalando a transição da comunidade de cnidários predominantemente tropical para subtropical (Castro & Pires, 2001; Leão et al., 2003). Em Búzios, a população de *S. stellata*

nos costões rochosos incluem as maiores colônias da espécie já reportadas, chegando a 1,70m (Lins de Barros et al., 2003). Também em algumas das enseadas buzianas pôde-se constatar uma elevada cobertura de cnidários, caracterizada principalmente pela dominância de *S. stellata*, como na Enseada da Tartaruga, em que a abundância do coral atingiu cerca de 46% de cobertura (Oigman-Pszczol et al., 2004). Outro aspecto abordado na pesquisa desta autora e seus colaboradores tratou-se da relação da resistência ao estresse de dessecação da referida espécie. Para os autores, esta característica teria sido preponderante para explicar sua abundância em determinados costões rochosos das enseadas da Tartaruga e Ossos, corroborando com as observações de Laborel (1970) e Kelmo & Attrill (2001).

Cinquenta anos depois da visita de Laborel, algumas pesquisas desenvolvidas na região descreveram que os cnidários cobrem até 50% do substrato em alguns costões de Arraial do Cabo (Rogers et al., 2014). No entanto, apesar da alta cobertura de Cnidaria quando comparada a outras regiões do Sudeste, a região de Cabo Frio possui uma baixa riqueza de espécies de corais (cerca de 10 espécies) quando contraposta a alguns recifes do Nordeste (aproximadamente 30 espécies) (Castro & Pires, 2001; Leão et al., 2003). Apesar disto, estimase uma perda proporcional de cobertura de corais massivos como *S. stellata e M. hispida* e o hidrocoral *M. alcicornis* entre 50 e 70% (Rogers et al. 2014). Essa perda de cobertura dos corais foi associada à coleta para fins ornamentais na aquariofilia ou como *souvenir* na década de 1980, em que toneladas de organismos, incluindo corais e dezenas de espécies de peixes, foram retiradas da região (Gasparini et al. 2005). Posteriormente, pode-se adicionar a pressão ambiental gerada pelo uso intensivo pelo turismo aquático (Giglio et al., 2017). Ainda assim, o zoantídeo *P. caribaeorum* é a espécie dominante, seguida por *M. alcicornis, S. stellata, P. dilatata* e *M. hispida*. As informações descritas até este momento podem ser observadas de maneira sintética no quadro a seguir (Tabela I).

De acordo com Lima & Coutinho (2016), *S. stellata* é o coral massivo mais abundante em Arraial do Cabo e tem alta abundância em comparação com outras populações da costa brasileira. Constitui grandes colônias, oposto ao que seria previsto para o limite de distribuição geográfica de uma população. Além disso, parece ser resistente a baixas temperaturas. A abundância de colônias de *S. stellata* (densidade e cobertura) é maior ou igual àquelas encontradas em recifes de coral no nordeste do Brasil. O tamanho médio da colônia também é consideravelmente grande, com colônias individuais com mais de 40 cm de diâmetro, com algumas fusões de colônias ainda maiores (> 100 cm) (Lima & Coutinho, 2016). Na região Nordeste, o maior tamanho de colônia de *S. stellata* foi registrado por Pereira et al (2014) com cerca de 15 cm de diâmetro e as colônias esparsamente distribuídas.

Uma observação interessante a ser apontada aqui trata-se da relação entre o tamanho das colônias e a taxa de branqueamento. Alguns estudos vêm demonstrando que a propensão de um coral ao branqueamento pode variar de acordo com o tamanho da colônia e, conforme o proposto por Nakamura & van Woesik (2001), o tamanho da colônia impacta a susceptibilidade térmica da colônia. Ainda, segundo Johnston et al (2020), a probabilidade de uma colônia branquear totalmente ou um de forte estresse de branqueamento diminuiu significativamente aumentando o tamanho da colônia, e as taxas de mortalidade de toda a colônia diminuem com o aumento de tamanho (Connell 1973). No entanto, boa parte destes estudos trata-se de corais ramificados. Por outro lado, Correia (2016) detectou em S. stellata padrões de branqueamento relacionados com o tamanho das colônias, em que as menores apresentaram maiores níveis de branqueamento. Embora, as classes de tamanho categorizadas pela autora mediam ≤ 10 cm de diâmetro, diferentemente dos tamanhos encontrados por Lima & Coutinho (2016). Em Arraial do Cabo, em 2019, foram registrados branqueamentos em grandes colônias de fusões de S. stellata na Enseada do Forno. Este aspecto será tratado com maior profundidade no Capítulo 3 da tese e pontuado ao final deste capítulo. Por fim e entretanto, outras investigações indicam que a mortalidade após eventos de branqueamento ocorra independentemente do tamanho da colônia (Baird & Marshall 2002).

Tabela I. Quadro sintético das principais áreas abordadas no estudo de Laborel (1970) em contraposição aos estudos posteriores nas mesmas regiões abordando as populações de *Siderastrea stellata*.

Região/Área	Laborel (1970)	Atualizações
De São Luís (MA) à Mossoró (RN)	"Região norte de empobrecimento superficial", com comunidades coralíneas escassas, mas <i>S. stellata</i> predominante.	<i>S. stellata</i> é apontada como espécie mais frequente, juntamente com <i>M. alcicornis</i> e <i>F. gravida</i> – costa oeste do Ceará à Fortaleza (Matthews-Cascon e Lotufo, 2006).
Rio Grande do Norte (Cabo de São Roque ao sul)	Baixa diversidade de espécies com grandes colônias arredondadas de <i>S. stellata</i> responsáveis por 80% da massa construtora. Recife de Maracajaú com baixa diversidade, mas com dominância de <i>P. caribaeorum</i> e <i>S. stellata</i> . Grandes colônias de <i>Siderastrea</i> spp., entre 2 e 8 m de profundidade no Parracho de Pirangi.	S. stellata como principal espécie construtora nos Parrachos de Maracajaú (Feitosa et al., 2002). Maida & Ferreira (2006) encontraram dominância de 100% de S. stellata em Maracajaú. Maida & Ferreira (1997) consideraram S. stellata a principal espécie construtora no Parracho de Pirangi.
Fernando de Noronha	Pequenas colônias de <i>S. stellata</i> com aproximadamente 5 cm de diâmetro. Espécie não apresenta papel construtor.	Espécie se distribui com grande abundância na baía do Sueste, com colônias de até 10cm de diâmetro (Maida et al 1995)
Atol das Rocas	Pequenas colônias de <i>S. stellata</i> com aproximadamente 5 cm de diâmetro.	Echeverría et al (1997) indicaram a dominância de <i>S. stellata</i> na zona rasa. Principal espécie representante dos corais duros (Longo et al, 2015). Maida & Ferreira (2006) encontraram dominância de 100% de <i>S. stellata</i> .
Recife (PE) e arredores (de Capibaribe ao Suape)	Espécie dominante na região do Capibaribe e mais ao sul, em Candeias, onde constituía 80% da massa construída. Destacou-se a abundância de <i>S. stellata</i> desde Olinda à Boa Viagem. Registradas ocorrências de <i>S. stellata, F. gravida</i> e <i>P. caribaeorum</i> na região do Suape.	Costa et al (2014) registraram apenas <i>S. stellata</i> e <i>P. variabilis</i> após a construção de Porto do Suape.
Porto de Galinhas	Elevada abundância de <i>S. stellata</i> , acompanhada de <i>Montastrea cavernosa</i> e <i>Millepora</i> spp.	Segundo Barradas et al. (2010), os corais mais abundantes atualmente são S. stellata, Mussismilia hispida, M. cavernosa, F. gravida e Agaricia humilis.
Tamandaré (PE) à Paripueira (AL) – APA Costa dos Corais – e região ao sul até o Pontal do Peba	Atividade de <i>Siderastrea</i> no nível dos sedimentos e, em alguns pontos (Praia de Campas), estabelecidas em substrato móvel. Estimou cobertura viva de corais de 25%.	Reef Check Brasil estimou em 4% de cobertura de corais para a região nas proximidades de Tamandaré trinta anos depois (Ferreira e Maida, 2006).
	Pontal do Peba (AL) com <i>S. stellata</i> como espécie dominante.	
-------------------------------------	--	--
Baía de Todos os Santos (BA)	Colônias de aproximadamente 1,5 m de diâmetro, formados por <i>M. alcicornis</i> , <i>M. cavernosa</i> , <i>Mussimilia</i> <i>braziliensis</i> e <i>S. stellata</i> . Contabilizou 11 espécies de corais escleractíneos e hidrocorais.	Na BTS situam-se dezenas de recifes que somam mais 30 km ² de área recifal. Ocorrência de 20 das 22 espécies nativas descritas para a costa leste (Menezes et al. 2013).
Região de Ilhéus e Abrolhos (BA)	Em Ilhéus, observou <i>S. stellata</i> como principal espécie construtora, compondo 80% do volume total. Em Abrolhos, com a alta diversidade e cobertura coralínea, <i>S. stellata</i> teve seu papel construtor apagado. Ainda assim, o complexo recifal de Abrolhos seria provavelmente o local da maior população dessa espécie.	Abrolhos seria o local da maior população dessa espécie (Castro, 1994), e em que ela também se encontraria dominante em relação a fauna de corais (Pitombo et al, 1988; Kikuchi & Leão, 1998).
Região do Cabo Frio (RJ)	"Oásis coralíneo", com abundância inesperadamente alta de corais (<i>M. hispida</i> , <i>S. stellata</i> e <i>Porites branneri</i>).	Em Búzios, estariam as maiores colônias da espécie já reportadas, chegando a 1,70m (Lins de Barros et al., 2003), com abundância de 46% de cobertura na Enseada da Tartaruga (Oigman-Pszczol et al., 2004). Em Arraial do Cabo, <i>S. stellata</i> é o coral massivo mais abundante (Lima & Coutinho, 2016). Estima-se uma perda de cobertura dos corais <i>S. stellata</i> e <i>M. hispida</i> e o hidrocoral <i>M. alcicornis</i> entre 50 e 70% (Rogers et al. 2014).

Siderastrea stellata (Siderastreidae: Siderastrea) é uma espécie escleractinia zooxantelada e até 2017 considerada endêmica das águas brasileiras, ocorrendo do Parcel do Manoel Luiz (00 ° 46'S, 44 ° 15'W) a Arraial do Cabo (22 ° 57'S, 42 ° 01'W). Apesar disto, a espécie foi também registrada no Golfo do México (García et al, 2017). E, como também observado inúmeras vezes por Laborel (1970), em certas localidades ao longo de sua distribuição, *S. stellata* é um grande construtor de recifes e uma espécie dominante em comunidades bentônicas de águas rasas (Leão et al. 2003). No geral, é considerada uma das principais espécies de corais construtores no Brasil (Echeverría et al., 1997; Leão et al., 1997). Além de contribuir para a consolidação da estrutura recifal, representa um grupo com ampla distribuição ambiental e alta resistência ao estresse ambiental (Leão, 1986; Leão et al. 2003). Aliás, é comumente observada no platô recifal onde costumam ocupar poças e áreas semi-expostas (Laborel, 1967; Neves, 2004).

A espécie é constituída de colônias massivas, característica que pode ser vantajosa em substratos horizontais (Goreau, 1959) e possui uma alta resistência a variações de temperatura, salinidade e sedimentação (Hartt apud Laborel, 1970), além de ser encontrado em uma grande amplitude de profundidade (0 a 60 m) (Leão et al. 2003, Segal & Castro, 2000). As características reprodutivas exibidas por S. stellata também podem ser vistas como uma de suas adaptações para tolerar as condições estressantes de recifes rasos (Lins de Barros et al, 2003). Em termos gerais, espécies incubadoras, como S. stellata, parecem estar bem adaptadas para ocupar habitats instáveis (Szmant, 1986). Altas taxas de assentamento podem ser alcançadas através de sua estratégia reprodutiva de produzir poucos, porém grandes oócitos (Lins de Barros et al, 2003), ou seja, sua estratégia de história de vida é caracterizada por reprodução rápida por incubação e tamanho de colônia menor. Suas características funcionais estão relacionadas a uma estratégia ruderal que permite colonizar oportunisticamente habitats perturbados (Darling et al., 2012). Assim, a elevada abundância que caracteriza a espécie ao longo de toda a costa brasileira não se deve apenas à sua alta tolerância a estresses ambientais como temperatura, turbidez moderada, sedimentação e salinidade, mas também sua capacidade de colonizar facilmente o substrato rochoso (Laborel 1970; Lins de Barros & Pires, 2006)

Apesar de ser considerada uma espécie resiliente e com plasticidade para se aclimatar a ambientes variáveis e até mesmo extremos, neste ponto traremos alguns dos impactos relacionados à sedimentação e temperatura – os dois dos principais fatores relacionados a impactos severos aos corais – nos corais escleractíneos e, em seguida, discutiremos as respostas biológicas observadas em *S. stellata* já descritas na literatura disponível.

Os sedimentos estão altamente relacionados com a degradação dos recifes de coral em todo o mundo e a sedimentação, que é um dos impactos mais bem estudados, é considerada uma das principais causas de estresse para as comunidades de corais, podendo afetar os corais de três maneiras diferentes: fotossinteticamente, fisicamente e quimicamente (Rogers, 1990; Storlazzi et al., 2015). A alta deposição de sedimentos e a turbidez reduzem a entrada luz disponível para a fotossíntese dos corais. Como a maioria dos corais construtores de recifes obtém a maioria de suas necessidades nutricionais por meio da translocação de metabólitos de seus parceiros fotossintéticos (Muscatine et al, 1981), os corais respondem aumentando as concentrações de clorofila e a eficiência fotossintética, bem como diminuindo a saturação da irradiância (Anthony & Fabricius 2000; Anthony & Hoegh-Guldberg 2003; Philipp & Fabricius 2003; Piniak & Storlazzi 2008). Assim, a energia fotossintética disponível para o crescimento ou reprodução dos corais é reduzida (Storlazzi et al., 2015), ou seja, qualquer redução na qualidade e/ou quantidade de luz disponível afetará a nutrição, crescimento, reprodução e distribuição de profundidade. Bak (1978) relatou taxas de crescimento de coral reduzidas resultantes da diminuição dos níveis de luz disponíveis para corais devido à sedimentação. Além disso, grandes quantidades de sedimentos podem aumentar a mortalidade e o branqueamento (Tunala et al., 2019) - por meio do favorecimento do crescimento de macroalgas que competem por espaço com corais construtores (Monteil et al, 2020).

É importante notar que a urbanização pode ser considerada uma das principais causas da sedimentação antropogênica (Dodge & Vaisnys, 1977; Kleypas, 1996; Anthony e Larcombe, 2000). Amplamente, os agentes antropogênicos também muito comuns de degradação dos recifes de coral estão diretamente relacionados à turbidez da água, principalmente devido ao escoamento superficial e ao turismo (Leão, 1996; Leão et al., 2016).

Como citado, o turismo e a urbanização têm sido considerados agentes antropogênicos de forte influência nas taxas de sedimentação. Tunala (2016) observou as taxas de sedimentação em Arraial do Cabo – município que tem o turismo como atividade fundamental – e determinou sua taxa de deposição em diferentes períodos do ano, bem como as características granulométricas do material. Em seguida, realizou experimentos a fim de obter respostas a respeito da recuperação de colônias de *S. stellata* ao longo de determinado período, simulando algumas das condições observadas no campo (Tunala et al., 2019). Os resultados de sua pesquisa demonstraram que, em condições de soterramento total, as colônias de *S. stellata* tiveram déficits no seu rendimento fotossintético a partir do quarto dia de tratamento. Essa tendência teve um efeito sinergético com as temperaturas nas quais as amostras estavam

submetidas. Assim, organismos que foram submetidos à maior intensidade de sedimentação e maiores temperaturas não puderam se recuperar, atingindo esta condição aos seis dias de teste e oito dias de teste para temperaturas médias e máximas, respectivamente, exibindo danos irreversíveis. Por outro lado, observou-se que as temperaturas mais baixas foram um fator atenuante para tal ameaça e, sugeriu-se que o fator aclimatação (às temperaturas locais) e sinergismo foram fundamentais para que os panoramas supracitados fossem alcançados. Complementarmente, quando submetida às taxas de sedimentação ou soterramento mais amenas, *S. stellata* apresentou respostas por meio de mecanismos compensatórios em que as regiões livres de sedimento da colônia aumentaram sua performance fotossintética (Tunala et al., 2019). Longo et al (2020) caracterizou esta compensação como uma adaptação do coral à ambientes marginais.

Um outro aspecto interessante a ser abordado aqui trata-se da análise que pode ser feita quando comparamos os dados populacionais de *S. stellata* descritos por Lima & Coutinho (2016) e as taxas de sedimentação e granulométricas registradas por Tunala (2016). Ambos os trabalhos observaram os respectivos aspectos nos mesmos pontos da área de estudo, localizados na Baía de Arraial do Cabo: Farol (Guriri), Pedra Vermelha, Saco do Anequim, Enseada dos Cardeiros e Enseada do Forno. Em um primeiro olhar, destacam-se os dados relativos ao Forno: Lima & Coutinho (2016) encontraram a menor porcentagem de cobertura para *S. stellata* (4,7%), enquanto Tunala (2016) obteve a maior proporção de sedimentos finos, isto é, argila e silte, alcançando em torno de 60% da composição granulométrica total no local. Isto pode nos dizer a respeito da estratégia de *S. stellata* em ambientes de sedimentação fina, a qual pode causar danos como asfixia na colônia devido as características físico-químicas do material depositado. De acordo com Weber et al (2006), sedimentos do tamanho de lodo e ricos em nutrientes podem estressar os corais mesmo após uma exposição curta (<36h) devido a processos microbianos que levam à redução de oxigênio e à formação de sulfeto de hidrogênio tóxico, enquanto sedimentos grossos afetam os corais em menor grau.

Em contrapartida, se considerarmos os dados da Pedra Vermelha, iremos observar os maiores valores de diâmetro médio (14,4 cm), diâmetro máximo em 95% das amostras (33,7 cm) e maior diâmetro (41,6 cm) (Lima & Coutinho, 2016), ao mesmo tempo que Tunala (2016) observou o menor peso total de sedimentação acumulada (8,4g), ou seja, as maiores colônias de *S. stellata* no ponto de menores taxas de sedimentação.

Diante dos fatos apresentados, pode-se afirmar que a resistência de *S. stellata* à estresses crônicos fazem dela um bioindicador de perturbações ambientais em comunidades coralíneas

marginais (Soares et al., 2021). Barros et al (2021) destacaram, ainda, que recifes sob múltiplas pressões (principalmente sedimentação e temperatura) poderiam apresentar até 76% de cobertura de colônias de *S. stellata* branqueadas e que os recifes marginais podem ser habitats simplificados, compostos por populações de corais monoespecíficos e macroalgas morfogicamente simples adaptadas às pressões atuais, mas sua sobrevivência a longo prazo seria improvável devido às mudanças climáticas.

Sedimentação juntamente às ondas de calor no mar e consequente aumento das temperaturas podem promover efeitos sinergéticos no branqueamento de corais (Hughes et al, 2018), além dessas condições subótimas poderem levar à simplificação e baixa complexidade de recifes e ambientes coralíneos, que são geralmente compostos por poucas espécies estresse-tolerantes (Heery et al., 2018). Isto é de fundamental relevância para a discussão que vem sendo proposta ao longo dessa tese: múltiplos estressores podem exercer papéis diferentes, conforme o cenário em questão e as pressões ambientais nos organismos em podem ser críticos para a definição de uma condição de resiliência e/ou potencial aclimatação, bem como a duração do(s) estresse(s) podem ser determinantes para a falência do coral. Neste sentido, ter uma visão ampla e multifacetada dos potenciais agressores é substancial para alcançar-se análises mais apuradas dos riscos ambientais. Da mesma maneira, realizar observação de múltiplos fatores e lançar mão de estudos multi e transdisciplinares são cada vez mais necessários para antecipar as tendências futuras na ecologia e conservação de ambientes coralíneos.

Nas últimas décadas, as temperaturas têm geralmente estado acima da média nos oceanos devido às tendências de aquecimento (Hughes et al., 2018a). A frequência observada e a escala de tais pressões estão aumentando e, como resultado, a estrutura e a dinâmica dos recifes tropicais estão sendo comprometidas globalmente, com o branqueamento de corais e a mortalidade em massa sendo resultados comuns desses eventos (Hughes et al., 2018b). No geral, houve um aumento na temperatura superficial do mar em todas as quatro regiões de recifes brasileiras nos últimos 39 anos (Soares et al., 2022). Em casos especialmente críticos, mais de 60% das colônias de corais de um recife foram branqueadas (Leão et al., 2016; Soares, 2020).

Os peculiares recifes de águas rasas do Oceano Atlântico Sudoeste Tropical prosperaram em condições consideradas subótimas (por exemplo, turbidez moderada, maior nível de nutrientes e ressuspensão de sedimentos) sob a ótica dos recifes de coral clássicos. Recentemente, surgiua hipótese de que esses recifes marginais fornecem um refúgio para as mudanças climáticas dos impactos naturais e antrópicos (Soares et al., 2021).

Apesar disto, a literatura científica vem relatando que, ao longo de 26 anos (1994 a 2020), eventos de branqueamento afetaram 26 espécies de escleractíneos, hidrocorais, octocorais e zoantídeos em recifes nos últimos no Atlântico sudoeste tropical do Brasil. Recentemente, ondas de calor intensas em 2019 e 2020 provocaram taxas de mortalidade relativamente altas em muitas espécies-chave de corais, quando comparadas com os anos anteriores das duas décadas destacadas (Soares et al, 2021). E este evento de branqueamento pôde ser também registrado no "oásis coralíneo" em 2019.

Durante os meses de Janeiro a Março de 2019, foram monitorados os corais da Enseada do Forno em Arraial do Cabo. Foram observados, por meio de registros fotográficos, colônias de *S. stellata* apresentando dois padrões de branqueamento (Figura 1a e 1b). Nestes meses, segundo Santos et al (2021), foram identificadas anomalias térmicas da ordem de 1,0 a 2,0°C no local. Os dados de temperatura também foram monitorados durante o presente estudo e serão apresentados em detalhes no Capítulo 3 da tese, o qual não está inserido neste documento, como já informado anteriormente.

Ainda segundo Santos et al (2021), na área de estudo foi registrada a presença de branqueamento forte e fraco. De acordo com os autores, as taxas de branqueamento registradas na ocasião foram de 76% no total de colônias monitoradas. Apesar disto, os autores não registraram branqueamento para *S. stellata* e hipotetizaram que a ausência de danos na espécie ocorreu em função de sua capacidade de suportar anomalias térmicas. Esta capacidade poderia estar vinculada à associação com a zooxantela *Cladocopium* sp., tolerante à temperature (Karako-Lampert et al., 2004, Sassi et al., 2014).



Figura 1. Colônias de *S. stellata* registradas na Enseada do Forno, em Arraial do Cabo (RJ, Brasil), em fevereiro de 2019. Dois padrões podem ser observados, em que em 1a as colônias

apresentam um padrão de pigmentação rosado antes de atingir o branqueamento. Este mesmo padrão pode ser observado nas colônias estudadas no capítulo 3 deste documento, em Fernando de Noronha. Em contraposição, a figura 1b apresenta a mesma pigmentação das áreas da colônia saudável, no entanto com uma aparente menor concentração de pigmentos ou zooxantelas por área de tecido.

Os eventos de calor do oceano impactaram significativamente os ecossistemas de recifes de coral em todo o mundo nas últimas décadas, causando o branqueamento generalizado de corais e a degradação de recifes (Baker et al., 2008; Hughes et al., 2017; Lough e Wilkinson, 2017). Os fatores críticos na determinação da severidade do branqueamento referem-se à magnitude e a duração do estresse térmico. A mortalidade de corais pode ocorrer onde o estresse térmico é severo, prolongado ou onde a frequência de ocorrência não permite tempo de recuperação suficiente entre os eventos (Baker et al., 2008). As temperaturas elevadas do oceano também podem aumentar o risco de surtos de doenças de coral (Bruno et al., 2007), explosões populacionais de espécies invasoras marinhas e mudanças na composição de espécies do ecossistema (Coles et al., 2006; Oliver et al., 2018; Babcock et al., 2019). Segundo Soares et al (2021), juntamente com as mudanças climáticas em grande escala, como as ondas de calor, a pesca, urbanização, desastres de mineração, derramamentos de óleo, aumento da sedimentação, aumento do aquecimento e de detritos marinhos, contaminação por efluentes domésticos, agrícolas e industriais e introdução de espécies invasivas são provavelmente as pressões mais severas sobre os recifes brasileiros atualmente.

Prevê-se que o estresse de temperatura ocorra com maior frequência e intensidade nos próximos anos ao longo da costa brasileira (Magris et al., 2015). A maior frequência e duração dessas pressões em grande escala iminentes (Skirving et al., 2019) podem prejudicar a saúde dos recifes marginais.

Referências

Anthony, K. R., & Fabricius, K. E. (2000). Shifting roles of heterotrophy and autotrophy in coral energetics under varying turbidity. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., *252*(2), 221-253.

Anthony, K. R. N., & Hoegh-Guldberg, O. (2003). Variation in coral photosynthesis, respiration and growth characteristics in contrasting light microhabitats: an analogue to plants in forest gaps and understoreys?. Funct. Ecol., 246-259.

Anthony, K. R. N., & Larcombe, P. (2000). Coral reefs in turbid waters: sedimentinduced stresses in corals and likely mechanisms of adaptation. In Proc 9th Int Coral Reef Symp (Vol. 1, pp. 239-244).

Babcock, R. C., Thomson, D., Haywood, M., Vanderklift, M., Pillans, R., Rochester, W., et al. (2017). Multi-Year Coral Bleaching Episode in NW Australia and Associated Declines in Coral Cover, Pilbara Marine Conservation Partnership – Final Report. Brisbane, OLD: CSIRO Oceans and Atmosphere, 472–491.

Baird AH, Marshall PA (2002) Mortality, growth and reproduction in scleractinian corals following bleaching on the Great Barrier Reef. Mar Ecol Prog Ser 237:133–141.

Bak, R. P. (1978). Lethal and sublethal effects of dredging on reef corals. Mar. Pollut. Bull., 9(1), 14-16.

Baker, A. C., Glynn, P. W., and Riegl, B. (2008). Climate change and coral reef bleaching: an ecological assessment of long-term impacts, recovery trends and future outlook. Estuar. Coast. Shelf Sci. 80, 435–471. doi:10.1016/j.ecss.2008.09.003.

Barradas, J.I.; Amaral,F.D.; Hernández,M.I.M.; Montes,M.J.F.; Steiner,A.Q. Spatial distribution of benthic macroorganisms on reef flats at Porto de Galinhas Beach (northeastern Brazil), with special focus on corals and calcified hydroids. Biotemas, v.23 n.2 p. 61-67, 2010.

Barros, Y., Lucas, C. C., & Soares, M. O. (2021). An urban intertidal reef is dominated by fleshy macroalgae, sediment, and bleaching of a resilient coral (Siderastrea stellata). Mar. Pollut. Bull., 173, 112967.

Bruno, J. F., Selig, E. R., Casey, K. S., Page, C. A., Willis, B. L., Harvell, C. D., et al. (2007). Thermal stress and coral cover as drivers of coral disease outbreaks. PLoS Biol. 5:1220–1227.

Carleton, J. H., & Sammarco, P. W. (1987). Effects of substratum irregularity on success of coral settlement: quantification by comparative geomorphological techniques. Bull. Mar. Sci., 40(1), 85-98.

Castro CB. Corals of southern Bahia. Corals of Southern Bahia. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro. 1994:161-76.

Castro, C. B., & Pires, D. O. (2001). Brazilian coral reefs: what we already know and what is still missing. Bull. Mar. Sci., *69*(2), 357-371.

Coles, S. L., Kandel, F. L. M., Reath, P. A., Longenecker, K., Eldredge, L. G., and Eldredge, L. G. (2006). Rapid assessment of nonindigenous marine species on coral reefs in the main Hawaiian Islands. Pac. Sci. 60, 483–507. doi: 10.1353/psc.2006.0026.

Connell JH (1973) Population ecology of reef-building corals. In: Jones OA, Endean R (eds) Biology and geology of coral reefs. Academic Press, London, p 271–324

Correia, L. F. D. C. (2016). Padrão de branqueamento de Siderastrea stellata (Verril, 1868) em dois complexos recifais areníticos do Atlântico Sul (Bachelor's thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Norte).

Costa D.L., Santos A.M., da Silva A.F., Padilha R.M., Nogueira V.O., Wanderlei E.B., Bélanger D., Gomes P.B., Pérez C.D.(2014). Biological impacts of the port complex of Suape on benthic reef communities (Pernambuco–Brazil). J. Coast. Res., 30(2):362-70.

Cruz, I., Kikuchi, R. K., & Leão, Z. M. (2008). Use of the video transect method for characterizing the Itacolomis reefs, eastern Brazil. Braz. J. Oceanogr., *56*, 271-280.

Darling, E. S., Alvarez-Filip, L., Oliver, T. A., McClanahan, T. R., & Côté, I. M. (2012). Evaluating life-history strategies of reef corals from species traits. Ecol. Lett., *15*(12), 1378-1386.

Dodge, R. E., & Vaisnys, J. R. (1977). Coral populations and growth patterns: responses to sedimentation and turbidity associated with dredging. J. Mar. Res., *35*(4), 715.

Echeverría, C. A., Pires, D. O., Medeiros, M. S., & Castro, C. B. (1997). Cnidarians of the Atol das rocas, Brazil. In Proc 8th Int Coral Reef Symp (Vol. 1, pp. 443-446).

Feitosa, C. V., Pimenta, D. A. S., & Araújo, M. E. D. (2002). Ictiofauna recifal dos Parrachos de Maracajaú (RN) na área dos flutuantes: inventário e estrutura da comunidade.

Ferreira BP, Maida M. Monitoramento dos recifes de coral do Brasil. Brasília, DF: MMA, Secretaria de Biodiversidade e Florestas; 2006.

García NAC, Campos JE, Musi JLT, et al (2017) Comparative molecular and morphological variation analysis of Siderastrea (Anthozoa, Scleractinia) reveals the presence of Siderastrea stellata in the Gulf of Mexico. Biol Bull 232:58–70. doi: 10.1086/691788

Gasparini, J. L., Floeter, S. R., Ferreira, C. E. L., & Sazima, I. (2005). Marine ornamental trade in Brazil. Biodivers. Conserv., *14*(12), 2883-2899.

Heery, E. C., Hoeksema, B. W., Browne, N. K., Reimer, J. D., Ang, P. O., Huang, D., ... & Todd, P. A. (2018). Urban coral reefs: Degradation and resilience of hard coral assemblages in coastal cities of East and Southeast Asia. Mar. Pollut. Bull., *135*, 654-681.

Hughes, T. P., Kerry, J. T., Álvarez-Noriega, M., Álvarez-Romero, J. G., Anderson, K. D., Baird, A. H., et al. (2017). Global warming and recurrent mass bleaching of corals. Nature 543, 373–377.

Hughes, T.P., Anderson, K.D., Connolly, S.R., Heron, S.F., Kerry, J.T., Lough, J.M., Baird, A.H., Baum, J.K., Berumen, M.L., Bridge, T.C., Claar, D.C., Eakin, C.M., Gilmour, J.P., Graham, N.A.J., Harrison, H., Hobbs, J.P.A., Hoey, A.S., Hoogenboom, M., Lowe, R.J., McCulloch, M.T., Pandolfi, J.M., Pratchett, M., Schoepf, V., Torda, G., Wilson, S.K., 2018. Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the Anthropocene. Science (80-359, 80–83. <u>https://doi.org/10.1126/science.aan8048</u>.

Hughes, T. P., Kerry, J. T., Baird, A. H., Connolly, S. R., Dietzel, A., Eakin, C. M., ... & Torda, G. (2018). Global warming transforms coral reef assemblages. Nature, *556*(7702), 492-496.

Johnston, E. C., Counsell, C. W., Sale, T. L., Burgess, S. C., & Toonen, R. J. (2020). The legacy of stress: Coral bleaching impacts reproduction years later. Funct. Ecol., 34(11), 2315-2325.

Karako-Lampert, S., Katcoff, D. J., Achituv, Y., Dubinsky, Z., & Stambler, N. (2004). Do clades of symbiotic dinoflagellates in scleractinian corals of the Gulf of Eilat (Red Sea) differ from those of other coral reefs?. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., *311*(2), 301-314.

Kelmo, F., & Attrill, M. J. (2001). Cnidarian community structure of coastal reefs from northern Bahia, Brazil. Bull. Mar. Sci., *69*(2), 547-557.

Kikuchi, R. K. P., & De Andrade Nery Leao, Z. M. (1998). The effects of Holocene sea level fluctuation on reef development and coral community structure, Northern Bahia, Brazil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, *70*(2), 159-171.

Kleypas, J. A. (1996). Coral reef development under naturally turbid conditions: fringing reefs near Broad Sound, Australia. Coral Reefs, *15*(3), 153-167.

Laborel J. A revised list of Brazilian scleractinian corals and description of a new species. Peabody Museum of Natural History; 1967.

Laborel, J. (1970). Les peuplements de madréporaires des côtes tropicales du Brésil (Doctoral dissertation, Université d'Abidjan).

Laborel-Deguen, F., Castro, C.B., Nunes, F. and Pires, D.O., 2019. Recifes brasileiros: o legado de Laborel.

Leão, Z.M.A.N. 1986. Guia para identificação dos corais do Brasil. PPPG/UFBA, Salvador, 57p.

Leão ZM, Araújo TM, Nolasco MC. (1988). The coral reefs off the coast of eastern Brazil. In Proc 6th Int Coral Reef Symp (Vol. 1, pp. 339-347).

Leão, Z. M. A. N., & Ginsburg, R. N. (1997). Living reefs surrounded by siliciclastic sediments: the Abrolhos coastal reefs, Bahia, Brazil. In Proc 8th Int Coral Reef Symp (Vol. 2, pp. 1767-1772).

Leão Z. M. A. N, Kikuchi R., Testa V (2003) Corals and coral reefs of Brazil. Lat Am Coral Reefs 1:9–52.

Leão, Z. M., Kikuchi, R. K., Ferreira, B. P., Neves, E. G., Sovierzoski, H. H., Oliveira, M. D., ... & Johnsson, R. (2016). Brazilian coral reefs in a period of global change: A synthesis. Braz. J. Oceanogr., *64*, 97-116.

Lima, L. F. O., & Coutinho, R. (2016). The reef coral Siderastrea stellata thriving at its range limit: population structure in Arraial do Cabo, southeastern Brazil. Bull. Mar. Sci., *92*(1), 107-121.

Lins de Barros, M. M., Castro, C. B., Pires, D. O., & Segal, B. (2000). Coexistence of reef organisms in the Abrolhos Archipelago, Brazil. Revista de Biología Tropical, *48*(4), 741-747.

Lins de Barros M. M.; Pires D. O. & Castro, C. B. 2003. Sexual reproduction of the Brazilian reef coral Siderastrea stellata Verrill, 1868 (Anthozoa, Scleractinia). Bull. Mar. Sci., 73:713-724.

Lins de Barros M. M., & Pires, D. D. O. (2006). Colony size-frequency distributions among different populations of the scleractinan coral Siderastrea stellata in Southwestern Atlantic: implications for life history patterns. Braz. J. Oceanogr., *54*, 213-223.

Longo, G. O., Morais, R. A., Martins, C. D. L., Mendes, T. C., Aued, A. W., Cândido, D. V., ... & Floeter, S. R. (2015). Between-habitat variation of benthic cover, reef fish assemblage and feeding pressure on the benthos at the only atoll in South Atlantic: Rocas Atoll, NE Brazil. PloS One, 10(6), e0127176.

Longo, G. O., Correia, L. F., & Mello, T. J. (2020). Coral recovery after a burial event: insights on coral resilience in a marginal reef. Mar. Biodivers., *50*(6), 1-6.

Lough, J., & Wilkinson, C. (2017). Coral Reefs and Coral Bleaching. Oxford Bibliographies in Environmental Science, ed. E. Wohl (New York, NY: Oxford University Press). doi:10.9780199363445-0080.

Magris, R.A., Heron, S.F., Pressey, R.L., 2015. Conservation planning for coral reefs accounting for climate warming disturbances. PloS One 10, 1–26. <u>https://doi.org/</u>10.1371/journal.pone.0140828.

Maida, M., Ferreira, B. P., & Bellini, C. (1995). Avaliação preliminar do recife da Baía do Sueste, Fernando de Noronha, com ênfase nos corais escleractíneos. Bol. Tec. Cient, 3, 37-47.

Maida, M.; Ferreira, B.P. (1997). Coral reefs of Brazil: Overview and field guide. In: Proc. 8th Int. Coral Reef Sym., 1, 263–274.

Matthews-Cascon, H., & da Cruz Lotufo, T. M. (2006). Biota marinha da costa oeste do Ceará (Vol. 24). Brasília: Ministério do Meio Ambiente.

Menezes, N. M. D., Neves, E. G., Barros, F., Kikuchi, R. K. P. D., & Johnsson, R. (2013). Intracolonial variation in Siderastrea de Blainville, 1830 (Anthozoa, Scleractinia): taxonomy under challenging morphological constraints. Biota Neotrop., *13*(1), 108-116.

Muscatine, L., R. McCloskey, L., & E. Marian, R. (1981). Estimating the daily contribution of carbon from zooxanthellae to coral animal respiration 1. L&O, 26(4), 601-611.

Nakamura, T., & van Woesik, R. (2001). Water-flow rates and passive diffusion partially explain differential survival of corals during the 1998 bleaching event. Mar. Ecol. Prog. Ser., 212, 301–304. <u>https://doi.org/10.3354/meps212301</u>

Neumann-Leitão, S.; Koening, M.L.; Macedo, S.J..; Medeiros, C.; Muniz, K., and Feitosa, F.A.N., 1999. Plankton disturbance at Suape estuarine area (Pernambuco, Brazil) after a Port Complex implantation. In: Uso, J.L. and Brebbia, C.A. (eds.), Second International Conference on Ecosystems and Sustainable Development, Greece. Boston: WIT Press, pp. 47–56.

Neves, E.G. 2004. Complexo Siderastrea: espécies distintas? Significado da variabilidade do gênero Siderastrea de Blainville, 1830 (Anthozoa: Scleractinia) no Brasil. Universidade de São Paulo, São Paulo, Ph.D. Thesis.

Oigman-Pszczol, S. S., Figueiredo, M. A. D. O., & Creed, J. C. (2004). Distribution of benthic communities on the tropical rocky subtidal of Armação dos Búzios, Southeastern Brazil. Mar. Ecol., *25*(3), 173-190.

Oliver, E. C. J., Donat, M. G., Burrows, M. T., Moore, P. J., Smale, D. A., Alexander, L. V., et al. (2018). Longer and more frequent marine heatwaves over the past century. Nat. Commun. 9:3732. doi: 10.1038/s41467-018-03732-9.

Philipp, E., & Fabricius, K. (2003). Photophysiological stress in scleractinian corals in response to short-term sedimentation. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 287(1), 57-78.

Piniak, G. A., & Storlazzi, C. D. (2008). Diurnal variability in turbidity and coral fluorescence on a fringing reef flat: Southern Molokai, Hawaii. Estuar. Coast. Shelf Sci., 77(1), 56-64.

Pitombo, F. B., Ratto, C. C., & Belém, M. J. C. (1988). Species diversity and zonation pattern of hermatypic corals at two fringing reefs of Abrolhos Archipelago, Brazil. In Proc 6th Int Coral Reef Symp (Vol. 2, pp. 817-820).

Rogers, C. S. (1990). Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. Mar. Ecol. Prog. Ser. Oldendorf, *62*(1), 185-202.

Rogers, R., de Oliveira Correal, G., De Oliveira, T. C., De Carvalho, L. L., Mazurek, P., Barbosa, J. E. F., ... & Ferreira, C. E. L. (2014). Coral health rapid assessment in marginal reef sites. Mar. Biol. Res., *10*(6), 612-624.

Santos, L. A., da Silva, B. C. A., Silva, K. C. R., dos Santos, R. C., de Sousa, E. M., de Azeredo Muniz, R., & Barbosa, A. B. (2021). Branqueamento de corais e outros cnidários bentônicos no costão rochoso da Praia do Forno (Arraial do Cabo, RJ) durante as anomalias térmicas das águas superficiais do oceano ocorridas nos meses de fevereiro e maio de 2019. Vértices (Campos dos Goitacazes), *23*(2), 560-579.

Sassi, C. F. C., Sassi, R, Gorlach-Lira, K., Lima, R. C. P. (2014). Pigmentation patterns of Siderastreastellata Verrill, 1868 (Cnidaria, Scleractinia) from coastal reefs in Northeastern Brazil and its relation with zooxanthellae and other microsymbionts. Pan. Am. J. Aquat. Sci., v. 9, n. 3, p. 207-222.

Segal, B., & Castro, C. B. (2001). A proposed method for coral cover assessment: a case study in Abrolhos, Brazil. Bull. Mar. Sci., *69*(2), 487-496.

Skirving, W.J., Heron, S.F., Marsh, B.L., Liu, G., De La Cour, J.L., Geiger, E.F., Eakin, C. M., 2019. The relentless march of mass coral bleaching: a global perspective of changing heat stress. Coral Reefs 38, 547–557. https://doi.org/10.1007/s00338-019-01799-4.

Soares, M. O. (2020). Marginal reef paradox: A possible refuge from environmental changes?. Ocean Coast. Manag., *185*, 105063.

Soares, M. O., Rossi, S., Gurgel, A. R., Lucas, C. C., Tavares, T. C. L., Diniz, B., ... & Alvarez-Filip, L. (2021). Impacts of a changing environment on marginal coral reefs in the Tropical Southwestern Atlantic. Ocean Coast. Manag., *210*, 105692.

Soares, M.O., Matos, E., Diniz, B., Paiva, S.V., Gurgel, A., Lucas, C.C., Freitas, J.E.P., Teixeira, C.E.P., Guerra, R.G.P., Barros, E.L., Kitahara, M., Capel, K.C.C., Cotovicz Jr., L.C., Cruz, I., Rabelo, E.F., 2022. Climate change and local human impacts threaten Brazilian coral reefs. In: Brazilian Coral Reefs. Springer Nature, Switzerland.

Storlazzi, C. D., Norris, B. K., & Rosenberger, K. J. (2015). The influence of grain size, grain color, and suspended-sediment concentration on light attenuation: Why fine-grained terrestrial sediment is bad for coral reef ecosystems. Coral Reefs, *34*(3), 967-975.

Szmant, A. M. (1986). Reproductive ecology of Caribbean reef corals. Coral reefs, 5(1), 43-53.

Tunala, Layla Poubel. Efeitos da sedimentação na performance fotossintética do coral recifal Siderastrea stellata Verril 1868: novas ferramentas na avaliação do status de ambientes coralíneos. 76 p. : il. Dissertação (mestrado) – Universidade Federal Fluminense, Niterói, 2016. DOI: <u>http://dx.doi.org/10.22409/PPGDOT .2016.m.10405642750</u>

Tunala, L. P., Tâmega, F. T., Duarte, H. M., & Coutinho, R. (2019). Stress factors in the photobiology of the reef coral Siderastrea stellata. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., *519*, 151188.

Weber, M., Lott, C., & Fabricius, K. E. (2006). Sedimentation stress in a scleractinian coral exposed to terrestrial and marine sediments with contrasting physical, organic and geochemical properties. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., *336*(1), 18-32.

3. Capítulo 2. Invasão alienígena

Os impactos atuais apresentados nos tópicos anteriores se manifestam frequentemente como mudanças no nível das comunidades coralíneas e, em muitos destes ambientes, há uma forte propensão à perda de espécies de corais escleractíneos em função do aumento na dominância de espécies oportunistas e tolerantes ao estresse que colonizam rapidamente após uma perturbação (Mumby, 2009; Bozec e Mumby, 2015).

Neste contexto, serão discutidos algumas das perspectivas das alterações ambientais provocadas pelo avanço das atividades antropogênicas nos ambientes marinhos trazendo aspectos da fotobiologia de *S. stellata*, no que compete sua resiliência. Isto se dará por meio dos dois manuscritos do tipo *short note* que seguem.

3.1. An unusual colonial ascidian (Chordata:Tunicata: Didemnidae) threatening coralline oasis in Southeastern Brazilian coast

Layla Poubel Tunala^{*1,2}; Caroline Rezende Guerra²; Luciana Vieira Granthom-Costa² & Ricardo Coutinho^{1,2}

¹Programa de Pós-Graduação em Dinâmica dos Oceanos e da Terra – DOT, Universidade Federal Fluminense, Av. Gen. Milton Tavares de Souza, 24210-346, Niterói, RJ, Brazil.

²Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira, Departamento de Biotecnologia Marinha, Rua Kioto 253, 28930–000, Arraial do Cabo, RJ, Brazil.

*Corresponding author: laylaptunala@hotmail.com (L.P.Tunala)

Keywords: Didemnum, new occurrence, overgrowing, coral, endemic, bioinvasion.

Abstract

Anthropogenic impacts threaten coral reefs worldwide, these corals are increasingly registered as more fragile as result of multiple pressures, such as port areas considered potential threats to biodiversity. Arraial do Cabo is recognized as the coralline oasis of the southwestern Atlantic due to its high diversity of endemic and native corals. An unusual colonial ascidian overgrowth affecting these corals has been detected. Fast growing Didemnum sp. was registered for the first time in the port area located on the Arraial do Cabo Bay (ACB). Two years later we report the interaction with three native coral species – one is endemic – (Siderastrea stellata, Millepora alcicornis and Mussismilia hispida) and with a Non-Indigenous Marine Species (NIMS) (Tubastraea spp.). Our observations showed that these influences can have negative impact on endemic and native species resilience. In addition, we suggest a broad investigation to evaluate chemical aspects, especially between yellowish Didemnum sp. and Tubastraea spp.

Introduction

The French naturalist Jacques Laborel (1969, updated 2019) described the Cabo Frio region as the coralline oasis of the south-eastern coast of Brazil. At that time, he found high densities of the endemic and native corals Mussismilia hispida (Verrill, 1901), Siderastrea stellata (Verrill, 1868), and Porites branneri (Rathbun, 1888) that were observed between two and eight meters deep followed by Palythoa caribaeorum (Duchassaing & Michelotti, 1860), the hydrozoan Millepora alcicornis (Linnaeus, 1758) and the octocoral Phyllogorgia dilatata (Esper, 1806). This region is considered the southern limit of the spreading of many species, including coral species of the Brazilian coast, which increases the importance of environmental protection of the area (Castro and Pires, 2001). Nevertheless, when compared to past decades, such coral population density has reduced (Rogers et al. 2014), a result of intense exploitation for aquariums, scuba diving activities, vessel traffic or even bioinvasion (Gasparini et al. 2005).

52

Colonial ascidians of Didemnum genus (Tunicata: Ascidiacea: Didemnidae) comprise of a huge number of species, many of them described, as either introduced or invasive in several regions (Shenkar & Swalla 2010; Oliveira et al. 2017; Lambert 2019). They are abundant in many ports around the world and are usually characterized by a rapid growth rate, reaching sexual maturity in only a few weeks, producing planktonic larvae and causing negative effects on the native communities (Lambert 2002). In previous field research robust colonies of yellowish ascidian – similar to the didemnids species (Granthom-Costa et al. 2016) – were observed for the first time in Arraial do Cabo Bay. This unusual colonial ascidian was detected attached to artificial substrates such as cables, piles of debris, fishing tackle and boulders at the Port of Forno. Some of them exhibited a "pendulous growth form" and were overgrowing native and also invasive species. Recently, according to a description (Granthom-Costa 2017) and confirmed by molecular analysis, this colonial ascidian belongs to Didemnum genus and is named here as yellowish Didemnum sp. (Granthom-Costa et al. unpublished data) and confirmed as non-indigenous marine species (NIMS) to Arraial do Cabo Bay.

Biofouling in vessels and oil platforms is the main reason for the introduction of these species in Arraial do Cabo, as there is no ship de-ballasting in the region (López et al. 2020). Nowadays, Port of Forno is used as an auxiliary base for the oil sector, but in the early 2000s this port was used for maintenance and repair of oil platforms and drill ships that were anchored close to ACB. Inspections, carried out during two years in vessels, recorded over 22 species categorized as exotic to Brazilian coast (Ferreira et al. 2006). Of these, only 12 had been previously recorded in Brazil and 10 were identified for the first time in ACB (Granthom Costa et al. unpublished). In 2020, 19 invasive, 76 established and 43 detected NIMS had been confirmed on the Brazilian coast, an increase of 160% in ten years (Teixeira and Creed 2020). With this background, we investigated this new occurrence in Port of Forno and their interaction with native, endemic and also exotic cnidarians species.

Materials and Methods

Study Site

Port of Forno is located in the left side of Anjos Inlet (42° 01 '40 "W - 22° 57' 58" S) at the bottom of Arraial do Cabo Bay. With a 300 meter pier and 250 meter high breakwater, as well as six silos and other storage facilities at the back of the pier. Medium-sized and large ship handling, part of port activities, implies potential impacts such as increase in marine noise, oil fuel spillage or other petroleum products, in addition to exotic species transport and introduction (Lopéz et al. 2020). The breakwater, as well as other structures present in the dock area, shelters a marine community in which NIMS can be observed.

Sampling design

Research in the field was carried out in two different periods – November/2017 to January/2018 and September/2020 – in the breakwater hold at Port of Forno. The sampling methods in situ were based on the Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Program protocols for field surveys on coral reefs (Lang et al. 2010) and adapted for the subtidal zone on rocky reefs in the study area. Horizontal transects (4×40m) were used in order to assess the damage caused by colonial ascidian growth when overgrowing the coral species. Coral-ascidian occurrences were photographed and coral species potentially suffering from this interaction were determined. After that, in 2020, we returned to the sampling site and replicated the method for comparative purposes.

Results and Discussion

During the fieldwork, we registered yellowish Didemnum sp. attached along the 160 meters of breakwater belonging to the Port of Forno complex between two and five meters deep. We also observed colonies of these ascidians overgrowing on three native coral species.

At first we observed on M. hispida, and S. stellata (Fig. 1 and 2). Furthermore we observed, overgrowing on NIMS Tubastraea spp. scleractinian coral (Fig. 3). When we returned to the field in 2020, we detected a new native species suffering from ascidian overgrowth: M. alcicornis hydrozoan (Fig. 4).

In the field we detected yellowish Didemnum sp. overgrowing M. hispida more frequently when compared to other coral species. We also observed different growth patterns on M. hispida which grew from the center of the M. hispida colonies to the edge (Fig. 1a). When there was negative substrate and/or shaded areas, however, growth starting at the base of the colonies was also noticed (Fig 1b). This can be corroborated by the fact that Didemnum spp. larvae prefer to settle on shaded substrates, as research has shown that these larvae have negative phototaxis and positive geotaxis (Fletcher and Forrest, 2011). It is relevant to note that the Mussismilia genus is described in the "Red Book of Brazilian Fauna Threatened with Extinction" as vulnerable (ICMBio 2018). Moreover, we recorded small colonies (< 30cm diameter) of S. stellata affected by the ascidian. This coral species is one of the most important builders in coralline habitats on the Brazilian coast and it is considered a resilient species (Castro and Pires 2001; Laborel-Deguen et al. 2019).



Figure 1. Different growth patterns observed *in situ* between yellowish *Didemnum* sp and *Mussismilia hispida*. Ascidian growth starting at the colony center (a and b) and at the coral base (c) was observed.



Figure 2. Yellowish *Didemnum* sp overgrowing *Siderastrea stellata*, important builders in Brazilian coralline habitats.

In addition to the spatial extension of yellowish Didemnum sp. evidenced in Fig. 3a, it is interesting to clarified that it occurs even where Tubastraea spp. is established. Lages (2012) found steroid and alkaloid production involved in chemical defense by species of the Tubastraea genus. It is well known that the release of secondary metabolites is a mechanism used by slow-growing species to persist or stop the settlement of other organisms (Maida et al., 1995). This competitive ability occurs when there is direct inhibition of one species by another using toxic substances (Whittaker and Feeny 1971). In the same image we demonstrate Tubastraea spp colonies being covered by the ascidian (Fig. 3). When part of the ascidian colonies was removed (Fig. 3c) polyps were detected with regions of limestone skeleton partly exposed, suggesting that the overgrowing of Didemnum sp. has damaged Tubastraea spp tissue. We registered details between these two organisms (Fig. 3b and 3e) and the growing of yellowish Didemnum sp. on the base of the coral colony was easily observed. The first colonies of Tubastraea spp were registered in the 1980s, and since then it has been successfully expanded and colonized several coastal areas in Brazil (Castro and Pires 2001) because it has proven to be a strong

competitor of the native species. Nevertheless, our observations show that the yellowish Didemnum sp. seems to be more aggressive against native and also invasive coral populations.



Figure 3. Interaction between yellowish *Didemnum* sp and *Tubastraea* spp (NIMS) was observed. Rocky shore area covered by yellowish *Didemnum* sp, representing its spatial extension and overgrowth of native and endemic organisms (a). *Didemnum* sp advancing on *Tubastrea* spp polyp base in closer detail (b and e). *Tubastrea* spp colony overgrown by yellowish *Didemnum* sp before (c) and after (d) the ascidian was gently raised. *Tubastrea* spp polyps showed tissue damage and limestone skeleton partly exposed (d).

M. alcicornis is the only branched species found in ACB and has had an important role in the complexity of rock shore communities (Rogers et al. 2014). In 2017, during our first filed observations, yellowish *Didemnum* sp. colonies were not detected overgrowing *M. alcicornis*, but were however registered during the 2020 fieldwork (Fig. 4).



Figure 4. Yellowish *Didemnum* sp overgrowing a *Millepora alcicornis* coral colony (a) and it branches in closer detail (b).

We also recorded an extreme bleaching event in summer/2019 for *S. stellata, M. hispida* and *M. alcicornis* coral species (Tunala et al. unpublished). Considering environmental sensibility – caused by previously mentioned factors including coral bleaching in 2019 summer – and the global climate change scenario, which effect even upwelling events on marginal reefs, invasive ascidians may be another element increasing this potential damage promoting the destabilizing of local biodiversity. Hence, the current scenario is dramatic, because the replacement by this colonial ascidian may change biodiversity and community dynamics in

Arraial do Cabo Bay. Management in order to control and monitor biodiversity loss is both essential and urgent.

Ethical statement

We consciously assure that the manuscript is the authors' own original work, which has not been previously published elsewhere and is not currently being considered for publication elsewhere. Moreover, the paper properly credits the meaningful contributions of co-authors and co-researchers, and on behalf of all authors, the corresponding author states that there is no conflict of interest. This research was carried out with the permission of the competent environmental agency, under license number 49264-1 from the Chico Mendes Institute for Conservation and Biodiversity (ICMBio).

Reference List

Castro CB and Pires DO (2001) Brazilian coral reefs: What we already know and what is still missing. Bull Mar Sci 69(2):357–371

Ferreira CEL, Gonçalves, JEA. & Coutinho R (2006) Ship hulls and oil platforms as potential vectors to marine species introduction. J Coast Res 39:1340–1345 [doi: 10.1007/s00338-003-0328-z]

Fletcher LM and Forrest BM (2011) Induced spawning and culture techniques for the invasive ascidian Didemnum vexillum (Kott, 2002). Aquat Invasions 6:457–464 [doi: 10.3391/ai.2011.6.4.11]

Gasparini JL, Floeter SR, Ferreira, CEL, Sazima I (2005) Marine ornamental trade in Brazil. Biodivers Conserv 14(12):2883–2899. <u>https://doi/10.1007/s10531-004-0222-1</u>

Granthom-Costa LV, Ferreira CGW, Dias GM (2016) Biodiversity of ascidians in a heterogeneous bay from southeastern Brazil. Manag Biol Invasion 7(1):5–12. [doi: 10.3391/mbi.2016.7.1.02]

Granthom-Costa LV (2017) Biodiversidade de ascídias (Chordata: Tunicata: Ascidiacea) do Estado do Rio De Janeiro. Ph.D thesis, Universidade Federal do Rio de Janeiro, p 217.

Granthom-Costa LV et al (unpublished data). An unusual Didemnum species (Chordata:

Tunicata: Ascidiacea: Aplousobranchia) spreading in the Southwestern of Atlantic Ocean. Mar Biol (submitted).

ICMBio/MMA (2018). Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção: Volume I / -- 1. ed. -- Brasília, DF.

Laborel-Deguen F, Castro CB, Nunes F, Pires DO (2019) Recifes brasileiros: o legado de Laborel. Museu Nacional, Rio de Janeiro. 376 p. ISBN 978-85-7427-075-3

Lages BG, Fleury BG, Hovell AMC, Rezende CM, Pinto AC, Creed JC (2012) Proximity to competitors change secondary metabolites of nonindigenous cup corals, Tubastraea spp., in the southwest Atlantic. Mar Biol 159(7):1551-1559 [doi: 10.1007/s00227-012-1941-6]

Lambert G (2002) Nonindigenous ascidians in tropical waters. Pac Sci 56(3):291-298.

Lambert G (2019) Fouling ascidians (Chordata: Ascidiacea) of the Galápagos: Santa Cruz and Baltra Islands. Aquat Invasions 14(1):132-149 [doi: 10.3391/ai.2019.14.1.05]

Lang JC, Marks KW, Kramer PA, Kramer PR, Ginsburg RN (2010) AGRRA protocols version 5.4. Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment Program, Florida, USA, 1-31. Available from: http://www.agrra.org

López MS, Gonçalves JEA, Ferreira CEL, Messano LVR, Coutinho R (2020) Intervenções humanas e potenciais ameaças. In Biodiversidade Marinha dos Costões Rochosos de Arraial do Cabo (pp. 366-399). Arraial do Cabo, RJ: Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira. ISBN: 978-65-81772-000

Maida M, Sammarco P W, Coll JC (1995). Preliminary evidence for directional allelopathic effects of the soft coral Sinularia flexibilis (Alcyonacea: Octocorallia) on scleractinian coral recruitment. Bull Mar Sci 56(1):303-311.

Oliveira MJS, Beasley CR, Barros NGV, do Socorro Marques-Silva N, de Simone LRL, Lima ES, Tagliaro CH (2017) Two African origins of naturalized brown mussel (Perna perna) in Brazil: past and present bioinvasions. Hydrobiologia, 794(1): 59-72 [10.1007/s10750-016-3082-2]

Rogers R, de Oliveira Correal G, de Oliveira TC, de Carvalho LL, Mazurek P, Barbosa JEF, Chequer L, Domingos TFS, de Andrade Jandre K, Leão, L. S. D., de Andrade Moura, L., Occhioni, G. E., de Oliveira, V. M., Silva, E. S., Cardoso, A. M., de Castro e Costa, A., & Ferreira, C. E. L. (2014). Coral health rapid assessment in marginal reef sites. Mar Biol Res, 10(6):612–624. doi: 10.1080/17451000.2013.841944

Shenkar, N., & Swalla, B. J. (2010). Molecular data confirm synonymy of Roscovite molgulid ascidians. Cah Biol Mar, 51(1):85-87.

Teixeira, L. M. P., & Creed, J. C. (2020). A decade on: an updated assessment of the status of marine non-indigenous species in Brazil. Aquat Invasions, 15(1):30-43.[doi: 10.3391/ai.2020.15.1.03]

Tunala LP, Tâmega FTS, Duarte HM, Coutinho R (2021) Photoinhibition and recovery of Siderastrea stellata under different temperature conditions after an extreme stress event. Proc 14th Int Coral Reef Symp.

Whittaker RH and Feeny PP (1971) Allelochemics: Chemical interactions between species. *Science*, 171(3973): 757-770.

3.2. Aliens or vampires? The case of a non-indigenous ascidian in photobiology and resilience of a reef coral *Siderastrea stellata*

Layla P. Tunala^{1,2}; Caroline R. Guerra²; Luciana V. Granthom-Costa² & Ricardo Coutinho^{1,2}

¹Programa de Pós-Graduação em Dinâmica dos Oceanos e da Terra – DOT, Universidade Federal Fluminense, Av. Gen. Milton Tavares de Souza, 24210-346, Niterói, RJ, Brazil. ²Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira, Departamentio de Biotecnologia Marinha, Rua Kioto 253, 28930–000, Arraial do Cabo, RJ, Brazil.

*Corresponding author:

Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira, Divisão de Biotecnologia Marinha, Rua Kioto 253, 28930–000, Arraial do Cabo, RJ, Brazil.

E-mail addresses: laylaptunala@hotmail.com (L.P.Tunala), lu.granthom@gmail.com (L.V. Granthom-Costa), carolineguerra@gmail.com (C.R. Guerra), rcoutinhosa@yahoo.com (R. Coutinho).

ABSTRACT

Ecological interactions among native and non-indigenous marine species (NIMS) may affect the physiological responses of local biota. An ascidian *Didemnum* sp yellowish was registered for the first time in 2016 and registered two years later overgrowing a native scleractinian coral Siderastrea stellata, an endemic coral species Mussimilia hispida in a harbor area. Arraial do Cabo (42°00'W-22°44'S) is a multiple-use Extractive Marine Reserve which is influenced by coastal upwelling holding richness biodiversity considered a "coralline oasis" with many endemic organisms. Laboratory experiments were conducted in order to assess the impact Didemnum sp yellowish on S. stellata. For that, we collected all S. stellata colonies (N=4) interacting with the NIMS ascidian on the field and take to the laboratory where we assessed photosynthetic efficiency (Fv/Fm) through chlorophyll a fluorescence methodology (Mini PAM, Walz GmbH, Effeltrich, Germany). Few days later we removed ascidian tissue and measure Fv/Fm underneath it, on the damage part of S. stellata. The initial readings detected Fv/Fm of 0.134 \pm 0.071, while healthy colonies exhibit 0.612 \pm 0.038 values. Previous studies showed healthy colonies values reaching 0.50–0.70. After 48h, we observed a highly significant gain (p <0.0001) on photosynthetic efficiency of resilient colonies ($Fv/Fm = 0.627 \pm 0.073$). This difference over time stabilized and remained constant until the end (10 days) with gradual increases exceeding healthy colonies values. It may be responses to low light acclimation, which implies in an increase of zooxanthellae population densities and/or an accumulation of photosynthetic pigments, maximizing the light absorption and utilization. We concluded that S. stellata after 2 days at laboratory conditions without ascidian tissue overgrowing were recover themselfies returning to normal photosynthetic activities. Despite of coral resilience capacity new studies must be conducted in order to provide tools to stakeholders considering Didemnum sp yellowish has been observed overgrowing other endemic coral species.

Keywords: Didemnum, coral, photosynthetic efficiency, recover, bioinvasion.

1. Introduction

Since the first record in 1860 of a non-indigenous marine species (NIMS) in Brazil until 1925, only 3 species were registered (Lopes et al, 2009; Rocha et al, 2012). But from 1949 new records of NIMS have at least doubled every decade up to a total of 99 in 2008. In the last decade, the number of new NIMS registrations has increased to 138, representing an increase of 160% over the last 10 years. In Brazil the greatest number of NIMS are concentrated in southeast Brazil and is also those that have substantial navigation for marine commerce (Teixeira and Creed, 2020). Marine artificial structures are becoming spatially significant in many coastal areas globally (Dugan et al., 2011). In these human-made systems, NIMS may have an advantage over natives, conducing to changes in their relative abundances (Bulleri & Airoldi, 2005). So, marine infrastructures seem to be particularly susceptible to colonization of NIMS.

Assemblages of ascidians are a key ecological group in marine benthic biofouling systems and some of these species are NIMS and have provoked severe ecological and economic impacts in both artificial and natural ecosystems, where they have altered native communities (Castilla et al., 2004; Airoldi et al, 2015). Others NIMS has invaded Atlantic coralline environments effecting coral assemblage structure and inducing tissue mortality in native corals has been recorded (Miranda et al, 2016). An extensive number of studies have exhibited the negative effects of NIMS on marine benthic assemblages (Hollebone and Hay 2007; Caralt and Cebrian 2013) and the potential consequences of invasions on coral assemblages (Coles and Eldredge 2002; Fernández and Cortés 2005; Pérez-Estrada et al. 2013). Significant increase in tissue mortality of native corals such as Siderastrea stellata and the endemic Mussismilia hispida after contact with alien species has been recorded (Dos Santos et al. 2013, Miranda et al, 2016, Tunala et al., submitted). However, studies evaluating the resilience of coral species that interacted with NIMS still limited. *Didemnum* sp. yellowish was registered for the first time in 2016 (Granthom-Costa et al, 2016) and overgrowing an endemic scleractinian coral *Siderastrea stellata* in a harbor area (Tunala et al, submitted). From this, we aim to evaluate the resilience of S. stellata after a natural interaction with *Didemnum* sp. yellowish in order to understand the effects caused by this NIMS on the native coral photobiology. For that, we use a useful in vivo probe of photosynthetic function which it is a sensitive, noninvasive, and reliable method that provides rapid information on photosynthetic performance under changing environmental conditions.

2. Materials and Methods

2.1. Study Site

Arraial do Cabo (42° 01 '40 "W - 22° 57' 58" S) is a municipality located in southeastern of Brazilian coast and is a main point of coastal upwelling in Western Atlantic (Coelho-Souza et al 2012) due to coastal geomorphology and wind regime (Carbonel, 1998). Arraial do Cabo Bay (ACB) is also formed by small coves and is constantly affected by anthropogenic activities such as domestic sewages discharges, intense flow of vessels related to commercial, recreational, fisheries activities and offshore activities (Ferreira et al 2014; Rogers et al., 2014). Port of Forno (22°58'20" S, 42 ° 00'50" E) was implanted in Anjo's cove in 1924, it is bonded and operates with structures to move and store containers and diverse loads (COMAP, 2008). Its infrastructure consists of a commercial pier 200 meters long implanted next to a protection jetty (breakwater) approximately 250 meters long (EIA/RIMA, 2009). In April 2018, Port of Forno was embargoed by the Brazilian Institute for Environment and Renewable Natural Resources (Ibama) for non-compliance with environmental conditions established in the Operating License (LO) 892/2009. According to Ibama, it fails to comply with the port's operating license. According to the federal environmental protection agency, COMAP (Municipal Port Administration Company) "does not manage liquid effluents, offering a risk of pollution to the bay, in addition to not carrying out bioinvasion control, which can result in losses to the ecosystem, like the arrival of species like the sun coral ". Although it was landed in April 2019, it still does not meet the health requirements imposed by National Health Surveillance Agency (Anvisa) (www.ibama.gov.br).



Figure 1. Arraial do Cabo location, located 160 km east of Rio de Janeiro city (23° S, 42°W), Brazil.

2.2. Field sampling and laboratory experiments

Colonies of S. stellata (n = 8) were collected between 2-6 meters deep, where there is a record of greater occurrence of invasive species *Didemnum* sp yellowish. After collection, individuals were taken to Marine Resources Laboratory (LAREMAR-IEAPM/Brazilian Navy). We subjected samples to a 24h acclimation period under a photoperiod of 12h/12h light-dark and irradiance light of 50 μ mol photons m⁻²s⁻¹ (low light conditions) under artificial illumination by "daylight" lamps 20w. To reduce possible changes in photosynthetic performance of an organism that has been manipulated from in situ to ex situ it is recommended

to maintain samples under dim light conditions for a period before starting experiments. Thus, there is continuous but gentle ATP production that assists in the recovery of possible damage, and there is no overhead of photosystems responding to a stressful situation. All colonies were arranged in eight aquariums of 12.5 L with air pumps installed in each of them and at room temperature that was controlled by a thermostat at 22 °C, with 75% of the water volume changed every 24 h.

After conditioning treatment, we maintained irradiance at 200 μ mol photons m-2 s-1 until the end of 10-day experiment. In the first experimental step in laboratory (T0) ascidian colonies were removed by handle from coral and was possible to assess it damaged surface (Fig. 2), so we could observe the tissue recovery which interacted with ascidians



Figure 2. S. stellata exposed tissue after removing the colonial non-native ascidian Didemnum sp. yellowish.

2.3. Chlorophyll fluorescence measurements

Photosynthetic efficiency was determined by photo-sensitive chlorophyll fluorescence readings of photosystem II (PSII) with a Mini-PAM modulated pulse fluorometer (Walz GmbH, Effeltrich, Germany and Win-Control software). For measurements of the potential (or maximal) quantum yield of PSII (*Fv/Fm*), all colonies were dark-adapted for 20 min. This procedure was necessary to keep the PSII re-action centers open, have a complete oxidation of quinone and relaxation of nonphotochemical quenching (NPQ) (Perkins et al., 2001). The maximal fluorescence was measured within a saturating light pulse (800 ms, PAR > 4000 µmol m⁻² s⁻¹) just after acquiring the ground state fluorescence in the dark (*Fo*). *Fv/Fm* was calculated as (*Fm-Fo*)/*Fm* (Genty et al., 1989). Fluorescence readings (*Fv/Fm*) were performed at 48 h intervals for a period of 10 days (T0 to T5).

2. Results

After removing ascidia overgorwing *S. stellata* coral colonies, we verified pale color presence in colonies tissue and as well as residues of mud or decomposing organic matter as shown in figure 2B above. Statistical analysis using repeated measures ANOVA showed us highly significant differences within and between all factors (table I). Healthy colonies started the experiment with values of maximum quantum yield (mean \pm std) of 0.612 \pm 0.038. For colonies in recovery treatment T0 values varied around the average 0.134 \pm 0.071. These values showed highly significant differences in relation to healthy colonies (Two-way ANOVA F = 158.33, p <0.0001) and these significant differences in interaction between Time and the two conditions (healthy and recovering) were detected using a post hoc Tukey multiple comparisons of means test. After 48h of recovery, colonies under treatment showed *Fv/Fm* values of 0.627 \pm 0.073, no longer showing significant differences in relation to HC. These values continued to

grow for RC until the 8th day, when they stabilized and remained constant, with Fv/Fm values of 0.709 ± 0.022 (Fig. 3). During T1 and T5, no significant difference was found between the two treatments (p > 0.05).

Table I. F statistics and significance levels from repeated measures factorial ANOVA on photosynthetic parameters obtained by PAM fluorometry on *S. stellata* during cultivation under different treatments (healthy and recovering). The potential quantum yield of PSII (Fv/Fm) are given. Time factor presented interaction with Treatments in Fv/Fm. For Time and Treatments factors separately there were also significant differences in Fv/Fm.

ANOVA Effects	<i>Fv/Fm</i> (dark adapted)
Time	$4.44 \times 10^{-6} ***$
Treatments	0.0125 *
Time \times Treatments	2.0×10 ⁻¹⁶ ***



Figure 3. Photosynthetic efficiency values of dark-adapted colonies of *S. stellata* over time. The two color groups delimit the behavior of healthy colonies (HC) and recovering colonies (RC). Each time scale mark (T0, T1, T2, T3, T4 and T5) represents an interval of 48h.

3. Discussion

The breakwater, as well as other structures present in portuary area, hospite a community in which several exotic species can be observed, such as *Spirobranchus giganteus* (Pallas 1766) (Skinner et al., 2012), *Eualetes tulipa* (Rousseau in Chenu 1843) (Spotorno et al., 2017), *Isognomon bicolor* (CB Adams, 1845) (López et al., 2010), Schizoporella errata (Waters, 1878) (Ramalho et al., 2011), *Rhodosoma turcicum* (Savigny, 1816), (Skinner et al., 2013), *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829 (Batista et al., 2017) and *Didemnum* sp. yellowish (Granthom-Costa et al., 2016). Coral species have been observed interacting with nonindigenous marine species (NIMS) (Tunala et al., submitted) and we verified that the relation of a NIMS ascidian Didemnum sp. yellowish affecting the health of native population of S. stellata, causing deficits in its energy supply far below that considered normal for these organisms - considering that photosynthesis in the genus Siderastrea provides between 75 and 95% of its nutritional needs (Tunala et al, 2019). This harmful event was verified through measurements of chlorophyll a fluorescence (Fv/Fm) and we hypothesize that, just as this interaction harms S. stellata population – because it is considered the most resilient coral specie in South Atlantic (Laborel, 1970; Segal and Castro, 2000) and one of the last to feel the effects of bleaching events, for instance - this is certainly affecting the other scleractinians zooxanthelated coral species. In dark-adapted samples, Fv/Fm values are proportional to the fraction of reaction centers capable of converting absorbed light to photochemical energy, and this ratio has been used as an indicator for a range of environmental stresses (Krause and Weis, 1991). Values of maximum PSII photochemical efficiency under dark acclimated conditions imply potential efficiency with which absorbed light is utilized for photochemistry (Suggett et al., 2009). When photosynthesis is working at peak efficiency, Fv/Fm values as measured by PAM fluorometry are usually in the range of 0.50-0.70, according to coral species (Warner et al., 1996, Tunala et al., 2019).

Coral-Symbiodinium association has adapted to a range of light environments, and light quality and quantity have meaningful impacts on the ecology, physiology, and evolution of the photosynthetic system (Roth, 2014). We observed coral tissue after removal of the ascidia and verified differences in the color between coral colonies with or without overgrowing of ascidians colony. Changes in color (i.e., paling) are also commonly reported as a signal of stress for corals subjected to high salinity, sedimentation, and other stressors. Progression from polyp retraction to paling and bleaching under extended or more severe stress has been previously reported by Coles and Jokiel (1992) and Stafford-Smith (1993). Therefore, *Symbiodinium* spp in low light acclimated corals – that is, because of physical barrier that prevents the entrance of

light due to overgrowing colonies of ascidian – maximizes light absorption and utilization by increasing photosynthetic efficiency (Falkowski and Dubinsky, 1981; Anthony and Hoegh-Guldberg, 2003), as observed in our results. Acclimation refers to phenotypic changes by an organism to stresses in the natural environment that result in the readjustment of the organism's tolerance levels. These phenotypic responses are usually reversible and are limited by the organism's genotype, which determines the boundaries beyond which acclimation cannot occur (Coles and Brown, 2003). However, we suggest that organisms in recovering circumstances, if it does not remain in ideal conditions of light and temperature, can reach worrying conditions of survival. A relatively rapid recovery observed for S. stellata is probably related to its high resilience (Laborel, 1970; Segal and Castro, 2000). This quick recovery can also be associated with the optimum conditions in the laboratory for the same, that is, low irradiance intensity and constant mild temperatures for which the organisms in question are already acclimated. Despite this, some studies have shown that the interaction of S. stellata with other alien species can cause a high mortality rate of coral tissue (about 52%) (Miranda et al, 2016). Thus, our results are showing a highly efficient resilience of S. stellata and this has not yet been recorded in the literature for this specific interaction.

In addition, stress events persistence are determinants of corals health conditions. Thus, Fv/Fm values below 0.2 can be considered worrying and colonies may exhibit irreversible damage, which led to their death (Tunala et al, 2019). In this fashion, we suggest that there is constant monitoring in harbor zones, for instance, which are vulnerable areas to non-native species such as *Didemnum* sp yellowish. Adequate monitoring allows the control of these species. Preventive measures must be discussed and removal measures are non-existent. However, the resilience of *S. stellata* was highly significant and must be taken into account in future studies so that appropriate measures can be taken. Our suggestion is to remove this ascidian from the cover of native corals during favorable conditions for coral recovery, such as

milder temperatures and solar irradiance and that there is an accompaniment and monitoring through effective methodologies of health of these corals under the influence of *Didemnum* sp yellowish.

References

Anthony, K.R.N., Hoegh-Guldberg, O. (2003). Variation in coral photosynthesis, respiration and growth characteristics in contrasting light microhabitats: an analogue to plants in forest gaps and understoreys? Funct. Ecol. 17, 246–259.

Batista, D., Gonçalves, J. E. A., Messano, H. F., Altvater, L., Candella, R., Elias, L. M. C., Messano, L.V.R., Apolinário, M. & Coutinho, R. (2017). Distribution of the invasive orange cup coral Tubastraea coccínea Lesson, 1829 in an upwelling area in the South Atlantic Ocean fifteen years after its first record. Aquatic Invasions. 12(1), 23–32. https://doi.org/10.3391/ai.2017.12.1.03.

BRASIL. Decreto s/no, de 03 janeiro de 1997. Dispõe sobre a criação da Reserva Extrativista Marinha do Arraial do Cabo, no Município de Arraial do Cabo, Estado do Rio de Janeiro, e dá outras providências. Senado, Brasília, 1997.

Candella, R.N. (2009). Meteorologically induced strong seiches observed at Arraial do Cabo, RJ, Brazil. Physics and Chemistry of the Earth. 34(17-18), 989–997. https://doi.org/10.1016/j.pce.2009.06.007.

Carbonel, C. (1998) Modelling of upwelling in the coastal area of Cabo Frio (Rio de Janeiro - Brazil). Brazilian Journal of Oceanography, 46(1), 01-17.

Castro CB, Echeverria CA, Pires DO, Mascarenhas BJA, Freitas SG. (1995). Distribuição de cnidária e echinodermata no infralitoral de costões rochosos de Arraial do Cabo, Rio de Janeiro, Brasil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 65(4), 458-458.

Coles, S.L., Brown, B.E. (2003). Coral bleaching – capacity for acclimatization and adaptation. Adv. Mar. Biol. 46, 183–223. https://doi.org/10.1016/S0065-2881(03)46004-5.
Coles, S.L., Jokiel, P.L., 1992. Effects of salinity on coral reefs. In: Connel, D.W., Hawker, D.W. (Eds.), Pollution in Tropical Aquatic Systems. CRC Press Inc., London, pp. 147–166.

EIA/RIMA – Relatório de impacto ao meio ambiente do Porto do Forno - RJ. RELATÓRIO. Arraial do Cabo, 2009.

Falkowski, P.G., Dubinsky, Z., 1981. Light-shade adaptation of Stylophora pistillata, a hermatypic coral from the Gulf of Eilat. Nature 289, 172–174.

Genty, B., Briantais, J.M., Baker, N.R., 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. BBA Gen. Subj. 990, 87–92.

Krause, G.H., Weis, E., 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. Annu. Rev. Plant Biol. 42, 313–349.

Laborel, J.L., 1970. Madréporaires et hydro coralliaires récifaux des cotes brésiliennes: systématique, écologie, répartition verticale et géographique. Ann. Inst. Océan. 47, 171–229.

Perkins G., R., Underwood J.C., G., Brotas, V., Snow G., C., et al., 2001. Responses of microphytobenthos to light: primary production and carbohydrate allocation over an emersion period. 223, 101-112. Marine Ecology Progress Series 223, 101–112. https://doi.org/10.3354/meps223101.

Ramalho, L.V.; Muricy, G.; Taylor, P.D. Taxonomic revision of some lepraliomorph cheilostome bryozoans (Bryozoa: Lepraliomorpha) from Rio De Janeiro State, Brazil. Journal of Natural History, v. 45, n. 13–14, p. 767–798, 2011.

Rogers, R. et al. Coral health rapid assessment in marginal reef sites. Marine Biology Research, v. 10, n. 6, p. 612–624, 2014.

Roth, M.S., 2014. The engine of the reef: photobiology of the coral–algal symbiosis. Front. Microbiol. 5, 1–22.

Segal, B., Castro, C.B., 2000. Slope preferences of reef corals (Cnidaria, Scleractinia) in the Abrolhos Archipelago. Braz. Bol. Mus. Nac. 418, 1–10.

Skinner, L.F.; Tenorio, A. First record of Spirobranchus giganteus (Pallas, 1766) (Polychaeta, Serpulidae) on Southeastern Brazillian. Pan-American Journal of Aquatic Sciences, v. 7, n. 3, p. 117–124, 2012

Spotorno-Oliveira, P.; Coutinho, R.; de Souza Tâmega, F.T. Recent introduction of nonindigenous vermetid species (Mollusca, Vermetidae) to the Brazilian coast. Marine Biodiversity, p. 1–11, 2017.

Stafford-Smith, M.G., 1993. Sediment-rejection efficiency of 22 species of Australian scleractinian corals. Mar. Biol. 115, 229–243.

Tunala, L. P., Tâmega, F. T., Duarte, H. M., & Coutinho, R. 2019. Stress factors in the photobiology of the reef coral Siderastrea stellata. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 519, 151188.

Valentin, J.L. Spatial structure of the zooplancton community in the Cabo Frio region (Brazil) influenced by coastal upwelling. Hydrobiologia, v. 113, p. 183–199, 1984.

Valentin, J.L.; Coutinho, R. Modelling maximum chlorophyll in the Cabo Frio (Brazil) upwelling: a preliminary approach. Ecological Modelling, v. 52, p. 103-113, 1990.

Warner, M.E., Fitt, W.K., Schmidt, G.W., 1996. The effects of elevated temperature on the photosynthetic efficiency of zooxanthellae in hospite from four different species of reef coral: a novel approach. Plant Cell Environ. 19, 291–299.

4. Capítulo 3. Aspectos fisiológicos da resiliência de coral zooxantelado sob estresse fotoinibidor em diferentes temperaturas

Resumo

As temperaturas globais da superfície do oceano foram as mais quentes em 2015 e 2016 desde o século 19, sendo de longe o terceiro episódio de branqueamento de corais mais longo e mais difundido na história registrada, estima-se que afetou 38% dos recifes e extinguiu > 12.000 km² de corais. Grandes eventos de branqueamento em massa estão ocorrendo com intensidade e frequência crescentes. Atualmente estamos enfrentando o 4º Evento de Branqueamento em Escala Global. A maior anomalia térmica histórica local dos últimos anos foi registrada em Arraial do Cabo (RJ, Brasil) - um oásis coralino do Atlântico Sul - no verão/2019, com registros de branqueamento para as espécies de corais Millepora alcicornis, Mussismilia hispida e Siderastrea stellata. S. stellata é a principal espécie construtora de recifes na costa brasileira. Portanto, acessamos parâmetros fotofisiológicos com fluorímetro PAM para testar sua resiliência em duas temperaturas extremas. Também usamos um sistema de imagem para verificar a emissão de fluorescência da clorofila a que fornece informações sobre a eficiência do uso quântico do PSII em alta resolução espaço-temporal, proporcionando uma análise robusta em toda a superfície da colônia. Colônias de corais (N=70) foram divididas em dois grupos de temperatura (18 e 28°C) e submetidas a intenso estresse de irradiância (1800µmol fótons m⁻²s⁻¹), fotoinibindo o PSII. As amostras foram monitoradas por 7 dias, pelo rendimento quântico máximo Fv/Fm às 6h e 18h, e rendimento quântico relativo às 12h. Nossos resultados demonstraram que, sob temperaturas mais elevadas, as colônias tiveram melhor desempenho com recuperação total em 6 dias. É importante notar que antes dos ensaios as colônias foram expostas a temperaturas mais altas in situ (25-27°C) por um longo período, ao contrário das temperaturas médias locais (22°C). Embora os corais tenham sido previamente aclimatados às temperaturas experimentais por uma semana, esses resultados sugerem que a aclimatação histórica interfere na recuperação dos corais a médio/longo prazo. Propomos uma forte influência do Ciclo da Xantofila, principalmente sob baixas temperaturas, devido à alta irradiância que pode causar fotoinibição levando à desepoxidação da produção de Violaxantina e Zeaxantina, o que diminuiu os valores de Fv/Fm. Da mesma forma, observações in situ mostraram recuperação de colônias após eventos de alta temperatura. No entanto, mais estudos são necessários para entender melhor a quantidade exata de tempo entre os eventos de estresse necessários para a resiliência de *S. stellata*, principalmente pelo fato de Arraial do Cabo estar localizado em uma região de ressurgência da Costa do Atlântico Sul.

Palavras-chave: fotobiologia, branqueamento de corais, mudança climática, resiliência de corais

Abstract

Global temperatures of ocean surface were the warmest in 2015 and 2016 since 19th century, by far the third longest and most widespread coral bleaching episode in recorded history, estimated to have affected 38% of reefs and extinguished $> 12,000 \text{ km}^2$ of corals. Great mass bleaching events are occurring with increasing intensity and frequency. We are currently facing the 4th Global Scale Bleaching Event. The greatest local historic thermal anomaly in the last Years was registered at Arraial do Cabo (RJ, Brazil) - a South Atlantic coralline oasis - in summer/2019, with bleaching records for Millepora alcicornis, Mussismilia hispida and Siderastrea stellata coral species. S. stellata is the major reef building species in Brazilian coast. Therefore, we accessed photophysiological parameters with PAM fluorometer in order to test their resilience in two extreme temperatures. We also used an imaging system to verify chlorophyll a fluorescence emission that supplies information on the quantum use efficiency of PSII at high spatiotemporal resolution, providing a robust analysis throughout the colony's surface. Coral colonies (N=70) were divided in two temperature groups (18 and 28°C) and submitted to intense stress irradiation (1800µmol photons m-2s-1), photoinhibiting PSII. Samples were monitored for 7 days, by maximum quantum yield FvFm at 6h and 18h, and relative quantum yield at 12h. Our results demonstrated that, under higher temperatures, colonies had better performance with total recovery in 6 days. It is important to note that before the assays colonies were exposed to higher temperatures in situ (25-27°C) for a long period, as opposed to local mean temperatures (22°C). Although corals were previously acclimated to experimental temperatures for a week, these results suggest that historical acclimation interferes with coral recovery at medium/long term. We propose a strong influence of Xanthophyll Cycle, specially under low temperatures, due to high irradiance that could cause photoinhibition leading to de-epoxidation of Violaxanthin and Zeaxanthin production, which decreased FvFm values. Likewise, in situ observations showed colonies recovery after high temperature events. However further studies are necessary to better understand the exact amount of time between

stress events needed for S. stellata resilience, mainly by the fact that Arraial do Cabo is located in an upwelling region of South Atlantic Coast.

Keywords: photobiology; coral bleaching; climate change; coral resilience

4.1. Introdução

Os corais podem obter até 100% de suas necessidades diárias de carbono a partir da fotossíntese de suas zooxantelas endossimbióticas (Grottoli et al., 2006). Em condições normais, a luz é absorvida por pigmentos antena do aparelho fotossintético das zooxantelas. A energia de excitação é transferida para os centros de reação do fotossistema II (PSII) e pela cadeia transportadora de elétrons, onde as reações fotoquímicas primárias da célula produzem poder redutor e adenosina trifosfato (ATP) (Krause & Weis, 1991). A fotoinibição ocorre quando o transporte fotossintético de elétrons diminui e a absorção da energia de excitação aumenta (Osmond, 1994; Smith et al., 2005). Em zooxantelas, o excesso de energia de excitação pode produzir espécies reativas de oxigênio (ROS), afetando o rendimento quântico da fluorescência PSII (Fv/Fm) (Lesser, 2006). Portanto, Fv/Fm é um indicador chave do estado fisiológico das zooxantelas, particularmente o estado da fluorescência da clorofila a e dos centros de reação PSII.

Tem-se observado que a sensibilidade de "algas" ou plantas superiores à fotoinibição depende de muitos fatores, como temperatura, luz, nutrientes e aclimatação do aparelho fotossintético (Falkowski, 1992). Como a fotoinibição pode ser causada pela luz, que é usada simultaneamente como fonte de energia para reações fotoquímicas, organismos fotossintetizantes desenvolveram mecanismos para equilibrar o uso fotoquímico da luz e seus possíveis efeitos nocivos no aparelho fotossintético. Esses mecanismos geralmente operam por um de dois modos (Long et al., 1994; Osmond, 1994): desviando o excesso de luz do PSII (por exemplo, transições de estado, ciclo de xantofila, rearranjo da membrana tilacóide) ou podem intensificar respostas compensatórias a os efeitos nocivos da luz (por exemplo, aumentar a capacidade de renovação de D1, aumentar a eliminação de radicais livres etc.) (Kana et al., 2002).

A espécie *Siderastrea stellata* é o organismo bioconstrutor dominante em Arraial do Cabo (RJ), assim como ao longo da costa brasileira (ver Capítulo 1). Arraial do Cabo, sofreu influência de temperaturas máximas da água do mar próximas a 29°C durante os meses mais quentes do ano em 2019, o que causou episódios de branqueamento. Para estudar a resposta fotofisiológica de *S. stellata* às condições de luz e temperatura, a fluorometria (PAM) foi usada para registrar a fluorescência de clorofila na espécie. Assim, de maneira geral, este capítulo teve como objetivo avaliar as respostas do coral após um evento de estresse com potencial fotoinibitório, diante de dois cenários distintos de temperatura, fazendo um paralelo com as condições térmicas enfrentadas pelas amostras no período de dois anos (2017 a 2019).

Neste sentido, levantamos a hipótese de que um estresse de luz com potencial fotoinibitório seria um fator preponderante para déficits na eficiência da emissão da fluorescência da clorofila *a*, levando em consideração as temperaturas elevadas simuladas em condições laboratoriais, a partir do monitoramento deste aspecto físico.

4.2. Materiais e métodos

4.2.1. Área de estudo

Arraial do Cabo está localizada à aproximadamente 160 km da cidade do Rio de Janeiro na costa sudeste do Brasil entre as coordenadas 22°56′57″ S e 42°04′19″ O, compreendendo uma área de 160.286 km² (IBGE, 2010). A região tem forma de uma pequena península e é cercada por 30 km de praias. Na península, os ventos nordeste predominam durante todo o ano (Barbiere, 1975), isto é, centro atmosférico de alta pressão semipermanente sobre o Oceano Atlântico Sul produz ventos alísios de nordeste, que por sua vez geram ressurgência costeira na região, produzindo assim águas frias e ricas em nutrientes (Valentin, 1984).

As amostras foram coletadas na Enseada do Forno, no costão à esquerda nas proximidades das fazendas de cultivo de bivalves. Esta região é caraterizada por uma baixa circulação tanto em condições de predominância de ventos nordeste quanto em frentes de sudoeste (Bastista, et al., 2017) e, portanto, com a menor taxa de renovação das águas, sendo mais propensa a maiores temperaturas.





Figura 1. Mapa geográfico do Brasil com a localização do Estado do Rio de Janeiro e Arraial do Cabo (A) e a vista aérea da Enseada do Forno, região em que foi realizada a coleta de colônias de *S. stellata*, representada pela linha amarela, (B) via *Google Maps*.

4.2.2. Metodologia

Registros fotográficos foram realizados no verão de 2019 a fim de realizar um levantamento da situação da saúde dos corais na Enseada do Forno, em Arraial do Cabo (RJ). Para isto, foram realizados mergulhos do tipo *Scuba* em uma profundidade média de 5 a 8m. Fotografias das colônias de *S. stellata* foram feitas com auxílio de uma câmera Cânon *PowerShot* G15 e caixa estanque.

Após evidenciar a ocorrência de corais com sintomas de branqueamento, colônias de *Siderastrea stellata* (N=70) com aspecto saudável (i.e. sem sinais de palidez ou alterações na pigmentação) foram coletadas na Baía de Arraial do Cabo, em abril de 2019, através de *Scuba Dive* com auxílio de marreta e espátula, em profundidade de 5 metros. O tamanho de cada uma das colônias de coral coletadas variou de 2 a 20 cm de diâmetro máximo. Cada uma delas foi colocada em sacolas plásticas e transportadas em caixa térmica com água à temperatura ambiente (22°C) até o Laboratório de Recursos Marinhos (Laremar) no Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira (IEAPM). Depois da coleta, os organismos foram identificados com etiquetas numéricas, fotografados e medidos com paquímetro digital (diâmetros maior, intermediário e menor). Assim, foram mantidos em aclimatação por 7 dias sob temperatura de 22° C e irradiância de 200 µmol m⁻² s⁻¹ em um regime de luz/escuro de 12h/12h, em dois tanques com 35 amostras em cada um deles. Esta etapa constituiu a fase pré-experimental.

Após 7 dias de aclimatação das colônias sob as mesmas condições de luz e temperatura, elas foram submetidas à diferentes temperaturas, sendo elas 18°C e 28°C. Este momento

marcou o tempo inicial do experimento (T0). No dia seguinte (T1), ainda em dois tanques com temperaturas de 18°C e 28°C cada um com coluna d'água de 0,5m, os corais foram expostos a um estresse de luz, à irradiâncias de fotoinibição, sob luz solar natural. As irradiâncias de exposição foram medidas a cada hora ao longo de um dia de céu limpo, das 6h às 17h, com o LI-COR light sensor LI-1400 DataLogger.

Depois da exposição à luz solar, no dia seguinte (T2), os corais foram mantidos em laboratório sob irradiância de 200 μ mol m⁻² s⁻¹ e as respectivas temperaturas foram mantidas. A eficiência fotossintética foi determinada por leituras fotossensíveis da fluorescência de clorofila *a* do fotossistema II (PSII) com um fluorímetro de pulso modulado Mini-PAM (Walz GmbH, Effeltrich, Alemanha e software Win-Control). A fluorescência máxima (*Fm*) foi medida dentro de um pulso de luz saturante (800 ms, PAR > 4000 μ mol m⁻² s⁻¹) logo após adquirir a fluorescência do estado fundamental no escuro (*Fo*), ou seja, as colônias foram adaptadas ao escuro por 20 min. *Fv/Fm* foi calculado como (*Fm-Fo)/Fm* (Genty et al., 1989). Essas medidas foram realizadas duas vezes ao dia, à 6h da manhã (antes das luzes artificiais serem acesas, após *overnight* no escuro) e às 18h antes das luzes serem desligadas. Previamente (antes de T0), todas as amostras foram avaliadas (*Fv/Fm*) a fim de aferir a viabilidade das colônias. No entanto, esses dados não serão apresentados na seção de resultados.

Medidas no claro também foram realizadas, em que o Mini-PAM registrou a fluorescência de estado estacionário e a fluorescência máxima (dentro de um pulso de luz saturante) da amostra adaptada à luz ($F \in Fm'$, respectivamente). O rendimento quântico efetivo de PSII ($\Delta F/Fm'$) foi calculado como (Fm'-F)/Fm'.

As colônias identificadas pelas numerações 2, 8, 19 e 25 (submetidas à temperatura de 18°C) e as colônias de números 40, 45, 50 e 61 (sob temperatura de 28°C) foram removidas no final do dia de exposição ao estresse (T1) e encaminhadas ao Laboratório Integrado de Botânica (Nupem/UFRJ) para realização de análise de eficiência quântica do fotossistema II ($\Delta F/Fm$ ' ou Phi PSII) e sua dinâmica espaço-temporal por meio de imagens da fluorescência. As amostras retornaram aos tanques experimentais para realização de medidas da emissão da fluorescência da clorofila *a* a partir do T3 até o final dos testes.

Dados de temperatura da região da Baía de Arraial do Cabo foram adquiridos por meio de monitoramento do Programa de Pesquisa Ecológica de Longa Duração – Ressurgência de Cabo Frio (Peld RECA), registrados por *Datalogger* de Temperatura Ibutton a cada hora.

4.2.3. Análise de dados

Previamente, os dados passaram por testes de normalidade (*Shapiro and Wilk's W test*) e homogeneidade de variâncias (Levene) (Zar, 2010). Os dados de Fv/Fm e $\Delta F/Fm'$ foram avaliados por Anova de medidas repetidas, seguido de HSD de Tukey. Para isto, foi utilizado o software livre Rstudio. Análises de correlação linear (Coeficiente de Correlação de Pearson) também foram aplicadas para avaliação dos fatores em relação ao tamanho das colônias.

4.3. Resultados

Os registros fotográficos realizados no verão de 2019 apontaram três espécies de corais com sinais de branqueamento evidentes na Enseada do Forno, sendo estes os corais *S. stellata*, *M. hispida* e o hidrozoário *M. alcicornis* (fig. 2). Além destes, também foram identificados outros organismos com sinais de branqueamento ou palidez, como *Porites branneri* e *Palythoa caribaeorum*.



Figura 2. Colônias de corais em fase de branqueamento registradas em 2019 na Baía de Arraial do Cabo, Rio de Janeiro. Na imagem "a", colônia de *S. stellata* com pigmentação pálida à esbranquiçada, "b" mostra detalhes do tecido de *M. hispida* apresentando forte branqueamento, com algumas regiões ainda pigmentadas, enquanto "c" apresenta uma pequena colônia de *M. alcicornis* em fase de branqueamento, com pigmentação vestigial.

Embora não tenha sido realizado um monitoramento constante ao longo do ano, bem como o uso de metodologias que nos forneçam informações a respeito da cobertura e frequência dos eventos nas colônias da Enseada do Forno, a captura de imagens nos permitiu registrar a ocorrência do processo de branqueamento associado às anomalias térmicas na região para aquele ano. Até o presente momento, não encontramos na literatura este tipo de registro para a Baía de Arraial do Cabo e/ou região no entorno fortemente influenciada pela subsidência das águas de temperaturas mais baixas.

4.3.1. Temperatura

As medidas de temperatura ao longo de aproximadamente dois anos (julho/2017 a maio/2019), coletados de hora em hora, puderam ser observadas integralmente a partir dos dados apresentados na figura 3.

As variações de temperatura no interior da Baía de Arraial do Cabo apresentaram um claro padrão sazonal em função da entrada de ventos de direção nordeste mais intensos a partir dos meses da primavera, alcançando valores mínimos de 13,8°C em setembro e outubro de 2017. No mesmo período, em 2018, as temperaturas alcançaram mínimas de 16,9°C e 15,6°C, respectivamente. Temperaturas relativamente baixas também puderam ser observadas nos meses de fevereiro e março de 2017 (14,9°C) e janeiro e fevereiro de 2019 (14,7 e 14,8°C, respectivamente).



Figura 3. Monitoramento de temperatura na Baía de Arraial do Cabo (Enseada da Pedra Vermelha – Ilha do Farol) de julho de 2017 a maio de 2019, por meio de sensor de temperatura Ibutton, em que as temperaturas foram registradas a cada hora. A variação de temperatura está representada na linha de cor azul. Dados cedidos pelo Peld Reca.

Em relação aos valores mais altos de temperatura, destacam-se os períodos referentes ao mês de março de 2018 (27,2°C) e de 2019 (28,5°C), os quais apresentaram os valores máximos da série temporal. Tendo em vista as variações apresentadas para os períodos correspondentes aos meses da primavera e verão, observamos um padrão distinto para os meses de inverno, nos quais as amplitudes térmicas foram as menores, considerando a diferença entre as máximas e mínimas ($\Delta t^{\circ}C = t_{máx} - t_{mín}$). Desta forma, as maiores variações foram registradas para fevereiro e março de 2019 (11,9°C e 10,4°C), além daquelas similarmente elevadas, como em janeiro, fevereiro e dezembro de 2018. Pode-se notar que os meses de fevereiro de 2018 e de 2019 apresentaram as maiores amplitudes térmicas da série, no entanto com uma diferença de quase dois graus na variação entre estes anos, conforme a figura 4.



Figura 4. Amplitude térmica observada de fevereiro de 2017 a maio de 2019 na Baía de Arraial do Cabo, Rio de Janeiro. As menores variações de temperatura foram observadas nos meses de inverno (junho a agosto de 2017 e julho e agosto de 2018), enquanto as maiores variações foram obtidas nos meses do verão (fevereiro).

Observando os dados de temperatura por meio das médias diárias, podemos perceber que seus valores estiveram majoritariamente acima de 25°C desde o final do mês de fevereiro de 2019 até o final do mês de março do mesmo ano. Este período corresponde a exatamente um mês anterior ao da coleta das amostras para a fase experimental. Neste mesmo intervalo de tempo, as temperaturas médias diárias estiveram variando em torno de 26°C \pm 1,63. O período 84 também apresentou variações com temperaturas máximas chegando a mais de 27°C por cerca de 88% dos dias amostrados.

4.3.2. Luz e Fluorescência da clorofila

As medidas de irradiância coletadas durante a fase experimental foram realizadas ao longo de um dia (T1), das 6h às 17h. O menor valor de irradiância foi registrado às 6h da manhã referente à 100 μ mol photons m⁻² s⁻¹ e o maior valor às 11h, chegando à 1800 μ mol photons m⁻² s⁻¹, conforme o gráfico que a seguir (fig. 5). As amostras ficaram submetidas a um período de aproximadamente 7h (das 9h às 16h) a valores de irradiância superiores aos 1000 μ mol photons m⁻² s⁻¹.



Figura 5. Variação da irradiância ao longo de um dia de céu limpo no sudeste brasileiro (3° S, 42° W) no início do mês de abril de 2019, monitorada com LI-1400 DataLogger, sob coluna d'agua de 0,5m. As barras cinzas representam os valores absolutos da irradiância em μ mol photons m⁻² s⁻¹ a cada hora, das 6h às 17h. A irradiância máxima atingiu o valor de 1800 μ mol photons m⁻² s⁻¹.

Em termos gerais, as colônias submetidas à valores de irradiância considerados inibitórios tiveram melhores resultados de recuperação sob temperaturas mais elevadas, isto é 28°C. Este comportamento pode ser visualizado quando observamos separadamente cada um dos períodos do dia nos quais as amostras foram avaliadas em relação à emissão da fluorescência.

Os valores relativos à emissão da fluorescência da clorofila *a* foram analisados de acordo com os horários nos quais foram medidos. Sendo assim, temos as medidas da manhã, às 6h (*Fv/Fm*₁), das 18h (*Fv/Fm*₂) e do meio dia ($\Delta F/Fm'$). Esta categorização nos permite buscar padrões dentro de cada uma das categorias, de acordo com o ciclo circadiano dos organismos estudados. Os valores médios para T0 para todas as amostras foram de 0,594 ± 0.0008, 0,388 ± 0,001 e 0,521 ± 0,001 (média ± erro padrão) para *Fv/Fm*₁, *Fv/Fm*₂ e $\Delta F/Fm'$, respectivamente. Quando observamos os mesmos valores em relação ao fator temperatura, podemos verificar que as médias das amostras à 28°C estão um pouco acima das mesmas à 18°C. Esta diferença se apresenta como altamente significativa (Anova, p< 0,001) em relação ao $\Delta F/Fm'$ (0,275 à 18°C e 0,502 à 28°C).

Na figura 6 podemos observar que até o T1, dia do evento de fotoinibição, os valores de Fv/Fm_2 se apresentam maiores que $\Delta F/Fm'$. A partir deste momento, permanecem menores ou iguais a $\Delta F/Fm'$ até o sexto dia pós fotoinibição (T7), quando voltam a ultrapassar os valores de Fv/Fm_2 .



Figura 6. Valores da emissão da fluorescência clorofila *a* ao longo do tempo (eixo horizontal), registradas em três horários no dia (6h, 12h e 18h). Os balões na cor azul repreentam as amostras

submetidas à recuperação à 18°C e as avermelhadas à 28°C. As barras pretas no centro dos balões representam as médias e os pontos dentro dos balões retratam a distribuição dos valores.

Foram observados os valores da irradiância base ($Fo \ e F'$) em cada um dos três períodos ao longo do dia e em cada uma das temperaturas. Para as amostras submetidas à temperatura de 18°C os valores de Fo_1 , no início da manhã, aparecem majoritariamente acima dos demais valores de Fo. No entanto, para as amostras à 28°C notamos que os maiores valores aparecem para Fo_2 , referente às medidas realizadas às 18h. Também podemos notar que à 18°C os valores de Fo tanto medidos às 6h quanto às 18h apresentam uma tendência ao crescimento em T5, após uma queda a partir do estresse de luz. Já sob temperaturas mais elevadas, todos os valores de Fo apresentam uma queda contínua a partir de T1 para Fo_2 , de T2 adiante para F', sem sinais de recuperação. Para os valores referentes à Fo_1 sob 28°C também podemos observar uma tendência à queda, apesar de algumas variações.



Figura 7. Valores médios da fluorescência mínima (ou fluorescência base) em cada um dos estágios monitorados, em que Fo_1 é a Fo às 6h, simbolizado pela linha com um cículo, F' é a fluorescência base às 12h com o marcador em formato de xis e Fo_2 é a Fo às 18h, simbolizado pelo triângulo. As linhas na cor azul representam as medidas sob temperatura de 18°C, enquanto as linhas vermelhas à 28°C, ao longo do tempo em dias.

Em relação às imagens da emissão da fluorescência capturadas um dia após o evento de estresse, percebemos uma evidente distinção entre as amostras submetidas às diferentes temperaturas. Colônias à 18°C apresentaram emissão mais baixa, com valores distribuídos de maneira quase completamente homogênea em toda cobertura da colônia, variando entre 0,1 e 0,2 em maior parte. Por outro lado, observamos majoritariamente valores acima de 0,2 para colônias à 28°C. De acordo com o que pode ser observado na figura 8, verificamos, além dos valores mais baixos de emissão da fluorescência para as colônias imediatamente (24h após) estressadas com altas taxas de irradiância para as colônias submetidas a temperaturas de 18°C, podemos notar a pigmentação das colônias seis dias após o evento de estresse. Neste contexto, verifica-se uma maior palidez sendo apresentada na colônia submetida à recuperação nas temperaturas mais baixas. Este padrão foi evidenciado em todas as outras amostras submetidas a este tratamento.



Figura 8. Imagens da fluorescência da clorofila de duas amostras de *S. stellata* sob temperaturas de 18°C e 28°C um dia após o estresse de luz e as fotografias de cada uma delas, seis dias após o evento. Na escala, valores da fluorescência variando de 0 a 0,35, em que do azul ao preto temos os valores mais baixos, enquanto os gradientes de tons mais quentes representam os maiores valores observados.

4.3.3. Diâmetro das colônias

Todas as colônias amostradas no experimento constituíam valores de diâmetro maior variando entre 2 e 20cm. Os diâmetros das colônias demonstraram, por meio do gráfico de classes Sneed & Folks, uma composição de formatos do tipo *compact-bladed* (17,1%), *bladed* (15,7%), *platy* (14,3%) e *compact-elongate* (12,9%) compondo em torno de 60% das amostras totais, conforme o gráfico (Fig. 9).



Figura 9. Gráfico de classes de Sneed & Folks das colônias de *Siderastrea stellata* (n = 70) coletadas em Arraial do Cabo e utilizadas na fase experimental. As letras a, b e c representam, respectivamente, os diâmetros maior, menor e intermediário. Os pontos dentro do triângulo

representam a distribuição de classes de tamanho e sua classificação de forma é apresentado no quadro de frequência e proporção.

Aplicando-se o cálculo da Correlação de Pearson entre o volume das colônias e os valores da fluorescência da clorofila, não foi possível obter qualquer resultado, tendo em vista a variação deste segundo valor ao longo do tempo. Desta maneira, foi realizada a análise de correlação com os dados referentes ao último dia de experimento, categorizados por temperatura. Esta análise permitiu observarmos uma correlação negativa muito fraca entre as medidas de fluorescência das colônias submetidas à recuperação sob temperatura de 28°C e seu tamanho em volume (r = 0,043). Ao contrário, às colônias sob recuperação do estresse em temperaturas de 18°C apresentaram uma correlação positiva mais forte em relação os valores obtidos na fluorescência da clorofila e seu tamanho (r = 0,522).

4.4. Discussão

Nossos resultados mostraram que – diante de um estresse de luz com alto potencial fotoinibitório – sob temperaturas mais altas (28°C) em relação às mais baixas (18°C), *S. stellata* obteve melhores resultados em sua recuperação, quando avaliamos os valores de emissão da fluorescência da clorofila, chegando a uma recuperação dos valores ao final de seis dias. No entanto, estes resultados devem ser analisados com cautela para não afirmarmos de modo genérico que temperaturas mais baixas implicam em piores condições para resiliência ou que, ainda, o aumento das temperaturas tem influenciado positivamente na recuperação dos corais quando agem concomitantemente a outros fatores ambientais estressantes.

Ao iniciar o experimento, pode-se observar uma queda nos valores da fluorescência da clorofila já em T0 – para as amostras submetidas às temperaturas mais baixas – em relação a análise de viabilidade que foi realizada previamente. Apesar dos dados prévios não terem sido apresentados nos resultados, eles não apontaram nenhuma diferença significativa, tendo em vista que ambos os grupos foram mantidos à mesma temperatura de aclimatação (22°C). No entanto, com a alteração das temperaturas para dar início ao experimento, foi visível uma diferença significativa entre os dados pré-experimentais e os apontados em T0. Como não dispomos dos dados prévios, se considerarmos que a amostra total se encontrava, antes de T0, nas mesmas condições que as amostras à 28°C em T0, podemos inferir que, em menos de 24h as amostras apresentaram o efeito da temperatura (18°C), mesmo antes da exposição ao estresse de fotoinibição. Segundo Tunala et al (2019), colônias de *S. stellata* submetidas a temperaturas

de 18°C, depois de aclimatação aos 22°C, não apresentaram queda nos valores da fluorescência, quando livres de outros estressores controlados, como sedimentação. Apesar disto, o oposto pôde ser observado neste caso, como pontuado anteriormente. É possível verificar também uma queda abrupta dos valores de Fv/Fm antes do início do estresse de fotoinibição para ambas as temperaturas em T1. Esta medida de emissão da fluorescência deveria apresentar valores mais altos, se considerarmos que os centros de reação do fotossistema deveriam estar amplamente fechados após o *overnight* no escuro (Schreiber et al., 1986; Perkins et al., 2001). Desta maneira, devemos considerar um forte efeito das temperaturas em relação a aclimatação às condições laboratoriais (22°C).

Apesar disto, ainda observando os dados apresentados na figura 6, podemos notar um padrão em que $\Delta F/Fm$ hora é maior que $\Delta F/Fm$ ', hora menor, em função do efeito do estresse da irradiância. O rendimento quântico efetivo do fotossistema II de uma amostra iluminada deveria ser naturalmente mais baixos do que os valores para amostras adaptadas ao escuro, em função do fechamento parcial dos centros de reação (Schreiber et al., 1986), como já mencionado previamente. No entanto, este padrão não se sustenta. Verifica-se que a eficiência quântica máxima no primeiro horário do dia ($\Delta F/Fm_1$) foi menor que $\Delta F/Fm'$ ao meio-dia em todos os tempos ao longo do experimento em ambas as temperaturas, apesar desta diferença ser mais sutil para as temperaturas mais elevadas e excetuando-se em T5 à 28°C, em que os valores foram similares ou iguais. Além disso, também houve predominância e valores mais altos de $\Delta F/Fm'$ ao meio-dia em relação a $\Delta F/Fm_2$ às 18h para ambas as temperaturas, em que somente aos 18°C no T7 quando voltou a ser menor, mesmo momento em que os valores de Fo_1 e Fo_2 voltaram a crescer.

É notável que flutuações diurnas em Fv/Fm ocorram ao longo de um ciclo de luz. Estudos anteriores mostraram que os dinoflagelados marinhos têm ciclos diurnos de eficiência fotoquímica, com Fv/Fm diminuindo após o amanhecer para atingir um mínimo entre o meiodia e o início da tarde, recuperando-se durante o final da tarde e início da noite (Brown et al., 1999, Jones & Hoegh-Guldberg 2001). O estudo de Saxby et al (2003) apresentou esta tendência de valores mais baixos para o período de pico de luz e mais baixos após algumas horas de escuro. Além disso, também puderam demonstrar as alterações na emissão da fluorescência a partir do tempo no qual as amostras estiveram expostas à diferentes temperaturas. As colônias expostas a temperaturas mais baixas do que as consideradas ótimas apresentaram efeito de diminuição de Fv/Fm, quando submetidas por um período de até 18h, com recuperação desses valores dentro de 72h. Desta maneira, se considerarmos este comportamento observado por Saxby et al (2003) e observarmos os nossos dados, podemos considerar que o efeito da mudança de temperatura foi expresso até o T3, ou seja, após 24h do final do estresse de luz. Deste momento a seguir, o que podemos visualizar no gráfico (fig. 6) são valores em que já não há influência da aclimatação às temperaturas de tratamento, mas um efeito sinergético de ambas as temperaturas com o estresse de luz.

Uma grande variedade de mecanismos protetores foi identificada como responsáveis pela dissipação do excesso de energia de excitação em fotoautotróficos aquáticos (Falkowski & Raven, 1997). Todos os processos fotoprotetores parecem suprimir o dano oxidativo ao aparato fotossintético – mas a um determinado custo (Long et al. 1994). Neste sentido, podemos considerar que a diminuição da eficiência fotoquímica é indicativa de fotoinibição, assim como o já observado tradicionalmente na literatura (Hoegh-Guldberg & Jones, 1999). Segundo alguns autores, tanto a fotoinibição de corais em temperaturas baixas quanto em altas ocorrem em função ao comprometimento do Ciclo de Calvin-Benson (Jones et al., 1998). Isto é, com a diminuição da temperatura, provavelmente haverá redução da taxa na qual as enzimas que catalisam o Ciclo de Calvin operam. A redução subsequente no transporte de elétrons fotossintéticos combinada com a absorção contínua de energia luminosa leva a uma capacidade reduzida de processar excitações e, portanto, uma redução significativa das reações de luz. Esta redução de capacidade, por sua vez, pode levar a danos ou inativação de componentes fotossintéticos como resultado da produção de espécies tóxicas de oxigênio (Osmond, 1994; Lesser, 1996). Em consequência, teremos um fotossistema com uma capacidade reduzida de capturar e processar fótons (Osmond, 1994), caracterizado pelo acúmulo de centros de reação do PSII fotoquimicamente inativos (Krause, 1994). Esta condição comumente resulta em uma diminuição na taxa fotossintética geral (Richter et al. 1990), indicada pelo aumento da fluorescência mínima (Fo), que se traduz como uma eficiência reduzida (Fv/Fm), fenômeno também observado no presente estudo em relação às amostras submetidas a 18°C (fig. 7).

Alguns estudos associaram a diminuição de *Fo* a mecanismos fotoprotetores nos quais os pigmentos antenas dissipam o excesso de luz (Osmond et al. 1999). Por outro lado, aumentos em *Fo* podem ser interpretados como um sinal de fotodano (Franklin et al. 1996), resultado este também verificado no presente estudo.

Saxby et al. (2003) sugeriram que um conjunto semelhante de fenômenos fisiológicos ao estresse térmico ocorre quando os dinoflagelados e seus hospedeiros corais são expostos ao estresse pelo frio. Desta maneira, nós sugerimos uma hipótese alternativa ao descrito anteriormente em relação ao processo fotoinibitório em condições de baixas temperaturas. Um mecanismo fotoprotetor está associado ao Ciclo das Xantofila em complexos de captação de luz (Demmig-Adams & Adams, 1996). A conversão estimulada pela luz de diadinoxantina em diatoxantina foi observada em muitas espécies (Falkowski & Raven, 1997), incluindo dinoflagelados endossimbióticos (Brown et al., 1999). Essa conversão leva a um caminho competitivo de dissipação de energia dentro da antena que, simultaneamente, reduz a absorção funcional dos centros de reação (Genty et al. 1990). Este fenômeno leva a uma regulação da fotoquímica; o centro de reação deixa de funcionar temporariamente, mas não é realmente danificado (ou seja, a restauração da atividade não requer uma nova síntese de proteínas e, portanto, prossegue rapidamente, em uma escala de tempo de minutos).

O dano fotoinibitório nos centros de reação do PSII ocorre quando a capacidade dos mecanismos de proteção está esgotada. Classicamente, a fotoinibição resulta da degradação da proteína do centro de reação PSII, D1, que normalmente é reparada em poucas horas. Os centros de reação danificados continuam a reter a energia de excitação, mas a dissipam como calor (Krause, 1988). A exposição prolongada do aparato fotossintético à luz excessiva pode levar a uma degradação ainda mais severa do PSII, conhecida como "fotoinibição crônica", devido à sua recuperação muito lenta (aproximadamente dias ou mais) (Krause, 1988; Osmond, 1994). A fotoinibição crônica foi observada em plantas aclimatadas com pouca luz, expostas a níveis de irradiância muito superiores aos experimentados durante o crescimento normal, ou durante os níveis normais de luz, mas sob condições ambientais desfavoráveis, como baixa ou alta temperatura (Osmond, 1994).

Outro fator a se considerar quando observamos as diferenças evidenciadas pelos grupos de temperatura, trata-se do tempo de exposição das amostras a determinadas condições. Durante o T1 as colônias estiveram expostas à irradiância superior a encontrada em suas condições consideradas ótimas por um período de aproximadamente 8h. Além disso, foi possível verificar que as colônias *in situ* passaram por um período de aproximadamente 30 dias de exposição a temperaturas que variaram majoritariamente entre 25°C e 28°C. Este fator pode ter sido fortemente determinante, para o comportamento de recuperação evidenciado para as colônias submetidas às temperaturas mais altas durante o experimento, tendo em vista que as colônias passaram por período de aclimatação às condições laboratoriais e mantinham-se constantes, até o momento.

4.5. Conclusões

Está bem documentado na literatura que a diminuição da temperatura intensifica a fotoinibição em organismos fotossintetizantes (Aro et al., 1990; Krause, 1992; Long et al., 1994; Saxby et al., 2003). No presente estudo, a diminuição das temperaturas exacerbou claramente – por meio da diminuição dos valores de Fv/Fm – a resposta fotoinibitória dos corais em intensidades de luz mais altas e produziu respostas fisiológicas semelhantes aos observados em corais expostos a temperaturas elevadas em outros estudos.

Assim, de maneira geral, podemos considerar que o fator tamanho das colônias não evidenciou diferenças na fotobiologia em relação a emissão de fluorescência da clorofila *a* no entanto, o efeito das temperaturas foi significativamente preponderante nos resultados obtidos. Neste contexto, sugerimos que a aclimatação histórica pode ter interferido na recuperação dos corais a médio/longo prazo. No entanto, mais estudos são necessários para entender melhor o período entre os eventos de estresse necessários para a resiliência de *S. stellata*, principalmente pelo fato de Arraial do Cabo estar localizado em uma região de ressurgência da Costa do Atlântico Sul.

4.6. Referências

Aro, E. M., Hundal, T., Carlberg, I., Andersson, B. (1990). In vitro studies on lightinduced inhibition of photosystem II and D1-protein degradation at low temperatures. Biochim Biophys Acta 1019:269–275.

Batista, D., Gonçalves, J. E. A., Messano, H. F., Altvater, L., Candella, R., Elias, L. M. C., Messano, L. V. R., Apolinário, M. & Coutinho, R. (2017). Distribution of the invasive orange cup coral Tubastraea coccinea Lesson, 1829 in an upwelling area in the South Atlantic Ocean fifteen years after its first record. Aquatic Invasions, 12(1).

Brown, B. E., I. Ambarsari, M. E. Warner, W. K. Fitt, R. P. dunne, S. W. Gibb, AND D. G. Cummings. 1999. Diurnal changes in photochemical efficiency and xanthophyll concentrations in shallow water reef corals: Evidence for photoinhibition and photoprotection. Coral Reefs 18: 99–105.

Demmig-Adams, B., & Adams, W. W. (1996). Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. Planta, 198(3), 460-470.

Falkowski P. G., Raven, J.A. (1997). Aquatic photosynthesis. Blackwell, Malden, MA.

Franklin, L. A., Seaton, G. G. R., Lovelock, C.E., Larkum, A. W. D. (1996). Photoinhibition of photosynthesis on a coral reef. Plant, Cell and Environment. 19:825–836. doi:10.1111/j.1365-3040.1996.tb00419.x.

Genty, B., J. M. BriantaiS, & N. R. Baker. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic eléctron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochim. Biophys. Acta 990: 87–92.

Genty, B., J. Harbinson, J. M. Briantais, & N. R. Baker. 1990. The relationship between non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence and the rate of photosystem-2 photochemistry in leaves. Photosyn. Res. 25: 249–257.

Grottoli, A. G., Rodrigues, L. J., & Palardy, J. E. (2006). Heterotrophic plasticity and resilience in bleached corals. Nature, 440(7088), 1186-1189.

Hoegh-Guldberg, O., AND R. J. JONES. 1999. Photoinhibition and photoprotection in symbiotic dinoflagellates from reef-building corals. Mar. Ecol. Prog. Ser. 183: 73–86.

IBGE, 2010. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Acesso em janeiro de 2022. <u>http://www.ibge.gov.br</u>.

Jones R.J., Hoegh-Guldberg A., Larkum W.D., Schreiber U (1998) Temperatureinduced bleaching of corals begins with impairment of the CO2 "xation mechanism in zooxanthellae. Plant Cell Environ 21 : 1219-1230

Jones, R. J., & Hoegh-Guldberg, O. (2001). Diurnal changes in the photochemical efficiency of the symbiotic dinoflagellates (Dinophyceae) of corals: photoprotection, photoinactivation and the relationship to coral bleaching. Plant, Cell & Environment, 24(1), 89-99.

Kaňa, R., Lazár, D., Prášil, O., & Nauš, J. (2002). Experimental and theoretical studies on the excess capacity of photosystem II. Photosynthesis Research, 72(3), 271-284.

Krause, G.H. (1988). Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. Physiol Plant 74 : 566-574

Krause, G. H. (1994). Photoinhibition induced by low temperatures. Photoinhibition of Photosynthesis, from Molecular Mechanism to the Field, 331-348.

Krause, G. H., & Weis, E. (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. Annual review of plant biology, 42(1), 313-349.

Lesser, M. P. (1996). Elevated temperatures and ultraviolet radiation cause oxidative stress and inhibit photosynthesis in symbiotic dinoflagellates. Limnol. Oceanogr. 41, 271-283

Long, S. P., Humphries, S., Falkowski, P. G. (1994). Photoinhibition of photosynthesis in nature. Annu Rev Plant Physiol 45 : 633-662.

Osmond, C.B., Anderson, J. M., Ball, M. C., Egerton, J. J. G. (1999). Compromising efficiency: the molecular ecology of lightresource utilization in terrestrial plants. In: Press M.C., editor. Advances in physiological plant ecology. Oxford, UK: Blackwell; p. 1–24.

Osmond, C. B. 1994. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants, p. 1–24. *In* N. R. Baker and J. R. Bowyer [eds.], Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field. BIOS.

Perkins G., R., Underwood J.C., G., Brotas, V., Snow G., C., et al., 2001. Responses of microphytobenthos to light: primary production and carbohydrate allocation over na emersion period. 223, 101-112. Marine Ecology Progress Series 223, 101–112. https://doi.org/10.3354/meps223101

Richter, M., Ruhle, W., Wild, A. (1990). Studies on the mechanism of photosystem II photoinhibition. The involvement of toxic oxygen species. Photosynth Res 24:237–244

Saxby, T., Dennison, W.C., Hoegh-Guldberg, O., 2003. Photosynthetic responses of the coral Montipora digitata to cold temperature stress. Mar. Ecol. Prog. Ser. 248, 85–97.

Schreiber, U., Schliwa, U., Bilger, W. (1986). Continuous recordings of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometry. Photosynth Res 10:51–62.

Smith, D. J., Suggett, D. J. and Baker, N. R. (2005). Is photoinhibition of zooxanthellae photosynthesis the primary cause of thermal bleaching in corals? Glob. Chang. Biol. 11, 1-11.

Tunala, L.P., Tâmega, F.T., Duarte, H.M., & Coutinho, R. (2019). Stress factors in the photobiology of the reef coral *Siderastrea stellata*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 519, 151188. <u>https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.151188</u>.

Valentin, J. L. (1984). Spatial structure of the zooplankton communities in the Cabo Frio (Brazil) region influenced by a coastal upwelling. *Hydrobiologia* 133: 183–199, https://doi.org/10.1007/BF00026607.

Zar, J. H. (2010). Biostatistical analysis. Fifth edit.

5. Capítulo 4. *Symbiodinium* spp. photobiology and clades hosted on *Siderastrea stellata* in the southwestern Atlantic.

Layla Poubel Tunala^{1,2}, Caroline Rezende Guerra², Rafael Gomes de Menezes², Celine Philipp Diogo², Tailah Bernardo de Almeida², Heitor Monteiro Duarte³, Frederico Tapajós de Souza Tâmega^{2,4}, Ricardo Coutinho^{1,2}.

¹Programa de Pós-Graduação em Dinâmica dos Oceanos e da Terra – DOT, Universidade Federal Fluminense, Av. Gen. Milton Tavares de Souza, 24210-346, Niterói, RJ, Brazil.

²Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira, Departamento de Biotecnologia Marinha, Rua Kioto 253, 28930–000, Arraial do Cabo, RJ, Brazil.

³Departamento de Fisiologia Vegetal – NUPEM, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 27965-045, Macaé, RJ, Brazil.

⁴Programa de Pós-Graduação em Oceanologia, Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande, Av. Itália Km 8, 96203–900 Rio Grande, RS, Brazil

*Corresponding author.

E-mail address: laylaptunala@hotmail.com (L.P. Tunala).

E-mail addresses: laylaptunala@hotmail.com (L.P. Tunala), carolineguerra@gmail.com (C.R. Guerra), <u>rafagmenezes@gmail.com</u> (R.G. Menezes), <u>celinephilipp@gmail.com</u> (C.P. Diogo), tailahbernardo@gmail.com (T.B. Almeida), heitor.m.duarte@gmail.com (H.M. Duarte), fredtamega@gmail.com (F.T.S. Tâmega), rcoutinhosa@yahoo.com (R. Coutinho).

ORCID - Layla Poubel Tunala 0000-0003-1889-7111, Caroline Rezende Guerra 0000-0002-9968-593X, Rafael Gomes de Menezes 0000-0002-8699-8937, Celine Philipp Diogo, Tailah Bernardo de Almeida 0000-0002-3695-4434, Heitor Monteiro Duarte 0000-0003-0088-6596, Frederico Tapajós de Souza Tâmega 0000-0003-2773-2036, Ricardo Coutinho 0000-0001-5430-2176

Highlights

- S. stellata colonies with pink pigmentation may be associated with higher temperatures.
- They demonstrated a high fidelity in association with Symbiodinium clade C predominantly.
- S. stellata samples at Fernando de Noronha National Park presented high resilience under multiple stressors.

ABSTRACT

The health of the coral species Siderastrea stellata were investigated as an indicator of climate changes impacts at Fernando de Noronha Marine National Park, southwestern Atlantic. Chlorophyll a maximum quantum yield and Rapid Light Curves (RLCs) were produced using a red-light pulse amplitude modulated fluorometer, Mini-PAM in S. stellata colonies. We collected genetic material from the same colonies in order to identify the Symbiodinium clade hosted in each of them, considering that the colonies showed very different pigmentations between them. Our findings showed that colonies with pink pigmentation may be associated with higher temperatures, however indicating a high saturation point (Ek) and consequent greater efficiency in dissipation of radiant energy. Our genetic analysis also demonstrated a high fidelity in association with Symbiodinium clade C predominantly. Despite this, we hypothesized that this association may be the result of changes in populations of clade B due to stressful events.

Keywords: Thermotolerance, bleaching, coral reefs, pigmentation, photochemistry, climate changes, benthic ecology, Siderastrea stellata, Southwestern Atlantic.

1. Introduction

Global temperatures of ocean surface were the warmest in 2015 and 2016 since 19th century. By far the third longest and most widespread coral bleaching episode in recorded history, estimated to have affected 38% of reefs and extinguished > 12,000 km² of corals (Swain et al., 2017). Climate change is affecting tropical coral reefs now around the world (Anthony et al., 2020; Goreau and Hayes, 2021; Soares et al., 2021). Actually, great mass bleaching events are occurring with increasing intensity and frequency all around the world and are has been considered a major threat to coral reef resilience, productivity and functioning (Hughes et al., 2017, 2018). And this is atypical (Coffroth et al., 1990; Eakin et al., 2019; Wilkinson, 2000;). Before 1980's mass death of corals was uncharted and climate change was not on agenda as it is today (Coffroth et al., 1990; Eakin et al., 2019; Suggett and Smith, 2020). However, global temperature increase mainly by fossil fuel burning has heighten the heat in the oceans, making it slightly warmer to be sustainable (Morrison et al., 2018). To support coral reefs in a long term, reduction of greenhouse gas emissions will be required (Van Hooidonk, et. al., 2016). Notwithstanding, this global emissions have been increasing in recent years (Eakin et al., 2019; Friedlingstein et al., 2019). Bleaching events occurs when coral expels the symbiotic microalgae - genus Symbiodiniuim - or their pigments (Anthony, 2016; Hoegh-Guldberg and Smith, 1989; Howells et al., 2012). This damage is a stress response to several oceanographic parameters, such as high or low temperatures, intense irradiation, changes in salinity, sedimentation or other physical or chemical stresses, even those caused by accelerated industrialization and urbanization (Lapointe et al., 2019; Winter et al., 2016).

Symbiodinium has been performing a powerful role in nutritional support of scleractinian corals over millions of years (Stanley, 2003) and is a cornerstone of the prosperity of reef building corals (Decelle et al., 2018). As a genus, *Symbiodinium* seems to have high plasticity in photoacclimation and potential photoadaption (Iglesias-Prieto and Trench, 1994).

Photoacclimation provide dynamic changes in photosystems according to the light condition that species better performs (Dubinsky and Stambler, 2009; Suggett et al., 2007). Boundaries of photosynthetic improvement to variation in light availability, light intensity or spectral quality are defined by photoadaption, as well photoacclimation can be remarkably variable between microalgal species and indeed between distinct genetic variation in the same species (Robison and Warner, 2006; Suggett et al., 2007). Besides that, there is a large manifoldness of physiological plasticity to thermal disturbance between several *Symbiodinium* clades and within (Warner and Suggett, 2016). *Symbiodinium microadriaticum* (Freudenthal 1962) – until 70's – were considered a single pandemic specie which all symbiotic dinoflagellates were included (Freudenthal, 1962; Taylor, 1974). Afterwards, extensive researches were able to classify *Symbiodinium* diversity at levels of clades and types (LaJeunesse, 2001; LaJeunesse and Thornhill, 2011; Pochon and Gates, 2010; Rowan and Powers, 1991b; Van Oppen et al., 2001). Rowan and Powers (1991b) assessed DNA sequences diversity of the small ribosomal subunit (SSU rDNA) in *Symbiodinium*. Their phylogeny revealed divergent lineages with the genus.

Consideration of light harvesting capacity has presented a primary framework for improving our knowledge about how some *Symbiodinium* genotypes (Iglesias-Prieto and Trench, 1997; Suggett et al., 2015; Warner and Suggett, 2016) have adapted different strategies for allot resources and light niche improve performance. Active chlorophyll *a* fluorometry defines the balance of absorbed light that is dissipated as photochemistry *versus* heat (Bjorkman and Demmig-Adams, 1995). Likewise, *Symbiodinium* genotypes look as if similarly express differences in their own ratio of heat and photochemistry (Robison and Warner, 2006; Suggett et al., 2007). Although these differences sound to present some relationship with phylogenetic, they also seem related to shallow *versus* deeper corals (Iglesias-Prieto et al., 2004; Suggett et al., 2015). However, these interactions still largely unexplored.

Therefore, we aimed to evaluate the photosynthetic potential of *S. stellata* through chlorophyll *a* fluorescence and to relate them to the *Symbiodinium* clades. It is necessary and extremely important to investigate how the ecological value of symbiotic dinoflagellates is threatened by increasing environmental pressures because they can provide us with an overview of the status of the coral community in the reef environments.

2. Material and Methods

2.1. *Study site*

Fernando de Noronha Archipelago (FNA; 3°50'24'S, 32°24'48'W) is located approximately 345 km off north-eastern Brazil. The archipelago is composed by a main volcanic island (17 km² in area, about 10 km long and 3 km wide) and 20 small islets (Moreira and Guimarães, 2014) (Fig. 1). The FNA are divided into two protection areas: a Marine National Park (PARNAMAR) fully protected and an Environmental Protection Area (APA) for sustainable use. The Archipelago's reefs are predominantly rocky, wave-exposed, with macroalgae and rhodoliths beds (Amado-Filho et al., 2012; Eston et al., 1986). Krajewski and Floeter (2011) described the presence of *Siderastrea stellata* Verril, 1868, *Montastraea cavernosa* Linnaeus, 1767 and *Mussismillia hispida* Verril, 1902 as the main representatives of the archipelago's coral cover. *S. stellata* occurs on all Brazilian reefs and in coral communities from Maranhão to Rio de Janeiro State (Castro and Pires, 2001; Laborel-Deguen et al., 2019) and is the major reef-building coral in Brazilian reefs (Leão et al., 2016). This species is a colonial, massive and zooxanthellate coral and is considered a great environmental indicator, due to their ability to resistant to sedimentation, variations in temperature and salinity, as well as strong wave action (Laborel-Deguen et al., 2019; Segal and Castro, 2000).

Four study sites were selected within PARNAMAR:

a) Atalaia: sandy bottom, low coral diversity, with a predominance of *S. stellata*. Some occurrences of *Favia gravida* Verril, 1868 on the edge that borders the tide pool. This pool undergoes a seasonal natural sedimentation process, where the colonies of *S. stellata* are exposed in the months of late summer (February and March, mainly) and autumn. Visiting allowed under the control and guidance of monitors.

b) Caieiras: rock beach with tide pool bottom composed of high diversity of macroalgae, mainly turf and calcareous algae. Visiting allowed under the control and guidance of monitors.

c) Raquel: tide pool bottom composed mainly of rhodoliths and calcareous algae, an environment with greater complexity and deeper than the previous ones. Strong wave action and high turbidity with a lot of grain particles on water column. Visitation is not permitted, an environment restricted to scientific research.

d) Leão: a rock beach with high complexity when compared to Atalaia and Caieiras previous mentioned. Zoanthids like *Palythoa caribaeorum* Duchassaing and Michelotti, 1860 are abundant and also fishes. Visitation is not allowed, an environment restricted to scientific research.



Figure 1. Fernando de Noronha Archipelago map. Located (3°50′24″S, 32°24′48″W) in Atlantic Ocean, at 345 km far from Brazilian coast with the main island (17 km² in area, about 10 km long and 3 km wide). Blue dots refer to sampling sites. From right to left: Raquel, Caieiras, Atalaia and Leão.

2.2. Sampling

Colonies of *S. stellata* (N = 60) up to 10 cm in diameter were collected by snorkeling in each sample site (15 colonies/site). Samples were carried to a plastic tray with local sea water. Water temperature in this container was monitored throughout the period of measurements. We also took note of irradiance intensity (i.e. PAR, in μ mol m⁻² s⁻¹) obtained with a Mini Quantum/Temp. Sensor (Mini PAM accessory, Walz) at the time of experimentation and at the depth of the water column in which samples were collected. Colonies were photographed and categorized according to a color gradient (1 to 5 colors), following the standards of Coral Health Chart (Siebeck et al., 2006) (Fig. 2). In addition, we maintained a sensor HOBO Pendant® Temperature/Light 64K Data Logger for 5 days in the fields at Atalaia and monitored the other sites with a second similar sensor during the period when we were taking the chlorophyll *a* fluorescence measurement, in order to understand the dynamics during sampling period (i.e. dry tide, peak light in the day and in the summer with clear skies, without cloudiness). This sensor recorded temperature at every second.

For data acquired by HOBO Pendant® Temperature we calculate the "Time Period Mean" (Tp) from the average temperature of the filtered period, that is, temperature between the average (with all data) and the maximum, and time interval that was in the Tp in minutes. These calculations were performed by Python Software.



Figure 2. Color gradients classification with coral colonies specimens conform Coral Health Chart found at all sample sites. This categorization was defined based on predominant pigmentation in each colony. All fluorescence measurements and collection of genetic material

were carried out in the colonies' areas with the definition established for each color category. All samples were classified as E2, E4, C2, C5 and D5.

2.3. Genetic analysis

For zooxanthellae (*Symbiodinium* spp) genetic analysis, 10 corals were sampled at each site (N=40) by scraping a part (<1cm²) of *S. stellata* tissue using razor blade and gloves. All material was previously sterilized with 70% ethanol between samples. Tissue was transferred to tubes containing 0.25 mL of CHAOS lysis-buffer and stored at room temperature for at least five days (Picciani et al., 2016). Then, total DNA was extracted using a phenol/chloroform protocol according to Picciani et al. (2016). DNA purity and quantity were assessed by Thermo Scientific[™] NanoDrop 2000 spectrophotometer. PCR was carried out using specific primers ss3Z and ss5Z which amplified 18S rDNA fragments (~1600 bp) (Rowan and Powers, 1991b). Reaction mixtures contained 1X GoTaq[®] Green Master Mix (Promega), 0.5 µM of each primer, 4 ng of template DNA and sterile ddH₂O to volume. Cycling conditions were as follows: 5 min at 94 °C (1 cycle); 1 min at 94°, 1 min at 55 °C and 2:30 min at 72 °C (1 cycle); 1 min at 92 °C, 1 min at 55 °C and 2:30 min at 72 °C for 10 min. PCR products and DNA ladder (100 bp DNA Ladder, Promega) were run on 1 % agarose gels in 0.5X TBE buffer stained with Gel Red (Biotium) and visualized under E-Gel[™] Imager UV Light Base (ThermoFisher Scientific).

Additionally, PCR products were purified with AxyPrep PCR Cleanup Kit (Axygen Bioscience) and then used for sequencing and Restriction Fragment Length Polymorphism (RFLP) profiling, as previously described in the literature (Karako-Lampert et al., 2004; Rowan and Powers, 1991b). Sequences were manually edited using BioEdit software (7.2 version; Hall, 1999), consensus sequences were generated for each sample and deposited in GenBank (vouchers numbers MT653596, MT653693, MT655952, MT656012, MT657269, MT657270,

MT657274, MT657321, MT657960, MT659934, MT657981, MT657982, MT664801, MT661487, MT664801, MT661525, MT664810, MT661604, MT662117, MT662134, MT663216, MT663217, MT663279, MT663344, MT669028, MT668630, MT668704, MT668706, MT668713, MT668714, MT668715 and MT668913). Blast analyses were performed to confirm *Symbiodinium* clades.

2.4. Clorophyll a Fluorescence

The photosynthetic performance of S. stellata was accessed using a portable pulse amplitude modulated fluorometer (Mini-PAM, Walz GmbH, Effeltrich, Germany). Determinations of the maximal quantum yield of PSII (Fv/Fm) were made adapting pieces the coral colonies for 20 min (Perkins et al., 2001) in a black plastic box. The maximal fluorescence (*Fm*) was measured within a saturating light pulse (SLP) (800 ms, PAR > 4000 μ mol m⁻² s⁻¹) just after acquiring the ground state fluorescence in the dark (F_0). Fv/Fm was calculated as (Fm-Fo)/Fm (Genty et al., 1989). Rapid light response curves (RLCs) were performed to access the photosynthetic potential for photochemistry. The internal program of Mini-PAM was used to apply 9 steps of increasing actinic irradiances of 10 s duration. Within each irradiance step, the Mini-PAM recorded the steady state fluorescence and the maximal fluorescence (within a SLP) of light adapted sample (F and Fm', respectively). The effective quantum yield of PSII $(\Delta F/Fm')$ was calculated as (Fm'-F)/Fm'. The relative rate of the photosynthetic electron transport (*rETR*) was calculated as $\Delta F/Fm'$ x PAR x 0.5, where PAR is the photosynthetically active radiation, and the factor 0.5 assumes that 50% of PAR was absorbed by PSII (Ralph et al., 2002). The regression of rETR by PAR was done fitting the equation $rETR = rETR_m \times tanh(\alpha)$ $\times PAR / rETR_m$) (Jassby and Platt, 1976), where the parameter $rETR_m$ is the maximum relative electron transport rate, α corresponds to the rise of the curve in the light-limiting region (Schreiber, 2004), and *Ek* is the saturating irradiance calculated as $rETR_m / \alpha$ (Sakshaug et al.,

1997). All regressions and parameter extractions were made in R language and environment for statistical computing (R Core Team, 2015) under RStudio (RStudio Team, 2015) using the nonlinear least square Levenberg-Marquardt minimization algorithm with the package "minpack.lm" (Elzhov et al., 2016).

2.5. Statistical data analysis

For chlorophyll *a* fluorescence data parametric statistical analysis was chosen after performing Shapiro and Wilk's W test for normality and Levene's test for homogeneity of variances (Zar, 2010). The Fv/Fm data and the critical points from regression analysis of RLCs were assessed by ANOVA followed by Tukey's HSD. Correspondence analysis (CA) was also performed for Fv/Fm data (FactoMineR and FactoExtra packages in R). The contingency table for CA with binary values was built by the categorization of Fv/Fm values to each decimal place from 0.3 until 0.7.

3. Results

3.1. Symbiodinium clade identification

Analysis of ten *S. stellata* individuals of each sampling site (N = 40) through RFLP fingerprinting produced SSU rDNA fragments for clade B and C (Fig. 3) according to data published by Karako-Lampert et al. (2004) and Rowan and Powers (1991a). Comparison of the 18S rDNA sequences obtained showed that 38/40 (98%) coral samples hosted clade C *Symbiodinium*, while 02 samples (5%) hosted clade B, one from Atalaia and one from Raquel sites. All sequences showed at least 98% similarity when compared to sequences in GenBank through Blast analysis, confirming the clades identified by RFLP. We followed classification of the genus *Symbiodinium* comprising 9 clades (A to I) proposed by Pochon and Gates (2010).



Figure 3. RFLP patterns of *Taq* I digested 18S rDNA gene fragments amplified from *S. stellata* hosted *Symbiodinium*. Lane 1 shows 100bp DNA ladder; Lanes 2 and 3, clade B samples from Atalaia and Raquel site, respectively; Lanes 4 and 5, represents clade C *Symbiodinium* from Caieiras and Leão sites, respectively. Representative gel for all samples, clades were confirmed by sequence analyses.

3.2. S. stellata photosynthetic performance

a) Potential Quantum Yield

The *Fv/Fm* mean value for all samples in all sites together was 0.463 ± 0.098 , with maximum of 0.657 and minimum of 0.171. Highest average was observed for Atalaia with mean of 0.509 although the highest overall value of 0.657 was observed for Caieiras. The lower *Fv/Fm* mean value occurred at Raquel (0.371). Tukey multiple comparisons of means test showed high similarity between Atalaia and Leão (p = 0.919). However, Raquel showed a highly significant difference (ANOVA F = 26.88, $p = 2.31^{-14}$).

Regarding sampled depths we detected the same variation found for sample sites. Significative differences were found for fluorescence yield for 1m and 0.1m, that are both
referent to Raquel (Fig. 4). Highest averages were for 0.6m depth (Atalaia) and 0.5m depth (Leão) with 0.509 \pm 0.088 and 0.498 \pm 0.037, respectively. No significant differences were found between 0.1m and 1m.

Pigmentation gradient from E2, C2, C5, E4 and D5 showed mean \pm sd of 0.484 \pm 0.091, 0.402 \pm 0.142, 0.451 \pm 0.062, 0.481 \pm 0.084 and 0.436 \pm 0.138, respectively. Among them, some significant differences were found (ANOVA F = 3.754, p = 0.0058). Tukey multiple comparisons of means test identify high dissimilarity for pallet C2 mainly between E2 (p = 0.008) and E4 (p = 0.01). Tukey test also showed a high similarity between pigments E2 and E4 (p = 0.999) and D5 and C5 (p = 0.989), making the difference of pigment C2 in relation to the others even more evident.



Figure 4. Chlorophyll *a* maximum quantum yield (dark-adapted samples) in relation to each sampled site, depth (m), pigmentation and temperature (°C). Vertical bars at each point represent standard deviations from the mean. Letters above each bar represent ANOVA results, where "a" are equal to each other (p > 0.05) and different from "b" (p < 0.05). Raquel had the lowest overall values, while Caieiras had the lowest raw data. Atalaia and Leão had a very similar distribution. The "b" at the depths of 0.1m and 1m, both referring to Raquel. Pigmentation gradient from E2, C2, C5, E4 and D5 showed mean \pm sd of 0.484 \pm 0.091, 0.402 \pm 0.142, 0.451 \pm 0.062, 0.481 \pm 0.084 and 0.436 \pm 0.138, respectively. Temperatures (°C) recorded in containers during the period of fluorescence measurements. We observe that with increasing temperature we have lower FvFm values. During measurements we recorded water temperature at that time, which reached the values of 30, 31 and 32°C. For each of them we observe mean values of 0.504 \pm 0.067, 0.474 \pm 0.117 and 0.371 \pm 0.061, respectively. Highly significant difference was observed between 32°C and the other temperatures (ANOVA F = 40.26, p = 3.89⁻¹⁵).

Temperatures recorded in containers during the period of fluorescence measurements we have a clear pattern: with increasing temperature we have lower *Fv/Fm* values (Fig. 4). Container water temperature reached the values of 30, 31 and 32°C. For each of them we observe mean values of 0.504 ± 0.067 , 0.474 ± 0.117 and 0.371 ± 0.061 , respectively. Highly significant difference was observed between 32°C and the other temperatures (ANOVA *F* = 40.26, $p = 3.89^{-15}$).

Temperature means and standard deviation for each sampled site were 35.18 ± 1.16 , 35.78 ± 1.23 , 34.6 ± 1.17 and 32.37 ± 0.7 °C for Atalaia, Caieira, Raquel and Leão, respectively, and their maximum temperatures reached to 36.62, 37.82, 36.4 and 33.64 °C for each one (Table

I). Raw data of temperatures sampled *in situ* at each of sites are shown in Figure 5. The black line refers to data from temperature sensor that was used as a kind of control to compare the sites with each other and was fixed at Atalaia. Data for February 7 was not included in our analysis, because it was a rainy and cloudy day. The other days of sampling were days of full sun, without clouds.

Table I. Temperature (°C) data registered by HOBO Pendant® Temperature/Light 64K Data Logger at each one of sampling sites. For Atalaia, the sensor monitored for 5 days and a second sensor with the same settings was installed in the other sites with during the period when we were taking the chlorophyll *a* fluorescence measurement, recording temperature at every second. Atalaia, Caieira, Raquel and Leão recorded their maximum temperatures reached to 36.62, 37.82, 36.4 and 33.64°C for each one, respectively.

Site	T°C mean	T°C max	Tp (°C)	Time (min)
Atalaia	35.18 ± 1.16	36.62	35.88	108
Caieira	35.78 ± 1.23	37.82	36.68	81
Raquel	34.6 ± 1.17	36.4	35.51	98
Leão	32.37 ± 0.7	33.64	32.97	134



Figure 5. Raw data of temperatures sampled *in situ* at each of sites. Black line refers to data from temperature sensor as control to compare the sites with each other and was fixed at Atalaia. Time axis is described as month-day and day period in hours (00 in the night or 12 in the day). Data for February 7 was not included in our analysis because was a rainy and cloudy day. Other days of sampling were days of full sun, without clouds.

We also build a correspondence map, displaying a two-way table by calculating coordinates representing its rows and columns, as a primary output of (CA) in order to explore relationships among categorical variables (Fig. 6). Figure 6 allowed the visualization of the relationship between the sets, where the proximity of the points referring to the line and the column indicated association and the distance a repulsion. The correspondence graph in the two dimensions for the two largest eigenvalues explained about 43% of the total variability. From the decomposition of the total inertia, an estimation of the right number of axis to interpret suggests restricting the analysis to the description of the first 6 axis. These axis present an amount of inertia greater than those obtained by the 0.95-quantile of random distributions (79.57% against 50.83%). This observation suggests that only these axis are carrying a real

information. Nevertheless, inertia of the first dimensions shows that there is a strong relationship between variables and the first two dimensions of analysis express 42.6% of the total dataset inertia (Fig. 6), i.e., total variability is explained by the plane. Thus, we were able to observe 3 very well-defined data sets, in which the numbers represented by the points are each of the samples and the triangles are our categorical variables.



Figure 6. Correspondence map. The map displays a two-way table by calculating coordinates representing its rows and columns, as a primary output of Correspondence Analysis (CA) in

order to explore relationships among categorical variables. The sidebar "Ctr" refers to the degree of contribution of each of the variables, in which the red represents the largest contribution and blue the lowest contribution.

b) Rapid Light Curves

The results of rETR are presented in Fig. 7. The *rETRm* mean for all samples was 30.87 $\pm 12.51 \mu$ mol photons m⁻² s⁻¹. For α and *Ek* values were 0.173 ± 0.058 and $190.13 \pm 84.19 \mu$ mol photons m⁻² s⁻¹, respectively. *rETRm* exhibited significative differences among locations (ANOVA *F* = 8.343, *p* = 0.0001) and also α_{ETR} (ANOVA *F* = 16.48, *p* = 8.54 × 10⁻⁸) and *Ek* (ANOVA *F* = 4.039, *p* = 0.011). Atalaia was significantly different from Caieiras (*p* = 0.006) and Raquel (*p* = 0.00007), while Leão it intersected with the two groups of well-defined locations, being similar to Atalaia and Caieiras, but different from Raquel (*p* = 0.045). It means that Caieiras and Raquel were remarkably similar. For alpha only Raquel was significantly different from the other locations and *Ek* analysis clustered Raquel and Leão, when Atalaia × Caieiras (*p* = 0.014) and Caieiras × Raquel (*p* = 0.360) were significantly different.

Regarding depths alpha presented two groupings that are that are closely linked to sampled sites. Depths in 0.1m and 1.0m (associated to Raquel) grouped together while 0.2, 0.5 and 0.6m depth were similar to each other. Then significant differences between the depth groups (ANOVA F = 12.2, $p = 3.63 \times 10^{-7}$) occurred in 0.1×0.2 (p = 0.00007), 0.1×0.5 (p = 0.004), 0.1×0.6 (p = 0.005), 1.0×0.2 (p = 0.00003), 1.0×0.5 (p = 0.0008) and 1.0×0.6 (p = 0.0012). Ek values also presented differences (ANOVA F = 2.976, p = 0.026), that was only between $0.6 \times 0.2m$ depth.

With respect to temperature, we had significative differences for all RLC factors (ETRm ANOVA F = 9.695, p = 0.0002, alpha ANOVA F = 25.13, $p = 1.49 \times 10^{-8}$, Ek ANOVA F

=4.572, p = 0.014). These differences occurred for ETRm at 30°C, to alpha at 32°C and for Ek at 31°C. Graphs of the RLCs are represented in Figure 7.



Figure 7. Rapid Light Curves parameters (rETR, alpha and Ek) for all categories of observations – sampling sites, depth in meters, pigmentation and containers temperatures (°C). Bars represent averages and their standard deviations. For each of intrinsic values calculated from the light curve, there was a correction for the irradiance values. All factors showed a significant difference (p > 0.05) represented by the letters above each bar, with exception for pigmentation. All graphs of alpha values showed the same pattern verified for mean values of *Fv/Fm* and ANOVA results.

4. Discussion

We used two methods together to evaluate the physiological characters of zooxanthellas linked to their genetic features. Genetic analyzes demonstrated a high fidelity in association with Symbiodinium clade C predominantly. Despite this, we hypothesized that this association may be the result of changes in populations of clade B due to stressful events such as the rise in ocean temperatures associated with extreme conditions found in a tidepool. Our findings also showed that colonies with pink pigmentation may be associated with higher temperatures, however indicating a high saturation point (Ek) and consequent greater efficiency in dissipation of radiant energy.

Flattened reef tops in Brazilian coastline are subaerially exposed along low tides and the only corals species that survive in this adverse environment (temperature fluctuation, high irradiance and salinity) are *S. stellata* and *F. gravida* (Leão, 2016). Furthermore, Costa et al. (2008) evidenced that the stress-tolerant *S. stellata* is associated with zooxanthellae clade C, which is considered one of the most bleaching-resistant zooxanthellae groups. Despite these findings in which they show fidelity in the relationship between *S. stellata* and clade C, our results suggest that they do not, as well as reported by Toller et al. (2001a, 2001b) and Glynn et al. (2001). Clade C is widely distributed and shows great tolerance for temperature changes (Karako-Lampert et al., 2004) and based on photochemical efficiency measurements. Abrego et al. (2008) also indicated that clade C exhibited much greater thermal tolerance than clade D, for example. Although clade C made up most of our samples, clade B was also found, as well as some authors have also reported the occurrence of clade B for corals of the genus *Siderastrea* (Lajeunesse, 2002; Santos et al., 2004; Thornhill et al., 2006).

These findings made us take into account some works that reported that a marjority of scleractinian corals (about 75%) acquire their dinoflagellates symbionts from the environment each new generation (Baird et al., 2009). The authors confirmed that external environmental

conditions, in many cases, promote certain pairings between partners, including combinations that vary with relation to temperature, irradiance or depth gradients, latitude and longitude and host ontogeny (LaJeunesse and Trench, 2000). Thus, several authors have reported changes in the symbiont clades of these corals (Toller et al., 2001a, 2001b; Glynn et al., 2001). These considerations lead us to hypothesize that zooxanthellae in clade B may be being replaced by those in clade C over generations or from stressful events. Because clade B possess the greatest ability to photo-aclimate to high and low irradiances (Iglesias-Prieto and Trench, 1997), may be an advantage for S. stellata to host clade C which has the ability to be more thermotolerant in place of clade B. Lajeunesse et al. (2010) verified that Symbiodinium clade B under temperature changes did not persist and was displaced by C. If we see a scenario where the temperature factor promotes more and more, over time, a higher determining influence on performance coral-zooxanthella association, then this may be a viable strategy to ensure the prevalence of coral. This relationship can be explained by the "adaptative bleaching hipothesis" from Buddemeier and Fautin (1993), which postulated that shifts on Symbiodinium communities occurs in response to environmental perturbations (Baker, 2001; Howells et al., 2013; Lajeunesse et al., 2009). Moreover, harboring a diverse symbiont community potentially provides physiological versatility, offering hosts a buffer when facing a changing environment (Silverstein et al., 2012; Howells et al., 2013). It is necessary to consider that although our analysis of zooxanthellae genetic material was based on the classification proposed by Pochon and Gates (2010). Despite this, currently, a review for a new classification has been proposed, in which the A-G clades have been reorganized as species, considering the divergent Symbiodinium clades equivalent to genera in the family Symbiodiniaceae, using the ITS-2 marker (LaJeunesse et al., 2018).

In addition to the findings in genetic aspects, our general results revealed that colonies with pink pigmentation may be associated with higher temperatures, however indicating a high saturation point (Ek) and consequent greater efficiency in the dissipation of radiant energy. Furthermore, variables such as turbidity seem to interfere with photosynthetic efficiency.

When we grouped samples for each of sampled sites, we observed highly significant differences from all sites in relation to Raquel (Fig. 4). Although Caieiras had the highest number of fluorescence measurements below 0.3, averages and medians of measurements obtained in Raquel were lower, that is, the measurements were significantly grouped below the other locations. If we consider environmental characteristics that distinguish these four locations, we observe that Raquel was a deeper environment with the greatest turbidity, i.e., with particles in suspension visibly at rates higher than the other sampled sites, for this time of year, although the southeastern side of the island is calmer from January to May (Maida and Ferreira, 1997). Also, visible forms of marine erosion are present and can be observed at Raquel (Moreira and Guimarães, 2014). Tunala et al. (2019) found lower Fv/Fm values for scleractinian coral colonies under different levels of sedimentation and observed that higher sediment levels decrease their photosynthetic efficiency. S. stellata exposed to total burial likewise exhibited a tissue discoloration (Tunala et al., 2019), beyond which irreversible bleaching and tissue damage occurred (Philipp and Fabricius, 2003; Erftemeijer et al., 2012). Furthermore, in the field we observed that colonies sampled at Raquel seemed to produce more mucus than those at other locations when we manipulated them. Sediment severely interferes with coral energetics (Abdel-salam and Porter, 1988) and directly disturbs the coral's energy budget through the increasing energy demand for active rejection, in other words, mucus production (Aller and Dodge, 1974; Erftemeijer et al., 2012; Stafford-Smith and Ormond, 1992; Wild et al., 2004).

Moreover, RLC parameters for Raquel were also distinct from the others sampled sites. A lowest alpha (α) values were detected – except for one of temperatures (32°C) that was even lower, but we'll see later – for Raquel. Alpha is the coefficient of maximum use of light by PSII, i.e., initial rate at which increased light induces the transport of electrons. Also, Cruz and Serôdio (2008) confirmed the very strong association between the light responses of Non-Photochemical Quenching (NPQ) and alpha. Decrease in α follows proportionally the build-up of NPQ and a clear inverse relationship was consistently found. Higher NPQ values may also be caused by an increase of photoinhibitory damages to the photosynthetic apparatus (Cruz and Serôdio, 2008).

RLC patterns found for depth said little about this variable because ETRm, α and Ek did not explain significant differences observed, but repeated patterns very similar to those presented by location. Values of ETRm and Ek showed a proportional increase, although not statistically significant (although the depths of 0.2m and 0.6m showed differences between them in relation to Ek), with the increase in depth, except for the depths of 0.1m and 1.0m, referring to Raquel. ETRm and Ek values are expressions of actual photochemical capacity. Measurements from corals over a continuum of light environments have described that coral photobiological patterns seems to be highly conserved (Suggett et al., 2012; Warner and Suggett, 2016). Specifically, key parameters describing photoacclimation, such as intensity of lightsaturated photosynthesis (Ek) and maximum rate of photochemistry (the electron transport rate, ETR), follow a simple linear relation with irradiance levels (Nitschke et al., 2018; Suggett et al., 2012). Thus, in the case of our current research, values obtained for ETR and Ek of the samples grew linearly, as expected from their intrinsic relationships to the RLCs. Therefore, Symbiodinium in high depths, i.e., low light regimes, maximizes light absorption and utilization by increasing photosynthetic pigments and photosynthetic efficiency (Anthony and Hoegh-Guldberg, 2003; Falkowski and Dubinsky, 1981; Iglesias-Prieto et al., 2004; López-Lodoño et al., 2021), as observed in our results. However, it would be untrustworthy to say that a depth less than 1m is high, so we do not attribute these differences found only to the depth. When we observed values found for the maximum quantum efficiency (Fv/Fm), there was no significant difference for each of these three depths (0.2, 0.5 and 0.6m), which reiterates the hypothesis that more than one factor may be influencing the response of measurements of the light curve for the groups of colonies evaluated, such as temperature, for instance.

When ocean water becomes too warm for corals, some individuals produce a brightly colored "chemical sunscreen" to try to protect themselves against fatally high-water temperatures and sun exposure (Gittins et al., 2015; Salih et al., 2000, Smith et al., 2013). This phenomenon is a final line of defense before the coral bleaches to white and dies (Roth and Deheyn, 2013). Our results showed that C2 presented a behavior pattern different from other color palettes, mainly about Fv/Fm. C2 presented the lowest raw data, reaching < 0.2 Fv/Fm values. According to Tunala et al. (2019), values found below 0.2 can be considered highly harmful and – depending on the intensity and duration of the stress – can be a point of no return for the recovery of its photosynthetic efficiency, which can induce coral to death. In a darkadapted sample, Fv/Fm values correspond to the fraction of reaction centers are able to convert absorbed light to photochemical energy, thus has been used as an indicator for extensive environmental stresses (Krause and Weis, 1991). In addition, C2 also showed the lowest a values, that may be representing a photoinhibition due to damage to the photosynthetic apparatus (Cruz and Serôdio, 2008). However, despite the α values being the lowest for C2, Ek did not show this same course for the pigmentation parameter. This means that its saturation point has also remained high as well as its electron transport rate (ETRm), maintaining its relative quantum efficiency even at high levels of irradiance exposure. Irradiance values measured in the field – at midday in a clear summer sky, at 0m in the dry tide, leaving C2 pigmentation colonies exposed, mainly – reached a maximum of 1548 µmol photons m⁻² s⁻¹. Corals and their symbionts require mechanisms for acclimation and adaptation to diverse irradiances and temporal fluctuation in light field. Even at the scale of a single colony, there are extensive variations in light exposure of coral tissues (Falkowski et al., 1990; Smith et al., 2013). These mechanisms can be expressed through pigmentation (Smith et al., 2013). These pigments apply a photoprotective function in corals by absorbing photons or deliver them away from the main absorption bands of symbionts photosynthetic pigments (Dove et al., 2001; Smith et al., 2013). A photoprotective function of green fluorescent protein (GFP)-like pigments has been considered and are divided into two major groups: the fluorescent proteins (FPs), in charge for cyan to red hues and the non-fluorescent chromoproteins (CPs), that produce pink, purple and blue pigmentation (Dove et al., 2001; Roth et al., 2010). It is proposed that these pigments act through screening (Salih et al., 2000), a process whereby the light received by the photosynthetic pigments has passed through a layer containing the photoprotective pigments (Merzlyak et al., 2008; Roth et al., 2010; Salih et al., 2000). There is evidence that under high irradiance and temperature stress, symbiont capacity for photoprotection can be exceeded and photodamage can occur (Iglesias-Prieto et al., 1992; Warner et al., 1999). Furthermore, CPs could additionally act to promote survival during occasional periods of extraordinary stress (Dove et al., 2001; Smith et al., 2013). In this way, we believe that it is possible that colonies classified as C2 may be expressing these proteins, suggested by the photobiology presented together with the color character expressed by them and the extreme environmental conditions observed in the field, requiring studies with appropriate techniques for proof of this hypothesis. Intraspecific variability in expression of coral pigments from GFP-family elucidate the genomic basis for the plasticity of stress responses among reef corals (Gittins et al., 2015). In addition, maximum Fv/Fm values followed the order where E2 > D5 > E4 > C2 = C5. In this way, we can suggest that the expression of GFP proteins in C5 can also be considered. Ek values were even higher than C2, indicating a high saturation point and consequent greater efficiency in the dissipation of radiant energy. Also, Sassi et al. (2015) monitored colonies of Siderastrea spp in seasonality patterns and found that pink colonies are associated with bleaching events. Pink colonies persistence for long periods is capable to increase host and zooxanthellae mortality. This host pigmentation response phenomenon to a variety of stressors is possibly an immune response and purple pigment occurs due pocilloporin fluorescent pigments (GFPs) presence in tissue after the loss of zooxanthellae (Bongiorni and Rinkevich, 2005).

Analyzing our temperature measurements made during the chlorophyll *a* fluorescence measurements, we noticed a very clear pattern: with the increase in temperatures there is a drop in the maximum photosynthetic efficiency sampled gradatively. When photosynthesis is working at peak efficiency, Fv/Fm values as measured by PAM fluorometry are usually in the range of 0.50–0.70, according to the species of coral and its depth location (Warner et al., 1996; Tunala et al., 2019). In this current study we obtained about 0.4 for Fv/Fm at higher temperatures.

Bleaching events have been observed in coral reefs around the world, and most of them have been associated with changes in water temperature (Glynn, 1993; Nielsen et al., 2020). Studies have been demonstrating a disruption of photosynthesis in *Symbiodinium* spp. during exposure to temperatures above 32° C (Coles and Jokiel 1977; Iglesias-Prieto et al., 1992). High temperatures can lead to a decrease in *Fv/Fm* in *Symbiodinium* (Hoegh-Guldberg and Smith 1989; Iglesias-Prieto et al., 1992, Warner and Suggett, 2016) and significant photoinactivation can be noted (Hoegh-Guldberg and Smith 1989; Warner et al., 1996), also observed in this study. In *Symbiodinium*, photodamage to PSII is a fundamental reaction to prevent rising of photoinhibition of PSII (Takahashi and Murata, 2008; Warner and Suggett, 2016). A repair process which consists of several steps – degradation of the D1 protein; synthesis of the precursor to the D1 protein and assembly of the oxygen-evolving machinery (Aro et al., 1993, 2005) – it is the balance between the rate of photodamage to PSII and the rate of repair. Thus, excess of light energy absorbed in elevated temperatures by photosynthetic pigments accelerates photoinhibition through suppression of the repair of photodamaged PSII (Takahashi

and Murata, 2008). Reduced *Fv/Fm* was accompanied by lower ETRm and increased NPQ similarly to Hoadley et al. (2019). Instead Ek had the highest rates found in this study among all the factors analyzed, when under 32°C. On the other hand, α represents the lowest values for 32°C, performing values for the light-limited coefficient for PSII photochemistry. As previously mentioned, α have an intrinsic and inversely proportional relationship with NPQ and some studies have documented a significant rise in NPQ shortly after exposing corals to elevated temperature (Warner et al., 1996; Hill et al., 2004).

About temperatures experienced in the tidepools, corals in PARNAMAR Fernando de Noronha endure summer temperatures of up to 37°C, making them ideal subjects to study the mechanisms underlying thermal tolerance. Caieiras had the highest temperatures in the field, however the persistence of high temperatures above the average lasted less time than in the other places (81min). When comparing data on Figure 4, we observed a clear pattern of occurrence of the lowest values of Fv/Fm in colonies with C2 pigmentation occurring in Caieiras. This comparison allows us to reaffirm that this pigmentation can be an indication of high photoinhibition and consequent pathway to bleaching events.

In correspondence analysis, three very well-defined groupings can be identified, at first. These groups are strongly connected to sampled sites, where Raquel and Caieiras are grouped separately and Atalaia and Leão form a large group, showing high similarity between samples, as well as that detected by ANOVA previously. Dimension 1 opposes the samples in the right of the graph characterized by a strongly positive coordinate on the axis. There, a highly connected group is formed. This cluster refers to Raquel's samples, proving to be very well defined by their local characteristics and quite distinct from the other groups, where samples with a tendency to values in the range 0.3 - 0.4 of Fv/Fm prevailed. Inside this group in which samples characterized by a positive coordinate on the axis is sharing high frequency for the factors Fv/Fm on interval of 0.3-0.4, at 32° C at Raquel, color gradient E4 and 1m depth. Note

that the site Raquel and temperature 32°C are highly correlated with the dimension (respective correlation of 0.97 and 0.97). We also see a relatively high frequency for the factors D5 and 0.1m. Furthermore, we were able to detect high frequency for the pigment factor C5 with Atalaia and 0.4-0.5 Fv/Fm values. When we look at the CA factor map, we see that the temperature factor contributes strongly to the map distribution, according to the scale bar that concerns the contribution of the factors, where the red represents greater and the blue the lesser contribution of factors (triangles) in relation to the samples (circles). That is, it reaffirms temperature as an important factor for the maximum quantum efficiency of the samples of *S. stellata* in the four sampled places.

5. Conclusions

Our results showed that colonies with different pigmentations do not necessarily imply a different quantum yield. Photoinhibition mechanisms and other strategies such as the production of proteins such as those of GFP-family can play a fundamental role in resilience of coral species. Thus, we strongly recommend that research around this approach be applied to these corals that live in extreme conditions like those of tidepools at PARNAMAR Fernando de Noronha. Furthermore, we were able to observe that the duration of a heat event can be more aggravating than the temperature increase itself, to some extent. Colonies exposed to heat waves for a longer period of time have a lesser capacity to maintain themselves with high yield. This can directly reflect on the organism's resilience in face of a bleaching event. Our genetic analysis also indicated a strong association between *S. stellata* and *Symbiodinium* clade C. However, we suggest that monitoring studies be implemented, in order to assess whether this association is of fidelity or if there may be fluctuations in zooxanthella hosting according to climatic events. Finally, we suggest that visitation activities in the Caieiras Pools be closely monitored and that a new proposal for carrying capacity for visitation be carried out, especially

on days of greater tide variation and intense heat and irradiance so that other factors do not act in synergy with climatic factors, considering that the temperatures observed on this site were the highest observed and, consequently, may be the most worrying.

Credit author statement

Layla Tunala: Conceptualization, investigation, formal analysis, writing, editing and reviewing – original draft. Caroline Guerra: investigation, formal analysis, writing, editing and reviewing. Rafael Menezes: investigation, writing and editing. Celine Diogo: investigation, writing and editing. Tailah Almeida: investigation, formal analysis and writing. Heitor Duarte: Conceptualization, investigation, formal analysis, writing, editing and reviewing – original draft, supervision. Frederico Tâmega: writing, editing and reviewing – original draft, supervision. Ricardo Coutinho: Conceptualization, investigation, funding acquisition.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

We are grateful to the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for providing the Doctoral fellowship (LPT) and Productivity fellowship (RC), and Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) for the Rio de Janeiro State Scientist Grant (RC); Administration of State District of Fernando de Noronha (Pernambuco State) by exemption from Environmental Preservation Fee and support for staying and transporting on the island; Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBIO) for research license SISBIO number 67290-1. The authors thank the LABCEN/CCB Sequencing Platform at Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) for use of its facilities and Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira (IEAPM) for laboratory and equipment support.

References

- Abdel-Salam, H.A., Porter, J.W., Hatcher, B.G. (1988). Physiological effects of sediment rejection on photosynthesis and respiration in three Caribbean reef corals. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp. 2, 285–292.
- Abrego, D., Ulstrup, K. E., Willis, B. L., & van Oppen, M. J. (2008). Species–specific interactions between algal endosymbionts and coral hosts define their bleaching response to heat and light stress. Proc. Royal Soc.B 275(1648), 2273–2282. <u>https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0180</u>
- Aller, R.C., Dodge, R.E. (1974). Animal-sediment relations in a tropical lagoon: discovery bay. Jam. J. Mar. Res. 32, 209–232.
- Amado-Filho, G.M., Pereira-Filho, G.H., Bahia, R.G., Abrantes, D.P., Veras, P.C., & Matheus,
 Z. (2012). Occurrence and distribution of rhodolith beds on the Fernando de Noronha
 Archipelago of Brazil. Aquat. Bot. 101, 41–45.
 http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.03.016.
- Anthony, K.R.N., Hoegh-Guldberg, O. (2003). Variation in coral photosynthesis, respiration and growth characteristics in contrasting light microhabitats: an analogue to plants in forest gaps and understoreys? Funct. Ecol. 17, 246–259.
- Anthony, K.R.N. (2016). Coral reefs under climate change and ocean acidification: challenges and opportunities for management and policy. Annu. Rev. Environ. Resour. 41, 59–81. https://doi.org/10.1146/annurev-environ-110615-085610.
- Anthony, K.R., Helmstedt, K.J., Bay, L.K., Fidelman, P., Hussey, K.E., Lundgren, P., Mead, D., McLeod, I.M., Mumby, P.J., Newlands, M., Schaffelke, B., Wilson, K.A. & Hardisty, P.E. (2020). Interventions to help coral reefs under global change A complex decision challenge. Plos one, 15(8), e0236399. <u>https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236399</u>.
- Aro, E.M., Virgin, I., & Andersson, B. (1993). Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. Biochim. Biophys. Acta Bioenerg., 1143(2), 113–134.

- Aro, E.M., Suorsa, M., Rokka, A., Allahverdiyeva, Y., Paakkarinen, V., Saleem, A., Battchikova, N. & Rintamäki, E. (2005). Dynamics of photosystem II: a proteomic approach to thylakoid protein complexes. J. Exp. Bot., 56(411), 347–356. https://doi.org/10.1093/jxb/eri041.
- Baird, A. H., Guest, J. R., & Willis, B. L. (2009). Systematic and biogeographical patterns in the reproductive biology of scleractinian corals. Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 40, 551–571. <u>https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120220</u>.
- Baker, A.C. (2001). Reef corals bleach to survive change. Nature, 411(6839), 765–766.
- Björkman, O., & Demmig-Adams, B. (1995). Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: Ecophysiology of Photosynthesis. Springer, Berlin, Heidelberg. 17–47 . <u>https://doi.org/10.1007/978-3-642-79354-7_2</u>
- Bongiorni, L., & Rinkevich, B. (2005). The pink-blue spot syndrome in *Acropora eurystoma* (Eilat, Red Sea): A possible marker of stress? Zoology, 108(3), 247–256. https://doi.org/10.1016/j.zool.2005.05.002.
- Buddemeier, R. W., & Fautin, D. G. (1993). Coral bleaching as an adaptive mechanism. Bioscience, 43(5), 320–326. https://doi.org/10.2307/1312064.
- Castro, C.B., Pires, D.O., 2001. Brazilian coral reefs: what we already know and what is still missing. Bull. Mar. Sci. 69, 357–371.
- Coffroth, M.A., Lasker, H.R., & Oliver, J.K. (1990). Coral mortality outside of the eastern Pacific during 1982-1983: relationship to El Nino. In Elsevier Oceanography Series. 52, 141–182.
- Coles, S.L., Jokiel, P.L., 1978. Synergistic effects of temperature, salinity and light on the hermatypic coral *Montipora verrucosa*. Mar. Biol. 49, 187–195.
- Costa, C.F., Sassi, R., & Gorlach-Lira, K. (2008). Zooxanthellae genotypes in the coral *Siderastrea stellata* from coastal reefs in northeastern Brazil. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 367(2), 149–152. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.09.012.
- Cruz, S., & Serôdio, J. (2008). Relationship of rapid light curves of variable fluorescence to photoacclimation and non-photochemical quenching in a benthic diatom. Aquat. Bot., 88(3), 256–264. <u>https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.11.001</u>.
- Decelle, J., Carradec, Q., Pochon, X., Henry, N., Romac, S., Mahé, F., Dunthorn, M., Kourlaiev, A., Voolstra, C. R., Wincker, P. & de Vargas, C. (2018). Worldwide occurrence and activity

of the reef-building coral symbiont *Symbiodinium* in the open ocean. Curr. Biol., 28(22), 3625–3633. https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.09.024.

- Dove, S.G., Hoegh-Guldberg, O., & Ranganathan, S. (2001). Major colour patterns of reefbuilding corals are due to a family of GFP-like proteins. Coral Reefs, 19(3), 197–204. <u>https://doi.org/10.1007/PL00006956</u>.
- Dubinsky, Z., & Stambler, N. (2009). Photoacclimation processes in phytoplankton: mechanisms, consequences, and applications. Aquatic Microbial Ecology, 56(2–3), 163– 176. https://doi.org/10.3354/ame01345.
- Eakin, C.M., Sweatman, H.P., & Brainard, R.E. (2019). The 2014–2017 global-scale coral bleaching event: insights and impacts. Coral Reefs, 38(4), 539–545. https://doi.org/10.1007/s00338-019-01844-2.
- Erftemeijer, P.L., Riegl, B., Hoeksema, B.W., & Todd, P.A. (2012). Environmental impacts of dredging and other sediment disturbances on corals: a review. Mar. Pollut. Bull., 64(9), 1737–1765. <u>https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.05.008</u>.
- Elzhov, T.V., Mullen, K.M., Spiess, A.N., Bolker, B., Mullen, M.K.M., Suggests, M.A.S.S., 2016. Package 'Minpack.Lm': R Interface to the Levenberg-Marquardt Nonlinear Least-Squares Algorithm Found in Minpack, Plus Support for Bounds. R package version. 1, 1–2.
- Eston, V.R.D., Migotto, A.E., Oliveira Filho, E.C.D., Rodrigues, S.D.A., & Freitas, J.C.D. (1986). Vertical distribution of benthic marine organisms on rocky coasts of the Fernando de Noronha Archipelago (Brazil). Bol. Inst. Oceanogr. 34, 37–53.
- Falkowski, P.G., & Dubinsky, Z. (1981). Light-shade adaptation of *Stylophora pistillata*, a hermatypic coral from the Gulf of Eilat. Nature, 289(5794), 172–174.
- Falkowski, P.G., Dubinsky, Z., Muscatine, L., & McCloskey, L. (1993). Population control in symbiotic corals. Bioscience, 43(9), 606–611.
- Freudenthal, H.D. (1962). *Symbiodinium* gen. nov. and *Symbiodinium microadriaticum* sp. nov., a zooxanthella: taxonomy, life cycle, and morphology. J. Protozool. 9(1), 45–52.
- Friedlingstein, P., Jones, M.W., O'sullivan, M., Andrew, R.M., Hauck, J., Peters, G.P., ... & Zaehle, S. (2019). Global carbon budget 2019. Earth Syst. Sci. Data, 11(4), 1783–1838. <u>https://doi.org/10.5194/essd-11-1783-2019</u>.
- Genty, B., Briantais, J.M., Baker, N.R., 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. BBA Gen. Subj. 990, 87–92.

- Gittins, J.R., D'Angelo, C., Oswald, F., Edwards, R.J., & Wiedenmann, J. (2015). Fluorescent protein-mediated colour polymorphism in reef corals: multicopy genes extend the adaptation/acclimatization potential to variable light environments. Mol. Ecol. 24(2), 453– 465. https://doi.org/10.1111/mec.13041.
- Glynn, P.W., Maté, J.L., Baker, A.C., & Calderón, M.O. (2001). Coral bleaching and mortality in Panama and Ecuador during the 1997–1998 El Niño–Southern Oscillation event: spatial/temporal patterns and comparisons with the 1982–1983 event. Bull. Mar. Sci. 69(1), 79–109.
- Glynn, P.W. (1993). Coral reef bleaching: ecological perspectives. Coral Reefs, 12(1), 1–17.
- Goreau, T.J., & Hayes, R.L. (2021). Global warming triggers coral reef bleaching tipping point. Ambio, 50(6), 1137–1140. <u>https://doi.org/10.1007/s13280-021-01512-2</u>.
- Hall, T.A. (1999). "BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT". Nucl. Acids. Symp. Ser. 41: 95–98.
- Hill, R., Schreiber, U., Gademann, R., Larkum, A.W.D., Kühl, M., & Ralph, P.J. (2004). Spatial heterogeneity of photosynthesis and the effect of temperature-induced bleaching conditions in three species of corals. Mar. Biol. 144(4), 633–640. <u>https://doi.org/10.1007/s00227-003-1226-1</u>.
- Hoadley, K.D., Lewis, A.M., Wham, D.C., Pettay, D.T., Grasso, C., Smith, R., ... & Warner, M.E. (2019). Host–symbiont combinations dictate the photo-physiological response of reefbuilding corals to thermal stress. Scientific Reports, 9(1), 1–15. <u>https://doi.org/10.1038/s41598-019-46412-4</u>.
- Hoegh-Guldberg, O., Smith, G.J. (1989). The effect of sudden changes in temperature, light and salinity on the population density and export of zooxanthellae from the reef corals *Stylophora pistillata* Esper and *Seriatopo rahystrix dana*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 129, 279– 303. <u>https://doi.org/10.1111/mec.12342</u>.
- Howells, E.J., Beltran, V.H., Larsen, N.W., Bay, L.K., Willis, B.L., Van Oppen, M.J.H.,
 (2012). Coral thermal tolerance shaped by local adaptation of photosymbionts. Nat. Clim.
 Chang. 2, 116–120. <u>https://doi.org/10.1038/NCLIMATE1330</u>.
- Howells, E.J., Willis, B.L., Bay, L.K., & van Oppen, M.J. (2013). Spatial and temporal genetic structure of *Symbiodinium* populations within a common reef-building coral on the great barrier reef. Mol. Ecol., 22(14), 3693–3708. <u>https://doi.org/10.1111/mec.12342</u>.

- Hughes, T.P., Anderson, K.D., Connolly, S.R., Heron, S.F., Kerry, J.T., Lough, J.M., ... & Wilson, S.K. (2018). Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the Anthropocene. Science, 359(6371), 80–83. <u>https://doi.org/10.1126/science.aan8048</u>.
- Hughes, T.P., Kerry, J.T., Álvarez-Noriega, M., Álvarez-Romero, J.G., Anderson, K. D., Baird, A.H., ... & Wilson, S.K. (2017). Global warming and recurrent mass bleaching of corals. Nature, 543(7645), 373–377. <u>https://doi.org/10.1038/nature21707</u>.
- Iglesias-Prieto, R., & Trench, R.K. (1994). Acclimation and adaptation to irradiance in symbiotic dinoflagellates. I. Responses of the photosynthetic unit to changes in photon flux density. Mar. Ecol. Prog. Ser.113(1), 163–175.
- Iglesias-Prieto, R., & Trench, R.K. (1997). Acclimation and adaptation to irradiance in symbiotic dinoflagellates. II. Response of chlorophyll–protein complexes to different photon-flux densities. Mar. Biol., 130(1), 23–33. <u>https://doi.org/10.1007/s002270050221</u>.
- Iglesias-Prieto, R., Matta, J.L., Robins, W.A., Trench, R.K., (1992). Photosynthetic response to elevated temperature in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum* in culture. Proc. Nat. Acad. Sci. 89, 10302–10305. <u>https://doi.org/10.1073/pnas.89.21.10302</u>.
- Iglesias-Prieto, R., Beltran, V.H., LaJeunesse, T.C., Reyes-Bonilla, H., & Thome, P.E. (2004). Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. Proc. Royal Soc. B271(1549), 1757–1763. https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2757.
- Jassby, A.D., & Platt, T. (1976). Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. Limnol. Oceanogr., 21(4), 540–547. <u>https://doi.org/10.4319/lo.1976.21.4.0540</u>.
- Karako-Lampert, S., Katcoff, D.J., Achituv, Y., Dubinsky, Z., & Stambler, N. (2004). Do clades of symbiotic dinoflagellates in scleractinian corals of the Gulf of Eilat (Red Sea) differ from those of other coral reefs? J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 311(2), 301–314. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.05.015.
- Krajewski, J.P., & Floeter, S.R. (2011). Reef fish community structure of the Fernando de Noronha Archipelago (Equatorial Western Atlantic): the influence of exposure and benthic composition. Environ. Biol. Fishes, 92(1), 25–40. <u>https://doi.org/10.1007/s10641-011-9813-</u><u>3</u>.
- Krause, G.H., Weis, E., (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. Annu. Rev. Plant Biol. 42, 313–349.

- Laborel-Deguen, F., Castro, C.B., Nunes, F., & Pires, D.O. (2019). Recifes brasileiros: o legado de Laborel. Rio de Janeiro: Museu Nacional, 376 p.
- LaJeunesse, T. C., & Trench, R. K. (2000). Biogeography of two species of *Symbiodinium* (Freudenthal) inhabiting the intertidal sea anemone *Anthopleura elegantissima* (Brandt). Biol. Bull., 199(2), 126–134. <u>https://doi.org/10.2307/1542872</u>.
- LaJeunesse, T.C. (2001). Investigating the biodiversity, ecology, and phylogeny of endosymbiotic dinoflagellates in the genus *Symbiodinium* using the ITS region: in search of a "species" level marker. J. Phycol., 37(5), 866–880. <u>https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2001.01031.x</u>.
- LaJeunesse, T.J.M.B. (2002). Diversity and community structure of symbiotic dinoflagellates from Caribbean coral reefs. Mar. Biol., 141(2), 387–400. <u>https://doi.org/10.1007/s00227-002-0829-2</u>.
- LaJeunesse, T.C., Smith, R.T., Finney, J., & Oxenford, H. (2009). Outbreak and persistence of opportunistic symbiotic dinoflagellates during the 2005 Caribbean mass coral 'bleaching' event. Proc. Royal Soc. B 276(1676), 4139–4148. <u>https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1405</u>.
- LaJeunesse, T.C., Smith, R., Walther, M., Pinzón, J., Pettay, D.T., McGinley, M., ... & Warner, M.E. (2010). Host-symbiont recombination versus natural selection in the response of coraldinoflagellate symbioses to environmental disturbance Proc. Royal Soc. B 277(1696), 2925– 2934. <u>https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0385</u>.
- LaJeunesse, T.C., & Thornhill, D.J. (2011). Improved resolution of reef-coral endosymbiont (*Symbiodinium*) species diversity, ecology, and evolution through *psbA* non-coding region genotyping. PloS one, 6(12), e29013. <u>https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029013</u>.
- LaJeunesse, T.C., Parkinson, J.E., Gabrielson, P.W., Jeong, H. J., Reimer, J. D., Voolstra, C. R., & Santos, S. R. (2018). Systematic revision of Symbiodiniaceae highlights the antiquity and diversity of coral endosymbionts. Curr. Biol., 28(16), 2570–2580. https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.07.008.
- Lapointe, B.E., Brewton, R.A., Herren, L.W., Porter, J.W., & Hu, C. (2019). Nitrogen enrichment, altered stoichiometry, and coral reef decline at Looe Key, Florida Keys, USA: a 3-decade study. Mar. Biol., 166(8), 1–31. <u>https://doi.org/10.1007/s00227-019-3538-9</u>.
- Leão, Z.M., Kikuchi, R.K., Ferreira, B.P., Neves, E.G., Sovierzoski, H.H., Oliveira, M.D., ... & Johnsson, R. (2016). Brazilian coral reefs in a period of global change: A synthesis. Braz.
 J. Oceanogr., 64, 97–116. <u>https://doi.org/10.1590/S1679-875920160916064sp2</u>.

- López-Londoño, T., Galindo-Martínez, C.T., Gómez-Campo, K., González-Guerrero, L. A., Roitman, S., Pollock, F.J., Pizarro, V., López-Victoria, M., Medina, M. & Iglesias-Prieto, R. (2021). Physiological and ecological consequences of the water optical properties degradation on reef corals. Coral Reefs, 1–14. <u>https://doi.org/10.1007/s00338-021-02133-7</u>.
- Maida, M.; Ferreira, B.P. (1997). Coral reefs of Brazil: Overview and field guide. In: Proc. 8th Int. Coral Reef Sym., 1, 263–274.
- Merzlyak, M.N., Chivkunova, O.B., Solovchenko, A.E., & Naqvi, K.R. (2008). Light absorption by anthocyanins in juvenile, stressed, and senescing leaves. J. Exp. Bot., 59(14), 3903–3911.
- Moreira, J.C., & Guimarães, G.B. (2014). Fernando de Noronha Archipelago: a paradise formed by volcanism in Brazil. In Volcanic Tourist Destinations. Springer, Berlin, Heidelberg. 315– 323.
- Morrison, T.H., Adger, N., Barnett, J., Brown, K., Possingham, H., & Hughes, T. (2020). Advancing coral reef governance into the Anthropocene. One Earth, 2(1), 64–74. https://doi.org/10.1016/j.oneear.2019.12.014.
- Nielsen, J.J.V., Kenkel, C.D., Bourne, D.G., Despringhere, L., Mocellin, V.J.L., & Bay, L.K. (2020). Physiological effects of heat and cold exposure in the common reef coral *Acropora millepora*. Coral Reefs, 1–11. <u>https://doi.org/10.1007/s00338-019-01881-x</u>.
- Nitschke, M.R., Gardner, S.G., Goyen, S., Fujise, L., Camp, E.F., Ralph, P.J., & Suggett, D.J. (2018). Utility of photochemical traits as diagnostics of thermal tolerance amongst great barrier reef corals. Front Mar Sci, 5, 45. <u>https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00045</u>.
- Perkins G.R., Underwood J.C.G., Brotas, V., Snow G.C., et al., 2001. Responses of microphytobenthos to light: primary production and carbohydrate allocation over an emersion period. Mar. Ecol. Prog. Ser. 223, 101–112. <u>https://doi.org/10.3354/meps223101</u>.
- Philipp, E., Fabricius, K., (2003). Photophysiological stress in scleractinian corals in response to short-term sedimentation. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 287, 57–78. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00495-1.
- Picciani, N., Seiblitz, I.G.D.L., de Paiva, P.C., Castro, C.B., & Zilberberg, C. (2016). Geographic patterns of *Symbiodinium* diversity associated with the coral *Mussismilia hispida* (Cnidaria, Scleractinia) correlate with major reef regions in the Southwestern Atlantic Ocean. Mar. Biol. 163(11), 1–11. <u>https://doi.org/10.1007/s00227-016-3010-z</u>.

- Pochon, X., & Gates, R.D. (2010). A new *Symbiodinium* clade (Dinophyceae) from soritid foraminifera in Hawai'i. Mol. Phyl. Evol., 56(1), 492–497. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.03.040.
- Ralph, P., Gademann, R., Larkum, A., & Kühl, M. (2002). Spatial heterogeneity in active chlorophyll fluorescence and PSII activity of coral tissues. Mar. Biol., 141(4), 639–646. https://doi.org/10.1007/s00227-002-0866-x.
- Robison, J.D., & Warner, M.E. (2006). Differential impacts of photoacclimation and thermal stress on the photobiology of four different phylotypes of *Symbiodinium* (Pyrrhophyta) 1. J. Phycol., 42(3), 568–579. <u>https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00232.x.</u>
- Roth, M.S., & Deheyn, D.D. (2013). Effects of cold stress and heat stress on coral fluorescence in reef-building corals. Scientific Reports, 3(1), 1–8. <u>https://doi.org/10.1038/srep01421</u>.
- Roth, M.S., Latz, M.I., Goericke, R., & Deheyn, D.D. (2010). Green fluorescent protein regulation in the coral *Acropora yongei* during photoacclimation. J. Exp. Biol., 213(21), 3644–3655. <u>https://doi.org/10.1242/jeb.040881</u>.
- Rowan, R.O.B., & Powers, D.A. (1991a). A molecular genetic classification of zooxanthellae and the evolution of animal-algal symbioses. Science, 251(4999), 1348–1351. https://doi.org/10.1126/science.251.4999.1348.
- Rowan, R., & Powers, D.A. (1991b). Molecular genetic identification of symbiotic dinoflagellates (zooxanthellae). Mar. Ecol. Prog. Ser, 71(1), 65–73.
- Salih, A., Larkum, A., Cox, G., Kühl, M., & Hoegh-Guldberg, O. (2000). Fluorescent pigments in corals are photoprotective. Nature, 408(6814), 850–853. https://doi.org/10.1038/35048564.
- Sakshaug, E., Bricaud, A., Dandonneau, Y., Falkowski, P.G., Kiefer, D.A., Legendre, L., ... & Takahashi, M. (1997). Parameters of photosynthesis: definitions, theory and interpretation of results. J. Plankton Res., 19(11), 1637–1670. <u>https://doi.org/10.1093/plankt/19.11.1637</u>.
- Santos, S.R., Shearer, T.L., Hannes, A.R., & Coffroth, M.A. (2004). Fine-scale diversity and specificity in the most prevalent lineage of symbiotic dinoflagellates (*Symbiodinium*, Dinophyceae) of the Caribbean. Mol. Ecol. 13(2), 459–469. <u>https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.02058.x</u>.
- Sassi, R., Sassi, C.F.C., Gorlach-Lira, K., & Fitt, W.K. (2015). Pigmentation changes in *Siderastrea* spp. during bleaching events in the costal reefs of northeastern Brazil. Lat. Am. J. Aquat. Res., 43(1), 176–185.

- Schreiber, U. (2004). Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: an overview. In: Chlorophyll a Fluorescence. Springer, Dordrecht. 19, 279-319. <u>https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3218-9_11</u>.
- Segal, B., Castro, C.B., (2000). Slope preferences of reef corals (Cnidaria, Scleractinia) in the Abrolhos Archipelago. Braz. Bol. Mus. Nac. 418, 1–10.
- Siebeck, U.E., Marshall, N.J., Klüter, A., & Hoegh-Guldberg, O. (2006). Monitoring coral bleaching using a colour reference card. Coral Reefs, 25(3), 453–460. https://doi.org/10.1007/s00338-006-0123-8.
- Silverstein, R.N., Correa, A.M., & Baker, A.C. (2012). Specificity is rarely absolute in coralalgal symbiosis: implications for coral response to climate change. Proc. Royal Soc. B279(1738), 2609–2618. <u>https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0055</u>.
- Smith, E.G., D'Angelo, C., Salih, A., & Wiedenmann, J. (2013). Screening by coral green fluorescent protein (GFP)-like chromoproteins supports a role in photoprotection of zooxanthellae. Coral Reefs, 32(2), 463–474. <u>https://doi.org/10.1007/s00338-012-0994-9</u>.
- Soares, M.O., Rossi, S., Gurgel, A.R., Lucas, C.C., Tavares, T.C.L., Diniz, B., Feitosa, C.V., Rabelo, E.F., Pereira, P.H.C., Kikuchi, R.K.P., Leão, Z.M.A.N., Cruz, I.C. S., Carneiro, P.B.M. & Alvarez-Filip, L. (2021). Impacts of a changing environment on marginal coral reefs in the Tropical Southwestern Atlantic. Ocean Coast Manag, 210, 105692. <u>https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2021.105692</u>.
- Stafford-Smith, M.G., Ormond, R.F.G., (1992). Sediment-rejection mechanisms of 42 species of Australian scleractinian corals. Mar. Freshw. Res. 43, 683–705. https://doi.org/10.1071/MF9920683.
- Stanley Jr, G.D. (2003). The evolution of modern corals and their early history. Earth-Sci. Rev. 60(3–4), 195–225. <u>https://doi.org/10.1016/S0012-8252(02)00104-6</u>.
- Suggett, D.J., & Smith, D.J. (2020). Coral bleaching patterns are the outcome of complex biological and environmental networking. Glob. Change Biol. 26(1), 68–79. https://doi.org/10.1111/gcb.14871.
- Suggett, D.J., Le Floc'H, E., Harris, G.N., Leonardos, N., & Geider, R.J. (2007). Different strategies of photoacclimation by two strains of *Emiliania huxleyi* (Haptophyta) 1. J. Phycol. 43(6), 1209–1222. <u>https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2007.00406.x</u>.
- Suggett, D.J., Goyen, S., Evenhuis, C., Szabó, M., Pettay, D.T., Warner, M.E., & Ralph, P.J. (2015). Functional diversity of photobiological traits within the genus *S ymbiodinium*

appears to be governed by the interaction of cell size with cladal designation. New Phytol., 208(2), 370–381. <u>https://doi.org/10.1111/nph.13483</u>.

- Suggett, D.J., Kikuchi, R.K., Oliveira, M.D., Spanó, S., Carvalho, R., Smith, D.J., (2012). Photobiology of corals from Brazil's near-shore marginal reefs of Abrolhos. Mar. Biol. 159, 1461–1473. <u>https://doi.org/10.1007/s00227-012-1925-6</u>.
- Swain, T.D., Chandler, J., Backman, V., Marcelino, L., (2017). Consensus thermo tolerance ranking for 110 Symbiodinium phylotypes: an exemplar utilization of a novel iterative partial rank aggregation tool with broad application potential. Funct. Ecol. 31, 172–183. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12694.
- Takahashi, S., & Murata, N. (2008). How do environmental stresses accelerate photoinhibition? Trends in Plant Sci. 13(4), 178–182. <u>https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.01.005</u>.
- Taylor, D.L., (1974). Symbiotic marine algae; taxonomy and biological fitness. In: Symbiosis in the Sea. University of South Carolina Press, Columbia. 245–262.
- Team, R.C., (2015a). R: A language and environment for statistical computing. In: R Foundation for Statistical Computing; 2014. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Team, R.S., (2015b). R-Studio: Integrated Development for R. R-Studio, Inc., Boston, MA, USA.
- Thornhill, D. J., Fitt, W. K., & Schmidt, G. W. (2006). Highly stable symbioses among western Atlantic brooding corals. Coral Reefs, 25(4), 515–519. <u>https://doi.org/10.1007/s00338-006-0157-y</u>.
- Toller WW, Rowan R, Knowlton N (2001a) Repopulation of zooxanthellae in the Caribbean corals *Montastraea annularis* and *M. faveolata* following experimental and diseaseassociated bleaching. Biol. Bull. 201:360–373. <u>https://doi.org/10.2307/1543614</u>.
- Toller WW, Rowan R, Knowlton N (2001b) Zooxanthellae of the *Montastraea annularis* species complex: patterns of distribution of four taxa of *Symbiodinium* on different reefs and across depths. Biol. Bull. 201:348–359. <u>https://doi.org/10.2307/1543613</u>.
- Tunala, L.P., Tâmega, F.T., Duarte, H.M., & Coutinho, R. (2019). Stress factors in the photobiology of the reef coral *Siderastrea stellata*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 519, 151188. <u>https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.151188</u>.
- Van Hooidonk, R., Maynard, J., Tamelander, J., Gove, J., Ahmadia, G., Raymundo, L., Heron, S. F. & Planes, S. (2016). Local-scale projections of coral reef futures and implications of the Paris Agreement. Sci Rep, 6(1), 1-8. <u>https://doi.org/10.1038/srep39666</u>.

- Van Oppen, M.J., Palstra, F.P., Piquet, A.M.T., & Miller, D.J. (2001). Patterns of coraldinoflagellate associations in *Acropora*: significance of local availability and physiology of *Symbiodinium* strains and host-symbiont selectivity. Proc. Royal Soc. B 268(1478), 1759– 1767. https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1733.
- Warner, M.E., & Suggett, D.J. (2016). The photobiology of *Symbiodinium* spp.: linking physiological diversity to the implications of stress and resilience. In The Cnidaria, past, present and future. Springer, Cham. 489–509. <u>https://doi.org/10.1007/978-3-319-31305-4_30</u>.
- Warner, M.E., Fitt, W.K., Schmidt, G.W., (1996). The effects of elevated temperature on the photosynthetic efficiency of zooxanthellae in hospite from four different species of reef coral: a novel approach. Plant Cell Environ. 19, 291–299. <u>https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1996.tb00251.x</u>.
- Warner, M.E., Fitt, W.K., Schmidt, G.W. (1999). Damage to photosystem II in symbiotic dinoflagellates: a determinant of coral bleaching. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 96:8007–8012. <u>https://doi.org/10.1073/pnas.96.14.8007</u>.
- Wilkinson, C. (2000) Status of coral reefs of the world: 2000. Australian Institute for Marine Science, Townsville.
- Winter, A.P.M., Chaloub, R.M., Duarte, G.A.S., & Castro, C.B. (2016). Photosynthetic responses of corals *Mussismilia harttii* (Verrill, 1867) from turbid waters to changes in temperature and presence/absence of light. Braz. J. Oceanogr. 64, 203–216. <u>https://doi.org/10.1590/S1679-87592016080806403</u>.
- Zar, J.H. (2010). Biostatistical analysis (5th ed.). Prentice-Hall/Pearson.

5.2. Material suplementar

A seção a seguir trata-se de observações adicionais e complementares ao manuscrito apresentado no tópico anterior do Capítulo 4. No entanto, não está inserida no manuscrito original submetido. Este material traz informações suplementares em relação às observações realizadas no campo a respeito da pigmentação das colônias, bem como traz alguns questionamentos a respeito dos padrões de pigmentação observados, no que se diz respeito a sua distribuição na superfície das colônias. A utilização da categorização de cores pelo *Coral Health Chart* (CHC) foi mantida. Apesar disso, foram feitas observações dentro de alguns dos padrões de pigmentação apresentados anteriormente.

As imagens apresentadas a seguir representam colônias de *S. stellata* fotografadas na Piscina da Atalaia, em Fernando de Noronha (PE). Apesar disto, não foram realizadas medidas da emissão da fluorescência da clorofila *a* do fotossistema II ou coleta de material genético para identificação das microalgas hospedeiras. Trata-se de registros fotográficos simples e aleatórios observados durante o trabalho de campo do capítulo anterior. Desta maneira, buscou-se levantar alguns questionamentos e trazer observações diretas e objetivas. Assim, serão apresentadas pontuações diretamente relacionadas às fotografias que seguem. Para isto, as imagens foram apresentadas em três classes de cores, nas quais se desdobraram em interações e/ou padrões distintos.

a) Classe 1 - Amarelo/Pardo (CHC: E1 a E3): Colônias com esta pigmentação foram observadas em alta frequência na Piscina da Atalaia e nas Caieiras. Podemos considerar que estas colônias podem estar apresentando uma menor concentração de pigmentos e/ou zooxantelas que as colônias classificadas no *Coral Health Chart* com a numeração de 4 a 6.



Figura 1. Colônia de *S. stellata* na Piscina da Atalaia em Fernando de Noronha (PE), em fevereiro de 2019. Foto: Layla P. Tunala

Frequentemente, esta pigmentação foi observada em transição, do E2 para o C2 (Fig 2). A partir desta configuração, questiona-se se esta transição se dá a partir da pigmentação amarelada para a rosada ou vice-versa, no sentido de que se busque compreender se as colônias estariam em estado de recuperação ou entrando em estresse. Desta maneira, sugere-se que colônias sejam marcadas e monitoradas ao longo do ano com acompanhamento dos fatores físicos como temperatura e irradiância para que haja uma maior compreensão desta dinâmica.



Figura 2. Colônias de *S. stellata* apresentando padrão de pigmentação transicional na Piscina da Atalaia em Fernando de Noronha (PE), em fevereiro de 2019. Foto: Layla P. Tunala

b) Classe 2 – Rosa/Lilás (CHC: C1 ao C3): os gradientes de cor apresentados na figura 3 foram observados comumente em poças de maré com alta exposição à irradiância e frequentemente observadas na Piscina da Atalaia e piscinas da Praia do Leão, apesar de ter sido também observados nos outros dois pontos de coleta mencionados no capítulo anterior. Seguindo o que foi observado na classe 1, também podemos sugerir uma baixa concentração de pigmentos.



Figura 3. Duas colônias de S. stellata com pigmentações rosadas (3b, 3d) na Piscina da Atalaia

em Fernando de Noronha (PE), em fevereiro de 2019 e seus perfis em detalhe (3a, 3c, respectivamente). Foto: Layla P. Tunala.

Se olharmos os detalhes das colônias apresentadas na figura 3, observamos um padrão distinto de distribuição de pigmentos. Apesar de uma leve diferença na coloração, em que 3a,b traz o lilás enquanto 3c,d mostra um tom mais rosado, verificamos algumas características distintas sutis, apesar da similaridade de pigmentação. A colônia 3a,b apresenta um contorno lilás na abertura dos pólipos, na região central deles, e uma coloração mais esbranquiçadas entre os pólipos ao longo da colônia, enquanto a colônia 3c,d apresenta uma pigmentação mais homogênea e rosada ao longo de toda colônia. Também observamos a borda esquerda desta um indício transição para a pigmentação de Classe 1.

c) Classe 3: Vermelho/Avermelhado (CHC: predominantemente C4 a C6, com áreas abrangendo E3 e E4). Na figura 4 podemos observar os dois padrões verificados tanto na classe 1 quanto na classe 2: transição e dois padrões de preenchimento de pigmentos. Apesar disto, verificamos majoritariamente a as pigmentações avermelhadas, com indícios de altas concentrações de pigmentos, ao contrário do sugerido anteriormente.

As imagens registradas na figura 4a e 4b nos apresentam duas colônias distintas de *S*. *stellata* com um padrão de pigmentação similar entre si, no qual podemos observar colorações que variam do avermelhado ao amarelado. Já em 4c e 4d temos duas perspectivas da mesma colônia, em que c retrata o detalhe do preenchimento da pigmentação dentro dos pólipo, com a região entre eles completamente despigmentada, da mesma forma que foi observado na figura 3a,b.

Uma observação necessária nesse conjunto de considerações refere-se às figuras 4e e 4f, em que podemos visualizar em detalhe um gradiente de pigmentação na colônia. Na região mais central da colônia, verificamos uma pigmentação C5 a C6, enquanto nas bordas temos bem-marcada a transição dos tons avermelhados para o pardo (E4), com uma mudança abrupta para o branco. Por outro lado, se observarmos a borda superior direita do coral em 4f, notaremos também sinais de branqueamento, no entanto sem a transição de pigmentação.

Esses achados, apesar de não terem sido apresentados de forma a serem discutidos com a literatura disponível, trouxeram alguns questionamentos pertinentes acerca do objeto de estudo e nos trazem algumas informações que poderiam se desdobrar em trabalhos futuros. Para este fim, sugerimos um delineamento experimental que seja capaz de acompanhar as alterações na pigmentação ao longo do tempo e diante de fatores físicos distintos.



Figura 4. Quatro colônias de *S. stellata* (a, b, d, f) na Piscina da Atalaia em Fernando de Noronha (PE), em fevereiro de 2019 os perfis de d e f em detalhe (c, e, respectivamente). Foto: Layla P. Tunala.

6. Considerações finais

Dentre todos os resultados apresentados nesta tese, bem como as análises e reflexões propostas, é importante ressaltar alguns dos achados, além de salientar alguns pontos de interesse. Dentre estes, destacam-se:

- Dados populacionais de *S. stellata* ao longo da costa brasileira demonstram seu papel de protagonismo enquanto construtor, além disso, ressaltam sua plasticidade para prosperar nos ambientes mais diversos, dentre os gradientes ambientais em nossa costa e ilhas oceânicas. Apesar disto, dados recentes vêm demonstrando que estas populações vêm sofrendo ameaças, causando déficits em sua cobertura e frequência. Nenhuma das informações levantadas apresentou dados que reflitam um crescimento das populações de *S. stellata* na costa brasileira;
- 2) Os impactos causados pelas ações antropogênicas, principalmente aqueles relacionados ao tráfego naval e/ou atividade portuária tem causado danos à diversidade coralínea e bentônica em todo o mundo, de maneira geral. O oásis coralíneo em Arraial do Cabo vem sendo ameaçado pela falta de regulação sobre a bioinvasão, além de outros fatores. Registramos pela primeira vez a ocorrência de uma nova ascídia com crescimento potencial recobrindo corais nativos e endêmicos na região. Em contraposição, conseguimos identificar que este organismo quando removido cautelosamente da superfície de *S. stellata* e, ainda, quando condições ótimas de temperatura e luz ótimas a subótimas são estabelecidas para a recuperação das colônias da espécie do coral, há uma potencial recuperação em 48h;
- 3) Dados relacionados ao estresse sinergético dos fatores irradiância e temperaturas ("quente" e "fria") demonstraram que colônias de *S. stellata* puderam se recuperar em até 6 dias após um dano fotoinibitório em amostras submetidas a 28°C. É importante notar o histórico de exposição às temperaturas e demais fatores que podem influenciar nesta dinâmica. Tambem foi possível levantar alguns questionamentos a respeito dos mecanismos de fotoinibição e fotoproteção utilizados pelos organismos estudados, tendo em vista que as condições de temperatura da água fria e a alta irradiância podem favorecer mecanismos de dissipação através do Ciclo das Xantofilas. Contudo, mais estudos são necessários para uma melhor compreensão desses processos ;
- 4) Colônias de *S. stellata* encontradas em Fernando de Noronha demonstraram uma alta fidelidade em associação com Symbiodinium clade C predominantemente, apesar de
ter-se levantado uma hipótese da substituição de clados vestigiais encontrados, em função das condições ambientais extremas de temperatura e irradiância. Além disso, colônias com pigmentação rosada podem estar associadas a temperaturas mais altas. As amostras de *S. stellata* no Parque Nacional de Fernando de Noronha apresentaram alta resiliência sob múltiplos estressores, apesar dos parâmetros físicos. Assim, entendemos que a integração do conhecimento possibilitado pelo caráter complementar de diferentes áreas de estudo como a biologia molecular e a fotobiologia proporcionaram análises complexas e robustas acerca dos corais estudados em Fernando de Noronha. Destacase que estes dados trouxeram outras provocações quando comparados com informações levantadas sobre as colônias em Arraial do Cabo, tendo em vista a dissimilaridade dos fatores ambientais que exerceram forte influência nas análises.

Por último e não menos importante, ressaltamos o importante papel dos cientistas para o suporte aos gestores na construção de políticas públicas para conservação dos ambientes coralíneos, uma vez que proporcionam uma riqueza de bens e serviços inestimável para a humanidade. O diálogo deve ser estreitado e a questão ambiental deve urgentemente se tornar uma prioridade nas agendas políticas.