UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

“Influência de processos pré e pós-assentamento no padrão de ocorrência do coral sol, *Tubastraea coccinea*, no litoral norte do Estado de São Paulo.”

Damián Mizrahi

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Ciências, Área: Biologia Comparada.

RIBEIRÃO PRETO – SP

2014

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

“Influência de processos pré e pós-assentamento no padrão de ocorrência do coral sol, *Tubastraea coccinea*, no litoral norte do Estado de São Paulo.”

Damián Mizrahi

Orientador: Prof. Dr. Augusto Alberto Valero Flores

Co-orientador: Prof. Dr. Sergio Andres Navarrete

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Ciências, Área: Biologia Comparada.

RIBEIRÃO PRETO – SP

2014

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Mizrahi, Damián

Influência de processos pré e pós-assentamento no padrão de ocorrência do coral sol, *Tubastraea coccinea*, no litoral norte do Estado de São Paulo. Ribeirão Preto, 2014.

159 p. : il. ; 30 cm

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP. Área de concentração: Biologia Comparada.

Orientador: Prof. Dr. Augusto Alberto Valero Flores

Co-orientador: Prof. Dr. Sergio Andres Navarrete

1. Recrutamento. 2. Orientação do substrato. 3. Pólipo planctônico. 4. Alelopatia. 5. *Tubastraea coccinea*.

FOLHA DE APROVAÇÃO

Damián Mizrahi

‘Influência de processos pré e pós-assentamento no padrão de ocorrência do coral sol,
Tubastraea coccinea, no litoral norte do Estado de São Paulo’

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte
das exigências para a obtenção do título de Doutor em
Ciências, Área: Biologia Comparada.

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Agradecimentos

Aos Professores Dr. Augusto A.V. Flores e Dr. Sergio A. Navarrete pelas orientações, sugestões, ideias e estímulos para o desenvolvimento desta pesquisa.

Ao Prof. Dr. Ricardo Macedo, Coordenador do Curso de pós-graduação em Biologia Comparada da FFCLRP por disponibilizar os meios necessários para que eu possa chegar à instância da defesa da minha tese de doutorado.

Ao Programa de Estudante-Convênio de Pós-Graduação (PEC-PG) pela oportunidade de realizar este curso, assim como à agência de Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo financiamento da minha bolsa de estudos.

Ao Diretor do Centro de Biologia Marinha (CEBIMar), Prof. Dr. Dr. José Roberto Machado Cunha da Silva, assim como ao vice-diretor Prof. Dr. Álvaro Esteves Migotto, por disporem a instituição para a realização do projeto de investigação.

Aos pesquisadores do CEBIMar que colaboraram comigo nas diferentes etapas do desenvolvimento do projeto de pesquisa: Mariana Frias, Paula Kasten, Pedro Guerra, Jaqueline Siquitelli, Nilvea Ramalho, Soledad Lopez, Sergio Coelho Souza, Gustavo Fonseca, Fabiane Galluci, Kátia Capel, Bruna Pereira Luz, Fernando Freitas, Marcelo Kitahara, Beatriz Cunha, Seth Miller, Fernando Hidalgo, Inês Leal, Maysa Ito, Ludmila Gladek, Diogo “Pitoco” Oliveira e especialmente a Karine Nascimento, Bruno Sayão e Rafael “Mogli” Campos Duarte (o brasileiro mais gente boa de Barequeçaba, que me ajudou a resolver praticamente tudo) pela ajuda incondicional e suporte além do comum.

Aos especialistas que colaboraram na identificação dos organismos bentônicos: Gustavo M Dias, Marcelo V Kitahara, Felipe Oricchio, Edson Vieira, Leandro Manzoni Vieira e Suelen Felix.

Ao pessoal da área administrativa, biblioteca e manutenção do CEBIMar: Simone, Graça, Camila, Elaine, Cleide, Maristela, Ana Paula, Eli, Wagner, Wagney, Virginia, Raphael, Luiz, Limarque, Claré, Emerson, Elias, Ananias, Paulo, Reinaldo e Cido, pelo tratamento

cordial e amistoso e por facilitar os meios necessários para resolver todo tipo de questões, além das burocráticas.

Ao corpo técnico do CEBIMar: Eduardo, Joseilto, Joseph (*in memorian*), Elso e Alex, pela assistência nos trabalhos de campo e laboratório, assim como pela colaboração na manutenção das colônias em cativeiro.

E muito especialmente à secretaria do curso de pós-graduação em Biologia Comparada da FFCLRP, Vera Cassia Ciclini de Lucca, que sempre amável e com bom humor esteve disposta a me ajudar para resolver as dificuldades burocráticas que se apresentaram, e me transmitiu tranquilidade em momentos complicados.

Resumo

Nesta tese, organizada em capítulos, são apresentados diferentes estudos sobre processos que afetam a história de vida, o potencial de dispersão, as preferências do assentamento larval e o recrutamento efetivo do coral invasor *Tubastraea coccinea*.

No primeiro capítulo, demonstra-se que plânulas produzidas por *T. coccinea* são capazes de sofrer metamorfose e agregar-se em grupos de até oito pólipos ainda na coluna d'água, sem que ocorra previamente assentamento larval. Nesta seção, foi avaliada também a sobrevivência de propágulos para testar se diferentes níveis de agregação possibilitam uma extensão do período planctônico e, portanto, um aumento do potencial de dispersão. Os resultados obtidos mostram que pólipos natantes sobrevivem mais que plânulas, provavelmente por serem capazes de se alimentar e, assim, suprir a alta demanda energética associada à natação e à procura de um substrato favorável para o assentamento. Grupos de dois ou mais pólipos sobrevivem mais que pólipos solitários. Porém, a mortalidade não diferiu entre agrupamentos pequenos (2-3 pólipos) e grandes (4-8 pólipos), o que sugere que existe um limite para o tamanho ótimo dessas colônias pelágicas. A maioria dos grupos de pólipos que se mantém nadando na coluna d'água (80%) permanece viva após seis meses, o que sugere que a capacidade de sofrer metamorfose no ambiente pelágico e formar colônias de pólipos planctônicos é uma característica chave na história de vida da espécie, incrementando o potencial de dispersão, a conectividade entre populações e a capacidade de colonização de novos ambientes.

No segundo capítulo, é caracterizada primeiramente a distribuição espacial de colônias adultas e pólipos fundadores do coral *T. coccinea* sobre substratos rochosos com diferentes orientações. Para isso, foi avaliada a consistência desses padrões para duas escalas espaciais, uma pequena (de dezenas de metros) e outra intermediária (de unidades de quilômetros). Posteriormente, estudaram-se as preferências durante o assentamento larval e os padrões de recrutamento sobre superfícies com diferentes orientações através de experimentos de campo e laboratório. O objetivo principal desta seção foi determinar se os padrões de distribuição de recrutas e colônias adultas podem ser explicados por processos

que ocorrem durante etapas larvais ou pós-larvais iniciais. Os resultados indicam que tanto a flutuabilidade das larvas quanto o comportamento ativo de natação, não relacionado com condições de luminosidade, são fatores que determinam claramente o padrão de distribuição do coral. Como parte desse padrão, observou-se que a densidade de recrutas juvenis é maior em substratos orientados para baixo, sendo quase nula nas superfícies orientadas para cima. Com exceção da quase ausência de indivíduos sobre áreas orientadas para cima, existem diferenças substanciais entre a distribuição de recrutas e adultos para as demais orientações, principalmente para superfícies verticais. Essas diferenças podem estar relacionadas com o escoamento costeiro, o qual é intenso na região de estudo e pode causar depósito excessivo de sedimentos sobre superfícies positivas, inibindo o desenvolvimento de colônias deste coral. Por outro lado, interações competitivas com outras espécies de corais azooxantelados poderiam ser a causa da diminuição da abundância de *T. coccinea* em substratos negativos.

No terceiro e último capítulo desta tese avaliou-se o potencial de interação de *Tubastraea coccinea* com espécies representativas de uma comunidade bentônica do litoral norte do Estado de São Paulo, recentemente invadida. Amostragens no campo, visando estimar a densidade de recrutas juvenis de *T. coccinea* sobre diferentes tipos de manchas formadas por organismos incrustantes, foram usadas para obter uma primeira inferência sobre o potencial de facilitação, ou inibição, do recrutamento. Os cnidários *Carijoa riisei*, *Parazoanthus* sp e *Obelia dichotoma* afetaram negativamente o recrutamento do coral sol, enquanto que algas incrustantes coralináceas facilitaram o recrutamento e podem facilitar a colonização do coral. O papel da mediação alelopática foi avaliado a partir de experimentos de laboratório, nos quais foram medidas diferentes componentes do assentamento larval em função da exposição das larvas a extratos brutos de várias espécies acompanhantes. Os testes mostraram a ocorrência geral de alelopatias negativas, as quais em alguns casos levaram apenas à inibição do assentamento, mas em outros à rápida mortalidade das larvas, sugerindo a ação de metabólitos tóxicos. Adicionalmente, foram realizados estudos comparativos de comunidades com a presença, ou ausência, do coral invasor, considerando fatores relevantes para a sua ocorrência, como a orientação do substrato. As comunidades invadidas por *T. coccinea* tendem a apresentar maior riqueza e equitatividade. A invasão no local de estudo é relativamente recente, pelo que os resultados encontrados devem estar

mais relacionados a diferenças na susceptibilidade dessas comunidades à invasão, do que a eventuais efeitos das colônias do coral sol desenvolvidas nas mesmas. Se for assim, o estabelecimento do coral sol no litoral do Estado de São Paulo poderá implicar em uma perda significativa da diversidade biológica de substratos consolidados rasos.

Os dados obtidos nesse estudo, abordando aspectos relevantes da vida pelágica e bentônica de *T. coccinea*, constituem um acervo de informação que poderá subsidiar planos de controle e monitoramento da espécie invasora, contribuindo ao estabelecimento de critérios de gestão de áreas de conservação.

Palavras-chave: Recrutamento. Orientação do substrato. Pólipo planctônico. Alelopatia. *Tubastraea coccinea*.

Abstract

In this thesis, organized in chapters, we present studies on the processes affecting the life history, dispersal potential, larval settlement preferences, and effective recruitment of the invasive coral *Tubastraea coccinea*.

In the first chapter we report, for the first time, that larvae produced by the sun coral may metamorphose and aggregate in the water column without previous settling on any substrate. We then compared the survival of different types of propagules to test whether alternative development pathways allow longer pelagic life, and thus higher dispersal potential. Our results show that single-polyps live longer than planulae, probably because they can feed and sustain minimal metabolic activity. Clustered polyps live longer than solitary polyps, as expected if per capita polyp mortality rates are similar between these categories. However, mortality rate did not differ between small (2-3 polyps) and large (4-8 polyps) clusters, indicating that, in overall conditions, polyp performance attain a maximum at intermediate aggregations, setting an eventual adaptive upper limit to cluster size. In our experiment, over 80% of swimming colonies remained alive for a period exceeding six months. We conclude that pelagic metamorphosis and cluster formation may be an important mechanism allowing connectivity among populations and the colonization of new habitats. Moreover, founder individuals resulting from pelagic polyp aggregation can generate greater genetic variability in benthic developing colonies.

In the second chapter, we first characterized spatial distributions of adult colonies and single-polyp recruits of the invasive azooxanthellate coral *Tubastraea coccinea* over substrates of different orientation, and evaluated their consistency at both small (several tens of meters) and intermediate (a few km) spatial scales. We then assessed, through field and laboratory experiments, larval preferences and relative settlement and recruitment rates on surfaces with different orientations to determine whether processes taking place during the larval and early post-larval stages could help explain the distribution patterns of recruits and adult colonies. Results suggest that larval passive buoyancy and active larval

behavior, unrelated to light conditions, determine a clear settlement distribution pattern, in which the density of settlers is highest at undersurfaces and almost nil at upward facing horizontal substrates. Except for an almost absence of settlers, recruits and adult individuals on upward facing horizontal habitat, there is substantial mismatch between the distribution of settlers and that of recruits and adult colonies. The latter were also common in vertical substrates in the field. We speculate that coastal runoff at the study area and subsequent sedimentation may inhibit coral development on flat upward facing habitat, and that competitive interference and pre-emptive interactions with native azooxanthellate corals could constrain abundance of *T. coccinea* in underface horizontal habitat.

In the third and final chapter of this thesis, the interactions of representative species of the benthic community of the north shore of São Paulo state with the exotic coral, recently introduced at the study site, were evaluated. Field surveys of the density of juvenile recruits of *T. coccinea* on different types of patches formed by fouling organisms allowed us to detect the effect of competitor species that inhibit coral recruitment. The Cnidarians *Carijoa riisei*, *Parazoanthus sp* and *Obelia dichotoma* negatively affected the juvenile recruitment of the sun coral. Conversely, it was observed that the recruitment of this scleractinian is considerably greater on several other species (chiefly fouling coralline algae), which act as facilitators and promote coral colonization. The role of allelopathic interactions mediating larval settlement was investigated through a settlement experiment using extracts of different companion species. Results indicated a general negative allelopathic response, either limited to settlement inhibition or leading acute mortality, the latter suggesting toxic effects. We also conducted comparative studies of communities with and without the invasive coral, considering other factors that could influence coral occurrence, such as substratum orientation. Species richness and evenness were generally higher in invaded communities. The sun coral invasion is relatively recent in the study area and, therefore, these results are probably related to differences in the susceptibility of these assemblages to be invaded, rather than eventual effects of established colonies on them. If this is so, the establishment of *T. coccinea* in São Paulo state may lead to a significant loss of biological diversity in shallow rocky habitat.

Our data give a full account of relevant aspects of the pelagic and benthic life of this invasive coral, and constitute a collection with no precedence that may subsidize plans of control and monitoring of this invasive species, contributing to the establishment of criteria used in the management of conservation areas.

Keywords: Recruitment. Substrate orientation. Planktonic polyp. Allelopathy. *Tubastraea coccinea*.

Sumário

Introdução.....	17
1.1 O coral sol como espécie invasora	17
1.2 Processos na coluna d'água.....	22
1.3 Processos bentônicos	25
1.4 Objetivos.....	26
Referências bibliográficas	29
Capítulo 1 - Grupos viajam mais longe: metamorfose pelágica e agrupamentos de pólipos planctônicos aumentam o potencial de dispersão de propágulos do coral sol	40
1. Introdução	40
2. Materiais e métodos	43
2.1 Observações dos tipos de propágulos alternativos	43
2.2 Sobrevivência dos diferentes tipos de propágulos	44
3. Resultados e Discussão.....	45
3.1 História natural da formação de propágulos	45
3.2 Sobrevivência dos propágulos.....	47
Referências bibliográficas	50
Capítulo 2 - Variação da abundância do coral sol em função da orientação do substrato: um resultado de processos pelágicos ou bentônicos?	54
1. Introdução	54
2. Materiais e Métodos	58
2.1. Área de estudo	58
2.2. Análises de Campo: distribuição de colônias adultas e recrutas	59
2.2.1. Adultos	59

2.2.2. Recrutas.....	62
2.3.1. Flutuabilidade larval	63
2.3.2. Preferências do assentamento larval em laboratório	63
2.3.3. Recrutamento juvenil em campo	65
3. Resultados	66
3.1. Padrões de distribuição de colônias adultas e recrutas em campo	66
3.1.1. Cobertura de colônias adultas.....	66
3.1.2. Densidade de recrutas	68
3.2. Experiências com larvas	70
3.2.1. Flutuabilidade larval	70
3.2.2. Preferências de assentamento larval em laboratório	70
3.2.3. Recrutamento no campo	71
4. Discussão	73
4.1. Taxa de assentamento e preferências larvais	73
4.2. Processos que afetam os padrões de distribuição de recrutas juvenis e colônias adultas	76
Referências bibliográficas	78
Capítulo 3 - Interações alelopáticas no estabelecimento do coral invasor <i>Tubastraea coccinea</i> numa área de colonização recente: facilitação, inibição e regulação da biodiversidade	87
1. Introdução	87
2. Materiais e métodos	90
2.1 Área de estudo	90
2.2. Mediação biológica do recrutamento juvenil do coral sol	91
2.3. Mediação do assentamento por bioativos no laboratório	93
2.3.1. Coleta e preservação de organismos bentônicos	93

2.3.2. Processamento das amostras.....	94
2.4. Comparação da estrutura de comunidades bentônicas vizinhas com e sem o coral sol	96
3. Resultados	97
3.1. Mediação biológica do recrutamento juvenil do coral sol: densidade de recrutas sobre substratos naturais	97
3.2. Mediação do assentamento por bioativos no laboratório	99
3.3. Comparação da estrutura de comunidades bentônicas vizinhas com e sem o coral sol	102
4. Discussão	107
4.1 Papel de mecanismos facilitadores e inibidores do recrutamento do coral sol na regulação da diversidade das comunidades do sublitoral	113
4.2 Regulação da diversidade biológica nas comunidades pré-estabelecidas ...	116
Referências bibliográficas	118
Discussão Final	134
Referências bibliográficas	140
Índice de abreviaturas	145
Apêndice.....	150

Introdução

1.1 O coral sol como espécie invasora

Os fatores ambientais, bióticos e abióticos, afetam as distribuições das espécies biológicas, sendo os requerimentos de nicho e as interações biológicas os principais limitantes da distribuição e ocorrência das espécies em grandes escalas espaciais (Pearson e Dawson 2003, Soberón 2007, Soberón e Nakamura, 2009). A teoria de sucessão ecológica (Clements 1916, Gleason 1926) propõe que uma área nova pode ser colonizada por espécies oportunistas ou pioneiras. Os indivíduos que pertencem a esse tipo de espécies geralmente são de pequeno tamanho, crescem rapidamente, apresentam alta taxa reprodutiva e grande capacidade de dispersão. Na medida em que avança o processo da sucessão ecológica, essas espécies oportunistas são substituídas por espécies colonizadoras tardias, com gerações longas e padrões de crescimento mais lento (Rhoads 1974, McCall 1977, Pearson e Rosemberg 1978, Gallagher 1983). Espécies invasoras podem ser tratadas como componentes iniciais de uma reestruturação das comunidades receptoras, uma vez que compartilham várias características com espécies pioneiras. Ademais devem prevalecer frente a uma nova combinação de condições ambientais (Brown *et al.* 1997), portanto, um invasor tem maior probabilidade de formar populações viáveis em ambientes semelhantes aos que existem no local de origem (Mack *et al.* 2000).

Carleton (1979) definiu invasão biológica como a chegada de espécies a locais onde não existiam anteriormente, considerando este um processo natural. O incremento exponencial do trânsito comercial transoceânico tem alterado o transporte natural de organismos marinhos, aumentando as taxas de ocupação de novos habitats e as vias pelas quais eles são colonizados (Vitousek *et al.* 1997, Everett 2000, Mack *et al.* 2000, Bax *et al.* 2003). Como consequência, os registros de invasões biológicas são cada vez mais frequentes (Macreadie *et al.* 2011). Historicamente, os estudos das invasões biológicas deram maior importância à avaliação de impacto em ecossistemas. Exemplos são interações negativas com espécies autóctones (Elton 1958, Parker *et al.* 1999, Ruiz *et al.* 1999, Vermeij 1996), competição por alimento e espaço (Brenchley e

Carlton 1983), alteração de ciclos de nutrientes e redes tróficas (Carlton e Geller 1993, Grosholz e Ruiz 1996, Lafferty e Kuris 1996, Lodge 1993), casos de predação, parasitismo ou introdução de doenças (Oguz *et al.* 2000, Dobson e Crawley 1994, Mc Callum e Dobson 1995), modificação da estrutura de comunidades biológicas (Shiganova 1998, Levine *et al.* 2004, Lages *et al.* 2011, Vilà *et al.* 2011) e do funcionamento de ecossistemas (Vitousek *et al.* 1997, Stachowicz *et al.* 2002), e a modificação do fluxo gênico entre populações nativas, que derivam na alteração de padrões evolutivos (Carroll e Dingle 1996, Cox 1999). Esse conjunto de processos pode constituir estresse substancial em ecossistemas marinhos, e ser a causa mais importante de perda de biodiversidade (Sax *et al.* 2007).

Menos atenção tem sido prestada ao valor adaptativo de características que são frequentemente selecionadas em espécies com alto potencial invasor. Por exemplo, espécies que em seu habitat nativo são pouco frequentes, mas que apresentam grande tolerância a uma série de estressores podem tornar-se pragas em novos ambientes quando liberadas de interações biológicas negativas, mantidas com competidores, predadores ou patógenos com os quais coevoluiu em sua área de distribuição original. Assim, uma espécie exótica pode apresentar vantagens ecológicas, respeito às nativas, dentro de uma nova área colonizada (Keane e Crawley 2002, Mitchell *et al.* 2006). Entender os mecanismos envolvidos nas invasões é um passo crucial para estimar, de forma adequada, as áreas que estão sujeitas à colonização por esse tipo de organismos. Esse conhecimento é importante no estabelecimento de políticas de prevenção e manejo, porque proteger áreas de risco pode ser mais factível que custear o controle da expansão (Pimentel *et al.* 2000).

Tubastraea coccinea (Familia: Dendrophylliidae) é uma espécie invasora, comumente conhecida no Brasil como “coral sol” e no mundo como “*sun coral*” ou “*orange cup coral*”, nome que deriva da morfologia em cálice dos coralitos com cenossarco de cor alaranjado e tentáculos também alaranjados ou amarelos. O escleractínio foi descrito por Lesson (1829), a partir de espécimes coletados na ilha de Bora-Bora, no Arquipélago de Fiji, ao sul do Oceano Pacífico. Sua rota de dispersão natural, mediada pela deriva de larvas planctônicas, foi modificada acidentalmente através do transporte marítimo antrópico e, em menor medida, facilitada pela

aquicultura, já que se trata de uma espécie ornamental (Cairns 1994, Ferreira *et al.* 2004). Desse modo, a dispersão do coral sol, facilitada pelo homem, afetou primeiramente localidades no Oceano Índico e o norte do Pacífico, onde atingiu o ponto mais setentrional de sua distribuição, no Japão (Cairns 2000). Esta espécie de coral ahermatípico é considerada como exótica no Oceano Atlântico, uma vez que registros fósseis na região são ausentes e que observações de sua ocorrência no ambiente são relativamente recentes, a pesar das colônias adultas serem muito conspícuas (Cairns 2000). O coral sol foi registrado pela primeira vez ocupando áreas de substratos rochosos do continente americano nas Ilhas de Curaçao e Porto Rico (Vaughan e Wells 1943). Em menos de 60 anos, a espécie se espalhou através do Caribe e do Golfo do México, chegando à Península da Flórida (Fenner 2001). Atualmente, é o coral com o maior número de populações na costa ocidental do México (Fenner e Banks, 2004). Nesse período, a espécie atingiu a costa oriental do Atlântico Sul, sendo observada primeiramente em Cabo Verde (Laborel 1974). A distribuição de *T. coccinea* é considerada atualmente como circumtropical (Cairns 2000).

O primeiro registro da espécie em território brasileiro corresponde a observações de colônias estabelecidas em plataformas de petróleo, na Bacia de Campos, ao norte do Estado de Rio de Janeiro, a fins da década dos 80 (Castro e Pires 2001). A partir desse momento, o coral sol estabeleceu populações, viáveis até a atualidade, em numerosos pontos do litoral brasileiro. *T. coccinea* foi observada sucessivamente nos estados do Rio de Janeiro, (Ferreira 2003, Paula e Creed 2005), Santa Catarina (Lopes 2009), São Paulo (Mantelatto *et al.* 2011) e Bahia (Sampaio *et al.* 2012).

Ultimamente, a incrustação em cascos de navios e plataformas, utilizadas na atividade petroleira, tem sido considerada um processo que promove de introdução de espécies invasoras marinhas, tão importante quanto o transporte em água de lastro. Essas estruturas funcionam como vetores de transporte de organismos bentônicos adultos e possibilitam sua dispersão além de barreiras biogeográficas. Ademais, ao permanecer em pontos fixos nas proximidades de áreas portuárias e locais de prospecção de petróleo e gás durante vários anos também funcionam como

fontes emissoras de propágulos reprodutivos em locais visitados periodicamente por outros vetores, o que potencia o processo dispersivo antrópico. Dessa maneira, tanto os propágulos pelágicos quanto as colônias adultas podem ser transportados, o que aumenta as chances de dispersão de espécies invasoras, como o coral sol, e, portanto, a ocorrência de impactos negativos sobre ecossistemas marinhos em escala global (Gollasch 2002). Estruturas construídas pelo homem podem constituir habitat novo, ainda inexplorado por espécies incrustantes. A capacidade de algumas espécies bentônicas de recrutar sobre este tipo de estruturas lhes permite superar barreiras ecológicas, físicas e químicas, frequentemente encontradas em habitats naturais. Tal característica é encontrada, por exemplo, em espécies de ascídias e briozoários que apresentam desenvolvimento larval planctônico abreviado e que foram introduzidas em regiões fora da área de sua distribuição natural (Svane e Young 1989).

T. coccinea é comumente registrada ocorrendo sobre estruturas antrópicas como cascos de navios (Cairns 2000), aeronaves afundadas (Sammarco *et al.* 2004) e plataformas de petróleo (Fenner 2001, Ferreira 2003, De Paula e Creed 2004, Mizrahi 2008). Estudos têm comprovado a capacidade das larvas que essa espécie emite em assentar e se desenvolver sobre substratos artificiais, comuns em portos, como aqueles construídos com vidro, cerâmica, madeira e metal (Creed e Paula 2007, Mangelli e Creed 2012). Essa característica pode facilitar o transporte desta espécie pioneira ao longo de outras rotas que não são as naturais, ampliando a extensão de sua distribuição. Wanless *et al.* (2009) registraram colônias adultas aderidas à base de uma plataforma de petróleo que derivou após uma tempestade e encalhou em costas da Ilha de Tristão da Cunha, considerada uma das ilhas mais remotas do planeta. Eventos como este podem afetar profundamente o equilíbrio de comunidades nativas insulares, as quais se caracterizam por ter alto grau de endemismo.

Assim como outras espécies invasoras, *T. coccinea* apresenta múltiplas estratégias reprodutivas de forma simultânea. Normalmente, este coral se reproduz através da emissão de gametas e fecundação interna. Após um período de incubação de até seis semanas (Richmond 1997) ocorre a liberação de larvas lecitotróficas, com 0,5 a 1,5 mm de comprimento, as quais assentam rapidamente (de 1 a 3 dias a partir da emissão) se estiver disponível substrato adequado (Glynn *et al.* 2008). Uma vez

assentada, a plânula sofre metamorfose dando origem a um pólipos fundador, a partir do qual se desenvolverá o resto da colônia por clonagem. Porém, colônias adultas ocasionalmente emitem grandes quantidades de larvas sem a necessidade de fertilização cruzada com outra colônia adulta (Ayre e Recing 1986). Constatou-se que, de fato, *T. coccinea* é um hermafrodita simultâneo, com capacidade de autofecundação (De Paula 2007). Também existem registros de reprodução assexuada por fragmentação de colônias adultas (Campbell 1974). Portanto, uma única colônia tem a capacidade de fundar uma nova população viável, o que constitui uma habilidade própria de espécies oportunistas (Szmant 1986).

Alta taxa de crescimento (máx. = $5,85 \text{ cm}^2 \text{ ano}^{-1}$, Vermeij 2006, De Paula 2007, Mizrahi 2008) e reprodução precoce (poucos meses após o assentamento, Vermeij 2006, Glynn *et al.* 2008) são outras características que provavelmente levam à prevalência do coral sol em áreas recentemente invadidas. Tanto o crescimento quanto o recrutamento deste coral são limitados por baixas temperaturas (Glynn *et al.* 2008, Mizrahi 2008) o que explica o fato de sua distribuição ser restrita a áreas tropicais.

O coral sol, assim como a maioria das espécies de escleractínios, possui esqueleto calcário como principal defesa contra predadores. Porém, existem vários trabalhos que documentam também a produção de compostos bioativos que provêm defesa química neste tipo de corais (Tarrant *et al.* 2003, Kontiza *et al.* 2006). Lages *et al.* (2010) comprovaram, através de experimentos de campo em Ilha Grande (RJ), que *T. coccinea* produz metabólitos secundários que diminuem a taxa de predação por peixes generalistas. Esse tipo de defesa química pode também conferir vantagens competitivas fora da área de sua distribuição geográfica original, aumentando a sua capacidade de invasão. Creed (2006) observou que *T. coccinea* causa necrose e deformação em tecidos de uma espécie de coral “cérebro” endêmica e amplamente distribuída no litoral brasileiro, *Mussismilia hispida* (Laborel 1969, Oigman-Pszczol e Creed 2004). Essas observações sugerem que o coral sol é um competidor mais forte que a espécie nativa, podendo reduzir sua abundância e causar até mesmo sua extinção, já que ambos compartilham os mesmos recursos (Riul *et al.* 2013).

Elevadas taxas de recrutamento juvenil (Paula e Creed 2005, Mizrahi 2008) e interações biológicas intensas (Creed 2006), que promovem rápida ocupação do substrato por colônias adultas (Mantelatto *et al.* 2011), são características que favorecem a rápida dispersão do coral sol. Como resultado final, a invasão de *T. coccinea* causa mudanças significativas na estrutura de comunidades bentônicas (Lages *et al.* 2010, 2011). Neste sentido, trabalhos de modelagem predizem que o processo de invasão desta espécie na costa brasileira é rápido, representando uma ameaça iminente para comunidades bentônicas de águas rasas da região (Riul *et al.* 2013).

Como caso excepcional, De Paula (2007) mostrou que a esponja *Desmapsamma anchorata*, outra espécie exótica, pode crescer rapidamente sobre colônias adultas do coral sol, ocasionando sua morte. Contudo, existem trabalhos que demonstram que *T. coccinea* pode desenvolver estratégias de crescimento alternativas que lhe permitem sobreviver frente a esse tipo de interações. Um exemplo é o que foi chamado por Vermeij (2005) como “crescimento em fuga”, ou seja, o prolongamento de pólipos para fora da área de sobrecrecimento, no caso pela esponja *Scopalina ruetzleri*, podendo produzir a partir desses pólipos novas colônias por gemação. O coral sol também tem capacidade de sobreviver a variações ambientais marcantes, sendo previstos apenas impactos mínimos devidos a mudanças ambientais em grande escala, como o aquecimento global, em suas populações (Robinson 1985). Sabe-se ainda que a espécie pode viver em grandes profundidades (mais de 100 m) e resistir a condições extremas de dessecação (Cairns 1991, Paula e Creed 2005), o que amplia as áreas de risco de invasão (Harrison e Wallace 1990, Reyes-Bonilla *et al.* 2005, Creed 2006).

1.2 Processos na coluna d’água

Em espécies com um ciclo de vida complexo, a capacidade das larvas de escolher um local com condições favoráveis para o desenvolvimento bentônico aumenta as chances de sobrevivência e maximiza o rendimento reprodutivo durante a fase adulta (Denley e Underwood 1979, Sebens 1983, Raimondi 1988). Portanto, o assentamento é provavelmente o evento mais relevante no ciclo de vida destes organismos (Bourget 1988). Larvas de corais respondem a estímulos ambientais durante o período pré-assentamento, reforçando a ideia de que sua dispersão não se

deve somente a fatores ambientais estocásticos (Raimondi e Morse, 2000). Foi provado que estas se movimentam ativa e passivamente, exibindo um comportamento complexo prévio ao assentamento (Badcock e Mundy 1996, Raimodi e Morse 2000, Stake e Sammarco 2003). As plânulas de *T. coccinea* são completamente ciliadas e apresentam intensa atividade de natação logo após serem liberadas, porém variando em função da luz e da temperatura (Vermeij 2006, Mizrahi 2008). A capacidade de deslocamento deste tipo de larvas é, contudo, reduzida, podendo afetar apenas sua posição à pequena escala, como, por exemplo, durante a seleção de locais para o assentamento (Vermeij 2006).

As características fisiológicas da larva podem, no entanto, determinar padrões espaciais de recrutamento em escalas grandes (Grosberg 1982). Alguns estudos demonstraram que diferenças no tamanho, relacionadas à quantidade de reservas de nutrientes e do histórico alimentar da larva, afetam marcadamente o desempenho de juvenis (revisado por Moran 1999). Para organismos com estágios planctônicos de apenas alguns dias a poucos meses, os processos oceanográficos podem também desempenhar um papel crítico no transporte de propágulos por longas distâncias e, assim, na dinâmica metapopulacional (Jackson e Strathmann, 1981).

Denomina-se “período de competência larval” à janela temporal durante a qual a larva tem a capacidade de assentar em um substrato e sofrer metamorfose com sucesso para o primeiro estágio juvenil bentônico (Jackson e Strathmann, 1981). Sendo larvas lecitotróficas, esse período é limitado pela quantidade de reservas nutricionais alocadas a elas durante a embriogênese (Wendt 2000). Existem trabalhos que relacionam os tempos de competência larval com a capacidade de dispersão de várias espécies bentônicas (Bohonak 1999, Shank *et al.* 2003, Siegel *et al.* 2003). Para corais do Oceano Pacífico (Richmond e Hunter, 1990), o período de competência larval é aparentemente o principal fator que afeta sua distribuição espacial. Diferenças entre as distribuições geográficas das espécies que incubam as larvas (em inglês “brooders”) e das que fertilizam os seus gametas na coluna de água (em inglês “spawners”), são explicadas por diferenças entre os tempos de desenvolvimento larval (Wilson e Harrison, 1998). As larvas emitidas por espécies de corais incubadoras, normalmente lecitotróficas e providas de grandes reservas energéticas, não precisam de se alimentar

até completar a metamorfose (Richmond 1989). Quanto maior é a quantidade de reservas energéticas mais prolongado é o período de competência larval e, portanto, maior a capacidade para escolher um local favorável para o assentamento (Wilson e Harrison 1998). *T. coccinea* emite larvas de grande tamanho, com até 70% do volume corporal composto por lipídios (Richmond 1989), o que explica registros de permanência na coluna d'água de até 100 dias (Richmond, com. pers. em Fenner 2001).

Algumas espécies bentônicas, inclusive corais, são capazes de manipular a duração do período de competência larval em situações de alta competição intraespecífica, produzindo larvas de maior tamanho que são potencialmente mais dispersivas (Toonen e Pawlik 1994, Raimondi e Keough 1990, Marshall *et al.* 2002, Isomura e Nishihira 2001). Essa manipulação é por vezes denominada “efeito maternal” (*e.g.* Allen *et al.* 2008). Outros estudos indicam ainda componentes hereditários desse controle (Toonen 1993). No primeiro capítulo desta tese, é documentada a existência deste tipo de polimorfismo em *T. coccinea*. Os resultados indicam um possível mecanismo desencadeador da formação de propágulos de diferente tamanho e configuração, e apontam um possível valor adaptativo para esse polimorfismo.

O sucesso do assentamento larval depende de diversos fatores, entre eles o tipo e orientação de substrato, o hidrodinamismo, a salinidade, a luminosidade, a deposição de sedimentos, a presença específica de algas, a predação e a competição (Birkeland 1996). Dentre estes, a inclinação do substrato é um fator que afeta diretamente vários desses fatores, podendo ser determinante no recrutamento de algumas espécies de corais (Lins-de-Barros *et al.* 2000). É sabido que plânulas destes organismos respondem a pistas de luz e pressão, evidenciados através de padrões que acompanham variações destes fatores, como por exemplo, assentamento preferencial em superfícies voltadas para baixo (Bak e Engel 1979, Harriott 1983), como parece ocorrer com o coral sol. Apesar de serem mecanismos comportamentais que podem determinar padrões de distribuição batimétrica e partilha de habitat em escalas ecológicas relevantes, pouco se sabe sobre a regulação desses processos e como a

seleção de substratos pelas larvas determina a distribuição de colônias adultas. Esses tópicos são estudados no segundo capítulo da tese.

1.3 Processos bentônicos

O conjunto de fatores bióticos e abióticos presentes num local determinarão finalmente as espécies que ocorrem assim como a estruturação de toda a comunidade (Denley e Underwood 1979). Em comunidades sublitorais rasas, nas quais os corais são componentes importantes, as interações podem ser muito complexas. Porém, alguns fatores parecem ser especialmente relevantes. Assim como no caso da escolha de substratos pelas larvas, a inclinação do substrato pode afetar sobremaneira a sobrevivência e crescimento de colônias adultas. Em superfícies horizontais positivas, a sedimentação é frequentemente apontada como o agente responsável pela ausência de algumas espécies de corais (Birkeland 1982, Rogers 1990). Além dos sedimentos inibirem o estabelecimento de larvas em determinadas áreas, por conferirem instabilidade às superfícies, eles podem também se depositar sobre colônias já estabelecidas e ocasionar a sua morte por sufocação (Hodgson 1990, Babcock e Davies 1991, Harriott 1983). O acúmulo de sedimentos pode ser exacerbado pela presença de tufo de algas filamentosas (Sato 1985). Estas constituem um componente majoritário das comunidades associadas a substratos consolidados de regiões tropicais, formando um ambiente propício para o desenvolvimento de diversos organismos (Fielding *et al.* 1994, Seed 1996). Além disso, condicionam o padrão de sucessão, alterando as características químicas e físicas do ambiente (Norkko *et al.* 2002). Babcock (1991) sugere que tufo deste tipo de algas inibem o assentamento de duas espécies de corais, *Platygyra* e *Oxypora*, devido aos sedimentos que acumulam. No entanto, o papel que as algas filamentosas desempenham nas comunidades é complexo. Como exceção, essas algas podem facilitar, e não prejudicar, o recrutamento do coral *Pocillopora damicornis* (Norkko *et al.* 2006). Algumas algas são ainda capazes de gerar micro topografias que atraem as larvas, facilitando seu assentamento (Carleton e Sammarco 1987). Refúgios no dossel de algas, ou em fendas de rochas, provêm proteção contra predação e distúrbios físicos (Walters e Wetzel 1996). A capacidade de reconhecimento das características estruturais e químicas da superfície do

substrato, seguido de adesão e crescimento, são características fortemente selecionadas em corais (Vermeij 2006).

Os padrões de assentamento de larval e do crescimento de colônias são frequentemente afetados pela presença de determinados organismos marinhos. Na bibliografia existem vários registros de interações biológicas em organismos sésseis, que podem explicar em grande medida a estruturação de comunidades inteiras em ambientes do sublitoral raso de fundos rochosos. Interações com invertebrados sésseis abundantes são frequentemente intensas. Por exemplo, poríferos podem crescer sobre corais e outros organismos bentônicos afetando-os negativamente (Mc Lean e Yoshioka 2008, Vermeij 2005, Meurer 2010). Por seu hábito filtrador, ascídias solitárias podem consumir grandes quantidades de larvas de invertebrados sésseis inibindo seu assentamento (Bigham e Walters 1989, Osman *et al.* 1989). Uma classe particular de interações é mediada por sinais químicos propagados na coluna de água. Geralmente, tratam-se de sinais químicos exógenos. Este tipo de fenômeno é conhecido como alelopatia (Rittschof *et al.* 2001, Walters *et al.* 1996). Alguns estudos demonstraram casos de invasões biológicas, em ecossistemas aquáticos continentais, fortemente mediados por este tipo de interações. Por exemplo, a alga incrustante *Lithophyllum yessoensis*, originária do Japão, invadiu o lago Thau, no sul de França, porque a produção de metabólitos secundários inibiu o assentamento e a germinação de várias espécies de algas pardas e vermelhas nativas (Kim *et al.* 2004). Da mesma maneira, a invasão de ecossistemas inteiros por espécies invasoras pode ser ora facilitado ou inibido pela presença de substâncias químicas produzidas e liberadas por espécies nativas. Entender esses processos pode ser crucial para a definição de estratégias de conservação.

1.4 Objetivos

Neste estudo são avaliados fatores bióticos e abióticos que potencialmente afetam o padrão de recrutamento de *Tubastraea coccinea* e, possivelmente, a aptidão de colônias adultas. Com essa finalidade, foram realizados levantamentos no campo e conduzidos experimentos manipulativos no laboratório para elucidar questões referentes a processos que ocorrem em diferentes fases de sua ontogenia. Foram

comparadas também comunidades bentônicas com presença e ausência do coral sol, para poder identificar alterações estruturais que possam ter sido causadas pelo estabelecimento desta espécie invasora.

Essas questões foram abordadas em três capítulos nesta tese. No primeiro capítulo são estudados os processos envolvidos na geração de polimorfismo nos propágulos pelágicos que possibilitam a dispersão de *T. coccinea*. Foi usada a manipulação experimental para comparar a sobrevivência dos diferentes tipos de propágulos encontrados. Veremos que o potencial dispersivo desses propágulos pode ser muito maior do que o documentado na literatura, fato este que certamente precisa ser levado em consideração ao estabelecer políticas para o controle da espécie no sudeste do Brasil.

No segundo capítulo é analisada a distribuição do coral sobre substratos com diferentes inclinações, em diferentes etapas do desenvolvimento, para entender a importância de processos larvais no estabelecimento de colônias adultas. Para isso, foram realizados primeiramente levantamentos em campo, usando um desenho amostral que permitiu avaliar a consistência do padrão de distribuição de recrutas (< 2 meses de idade) e colônias adultas sobre esses substratos em diferentes escalas espaciais. Seguidamente, foram conduzidos experimentos em campo e laboratório para avaliar a importância da seleção de substratos pelas larvas e a taxa de mortalidade inicial no estabelecimento de padrões iniciais de distribuição. Esses dados, conjuntamente, sugerem processos que podem explicar padrões de ocorrência documentados para várias localidades no planeta por diversos autores.

No último capítulo é analisada a receptividade de uma comunidade bentônica nativa e sua possível reestruturação com a chegada do coral invasor. Esses resultados permitiram identificar os componentes da comunidade que podem facilitar ou inibir o recrutamento juvenil de *T. coccinea* e indicar alterações subsequentes dessas comunidades, associadas à presença de colônias adultas. Para tal, foi comparada a taxa de recrutamento do coral em diferentes substratos biológicos no campo, e realizados bioensaios no laboratório para detectar eventuais casos de alelopatia negativa (inibição) ou positiva (facilitação). Esses resultados, integrados à informação obtida no

capítulo anterior, propiciam um melhor entendimento de processos bentônicos que determinam os padrões de ocorrência à pequena escala. Mudanças na comunidade associadas à presença de *T. coccinea* foram avaliadas através de comparações da estrutura das assembleias em locais com e sem a presença de *T. coccinea*.

De modo geral, os resultados desta tese sugerem vários mecanismos importantes que podem explicar o sucesso da invasão de *T. coccinea* não só no sudeste do Brasil, mas em diversos ecossistemas em escala global. São reveladas ainda características da história natural da espécie que indicam, ao contrário do esperado, o alto potencial dispersivo de seus propágulos reprodutivos. Essa característica, aliada à eficiência na colonização de superfícies nuas, como aquelas dispostas na natureza em abundância pelo homem, e à capacidade desta espécie invasora de modificar a estrutura de comunidades nativas, indica que o controle do processo de invasão em andamento pode ser mais desafiador do que o antecipado. As informações aqui apresentadas, se usadas em conjunto com um censo da invasão do coral sol em maior escala, poderão ser usadas para identificar áreas de maior suscetibilidade e assim amenizar os impactos negativos decorrentes da introdução de *T. coccinea* na região.

Referências bibliográficas

Allen RM, Buckley YM, Marshall DJ (2008) Offspring size plasticity in response to intraspecific competition: an adaptive maternal effect across life-history stages. *The Am Nat* 171(2): 225-237.

Ayre DJ, Recing JM (1986) Sexual and asexual production of planulae in reef corals. *Mar Biol* 90: 187-190.

Babcock RC, Davies P (1991) Effects of sedimentation on settlement of *Acropora millepora*. *Coral Reefs* 9: 205-208.

Babcock R, Mundy C (1996) Coral recruitment: Consequences of settlement choice for early growth and survivorship in two scleractinians. *J Exp Mar Biol Ecol* 206: 179-201.

Bak, RPM, Engel, MS (1979) Distribution, abundance and survival of juvenile hermatypic corals (Scleractinia) and the importance of early life history strategies in the parent coral community. *Mar Biol* 54: 341-352.

Bax N, Williamsom A, Agüero M, Gonzales E, Geeves W (2003) Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Mar Policy* 27: 313-323.

Bingham BL, Walters L (1989) Ascidiaceans as predators of invertebrate larvae: evidence from gut analyses and plankton samples. *J Exp Mar Biol Ecol* 131: 147-159.

Birkeland C, Rowley D e Randall RH (1982) Coral recruitment patterns at Guam Port. *Fourth Intern Coral Reef Symp, Manila* 2: 339-344.

Birkeland C (1996) Why some species are especially influential on coral reefs and others are not. *Galaxea* 13: 77-84.

Bourget E (1988) Barnacle larval settlement: the perception of cues at different spatial scales. In: Vannini M, Chelazzi G (Eds.), *Behavioural adaptations to the intertidal life*. Plenum Press, New York 153-172.

Brown JH, Kodric-Brown A (1977) Turnover rates in insular biogeography, effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-449.

Cairns SD (1991) A revision of the ahermatypic scleractinia of the galapagos and cocos islands. *Smith Contrib Zool* 504: 1-44.

Cairns SD (1994) Scleractinia of the temperate north pacific. *Smithson Contrib Zool* 557: 1-150.

Cairns SD (2000) A revision of the shallow-water azooxanthellate scleractinia of the western atlantic. *Stud Nat Hist Carib* 75: 1-240.

Campbell RD (1983) *Cnidaria* Em Giese, AC e Pearse, JS (Eds): Reproduction of marine invertebrates I. Academic Press New York 133-200.

Carleton JH, Sammarco PW (1987) Effects of substratum irregularity on success of coral settlement: Quantification by comparative geomorphological techniques. *Bull Mar Sci* 40: 85-98.

Carleton JH, Iverson E (1979) Biogeography and natural history of *Sphaeroma walkeri* Stebbing (Crustacea: Isopoda) and its introduction to San Diego Bay. *J Nat Hist* 15: 31-48.

Carlton JT, Geller J (1993) Ecological roulette: The global transport and invasion of nonindigenous marine organisms. *Science* 261: 78-82.

Carroll SP, Dingle H (1996) The biology of post-invasions events. *Biol Conserv* 78: 207-214.

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

Clements FE (1916) Plant succession: Analysis of the development of vegetation. Carnegie Institute of Washington Publication. 242: 45 p.

Cox GW (1999) Alien species in North America and Hawaii. Island Press: Washington DC 127-141.

Creed JC (2006) Two invasive alien azooxanthellate corals, *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis*, dominate the native zooxanthellate *Mussismilia hispida* in Brazil. *Coral Reefs* 25: 350.

Creed JC, De Paula AF (2007) Substratum preference during recruitment of two invasive alien corals onto shallow-subtidal tropical rocky shores. *Mar Ecol Prog Series* 330: 101-111.

Denley EJ, Underwood AJ (1979) Experiments of factors influencing settlement, survival and growth of two species of barnacles in New South Wales. *J Exp Mar Biol Ecol* 36: 269-293.

De Paula AF (2007) Biologia reprodutiva, crescimento e competição dos corais invasores *Tubastraea coccinea* e *Tubastraea tagusensis* (Scleractinia: Dendrophylliidae) com espécies nativas. D. Sc. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro 87 p.

De Paula AF, Creed JC (2004) Two species of the coral *Tubastraea* (Cnidaria, Scleractinia) in Brazil: a case of accidental introduction. *B Mar Sci* 74: 175-183.

Dobson A, Crawley M (1994) Pathogens and the structure of plant communities. *Trends Ecol Evol* 9: 393-397.

Elton CS (1958) The ecology of invasions by animals and plants. John Wiley and Sons. New York. 152 p.

Everett RA (2000) Patterns and pathways of biological invasions. *Trends Ecol Evol* 15: 177-178.

Fenner D (2001) Biogeography of three Caribbean corals (Scleractinia, Milleporidae, and Stylasteridae) species of Belize (Central America) and Cozumel (Mexico). *B Mar Sci* 64: 143-154.

Fenner D, Banks K (2004) Orange cup coral *Tubastraea coccinea* invades Florida and the Flower Garden Banks, Northwestern Gulf of Mexico. *Coral Reefs* 23: 505-507.

Ferreira CEL (2003) Non-indigenous corals at marginal sites. *Coral Reefs* 22: 498.

Ferreira CEL, Gonçalves JEA, Coutinho R (2004) Cascos de navios em plataformas como vetores na introdução de espécies exóticas. In: Salles Vianna da Silva, J. Corrêa de Souza, R.C (Orgs) Água de lastro e bioinvasão. Ed. Interciência 143-155.

Fielding PJ, Weerts KA, Forbes AT (1994) Macroinvertebrate communities associated with intertidal and subtidal beds of *Pyura stolonifera* (Heller) (Tunicata: Ascideacea) on the Natal coast. S Afr J Zool 29 (1): 46 - 53.

Gleason HA (1926) The individualistic concept of the plant association. Torrey Bot Club Bull 53: 7-26.

Gallagher ED, Jumars PA, Prueblood DD (1983) Facilitation of soft-bottom benthic succession by tube builders. Ecology 64: 1200-1216.

Glynn PW, Colley SB, Maté JL, Cortés J, Guzman HM, Bailey RL, Feingold JS, Enochs IC (2008) Reproductive ecology of the azooxanthellate coral *Tubastraea coccinea* in the Equatorial Eastern Pacific: Part V. Dentrephylliidae. Mar Biol 153: 529-544.

Gollasch S (2002) The importance of ship hull fouling as a vector of species introductions into the North Sea. Biofouling 18: 105-121.

Grosberg RK (1982) Intertidal zonation of barnacles: The influence of planktonic zonation of larvae on vertical distribution of adults. Ecology 63(4): 894-899.

Grosholz ED, Ruiz GM (1996) Predicting the impact of introduced species: lessons from the multiple invasions of the European green crab. Biol Conserv 78:59-66.

Harriott VJ (1983) Reproductive seasonality, settlement, and post-settlement mortality of *Pocillopora damicornis* (Linnaeus), at Lizard Island, Great Barrier Reef. Coral Reefs 2: 151-157.

Harrison PL, Wallace CC (1990) Reproduction dispersal and recruitment of scleractinian corals. In: Z. Dubinsky, ed. Ecosystems of the world. Coral Reefs 25: 133-207.

Hogson G (1990) Sediment and the settlement of larvae of the reef coral *Pocillopora damicornis*. Coral Reefs 9: 41-43.

Hunte W, Wittenberg M (1992) Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals II. Settlement. Mar Biol 114: 625-631.

Isomura N, Nishihira M (2001) Size variation of planulae and its effect on the lifetime of planulae in three pocilloporid corals. Coral Reefs 20: 309-315.

- Jackson GA, Strathmann RR (1981) Larval mortality from offshore mixing as a link between precompetent and competent periods of development. *Am Nat* 118: 16-26.
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol Evol* 17: 164–170.
- Kim J, Choi JS, Kang SE, Cho JY, Jin HJ, Chun BS, Hong YK (2004) Multiple allelopathic activity of the crustose coralline alga *Lithophyllum yessoense* against settlement and germination of seaweed spores. *Jof App Phycol* 16: 175-179.
- Kontiza I, Abatis D, Malakate K, Vagias C, Roussis V (2006) 3-Keto steroids from the marine organisms *Dendrophyllia cornigera* and *Cymodocea nodosa*. *Steroids* 71: 177-181.
- Laborel J (1969) Les peuplements de Madréporaires des côtes tropicales du Brésil. *Annales de l'Université D'Abidjan Série E II* (3): 1-261.
- Laborel J (1974) West African reef corals an hypothesis on their origin. In: *Proc.2nd Int. Coral Reef Symposium* 1: 425-443.
- Lafferty KD, Kuris AM (1996) Biological control of marine pests. *Ecology* 77: 1989-2000.
- Lages BG, Fleury BG, Menegola C, Creed JC (2011) Change in tropical rocky shore communities due to an alien coral invasion. *Mar Ecol Prog Ser* 438: 85-96.
- Lesson RP (1829) *Histoire naturelle des oiseaux-mouches*. Ouvrage orné de planches dessinées et gravées par les meilleurs artistes. Paris. Bertrand 223p.
- Levine JM, Adler PB, Yelenik SG (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol Lett* 7: 975-989.
- Lins-De-Barros MM, Castro CB, Pires DO, Segal B (2000) Coexistence of reef organisms in the Abrolhos Archipelago, Brazil. *Revista Biologia Tropical* 48: 741-747.
- Lodge DM (1993) Biological invasions: lessons for ecology. *Trends Ecol Evol* 8 (4): 133–137.

Lopes RM (2009) Informe sobre as espécies exóticas invasoras marinhas no Brasil. Ministério do Meio Ambiente, Curitiba 231p.

Mccall PL (1977) Community patterns and adaptive strategies of the infaunal benthos of Long Island Sound. J Mar Res 35: 221-266.

Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. Ecol Appl 10: 689-710.

Macreadie P, Bishop MJ, Booth DJ (2011) Implications of climate change for macrophytic rafts and their hitchhikers. Mar Ecol Prog Ser 443: 285-292.

Mangelli TS, Creed JC (2012) Comparative analysis of the invasive coral *Tubastraea* spp (Cnidaria, Anthozoa) on natural and artificial substrates at Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brazil. Iheringia Ser Zool 102: 122-130.

Mantelatto MC, Mourão GG, Migotto AE, Creed J C (2011) Range expansion of the invasive corals *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis* in the Southwest Atlantic. Coral Reefs 30: 397.

Marshall DJ, Styan CA, Keough MJ (2002) Sperm environment affects offspring quality in broadcast spawning marine invertebrates. Ecol Lett 5: 173-176.

Mc Callum H, Dobson A (1995) Detecting disease and parasite threats to endangered species and ecosystems. Trends Ecol Evol 10: 190-194.

Mc-Lean EL, Yoshioka PM (2008) Substratum effects on the growth and survivorship of the sponge *Desmapsamma anchorata*. Caribbean Journal of Science 44 (1) : 83-89.

Meurer BC, Lages NS, Pereira OA, Palhano S, Magalhães GM (2010) First record of native species of sponge overgrowing invasive corals *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis* in Brazil. M Biodiv Records 3: 1-3.

Mitchell CE, Agrawal AA, Bever J.D. Gilbert GS (2006) Biotic interactions and plant invasions. Ecol Lett 9: 726-740.

Mizrahi D (2008) Influência da temperatura e luminosidade na distribuição da espécie invasora *Tubastraea coccinea* na região de ressurgência de Arraial do Cabo, RJ. Brasil. MSc. Dis. Universidade Federal do Estado de Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, Brasil 88p.

Moran AL (1999) Size and performance of juvenile marine invertebrates: potential contrasts between intertidal and subtidal benthic habitats. *Am Zool* 39: 304-312.

Mundy C, Babcock R (1998) Role of light intensity and spectral quality in coral settlement: implications for depth-dependent settlement. *J Exp Mar Biol Ecol* 223: 235-255.

Norkko A, Rosenberg R, Thrush SF, Whitlatch RB (2006) Scale- and intensity-dependent disturbance determines the magnitude of opportunistic response. *J Exp Mar Biol Ecol* 330: 195-207.

Oguz T, Ducklow H W, Purcell JE, Malanotte-Rizzoli P (2001) Modeling the response of top-down control exerted by gelatinous carnivores on the Black Sea pelagic food web. *J of Geoph Res* 106: 4543-4564.

Oigman-Pszczol SS, Creed JC (2004) Size structure and spatial distribution of the corals *Mussismilia hispida* and *Siderastrea stellata* (Scleractinia) at Armação dos Búzios, Brazil. *Bull Mar Sci* 74: 433-448.

Osman RW, Whitlatch RB, Zajac RN (1989) Effects of resident species on recruitment into a community: larval settlement versus post-settlement mortality in the oyster *Crassostrea virginica*. *Mar Ecol Prog Ser* 54: 61-73.

Parker IM, Simberloff D, Lonsdale WM (1999) Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biol Inv* 1: 3-19.

Paula A, Creed JC (2005) Spatial distribution and abundance of non indigenous coral genus *Tubastraea* (Cnidaria, Scleractinia) around Ilha Grande, Brazil. *Braz J Biol* 65: 661-673.

Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecol Biogeogr* 12: 361-371.

Pearson TH, Rosenberg R (1978) Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr Mar Biol: an Annual Review* 16: 229-311.

Pimentel D, Mcnair S, Janecka J, Wightman J (2001) Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agric Ecosyst Environ* 84: 1-20.

Raimondi PT, Morse ANC (2000) The consequences of complex larval behavior in a coral. *Ecology* 81: 3193-3211.

Raimondi PT, Keough MJ (1990) Behavioural variability in marine larvae. *Aust J Ecol* 15: 427-437.

Raimondi PT (1988) Rock type affects settlement, recruitment, and zonation of the barnacle *Chthamalus anisopoma* Pilsbry. *J Exp Mar Biol Ecol* 123: 253-268.

Reyes-Bonilla H, Calderón-Aguilera L E, Cruz-Piñón G, Medina-Rosas P, López-Pérez RA, Herrero-Pérezrul MD, Leytemorales GE, Cupul-Magaña AL, Carriquiry-Beltrán JD (2005) Atlas de los corales pétreos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico Mexicano. CICESE, CONABIO, CONACYT, DBM/UABCS, CUC/UdeG, Umar, Guadalajara. 124 p.

Rhoads DC (1974) Organism–sediment relations on the muddy seafloor. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu Rev* 12: 263–300.

Richmond RH (1987) Energetics, competency, and long distance dispersal of planula larvae of the coral *Pocillopora damicornis*. *Mar Biol* 93: 527-533.

Richmond RH, Hunter CL (1990) Reproduction and recruitment of corals: comparisons among the Caribbean, the tropical Pacific, and the Red Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 60: 185-203.

Richmond RH (1997) Energetic relationships and biogeographical differences among fecundity, growth and reproduction in the reef coral *Pocillopora damicornis*. *B Mar Sci* 41: 594-604.

Rittschof D (2001) Natural product antifoulants and coatings development. In: McClintock JB, Baker BJ. *Mar Chem Ecol* CRC Press, Boca Raton, FL 543-566.

Riul P, Targino CH, Júnior LAC, Creed JC, Horta PA, Costa GC (2013) Invasive potential of the coral *Tubastraea coccinea* in the southwest Atlantic. Mar Ecol Prog Ser 480: 73-81.

Robinson G (1985) Influence of the 1982-83 El Niño on Galápagos marine life. In: Robinson G, del Pino EM. El Niño en las Islas Galápagos: El evento de 1982-1983. Publication of the Charles Darwin Foundation for the Galápagos Islands, Quito 153-190.

Rogers CS (1990) Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. Mar Ecol Prog Ser 62: 185-202.

Ruiz GM, Fofonoff P, Hiñes AH, Grosholz ED (1999) Nonindigenous species as stressors in estuarine and marine communities: assessing impacts and interactions. Limnol Oceanogr 44: 950-972.

Sammarco PW, Atchison AD, Boland GS (2004) Expansion of coral communities within the northern Gulf of Mexico via offshore oil and gas platforms. Mar Ecol Prog Ser 280: 129-143.

Sampaio CLS, Miranda RJ, Maia-Nogueira R, de Anchieta CC, Nunes J (2012) New occurrences of the nonindigenous orange cup corals *Tubastraea coccinea* and *T. tagusensis* (Scleractinia: Dendrophylliidae) in Southwestern Atlantic. Check List 8: 528-530.

Sato M (1985) Mortality and growth of juvenile coral *Pocillopora damicornis* (Linneaus). Coral Reefs 4: 27-33.

Sax DF, Stachowicz JJ, Brown JH, Bruno JF (2007) Ecological and evolutionary insights from species invasions. Trends Ecol Evol 22: 465-471.

Sebens KP (1983) The larval and juvenile ecology of the temperate octocoral *Alcyonium siderium* Verill. II. Fecundity, survival and juvenile growth. J Exp Mar Bio Ecol 72: 263-285.

Shanks AL, Grantham BA, Carr MH (2003) Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. Ecol Appl 13: 159-169.

- Shiganova TA (1998) Invasion of the black sea by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in pelagic community structure. *Fish Oceanogr* 7: 305-310.
- Siegel DA, Kinlan BP, Gaylord B, Gaines SD (2003) Lagrangian descriptions of marine larval dispersion. *Mar Ecol Prog Ser* 260: 83-96.
- Soberón J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol Lett* 10: 1115-1123.
- Soberón J, Nakamura M (2009) Colloquium papers: niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *P Natl Acad Sci USA* 106: 19644-19650.
- Sorokin YI (1995) Coral reef ecology. *Ecol Stud* 102. Berlin: Springer-Verlag 465p.
- Stachowicz JJ, Fried H, Osman RW, Whitlatch RB (2002) Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. *Ecology* 83: 2575-2590.
- Stake JL, Sammarco PW (2003) Effects of pressure on swimming behaviour in planula larvae of the coral *Porites astreoides* (Cnidaria, Scleractinia) *J Exp Mar Biol Ecol* 288: 181-201.
- Svane IB, Young CM (1989) The ecology and behavior of ascidian larvae. *Oceanogr Mar Biol: an Annual Review* 27: 45-90.
- Tarrant AM, Blomquist CH, Lima PH, Atkinson MJ, Atkinson S (2003) Metabolism of estrogens and androgens by scleractinian corals. *Comp Biochem and Physiol* 136: 473-485.
- Toonen RJ, Pawlik JR (1994) Foundations of gregariousness. *Nature* 370: 511-512.
- Toonen RJ, and JR Pawlik (1993) For a marine tube worm, all larvae are not created equal. *Am Zool* 33: 1-118.
- Vaughan TW, Wells JW (1943) Revision of the suborders, families, and genera of the Scleractinia. *Geol Soc Am Spec Pap* 44: 1-363.
- Vermeij MJA (1996) An agenda for invasion biology. *Biol Conserv* 78: 3-9.

Vermeij MJA (2005) A novel growth strategy allows *Tubastraea coccinea* to escape small-scale adverse conditions and start over again. *Coral Reefs* 24: 442.

Vermeij MJA, Fogarty ND, Miller MW (2006) Pelagic conditions affect larval behavior, survival, and settlement patterns in the Caribbean coral *Montastraea faveolata* *Mar Ecol Prog Ser* 310: 119-128.

Vilà M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a metaanalysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol Lett* 14: 702-708.

Vitousek PM, Walker LR, Whiteaker LD (1997) Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystems development in Hawaii. *Science* 238: 802-804.

Walters LJ, Wetthey DS (1996) Settlement and early post-settlement survival of sessile marine invertebrates on topographically complex surfaces: the importance of refuge dimensions and adult morphology. *Mar Ecol Prog Ser* 137: 161-171.

Wanless RM, Scott S, Sauer WHH, Andrew TG, Glass JP, Griffiths GB, Yeld CE (2010) Semi-submersible rigs: a vector transporting entire marine communities around the world. *Biol Invasions* 12 (8): 2573-2583.

Wendt DE. (2000) Energetics of larval swimming and metamorphosis in four species of *Bugula* (Bryozoa) *Biol Bull* 198: 346-356.

Wilson J, Harrison P (1998) Settlement competency periods of larvae of 3 species of scleractinian corals. *Mar Biol* 131: 339-345.

Capítulo 1 - Grupos viajam mais longe: metamorfose pelágica e agrupamentos de pólipos planctônicos aumentam o potencial de dispersão de propágulos do coral sol

1. Introdução

O “coral sol” *Tubastraea coccinea* é uma espécie invasora capaz de colonizar rapidamente grandes extensões de ambientes bentônicos, ocasionando importantes mudanças nas estruturas das comunidades incrustantes nativas (Lages *et al.* 2011). Em décadas recentes, a sua distribuição geográfica estendeu-se amplamente, sendo considerada na atualidade uma espécie pantropical (Cairns 1994). Tem sido sugerido que a notável capacidade desta espécie para colonizar superfícies artificiais nuas, como plataformas de petróleo, junto com o incremento do trânsito marítimo, são principais agentes facilitadores do estabelecimento de populações fora de sua distribuição natural (Ferreira 2003). Sem dúvida, o transporte desta espécie por meio de vetores antrópicos tem desempenhado um papel importante na dispersão em longa distância, especialmente através dos oceanos. Porém, características do desenvolvimento inicial do coral sol podem também facilitar a dispersão das colônias, e, portanto, tornarem-se peças-chave na disseminação da espécie em habitats naturais de regiões invadidas.

Supõe-se que o ciclo de vida do coral sol siga o padrão típico dos escleractínios incubadores, no qual a larva lecitotrófica pelágica sofre metamorfose, transformando-se em um pólipos fundador. As colônias desenvolvem-se posteriormente por clonagem. De fato, as plânulas do coral sol assentam e realizam a metamorfose dentro de um curto período, de três dias aproximadamente, (Glynn *et al.* 2008), o que provavelmente favorece o auto-recrutamento e promove um padrão de distribuição gregário, o qual é documentado com frequência para esta espécie (*e.g.* Paula e Creed 2005, Glynn *et al.* 2008). No entanto, nós observamos que vias alternativas de desenvolvimento são possíveis em *T. coccinea*. Mais especificamente, mostramos aqui que larvas liberadas por colônias mantidas em laboratório, durante eventos de

emissão massivos, são capazes de realizar metamorfose, transformando-se em pólipos enquanto permanecem no plâncton. Esses pólipos são livre-natantes e podem fixar-se uns com os outros, formando agrupamentos pelágicos de diferentes tamanhos. A partir dessas observações, propomos a hipótese de que larvas, pólipos planctônicos solitários e colônias flutuantes podem desempenhar diferentes funções na dinâmica populacional desta espécie invasora, alterando sua capacidade de dispersão. Além de corais, invertebrados bentônicos pertencentes a diferentes filos apresentam distribuição espacial claramente agregada.

O comportamento larval é considerado um fator crítico para a formação deste tipo de padrões espaciais. Tal comportamento inclui a atividade de natação condicional na presença de estímulos químicos liberados por coespecíficos (revisado por Burke 1986, Qian 1999, Clare e Matsumura 2000, Müller e Leitz 2002). Porém, é sabido também que estratégias de vida em varias espécies de invertebrados com distribuição gregária são plásticas e dependentes da densidade populacional. Numa estratégia do tipo *bet-hedging* mães podem produzir descendentes com potencial dispersivo contrastante, inclusive entre irmãos. Tal é o caso, por exemplo, de espécies de poliquetas e opistobrânquios pecilogônicas (Chia *et al.* 1996) que produzem massas de ovos das quais eclodem tanto juvenis rastejadores quanto larvas natantes dispersivas, originando irmãos com potencial de dispersão contrastante (Gibson e Chia 1989, 1995). Poliquetas gregários não pecilogônicos normalmente produzem larvas de curta duração, as quais assentam em habitats próximos (“agregadoras”), em resposta a sinais de coespecíficos. Porém, mesmo estas espécies podem liberar simultaneamente um pequeno subconjunto de larvas que seguem um padrão de comportamento alternativo que favorece a dispersão para longe das colônias parentais, onde eventualmente fundam novas colônias (“fundadoras”, Toonen e Pawlik 2001a, b).

As espécies que produzem larvas lecitotróficas na descendência são aparentemente capazes de controlar a duração da fase larval pelágica e, portanto, o potencial de dispersão, mediante a manipulação da alocação de recursos dos indivíduos (Wendt 2000, Krug 2001, Marshall e Keough 2003, Gribben *et al.* 2006, Stamps 2006). Porém, esse tipo de regulação é obviamente limitado pela restrição na quantidade de recursos que os parentais são capazes de transferir para os ovos que

produzem. Richmond (1985) e Vermeij (2009) sugeriram que pólipos planctônicos de algumas espécies de corais podem se alimentar porque possuem boca e tentáculos completamente desenvolvidos. Se assim for, os pólipos pelágicos solitários, assim como os agrupados, não dependeriam exclusivamente da alocação de recursos embrionária, já que seriam capazes de obter os recursos alimentares do ambiente circundante. Portanto, propomos a hipótese de que a metamorfose de pólipos livre-natantes, assim como a formação de agrupamentos de pólipos, prolonga a fase planctônica de *T. coccinea*. Dessa maneira, aumentaria também o potencial de dispersão da espécie e ampliaria a janela temporal para a seleção de substratos e assentamento.

Para explorar essa possibilidade, realizamos um experimento para comparar o tempo de sobrevivência, e, portanto, o potencial de dispersão entre os diferentes tipos de propágulos que podem ser produzidos por este coral. Focamos este estudo em três diferentes comparações para elucidar o potencial valor adaptativo da produção de diferentes tipos propágulos. Primeiramente, comparamos as taxas de sobrevivência entre plânulas e pólipos solitários para avaliar duas hipóteses alternativas. A ocorrência de pólipos pelágicos poderia ser apenas um resultado da incapacidade das larvas em encontrar um substrato adequado para o assentamento ainda quando competentes, de acordo com a hipótese da larva desesperada (*sensu* Knight-Jones 1953). Neste caso, os pólipos deveriam apresentar um desempenho pobre na coluna d'água e morrer rapidamente na ausência de um substrato apropriado para o assentamento. Alternativamente, os pólipos solitários poderiam ser em realidade, organismos pelágicos funcionais, capazes de se orientar durante a natação e se alimentar. Neste caso, os pólipos capturariam e ingeririam partículas planctônicas, persistindo na coluna d'água por mais tempo do que as larvas. Em segundo lugar, comparamos a sobrevivência de pólipos solitários e pólipos agrupados. Na ausência de mortalidade per capita diferencial entre esses dois tipos, os pólipos agrupados persistiriam, a princípio, por mais tempo no plâncton. Porém, colônias natantes de grandes dimensões não deveriam sobreviver mais se, por exemplo, os custos associados à sua permanência e locomoção na coluna d'água são excessivos ou se a competição por alimento entre pólipos agrupados é alta, o que poderia levar a uma

mortalidade em massa dentro do agrupamento. A terceira comparação que realizámos, entre a taxa de mortalidade de agrupamentos com diferente número de pólipos, considera essas possibilidades.

2. Materiais e métodos

2.1 Observações dos tipos de propágulos alternativos

Em abril de 2012 foram coletadas 150 colônias adultas de coral sol, com número de pólipos entre 19 e 78. As coletas foram realizadas na Ilha de Búzios (23°48'11" S; 45°08'21" O), localizada a 25 quilômetros da costa, no estado de São Paulo, Brasil. Essas colônias foram levadas para o Centro de Biologia Marinha da Universidade de São Paulo (CEBIMar), São Sebastião, SP. Ali foram mantidas ao longo de dois meses em dois tanques de 500 litros instalados dentro de um laboratório com fornecimento de água de mar por sistema aberto. A partir desses tanques foram coletadas larvas do coral, imediatamente após um evento de liberação massiva, observado entre 9 e 11 de junho do mesmo ano. As larvas foram removidas dos tanques com o auxílio de redes de plâncton de 500 micras e pipetas de plástico de 5 ml, e transferidas a dois aquários de plástico transparentes com dimensões de 28,5 x 21,4 x 15,4 cm e 6,5 litros de capacidade, com água de mar não filtrada e sem bomba de arejamento. A temperatura do laboratório onde foram mantidas as larvas oscilou em torno de 20-25°C.

Após transferidas, as larvas rapidamente nadaram para a superfície dos aquários, o que possibilitou contá-las. Para tal, os aquários foram fotografados desde cima e as imagens analisadas. A partir do terceiro dia de emissão, e da transferência das plânulas para os aquários menores, começamos a observar metamorfose e agregação de pólipos. Nesse momento, foram contadas todas as larvas e pólipos solitários natantes, assim como os agrupamentos de pólipos, tendo sido cuidadosamente separados os propágulos de cada tipo para montar o experimento, descrito abaixo, para avaliar sua sobrevivência.

Ao sétimo dia, percebemos que não ocorreu mais metamorfose nem o agrupamento de larvas. A partir desse momento começamos a realizar observações detalhadas em mais de 100 pólipos solitários e agrupados para verificar a ocorrência de metamorfose completa com a respectiva secreção de esqueleto calcário.

2.2 Sobrevivência dos diferentes tipos de propágulos

Entre três e quatro dias após a liberação das larvas, os propágulos de *T. coccinea* coletados foram classificados em quatro condições diferentes: a) larvas plânulas; b) pólipos solitários; c) agrupamentos formados por 2 ou 3 pólipos; d) agrupamentos formados por 4 a 8 pólipos. Como o número de propágulos com 2-3 e 4-8 pólipos foi aproximadamente o mesmo, a classificação nestas categorias permitiu maximizar o número de réplicas num desenho experimental balanceado. Um total de 120 propágulos foi separado em quatro grupos (réplicas) de 30 indivíduos, cada um num aquário plástico de 0,5 litros, com dimensões de 14 x 14 x 8 cm, mantidos com água de mar sem filtrar, bombeada das proximidades do laboratório. A cada 3-8 dias (4,3 dias em média) foi registrado, em cada aquário replicado, o número de propágulos vivos e nadando. Para os casos de propágulos formados por agrupamentos de pólipos, consideraram-se indivíduos vivos aqueles que apresentavam pelo menos um pólipo vivo. Esses registros foram realizados durante seis meses. A temperatura da água de nos aquários experimentais oscilou nesse período entre 23-27°C. Na ocasião de cada registro, os propágulos sobreviventes foram transferidos para novos recipientes, com água nova. Para evitar o assentamento dos propágulos foram usados aquários de plástico com superfícies internas limpas e lisas, sendo esse o único tipo de substrato oferecido ao longo do experimento. Esta superfície evitou a contaminação e o crescimento de biofilmes que poderiam ter induzido o assentamento.

A curva de sobrevivência obtida para cada aquário replicado foi avaliada, e foram calculadas estimativas independentes de mortalidade per capita (m) para cada réplica. As estimativas de m foram obtidas através do ajuste de um modelo exponencial simples, $\ln(N_t/N_0) = mt$, usando o método dos quadrados mínimos. Neste modelo, " N_t " é o número de propágulos vivos ao tempo " t " (em dias) e " N_0 " é o número de propágulos inicial no aquário ($n = 30$). As taxas de mortalidade per capita

obtidas foram comparadas entre as quatro condições, correspondentes aos quatro tipos de propágulos, mediante uma análise de variância de uma via, seguida de contrastes específicos, planejados para testar as previsões mencionadas acima: (i) larvas vs. pólipos solitários, (ii) pólipos solitários vs. agrupados, e (iii) agrupamentos de pólipos de 2-3 vs. agrupamentos de 4-8. Os dados obtidos foram transformados (arcseno de $\sqrt{m}$) para obter homogeneidade das variâncias e validar as análises.

3. Resultados e Discussão

3.1 História natural da formação de propágulos

Durante o evento de emissão larval descrito, 2.710 plânulas foram liberadas. Ao terceiro dia a partir desse evento, um 58 % do total de propágulos permaneceu como larvas, enquanto o 42 % restante sofreu metamorfose para pólipos solitários (5 %), ou pólipos agregados em colônias (37 %). Tanto pólipos solitários como agrupados eram formas livre-natantes. Ao sétimo dia, ambos os tipos de propágulos concluíram a metamorfose, transformando-se em indivíduos completamente desenvolvidos (Fig. 1), com abertura oral, tentáculos e epiderme ciliada cobrindo completamente a superfície corporal, o que possibilita a natação. Nesse momento, notamos incipiente formação do esqueleto calcário nos agrupamentos de pólipos, o que não foi associado a nenhuma mudança notável do comportamento, uma vez que esses propágulos mantinham natação ativa, permanecendo na coluna d'água. Por outro lado, não notamos indícios de calcificação nos propágulos formados por pólipos solitários (Fig. 1).

A metamorfose pelágica, com a formação de pólipos planctônicos, é um fenômeno relativamente raro em corais (Edmondson 1929, Richmond 1985, Vermeij 2009), e nunca foi descrito anteriormente para *T. coccinea*. Diferentemente das observações realizadas por Richmond (1985) para *Pocillopora damicornis*, não registrámos metamorfose reversa pós-assentamento com estágios larvais secundários nesta espécie (como também foi proposto para larvas de mexilhões por Baker e Mann 1997), nem evidências de restos de esqueletos calcários aderidos às paredes dos

aquários que poderiam dar suporte a essa hipótese. Também não foram observadas larvas explorando a base dos aquários que indicasse atividade relacionada à busca de um substrato para o assentamento. Concluímos, portanto, que a metamorfose de pólipos planctônicos, solitários e agrupados, ocorreu em indivíduos que nunca tinham assentado antes. Ao igual que Richmond (1985), observamos metamorfose na coluna d'água em condições de alta densidade larval. Dessa maneira, o comportamento de agregação é provavelmente uma resposta a algum tipo de sinal químico dependente da densidade, mas a confirmação desse mecanismo está ainda pendente.

Figura 1. Tipos de propágulos produzidos por *T. coccinea*: (A) larva de *T. coccinea* ao momento de ser liberada (i) e durante a metamorfose, com incipiente desenvolvimento de septos e tentáculos na abertura oral (ii). (B) Pólipos de vida livre, completamente desenvolvido, propulsionado por cílios que cobrem o corpo inteiro. (C) Acoplamento de dois pólipos planctônicos. (D) Propágulo formado por um grupo de três pólipos. (E) Metamorfose larval e acoplamento simultâneo num propágulo de múltiplos pólipos. (F) Agrupamento consolidado de oito pólipos. Barra da escala: 1 mm.

3.2 Sobrevivência dos propágulos

A taxa de mortalidade diferiu fortemente entre os diferentes tipos de propágulos (Fig. 2, $F = 333,2$; $p < 0,001$). Os contrastes planejados permitiram concluir que a sobrevivência foi: (i) maior para pólipos planctônicos que para larvas ($F = 17,2$; $p = 0,0013$), e (ii) maior para propágulos compostos por agregados de pólipos do que para pólipos solitários ($F = 28,2$; $p < 0,001$). Contudo, (iii) não foram detectadas diferenças entre os dois tamanhos de propágulos formados por agregados de pólipos ($F = 0,86$; $p = 0,37$).

Figura 2. (A) Sobrevivência no tempo e (B) mortalidade intrínseca para diferentes tipos de propágulos de *T. coccinea*. Os gráficos apresentam valores de média e erro padrão.

A partir dos resultados obtidos concluímos que os pólipos natantes são organismos pelágicos funcionais, capazes de realizar natação direcional e permanecer na coluna d'água por períodos de tempo significativamente maiores que as larvas. Diferentemente do que ocorre com as larvas, que dependem da alocação energética de recursos parentais (Pechenik *et al.* 1998, Wendt 1996, 2000, Qian e Pechenik 1998), os pólipos, plenamente formados, são capazes de se alimentar e, aparentemente, prover os altos custos energéticos associados à natação. Assim, a janela temporal de competência dos propágulos, um importante fator que afeta a distribuição espacial de recrutas e seu potencial de dispersão (Richmond e Hunter 1990, Vermeij *et al.* 2006), é muito maior para pólipos. Como consequência, é altamente provável que esses pólipos natantes possam ser transportados por dezenas de quilômetros, ou mais, dependendo das condições hidrográficas. Assim, pólipos podem ser vetores de propagação desta espécie invasora, uma vez estabelecida.

Nossos resultados demonstram também que o agrupamento de pólipos pode prolongar ainda mais o período de permanência no ambiente pelágico. Assumindo que os propágulos formados por vários pólipos podem assentar como colônias viáveis, esse incremento adicional do potencial de dispersão poderia constituir uma importante força de seleção, favorecendo a possibilidade do agrupamento de pólipos. Porém, existe aparentemente um limite nesse potencial benefício, uma vez que não foram detectadas diferenças significativas entre a sobrevivência de agrupamentos de pólipos pequenos (2-3 pólipos) e grandes (4-8 pólipos). Não é claro quais são os fatores que podem determinar o tamanho ótimo para esses propágulos, ou seja, aquele que maximiza a sobrevivência no plâncton. Em termos especulativos, podemos propor que em propágulos multi-pólipos, de maior tamanho, a competição por alimento seja maior. Além disso, o incremento da proporção de tecido esquelético, em propágulos com maior quantidade de pólipos, poderia implicar em excessivos custos energéticos para manter a natação (Okamura 1984, 1985, Seben *et al.* 1997, Pratt 2004). Mas mesmo que a fase pelágica em propágulos maiores não seja mais longa, esses beneficiariam após o assentamento, já que seriam, a princípio, menos vulneráveis à predação (Carr e Hixon 1995, Allen 2008). Além disso, esses propágulos fundadores aportariam maior variabilidade genética às novas áreas colonizadas, assumindo que

esses agregados podem ser formados por pólipos provenientes de diferentes colônias parentais.

Em conclusão, sugerimos que a metamorfose na coluna d'água, gerando pólipos natantes e de hábito pelágico, juntamente com a formação de agregados de pólipos, pode ser um importante mecanismo para prolongar a fase pelágica do ciclo de vida de *T. coccinea*. Em outras palavras, essa plasticidade permite maior potencial de dispersão, na casa de ordens de magnitude com relação ao esperado para as plânulas. Porém, não sabemos qual a frequência em que esses propágulos podem ser produzidos em condições naturais. Parece que esse padrão alternativo de desenvolvimento é decorrente do adensamento das larvas no plâncton e, portanto, talvez uma consequência direta da abundância das colônias adultas no bentos. Um tipo similar de dispersão facultativa foi documentado para *Bugula neritina*, um briozoário que produz larvas de maior tamanho, com maior tempo de duração da fase planctônica, quando a densidade de adultos e a competição intraespecífica são altas (Allen *et al.* 2008). Ao longo das áreas invadidas por *T. coccinea* no Sudeste do Brasil existem locais onde as colônias adultas cobrem grandes extensões de substrato rochoso (i.e. Mantelatto *et al.* 2011). Além disso, os eventos reprodutivos se concentram em dois picos anuais (Edmondson 1946, Richmond e Hunter 1990, Mizrahi 2008), o que concentra ainda mais a atividade reprodutiva, gerando elevadas concentrações de eventuais pistas químicas, liberadas por adultos ou larvas, capazes de desencadear a formação de propágulos de longa duração. Em última análise, esse processo poderia aumentar as chances de colonização de novos habitats em regiões sujeitas a um processo de invasão. Caso estudos futuros venham a confirmar tal mecanismo denso-dependente, então uma redução da densidade das colônias adultas, em vez de sua erradicação completa, poderia ser uma alternativa viável para conter a expansão desta espécie na região de estudo. Em qualquer caso, os esforços para controlar a invasão desta espécie exótica ao longo da costa sudeste do Brasil deve levar em consideração um potencial de dispersão muito maior do que o atualmente estimado, assim como a probabilidade de ocorrência de uma importante variabilidade genética dentro de uma única colônia adulta.

Referências bibliográficas

- Allen RM, Buckley YM, Marshall DJ (2008) Offspring Size Plasticity in Response to Intraspecific Competition: An Adaptive Maternal Effect across Life-History Stages. *The Am Nat* 171(2): 225-237.
- Cairns SD (1994) Scleractinia of the temperate North Pacific. *Smithson Contrib Zool* 557: 1-150.
- Chia FS, Gibson GD, Qian PY (1996) Poecilogony as a reproductive strategy of marine invertebrates. *Oceanol Acta* 19: 203-208
- Edmondson CH (1929) Growth of Hawaiian corals. *Bull. Bernice P Bishop Mus* 58: 1-38.
- Edmondson CH (1946) Behaviour of coral planulae under altered saline and thermal conditions. *Bernice P Bishop Mus Occas Pap* 18: 283-304.
- Ferreira CEL (2003) Non-indigenous corals at marginal sites. *Coral Reefs* 22: 498.
- Gibson GD, Chia FS (1989) Developmental variability (pelagic and benthic) in *Haminaea callidegenita* (Opisthobranchia: Cephalaspidea) is influenced by egg mass jelly. *Biol Bull* 176: 103-110.
- Gibson GD, Chia FS (1995) Developmental variability in the poecilogonous opisthobranch *Haminaea callidegenita*: life-history traits and effects of environmental parameters. *Mar Ecol Prog Ser* 121: 139-156.
- Glynn PW, Colley SB, Maté JL, Cortés J, Guzman HM, Bailey RL, Feingold JS, Enochs IC (2008) Reproductive ecology of the azooxanthellate coral *Tubastraea coccinea* in the Equatorial Eastern Pacific: Part V. *Dentrophylliidae*. *Mar Biol* 153: 529-544.
- Gribben PE, Marshall DJ, Steinberg PD (2006) Less inhibited with age? Larval age modifies responses to natural settlement inhibitors. *Biofouling* 22: 101-106.
- Knight-Jones EW (1953) Laboratory experiments on gregariousness during setting in *Balanus balanoides* and other barnacles. *J Exp Biol* 30: 584–599.

Krug PJ (2001) Bet-hedging dispersal strategy of a specialist marine herbivore: a settlement dimorphism among sibling larvae of *Adalaria modesta*. Mar Ecol Prog Ser 213: 177–192.

Lages BG, Fleury BG, Menegola C, Creed JC (2011) Change in tropical rocky shore communities due to an alien coral invasion. Mar Ecol Prog Ser 438: 85-96.

Mantelatto MC, Mourão GG, Migotto AE, Creed JC (2011) Range expansion of the invasive corals *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis* in the Southwest Atlantic. Coral Reefs 30: 397.

Marshall DJ, Keough MJ (2003) *b*. Variation in the dispersal potential of non-feeding invertebrate larvae: the desperate larva hypothesis and larval size. Mar Ecol Prog Ser 255: 145-153.

Mizrahi D (2008) Influência da temperatura e luminosidade na distribuição da espécie invasora *Tubastraea coccinea* na região de ressurgência de Arraial do Cabo, RJ. Brasil. MSc. Dis. Universidade Federal do Estado de Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, Brasil 88p.

Paula A, Creed JC (2005) Spatial distribution and abundance of non indigenous coral genus *Tubastraea* (Cnidaria, Scleractinia) around Ilha Grande, Brazil. Braz J Biol 65: 661-673.

Pechenik JA, Wendt DE, Jarrett JN (1998) Metamorphosis is not a new beginning. Bioscience 48: 901-910.

Qian PY, Pechenik JA (1998) Effects of larval starvation and delayed metamorphosis on juvenile survival and growth of the tube-dwelling polychaete *Hydroides elegans* (Haswell) J Exp Mar Biol Ecol 227: 169-185.

Raimondi PT, Morse ANC (2000) The consequences of complex larval behavior in a coral. Ecology 81: 3193-3211.

Richmond RH (1985) Reversible metamorphosis in coral planula larvae. Mar Ecol Prog Ser 22: 181-185.

Richmond RH, Hunter CL (1990) Reproduction and recruitment of corals: comparisons among the Caribbean, the tropical Pacific, and the Red Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 60: 185-203.

Shanks AL, Grantham BA, Carr MH (2003) Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecol Appl* 13: 159-169.

Stamps JA (2006) The silver spoon effect and habitat selection by natal dispersers. *Ecol Lett* 9: 1179-1185.

Toonen RJ (1993) Environmental and heritable components of settlement behavior of *Hydroides dianthus* (Serpulidae: Polychaeta) M.Sc. thesis, University of North Carolina at Wilmington, Wilmington, NC.

Toonen RJ, Pawlik JR (2001a) Foundations of gregariousness: a dispersal polymorphism among the planktonic larvae of a marine invertebrate. *Evolution* 55: 2439-2454.

Toonen RJ, Pawlik JR (2001b). Settlement of the gregarious tube worm *Hydroides dianthus* (Polychaeta: Serpulidae). II. Testing the desperate larvae hypothesis. *Mar Ecol Prog Ser* 224: 115-131.

Vermeij MJA (2009) Floating corallites: a new ecophenotype in scleractinian corals. *Coral Reefs* 28: 987.

Vermeij MJA, Fogarty ND, Miller MW (2006) Pelagic conditions affect larval behavior, survival, and settlement patterns in the Caribbean coral *Montastraea faveolata*. *Mar Ecol Prog Ser* 310: 119-128.

Wendt DE (1996) Effect of larval swimming duration on success of metamorphosis and size of the ancestrular lophophore in *Bugula neritina* (Bryozoa). *Biol Bull* 191: 224-233.

Wendt DE (2000) Energetics of larval swimming and metamorphosis in four species of *Bugula* (Bryozoa). *Biol Bull* 198: 346-356.

1- Desenvolvimento de propágulos constituídos por pólipos planctônicos, num aquário onde foi acumulada uma grande quantidade de larvas de *T. coccinea*. 2- Pólipos planctônicos e larvas se aglomeram e dão origem a um propágulo de múltiplos pólipos. 3- Evidência de que os pólipos planctônicos têm a capacidade de assentamento sobre substrato.

Capítulo 2 - Variação da abundância do coral sol em função da orientação do substrato: um resultado de processos pelágicos ou bentônicos?

1. Introdução

O coral *Tubastraea coccinea* Lesson 1829 é originário dos oceanos Pacífico e Índico (Cairns 2000), mas tem sido introduzido em ambientes de águas rasas em muitos locais ao redor do mundo (Glynn *et al.* 2008), incluindo a costa sudeste de Brasil (Ferreira 2003, Paula e Creed 2005, da Silva e Barros 2011, Mantelatto *et al.* 2011). A rápida expansão da espécie nesta última região é devida provavelmente à expansão da atividade marítima associada com a indústria petroleira (Ferreira 2003, Paula e Creed 2005).

Assim como ocorre com outros invertebrados sésseis e algas invasoras, este coral se beneficia da disponibilidade de substratos consolidados nus, geralmente alta em oleodutos e plataformas de petróleo. Sobre estas estruturas se estabelecem colônias emissoras de propágulos que podem colonizar substratos naturais próximos. De fato, pesquisas e experimentos realizados na Ilha Grande, RJ, Brasil, têm demonstrado que o coral sol rapidamente se instala em substratos rígidos, compostos por diferentes materiais artificiais (Creed e Paula 2007, Mangelli e Creed 2012).

As colônias fundadoras do coral sol podem resistir a condições ambientais extremas (Robinson 1985), o que favorece a colonização tanto de substratos artificiais como naturais. *T. coccinea* pode cobrir extensas áreas e ocasionar mudanças significativas nas comunidades bentônicas nativas (Lages *et al.* 2011). Muitas vezes isto ocorre através de interações negativas com espécies filogeneticamente próximas, como foi registrado para o caso do coral *Mussismilia hispida*, endêmico do sudoeste do Brasil (Creed 2006).

O comportamento de seleção de substrato para o assentamento larval pode determinar padrões de distribuição de organismos bentônicos, especialmente à pequena e média escala espacial (Chabot e Bourget 1988, Harrington *et al.* 2004, Pineda *et al.* 2010). Larvas de várias espécies de corais azooxantelados, incluindo *Tubastraea coccinea*, se concentram em superfícies voltadas para baixo (negativas), ou fendas, onde evitam competir com espécies de corais fotofílicas, de rápido crescimento, que se associam com microalgas

simbiontes para a captação de energia solar (Lewis 1974, Bak e Engel, 1979, Rogers *et al.* 1984, Ferreira 2003, Fenner e Banks 2004, Vermeij 2005, Glynn *et al.* 2008). Informações sobre a seleção de substrato durante a fase larval são particularmente importantes para entender mecanismos de introdução de espécies invasoras, podendo ser usadas como critério complementar para o estabelecimento de medidas de controle de sua propagação. Além disso, um melhor entendimento dos processos que regulam o assentamento larval pode ajudar a prever o impacto de espécies invasoras nas comunidades receptoras. Em organismos bentônicos, é comum que as larvas selecionem superfícies para o assentamento em função de sua orientação. Pelo fato de substratos com orientações negativas serem particularmente abundantes em ambientes artificiais, tais como cais, píeres ou plataformas de petróleo, o comportamento de assentamento seletivo para diferentes orientações pode afetar o impacto negativo sobre tais estruturas (*e.g.* Glasby 2000, Salinas de Leon *et al.* 2011). O mesmo ocorre em habitats naturais onde substratos verticais ou voltados para baixo (negativos) são comuns.

Enquanto a colonização de habitats artificiais novos pode refletir fortemente preferências larvais e o comportamento de assentamento, os padrões de distribuição espacial em habitats naturais podem depender em grande medida de interações biológicas. A fim de separar os processos pelágicos dos bentônicos capazes de afetar os padrões de ocorrência do coral sol, é necessário primeiramente estimar preferências durante o assentamento larval, e compará-las com a distribuição natural de recrutas e adultos, o que nunca foi feito para esta espécie invasora.

Apesar de serem consideradas larvas primitivas, sem órgãos especializados para a percepção das variações ambientais (Lewis 1974, Barnes *et al.* 1993, Permata *et al.* 2000), as plânulas de coral podem exibir um comportamento complexo frente a diferentes estímulos ambientais, reforçando a ideia de que a distribuição dessas larvas no plâncton pode ser também o resultado do comportamento larval (Harrison e Wallace 1990, Babcock e Mundy 1996, Raimondi e Morse 2000). Pressão e luz são fatores ambientais chave, que afetam a atividade de natação e o comportamento de busca de substratos em larvas de corais. Isto pode, por exemplo, promover taxas de assentamento maiores em determinadas faixas de profundidade onde o desempenho de colônias adultas, termos de sobrevivência e crescimento, é superior (Wellington 1982, Fricke e Meischner 1985, Anthony e Hoegh-

Guldborg 2003). As larvas de algumas espécies são capazes de controlar a sua posição na coluna d' água de acordo com variações de pressão, nadando para a superfície quando são expostas a um incremento de pressão e deslocando-se para baixo quando a pressão diminui. Este tipo de resposta barotática é observado, por exemplo, no coral zooxantelado *Porites astreoides*, possibilitando que suas larvas permaneçam na zona eufótica, abaixo das águas superficiais, onde a temperatura e a radiação UV são excessivamente elevadas (Stake e Sammarco 2003). As respostas às variações de luminosidade são provavelmente mais complexas. Mundy e Babcock (1998) observaram mudanças das taxas de assentamento ao longo de gradientes de luz, de acordo com intensidade e composição espectral, consistentes com distribuições espaciais de colônias adultas em várias espécies de corais zooxantelados. Curiosamente, não foram encontrados efeitos da condição de luz sobre o comportamento larval de *Platygyra daedalea*, uma espécie zooxantelada que ocorre em várias profundidades. De acordo com estes resultados, as preferências do assentamento larval de acordo com a orientação do substrato podem mudar com a profundidade, indicando que o comportamento das larvas competentes depende da luz do ambiente (Bak e Engel 1979, Rogers *et al.* 1984).

O comportamento de assentamento mediado pela luz, com alta incidência de procura de substrato e metamorfose em condições de escuridão, permitiria explicar os padrões de distribuição espacial para corais azooxantelados como *Tubastraea coccinea*. No entanto, os mecanismos de seleção ativa descritos até agora não permitem explicar totalmente por que os recrutas de várias espécies de corais zooxantelados, restritos a águas rasas, são encontrados quase exclusivamente sobre superfícies verticais ou negativas (Rogers *et al.* 1984). Além disso, as taxas de assentamento também podem refletir relações de custo-benefício na resposta exploratória das larvas sobre substratos com diferente inclinação, uma vez que as reservas energéticas utilizadas para a atividade natatória e de procura são limitadas (Harii *et al.* 2002, Feng *et al.* 2010). Neste sentido, as larvas que afundam facilmente poderiam explorar mais facilmente superfícies horizontais voltadas para cima, positivas, enquanto larvas que flutuam gastariam menos energia na sondagem de substratos negativos. Respostas passivas de acordo com a flutuabilidade poderiam então explicar também o assentamento desigual entre substratos de diferente orientação, desde

que outras propriedades do substrato (textura, composição química, etc.), sejam semelhantes em todo o ambiente.

Porém, os fatores que ocasionam mortalidade pós-assentamento afetam dramaticamente os padrões de distribuição estabelecidos durante o assentamento (*e.g.* Gosselin e Qian 1997, Hunt e Scheibling 1997). Em corais, os efeitos da sedimentação são relativamente bem conhecidos. Os sedimentos podem inibir o recrutamento de populações adultas, como foi observado em *Acropora millepora*, (Birrel *et al.* 2005), ou sufocar tanto pólipos fundadores como colônias adultas de *Pocillopora damicornis* (Harriott 1983), ambos corais zooxantelados. Este fator é mais importante em manchas dominadas por algas filamentosas (Sato 1985 Linares *et al.* 2012), já que estas formam tufos que reduzem o fluxo de água na camada limítrofe, minimizando a re-suspensão de sedimentos (Carpenter e Williams 1993). Outros fatores determinantes para o estabelecimento de corais são a competição por espaço (Glynn 1976, Sheppard 1979, Chadwick 1991), a presença de sinais químicos exógenos (de Nys *et al.* 1991, Heyward e Negri 1999, Koh e Sweatman 2000), e a ocorrência de perturbações devido à herbivoria (Sammarco 1980, Sammarco e Carleton 1981, Lirman 2001). Um dos poucos estudos realizados em campo para avaliar a importância das interações biológicas na distribuição do coral sol no Brasil mostrou que a predação de *Tubastraea* spp. por parte de espécies nativas de peixes não é significativa (Moreira e Creed, 2012), pelo menos na Ilha Grande, localizada a 140 km ao noroeste da área de estudo.

Considerando a história natural do coral sol e a escassa informação disponível sobre os fatores que determinam os padrões de recrutamento desta espécie no sudeste do Brasil, nós documentamos a distribuição de recrutas juvenis e colônias adultas em campo, para posteriormente investigar a seletividade do assentamento larval através de experimentos realizados no campo e no laboratório. A maioria dos estudos de *T. coccinea* realizados na costa do Brasil tem focado a documentação de sua distribuição geográfica, assim como a sua expansão. Nestes trabalhos, a espécie foi registrada em costões rochosos ao longo de 2.000 quilômetros da costa brasileira, entre os estados de Santa Catarina e Bahia (Ferreira 2003, Paula e Creed 2005, Creed *et al.* 2008, Mantelatto *et al.* 2011, Silva *et al.* 2011, Sampaio *et al.* 2012). Essas observações foram sempre realizadas em locais próximos a áreas portuárias (menos de 40 km), nas quais se desenvolvem atividades da indústria petroleira. As colônias desta espécie são frequentemente encontradas em substratos verticais, negativos, ou em

fendas (Ferreira 2003, Mantelato *et al.* 2011, Sampaio *et al.* 2012). Porém, em algumas localidades esse padrão não é claro, podendo se observar muitas colônias em superfícies positivas (Paula e Creed, 2005). No sudeste do Brasil, as colônias normalmente se agregam em áreas restritas (Paula e Creed 2005, Mangelli e Creed 2012), embora as larvas tenham a capacidade de assentar em uma variedade de substratos rígidos (Creed e Paula, 2007).

Dois períodos de máxima liberação de larvas e consequente recrutamento foram observados para quatro diferentes locais em Arraial do Cabo, RJ, Brasil. O primeiro ocorreu entre abril e maio e o segundo entre setembro e novembro (Mizrahi 2008). Além dessas observações gerais sobre o recrutamento, não há mais informações sobre a ecologia do suprimento larval para essa espécie na região. Neste trabalho estudamos a distribuição de recrutas juvenis (< 2 meses de idade) e colônias adultas de coral sol, *Tubastraea coccinea*, em uma área invadida recentemente (Mantelatto *et al.* 2011), localizada dentro do arquipélago de Ilhabela, no sudeste de Brasil. Adicionalmente, avaliamos os efeitos combinados da preferência larval e o sucesso de assentamento, estimando densidades de indivíduos recentemente fixados sobre substratos com diferentes orientações, e comparamos esses padrões com as distribuições de recrutas e adultos em campo. As inconsistências entre esses resultados foram usadas para gerar hipóteses sobre possíveis processos que restringem a dispersão de colônias desta espécie na área de estudo.

2. Materiais e Métodos

2.1. Área de estudo

O trabalho de campo foi realizado em 2011 na Ilha de Búzios (23 48' 11" S; 45 08' 21" O), situada a 7,5 km ao leste da Ilha de São Sebastião, São Paulo, Brasil (Fig. 1). Distanciada a 25 km do continente, esta é uma ilha de 755 ha habitada por aproximadamente 200 residentes, cuja atividade econômica principal é a pesca.

A distribuição vertical de *T. coccinea*, na área de estudo, varia desde o limite inferior da zona entre-marés até uma profundidade de 16 m. Observações qualitativas realizadas nesta faixa de distribuição vertical sugerem que as associações bentônicas observadas na Ilha de Búzios são semelhantes às reportadas para outros pontos costeiros da região (Eston e

Bussab 1990, Vieira *et al.* 2012), com uma clara alternância de dominância de espécies de acordo com a inclinação do substrato.

Figura 1. Localização geográfica regional (A) e local (B) da Ilha de Búzios onde foram realizados os trabalhos de campo. Os locais específicos de amostragem, Pedra Lisa e Ponta Leste, estão representados como PEL e POL (C). Os números 1 e 2 indicam as posições dos sítios de amostragem, em cada local.

2.2. Análises de Campo: distribuição de colônias adultas e recrutas

2.2.1. Adultos

Dois locais, “Pedra Lisa” (PEL) e “Ponta Leste” (POL), separados por apenas três km, foram escolhidos para todo o trabalho de campo realizado na Ilha de Búzios. A ocorrência do coral sol foi recentemente reportada para ambos os locais (Mantelatto *et al.* 2011). Em cada local, dois pontos diferentes (PEL1; PEL2; POL1 e POL2), separados por dezenas de metros, foram amostrados para caracterizar a distribuição do coral em diferentes habitats para diferentes escalas espaciais Fig. 1).

Para os cálculos das porcentagens de cobertura, foram obtidos registros fotográficos durante mergulhos autônomos utilizando uma câmera digital (Sony DSC W380 com uma

caixa estanque à prova d'água) e uma moldura de PVC de 60 x 40 cm. Essa moldura foi fixada a uma distância focal de 1 m por um suporte. Em cada local foi monitorada uma área de 2 a 3 km² e identificámos manchas de entre 12 e 108 m² onde as colónias de *T. coccinea* foram identificadas. Seguidamente, toda a área foi fotografada usando a moldura de PVC de modo a cobrir todos os habitats (inclinações do substrato) nestas áreas.

O espaçamento entre as fotografias variou entre 0,5 e 1,0 m. Dez destes registros foram aleatoriamente selecionados para cada condição de orientação do substrato de cada ponto de amostragem em cada local. Essas fotografias foram utilizadas para as análises da cobertura de colónias adultas, usando uma projeção ortogonal das imagens e o método de pontos de intersecção (100 pontos, regularmente espaçados). No total, 160 imagens foram analisadas. A inclinação das áreas registradas nas fotografias foi medida com um inclinômetro ($\pm 5^\circ$), adaptado de Bak e Engel (1979). Foram estabelecidos intervalos contínuos para quatro classes de inclinação de substrato; horizontal positiva (H+, 0° a 45° para áreas de substrato voltadas para cima), vertical positiva (V+, 45° a 90°, entre vertical e ligeiramente voltadas para cima), vertical negativo (V-, 90° a 135°, entre vertical e ligeiramente voltadas para baixo) e horizontal negativo (H-, 135° a 180°, voltadas para baixo), como ilustrado na Fig. 2. Todas as imagens foram processadas usando o programa CPCe v. 3.6 (Kohler e Gill, 2006) para o cálculo das porcentagens de cobertura de *T. coccinea*.

Todos os pontos foram amostrados em Fevereiro, Abril, Junho, Setembro e Dezembro de 2011. A partir da observação das imagens registradas em Fevereiro de 2011 foram aleatoriamente escolhidas vinte colónias, as quais foram identificadas e medidas. O tamanho destas colónias variou de 4.6 a 56.7 cm². O mesmo procedimento foi realizado para as mesmas colónias em fotografias obtidas em Dezembro de 2011, de forma a obter uma estimativa do crescimento em áreas das colónias. Todas as colónias identificadas e usadas para estas medições persistiram durante o período de 10 meses, mas a mudança média do seu tamanho foi mínima (0,70%), variando de -2,33 a +5,79%. Dessa forma, assumimos que a cobertura das colónias adultas e seu padrão de distribuição não variaram consideravelmente durante o período de estudo, permitindo assim restringir as nossas análises espaciais da abundância de colónias adultas somente para os dados obtidos em fevereiro de 2011.

Figura 2. Categorias de orientação de substrato usadas para descrever a distribuição de recrutas e colônias adultas de *T. coccinea* na Ilha de Búzios. As barras pretas representam as frequências de angulação das superfícies registradas nos locais de amostragem, em fevereiro de 2011. Notam-se grupos de medições para áreas com inclinação horizontal negativa (H-), vertical e horizontal positiva (H+). Apesar de existir um agrupamento compartilhado das medições dentro das categorias de orientação vertical (V- e V+), esperávamos observar uma mudança acentuada das frequências em torno dos 90°, devido à uma mudança acentuada da incidência de luz e taxa de sedimentação.

Um modelo de análise de variância misto foi usado para analisar os dados de cobertura das colônias adultas, onde o fator “mancha” (M) foi considerado aleatório e aninhado ao fator “local” (Lo), enquanto o fator “orientação do substrato” (O) foi considerado fixo e ortogonal, tanto a M quanto a Lo. Uma análise *SNK* foi usada para comparações *a posteriori* entre a combinação dos diferentes níveis dos fatores quando significativos. Estes procedimentos estatísticos foram realizados no programa WinGmav5.

2.2.2. Recrutas

A densidade de recrutas foi estimada usando as mesmas fotografias referidas acima. Neste caso, porém, obtivemos estimativas de densidade para todos os meses amostrados. Todas as 800 fotografias foram examinadas. Recrutas de *T. coccinea* foram contados em cinco quadrados de 5 X 5 cm, dispostos aleatoriamente em cada fotografia. As áreas de substrato cobertas por colônias adultas foram excluídas, já que nenhum recruta foi observado tanto acima das colônias quanto por debaixo das suas margens inferiores, possivelmente devido à inibição do assentamento larval em resposta a sinais químicos de coespecíficos, conforme mostrado ao capítulo 3). Além disso, não existe espaço disponível abaixo das colônias que permita o assentamento das larvas, uma vez que elas formam aglomerados maciços e semiesféricos. O programa CPCe v. 3.6 foi utilizado para estabelecer a escala em cada imagem e dispor aleatoriamente as 5 unidades de amostragem (quadrados de 5 x 5 cm) para contagem de recrutas. Apenas recrutas com diâmetro inferior a 5 mm foram considerados, já que essa medida corresponde ao maior tamanho encontrado para um pólipó fundador com idade de dois meses (Mizrahi 2008).

Os padrões de distribuição de recrutas foram avaliados apenas para os períodos nos quais a densidade dos mesmos foi mais elevada (fevereiro e junho, ver 'Resultados'). Os valores médios dos cinco quadrados dispostos em cada fotografia foram considerados como réplicas na análise. O desenho amostral foi similar ao descrito para os dados de cobertura de colônias adultas, mas neste caso o fator "Evento de Recrutamento" foi incluído, ortogonal aos demais fatores. Os dados foram previamente transformados ($\sqrt{X + 1}$) para reduzir a heterogeneidade das variâncias (C de Cochran = 0,1283, $p < 0,01$). Entretanto, mesmo após a transformação, as variâncias permaneceram heterogêneas ($C = 0,1029$, $p < 0,05$). Como o modelo proposto é balanceado e possui um número de réplicas elevado, mantivemos a análise. No entanto, as probabilidades próximas ao nível de significância devem ser interpretadas com precaução.

2.3. Experimentos de assentamento larval

2.3.1. Flutuabilidade larval

A estimativa da densidade média de larvas de *T. coccinea* (flutuabilidade) é um dado importante para a interpretação dos resultados de experimentos onde são comparadas taxas de recrutamento e estimadas preferências por substrato. Especificamente, medidas de flutuabilidade podem indicar se os padrões observados podem ser explicados, ou não, por processos passivos. Para testar a flutuabilidade larval, 17 larvas ativas foram coletadas de dois aquários contendo colônias adultas em reprodução. As plânulas foram transferidas para um frasco de plástico e depositadas num congelador (-5°C), durante 20 minutos, o que ocasionou a morte das mesmas, mas não alterou sua composição. Medições individuais para calcular as estimativas de densidade larval iniciaram-se imediatamente depois. As larvas mortas foram primeiramente introduzidas num cilindro graduado de 50 ml, parcialmente cheio (30 ml) com água salgada (salinidade 34, densidade a 25°C = 1.023 g.cm³), e a sua flutuabilidade foi registrada (flutuação vs. afundamento). Para as larvas que flutuaram inicialmente na superfície, introduzimos lentamente gotas de água doce (salinidade 0, densidade = 0.997 g.cm³) até as larvas afundarem. Registramos o volume de água doce adicionado ao cilindro para cada larva e calculamos, a partir das diferenças de volume e salinidade, a densidade final da água (= densidade da larva).

2.3.2. Preferências do assentamento larval em laboratório

Para avaliar as preferências de assentamento larval sobre substratos de diferentes orientações e rugosidades, utilizamos plânulas emitidas em junho de 2011 por aproximadamente 150 colônias mantidas durante um mês em laboratório, no Centro de Biologia Marinha (CEBIMar) da Universidade de São Paulo. Admitimos a hipótese de que adicionar alguma rugosidade em superfícies inicialmente lisas facilitaria a fixação das larvas, reduzindo a taxa de procura e potencialmente alterando as preferências em relação à orientação do substrato. A experiência foi conduzida utilizando aquários cúbicos de PVC translúcido (10 X 10 X 10 cm), completados com água de mar, de forma que o fundo (lado voltado para cima, positivo), o topo (lado voltado para baixo, negativo) e todos os lados verticais estivessem disponíveis para o assentamento e pudessem ser observados desde o exterior. Dessa forma, o número de larvas assentadas foi registrado durante o experimento.

Como nenhuma larva praticamente assentou sobre os lados verticais (ver “Resultados”), as comparações foram limitadas aos dois tipos de superfícies horizontais (0 e 180°), não sendo necessária nenhuma transformação para as áreas disponíveis para o assentamento. Estes tanques foram colocados em uma bancada de laboratório com condições de completa escuridão e, aproximadamente, 25°C, temperatura típica do mar na região e próxima à temperatura ótima para o assentamento larval da espécie (Mizrahi 2008). Assim, os testes de preferências de assentamento larval foram realizados na ausência de pistas de luz.

As larvas utilizadas na experiência foram recolhidas durante o dia de um tanque que continha as colônias emissoras e utilizando uma rede de plâncton e pipetas de plástico de 5 ml. Imediatamente foram colocadas em aquários de 4 litros onde foram mantidas durante 6 horas até o anoitecer, quando as larvas aumentam sua atividade natatória. As plânulas com evidente atividade natatória e morfologia piriforme foram consideradas saudáveis e utilizadas no experimento. Menos de 24 horas após a emissão larval, grupos de 50 larvas foram aleatoriamente selecionados e colocados nos frascos das diferentes réplicas usadas no experimento, contendo água do mar filtrada. Os lados internos dos 32 aquários utilizados foram agrupados em três tratamentos de orientação do substrato; a) posição horizontal voltado para cima (0° de inclinação, a base do aquário), b) posição vertical (90° de inclinação, todas as quatro paredes laterais do aquário) e c) horizontal voltado para baixo (180° de inclinação, a face superior do aquário). Aqui, não dividimos o tratamento de superfícies verticais em V+ e V-, já que a incidência luminosa e deposição de sedimentos (que são provavelmente os principais fatores que diferem entre estas duas categorias de orientação em campo) foram mantidos constantes (sem luz), ou simplesmente não se aplicam (sedimentação) em laboratório.

O fator ‘rugosidade’ foi adicionado ao experimento lixando todas as superfícies de assentamento em metade desses aquários (n=16), mantendo a outra metade dos aquários com as superfícies lisas. O grau de rugosidade provido a esses tanques é comparável à microtopografia natural dos substratos rochosos. Todos os aquários foram monitorados duas vezes ao dia, registrando-se o número de larvas assentadas com a ajuda de uma fonte de luz tênue. O experimento foi finalizado quando não restaram mais larvas nadando (10 dias).

Pelo fato de que nenhuma larva assentou nas superfícies verticais dos aquários, as análises realizadas consideraram apenas dois níveis de superfícies horizontais (0 e 180°). Para simplificar as análises, calculamos a proporção de larvas assentadas nos lados dos aquários voltados para baixo (180°), no total de larvas assentadas, e comparamos esse resultado para os conjuntos de aquários com superfícies lisas e rugosas. A variância dos dados obtidos foi homogênea entre esses dois grupos ($F_{\max} = 1,26$, $p > 0,05$) e, portanto, as proporções observadas foram comparadas através de um teste *t* bicaudal sem correção. Diferenças significativas indicariam que a preferência de substrato para o assentamento em larvas de *T. coccinea* depende da rugosidade da superfície.

2.3.3. Recrutamento juvenil em campo

Examinamos a existência de recrutamento diferencial no coral sol sobre substratos com diferente orientação também em campo. Os dados obtidos nesta parte do trabalho foram posteriormente comparados com os correspondentes aos experimentos de assentamento em laboratório. A experiência foi conduzida no local de amostragem Pedra Lisa (PEL), que fica dentro de uma das áreas mais protegidas da Ilha de Búzios. Em Junho de 2011, período coincidente com o maior evento de recrutamento (ver “Resultados”), placas de PVC translúcidas quadradas de 10 x 10 cm de lado, e 5 mm de espessura, foram oferecidas como substratos, dispostas em três cordas ancoradas aproximadamente a 10 m do substrato rochoso ocupado pelo coral sol. As cordas foram separadas entre si por algumas centenas de metros, e mantidas em posição vertical utilizando boias e poitas de ancoragem. Cada réplica foi constituída por uma placa de PVC, sendo que cinco destas foram colocadas em cada corda para cada uma das três condições de orientação testadas: 0°, 90° e 180°. As placas foram fixadas às cordas por meio de nós que as seguravam por um pequeno orifício (< 2 mm) perfurado no centro. A ordem de disposição das diferentes orientações das placas em cada corda foi determinada aleatoriamente num intervalo de profundidades entre 4 e 12 m. A distribuição das placas foi restrita a essa faixa de profundidades para minimizar eventuais efeitos de perturbação associados a esse fator. A distância entre placas foi sempre superior a 30 cm para evitar interferência entre réplicas vizinhas. Após um mês, as placas foram retiradas dos locais de amostragem e transportadas para o laboratório onde os recrutas do coral sol foram identificados e contados em estereomicroscópio, sob um aumento de 40 x. Observações da cor, número de septos e morfologia esquelética foram

utilizadas para confirmar a identificação de recrutas de *T. coccinea*. Os dados obtidos foram analisados usando um modelo de ANOVA misto, de duas vias, no qual “orientação” foi considerado um fator fixo, com três níveis (0°, 90°, 180°) e “corda” foi considerado um fator aleatório. Esse modelo é equivalente a um modelo aleatorizado por blocos com replicação, no qual ‘corda’ seria o fator de bloco. A variância foi heterogênea para as combinações de fatores (com $C = 0,3636$, $p < 0,05$), sendo necessária a transformação dos dados ($\sqrt{x+1}$) para cumprir com o pressuposto de homoscedasticidade. O procedimento *SNK* foi usado para comparações *a posteriori*.

3. Resultados

3.1. Padrões de distribuição de colônias adultas e recrutas em campo

3.1.1. Cobertura de colônias adultas

A cobertura das colônias adultas de coral sol para os locais amostrados foi de 32,24% $\pm$ 30,00, sem diferenças entre os dois locais amostrados (PEL e POL). Contudo, verificaram-se diferenças a uma menor escala, entre manchas de amostragem, que não foram consistentes entre as diferentes condições de orientação de substrato (Tab.I, interação significativa orientação x mancha).

Assim, apesar de haver um efeito global altamente significativo da orientação do substrato na cobertura do coral, o padrão observado não foi consistente entre as diferentes manchas amostradas (Fig. 3). A cobertura do substrato pelo coral foi praticamente nula nas áreas H+ de todas as manchas amostradas. Por outro lado, nas superfícies V+, a cobertura foi geralmente menor quando comparada às orientações negativas, apesar de nem sempre tais diferenças terem resultado significativas. Por outro lado, os valores máximos de cobertura variaram de uma mancha para outra, entre substratos com inclinação predominante horizontal negativa (H-, voltado para baixo) e vertical negativa (V-) (Figura 3).

Tabela I. Cobertura de colônias adultas em campo. Resultados da análise de variância para avaliar os efeitos espaciais a escala intermediária (entre locais - Lo) e pequena (entre manchas - Ma) na distribuição de colônias adultas de coral sol sobre substratos com diferentes orientações (O). Os valores ressaltados em negrito indicam efeitos significativos dos distintos fatores ($p < 0,05$).

<i>FV</i>	<i>g.l.</i>	<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Orientação: O	3	25169	3,98	0,032
Local: Lo	1	14213	5,48	0,144
Mancha: Ma(Lo)	2	2595	11,17	< 0,001
O x Lo	3	1939	1,36	0,342
O x Ma(Lo)	6	1427	6,14	< 0,001
Res.	144	232

Figura 3. Variação à pequena escala (= mancha) da distribuição relativa de colônias adultas de *T. coccinea* para diferentes condições de orientação de substrato. As letras diferentes, dentro de cada mancha de amostragem, indicam diferenças significativas entre as orientações ($p < 0,05$) para os dados de porcentagem de cobertura (média $\pm$ erro padrão). As diferentes orientações de substrato são indicadas com as mesmas abreviações daquelas usadas na figura 2.

3.1.2. Densidade de recrutas

A densidade global de recrutas (indivíduos < 5 mm) foi marcadamente superior nos levantamentos realizados em fevereiro e junho quando comparado aos meses de dezembro, abril e setembro, sendo praticamente nula para os dois últimos Fig. 4).

Considerando apenas os valores máximos de densidade de recrutas de fevereiro e junho, encontramos diferenças significativas para as distintas condições de orientação de substrato. Densidades praticamente nulas de recrutas em superfícies horizontais voltadas para cima foi o único padrão consistente entre manchas de amostragem e entre datas Fig. 5). Assim, a interação tripla entre orientação, data e mancha foi claramente significativa (Tab. II).

Figura 4. Variação temporal da densidade de recrutas registrada em campo (as colunas verticais representam os valores de média $\pm$ erro padrão). Os traços em cor cinza escuro indicam os períodos quando foi registrada a liberação de larvas em colônias de coral sol mantidas em laboratório.

Apesar de serem diferenças sutis, as densidades de recrutas foram significativamente maiores em PEL do que em POL ($p < 0,05$; Tab. II). Porém, essas diferenças variaram de acordo com a orientação e local (Tab. II). Comparado com os resultados de cobertura de

colônias adultas Fig. 3), os dados de densidades de recrutas foram muito menos consistentes entre orientações e manchas, exceto para as áreas com orientação horizontal positiva Fig. 5).

Figura 5. Variação espacial à pequena escala (= mancha) da distribuição relativa de recrutas de *T. coccinea* para as diferentes condições de orientação de substrato, registrada durante os máximos de recrutamento de fevereiro e junho de 2011. Dentro de cada mancha, letras diferentes acima das barras indicam contrastes significativos ($p < 0,05$) das estimativas de densidades de recrutas (média $\pm$ erro padrão). As abreviações das orientações de substrato são as mesmas daquelas usadas na Fig. 2.

Tabela II. Densidade de recrutas em campo. Resultados da análise de variância para avaliar os efeitos espaciais, a escala intermediária (entre locais) e pequena (entre manchas), e os efeitos temporais (entre eventos de recrutamento) na distribuição de recrutas juvenis sobre diferentes orientações de substrato. Os valores ressaltados em negrito indicam fontes de variação significativa ($p < 0,05$).

<i>FV</i>	<i>g.l.</i>	<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Data: Da	1	0,006	0,01	0,938
Orientação: O	3	25,913	10,04	0,045
Local: Lo	1	5,457	21,26	0,044
Mancha: Ma(Lo)	2	0,257	1,12	0,329
Da x O	3	0,449	0,84	0,557
Da x Lo	1	0,613	6,94	0,119
Da x Ma(Lo)	2	0,088	0,38	0,682
O x L	3	2,582	1,15	0,404
O X Ma(Lo)	6	2,254	9,8	< 0,001
Da x Or x Lo	3	5,537	0,69	0,593
Da x Or x Ma(Lo)	6	0,783	3,4	0,003
Res.	288	0,23		

3.2. Experiências com larvas

3.2.1. Flutuabilidade larval

Das 17 larvas mortas testadas, 13 (76,5%) flutuaram em água do mar e quatro (23,5%) afundaram. Diluições que levaram a salinidades finais entre 30,0 e 19,6 foram necessárias para afundar as larvas que flutuavam inicialmente. A estimativa média e respectivo erro padrão da densidade larvar a partir dessas diluições foram $1.016 \pm 0.002 \text{ g.cm}^3$, *i.e.* larvas com flutuabilidade positiva. Suspeitamos que os quatro indivíduos que afundaram já haviam iniciado o processo de metamorfose, apresentando secreção de tecido esquelético, e, portanto, uma constituição mais densa.

3.2.2. Preferências de assentamento larval em laboratório

Não foi observado nenhum assentamento em superfícies verticais, tanto lisas quanto rugosas. A média geral de perda de larvas nas réplicas foi de 38%, sem diferença entre caixas rugosas (38.4%) e lisas (38.5%). Essas larvas consideradas como perdidas foram as que morreram ou assentaram entre duas placas pertencentes a tratamentos diferentes. A proporção de larvas que assentaram nas placas superiores dos aquários (H-) não diferiu

entre substratos com diferente rugosidade ($\bar{x}_{sc} = 0,59$; $\bar{x}_{sm} = 0,65$; $t = 1,59$; $p > 0,05$). As diferenças do assentamento entre ambas as superfícies horizontais (0 e 180°) dos aquários foram significativas, sendo o número de larvas assentadas em superfícies voltadas para baixo levemente superior para ambos os tipos de aquários (lisos e rugosos, Fig. 6). Dessa forma, uma eventual facilitação do assentamento, causado por um incremento na textura da superfície do substrato, não modifica a preferência das larvas entre as diferentes orientações.

Figura 6. Preferência do assentamento larval entre as superfícies horizontais (0 ° e 180 °) dos aquários, estimada a partir da proporção de larvas assentadas em áreas voltadas para baixo (negativas, 180 °) com relação ao total, para ambos os tipos de aquários (lisos e rugosos). As barras representam os valores médios com os respectivos intervalos de confiança a 95%.

3.2.3. Recrutamento no campo

O experimento de campo permitiu detectar um efeito significativo da orientação das placas sobre o recrutamento inicial de *T. coccinea*, com densidades de recrutas muito baixas em placas horizontais voltadas para cima (H+) e mais elevadas nas placas voltadas para baixo (H-, Fig. 7, Tab. III).

Tabela III. Taxa de assentamento em campo. Resultados da análise de variância para testar o assentamento larval sobre substratos artificiais colocados em diferentes orientações ao largo da Ilha de Búzios. Um segundo fator “corda”, onde as placas foram suspensas, foi incluído para testar a consistência espacial do padrão de assentamento por orientação, numa escala de centenas de metros. Os valores ressaltados em negrito indicam efeitos significativos dos distintos fatores ($p < 0,05$).

<i>FV</i>	<i>g.l.</i>	<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Corda: Co	2	0,027	0,28	0,757
Orientação: O	2	0,768	10,02	0,028
Co x O	4	0,077	0,8	0,533
Res.	36	0,096		

Em contraste com os resultados obtidos em laboratório, o recrutamento sobre as placas verticais colocadas no campo foi substancial, com valores intermediários entre os observados para placas voltadas para cima e para baixo. Apesar disso, não houve diferença estatística entre a taxa de assentamento nas placas verticais e as demais orientações (Fig. 7).

Figura 7. Taxa de assentamento (média $\pm$ EP) para as distintas orientações de substratos artificiais colocados na coluna d’água ao largo de Pedra Lisa, Ilha de Búzios. Diferenças entre orientações que compartilham uma mesma letra não são significativas ($p > 0,05$). 0 °: orientação horizontal positiva; 90°: orientação vertical; 180 °: orientação horizontal negativa.

4. Discussão

Os resultados aqui apresentados, obtidos a partir das experiências com larvas de *T. coccinea*, evidenciam o efeito combinado do comportamento larval na coluna d'água, da seleção de substratos muito próximo ao bentos e do sucesso da metamorfose. Não foi nosso objetivo separar esses processos intimamente relacionados, mas observamos que, em conjunto, eles promovem um padrão de distribuição específico, com altas densidades de recrutas em superfícies voltadas para baixo e com ocupação apenas residual em habitats horizontais voltados para cima. Existem diversas razões para assumir que tal distribuição favorece o desenvolvimento de colônias adultas de *T. coccinea*. Em superfícies horizontais voltadas para baixo, a sedimentação é reduzida ou ausente (Babcock e Davies 1991, Connell 2005), os níveis de radiação UV são usualmente inferiores aos que podem danificar algumas espécies de coral (Lesser *et al.* 1990, Gleason 2001, Wellington e Fitt, 2003) e a competição com espécies zooxanteladas é restrita (Falkowski *et al.* 1990, Oren e Benayahu 1997, Vermeij e Bak, 2002). De fato, a distribuição de colônias adultas de coral sol, na Ilha de Búzios (registros deste estudo), e outras áreas (Cairns 1991, Ferreira 2003, Fenner e Banks 2004, Vermeij 2005, Glynn *et al.* 2008), acompanha consideravelmente o padrão esperado para processos puramente larvais, quando são consideradas as diferenças para superfícies horizontais voltadas para cima *versus* as voltadas para baixo. No entanto, foram observadas incompatibilidades entre os resultados obtidos através das experiências de assentamento larval e as observações da distribuição do coral *in situ*. Entre essas diferenças, destaca-se a ausência de assentamentos nas superfícies verticais dos aquários em laboratório, enquanto que o assentamento em orientações verticais no campo foi expressivo. O elevado recrutamento nas placas verticais, após um mês de exposição no campo, é respaldado pelo padrão de distribuição de recrutas e colônias adultas observado em substratos naturais. Isto sugere a incidência de pistas ambientais importantes no ambiente natural que não foram providas em laboratório. Abaixo discutimos estes aspectos à luz de diferentes aspectos referentes à ecologia invasiva de *T. coccinea* no sudeste do Brasil.

4.1. Taxa de assentamento e preferências larvais

Entre as possíveis variáveis ambientais que podem afetar o comportamento de natação e seleção de habitat, a luz (Gleason *et al.* 2006, Feng *et al.* 2010) e a pressão (Stake

e Sammarco, 2003) são os mais comumente identificados. Observações de campo e experimentos manipulativos têm levado alguns autores a concluir que esses dois fatores são os principais responsáveis pela distribuição de larvas de corais, quando estas estão restritas a determinadas profundidades (Wellington 1982, Mundy e Babcock 1998, Stake e Sammarco 2003, Baird *et al.* 2003). Além disso, o comportamento de procura e metamorfose das larvas é mediado, em grande medida, pela luz (Maida *et al.* 1994). Isso explicaria, para um amplo intervalo de profundidades, por que as orientações das superfícies onde ocorrem espécies de corais tendem a variar de negativas para positivas com o aumento da profundidade (Bak e Engel 1979, Rogers *et al.* 1984). Nossos resultados, obtidos para populações restritas a águas rasas, mostram uma forte preferência de *T. coccinea* por superfícies horizontais negativas, pelo que a pressão não parece desempenhar um papel relevante neste caso.

Por outro lado, podemos rejeitar a hipótese da necessidade de um gradiente de luz para que ocorra seleção ativa da orientação de substratos durante o assentamento larval, uma vez que nosso experimento de laboratório foi realizado em completa escuridão. No experimento de campo, as diferenças entre o recrutamento sobre as superfícies das placas orientadas para cima e para abaixo foram ainda mais fortes do que o observado em laboratório, sugerindo que gradientes de luz podem reforçar as preferências do assentamento larval. Alternativamente, é possível que a mortalidade durante o primeiro mês após o assentamento seja mais forte nas superfícies positivas (ver abaixo).

Dois mecanismos permitiriam explicar os resultados de seleção do assentamento em laboratório. As larvas poderiam desenvolver geotaxia negativa ativa, ou, simplesmente, beneficiar-se da flutuação passiva. Ambos os processos ocasionariam um contato mais frequente e durável com superfícies negativas, aumentando a taxa de assentamento sobre esses substratos. O comportamento geotático não é frequentemente documentado para larvas de coral, porém, Vermeij *et al.* (2006) observaram em laboratório que larvas de *Montastraea faveolata*, pouco tempo após de sua emissão, se concentravam na superfície e em seguida começavam a descender. Eles registraram que a maioria dessas plânulas nadava perto do fundo depois de 60 horas em salinidade de 34. Do mesmo modo, larvas de *Oculina varicosa* nadam para a superfície, mas, depois de 18 horas, começam a se movimentar para o fundo (Brooke e Young 2005). Portanto, o comportamento geotático permite explicar melhor o assentamento preferencial em áreas voltadas para acima (geotaxia positiva), mas

não em áreas orientadas para baixo. Argumentamos que a flutuação passiva possibilita que as larvas assentem em superfícies orientadas para baixo. Se a natação das larvas fosse neutral durante o transcurso do experimento (10 dias) então a flutuabilidade, *per se*, poderia explicar o assentamento preferencial em superfícies positivas. O consumo de lipídios poderia alterar a flutuabilidade das plânulas, mas esse processo ocorre durante períodos mais extensos, da ordem de dezenas de dias (Hariri *et al.* 2007). Esse período é muito maior do que observamos neste estudo. No tratamento onde foi gerada uma textura mais áspera, é possível que as larvas tenham encontrado pontos de fixação mais rapidamente, reduzindo o tempo de natação, mas não foram observadas diferenças significativas nas respostas das larvas mantidas em aquários lisos ou rugosos. Isso indica que os padrões de assentamento podem ser mantidos em substratos com complexidade mínima.

É interessante notar que o recrutamento sobre as placas verticais colocadas em campo foi substancial, intermediário entre o registrado para placas orientadas para acima e aquelas orientadas para baixo, mas nulo em laboratório. Existem muitas explicações possíveis para essa diferença, mas nesta fase podemos apenas especular sobre aspectos relacionados com as muitas diferenças entre condições ambientais de campo e laboratório, e com processos que podem afetar a mortalidade pós-assentamento. As placas colocadas no campo foram, sem dúvida, expostas a correntes horizontais e turbulência de magnitude variável. Portanto, é provável que muitas larvas tenham respondido a essas variações de fluxo d'água ao entrar em contato com o ambiente bentônico, como observado para larvas de cirripédios (Jonsson *et al.* 2004, Metaxas e Saunders, 2009). Além disso, as larvas podem nadar horizontalmente, no local, guiando-se por gradientes de luz, como observado para copépodes (Siebeck 1979), uma vez que o ambiente pelágico e o rochoso são submetidos a condições completamente diferentes de intensidade e qualidade de luz. Uma combinação de mudanças no comportamento de assentamento larval e nos processos pós-assentamento permitem explicar as diferenças entre as observações de laboratório (assentamento) e de campo (recrutamento juvenil). Por exemplo, o assentamento juvenil em superfícies verticais em campo pode ser acompanhado de um incremento da sobrevivência inicial para essas superfícies, diferentemente do que ocorreria nas superfícies horizontais positivas, o que acaba reforçando ainda mais o padrão espacial de recrutamento.

4.2. Processos que afetam os padrões de distribuição de recrutas juvenis e colônias adultas

As densidades de recrutas juvenis e colônias adultas foram quase nulas sobre superfícies orientadas para cima, em condições naturais. Isto sugere que os processos que ocasionam a inibição da colonização de *T. coccinea*, sobre estas áreas, podem estar operando durante toda a ontogenia do coral, tanto para a escala pequena quanto para a intermediária, pelo menos para a região da área de estudo. O alto grau de turbidez (= atenuação de luz) e sedimentação devida ao transporte costeiro (escoamento) são características comuns em longos trechos da costa do sudeste brasileiro (Carvalho *et al.* 2002, Lima e Satyamurty, 2010), incluindo o norte da costa do Estado de São Paulo. Sugerimos que o acúmulo de sedimentos, facilitado por uma onipresente cobertura de algas filamentosas coralinas dos gêneros *Jania* e *Amphiroa*, evita a colonização do coral invasor nas áreas positivas dos locais de amostragem monitorados, incrementando a mortalidade dos recrutas que se estabelecem nessas superfícies. Associações de algas capazes de reter grandes quantidades de sedimentos são comuns em regiões tropicais e temperadas (Steneck e Dethier 1994), e responsáveis por mudanças estruturais em comunidades bentônicas (Piazzi *et al.* 2001). Especificamente, essas assembleias de algas podem gerar impactos negativos para alguns corais dos gêneros *Pocillopora*, *Platygyra*, *Oxypora*, *Acropora* e *Eunicella* (Harriot 1983, Sato 1985, Mundy e Babcock 1998, Birrel *et al.* 2005, Linares *et al.* 2012). Entre outras interações negativas, as algas podem sufocar recrutas juvenis por enterramento (Harriott, 1983), ou constituir substratos instáveis para o assentamento das larvas (Hodgson 1990, Babcock e Davies, 1991). A ocorrência de recrutas e colônias adultas sobre áreas horizontais negativas, quando comparada com os registros para áreas verticais, foi consistentemente menor ao esperado a partir dos resultados de assentamento, obtidos em laboratório, e do recrutamento juvenil, como verificado pelos resultados do experimento em campo. Também examinamos de modo comparativo, em maior detalhe, os resultados correspondentes às áreas H- das manchas onde a abundância de colônias adultas de *T. coccinea* foi baixa (PEL1 e POL1). Nestas manchas, a abundância relativa do octocoral *Carijoa riisei* (em PEL1) e do hexacoral *Astrangia rathbuni* (em POL1) foram excepcionalmente altas. Uma possibilidade é que a competição entre o coral invasor e os corais azooxantelados, o arborescente *Carijoa riisei*, e o incrustante *Astrangia rathbunhi*, tenha limitado tanto a taxa de recrutamento como o crescimento das colônias adultas de *T. coccinea*. A coexistência em

superfícies negativas (H-) é provavelmente mediada por interações biológicas intensas, já que esses ambientes são preferidos por várias espécies de corais e outros invertebrados, e porque sua disponibilidade é relativamente escassa em ambientes rochosos do infralitoral da área de estudo, assim como de muitas outras ao longo da região. Tanto a inibição química quanto os danos em tecidos ocasionados por ação física são, provavelmente, os mecanismos através dos quais as espécies já estabelecidas impedem, ou, pelo menos, retardam a expansão do coral sol para vastas extensões de áreas negativas onde podem monopolizar a cobertura do substrato. Até o presente, não existem informações específicas sobre como *A. rathbuni* pode interagir com potenciais competidores, mas sabe-se que *C. riisei* produz metabolitos secundários com forte atividade antibiótica e citotóxica (Seleghim *et al.* 2007), o que potencialmente pode induzir ou inibir o assentamento larval de outros invertebrados bentônicos (Sammarco *et al.* 1983). Exceto pelo caso de algumas pequenas esponjas, não temos observado contato direto entre *C. riisei* e outras espécies, incluindo o coral sol, o que sugere possíveis casos de alelopatia negativa. Mais investigações que visem especificamente testar essas e outras interações biológicas, aparentemente relevantes, permitirão entender melhor as interações que regulam a coexistência entre esses grupos de invertebrados.

Referências bibliográficas

- Anthony KRN, 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? *Ecology* 17: 246-259.
- Babcock RC, Davies P (1991) Effects of sedimentation on settlement of *Acropora millepora*. *Coral Reefs* 9: 205-208.
- Babcock R, Mundy C (1996) Coral recruitment: Consequences of settlement choice for early growth and survivorship in two scleractinians. *J Exp Mar Biol Ecol* 206: 179-201.
- Baird AH, Babcock RC, Mundy CP (2003) Habitat selection by larvae influences the depth distribution of six common coral species. *Mar Ecol Prog.Ser* 252: 289-293.
- Bak RPM, Engel MS (1979) Distribution, abundance and survival of juvenile hermatypic corals (Scleractinia) and the importance of early life history strategies in the parent coral community. *Mar Biol* 54: 341-352.
- Barnes RSK, Calow P, Olive PJW (1993) *The Invertebrates: a new synthesis* 2nd ed. 488 pp. Blackwell Scientific Publications. Oxford. London.
- Birkeland C (1977) The importance of rate of biomass accumulation in early successional stages of benthic communities to the survival of coral recruits. *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp* 1: 15-21.
- Birrell CL, McCook LJ, Willis BL (2005) Effects of algal turfs and sediment on coral settlement. *Mar Poll Bull* 51: 408-414.
- Brooke S, Young CM (2005) Embryogenesis and larval biology of the ahermatypic scleractinian *Oculina varicosa*. *Mar Biol* 146: 665-675.
- Cairns S (1991) A revision of the ahermatypic Scleractinia of the Galapagos and Cocos Islands. *Smith Contrib Zool* 504: 1-44.
- Cairns S (2000) A revision of the shallow-water azooxanthellate Scleractinia of the Western Atlantic. *Stud Nat Hist Carib* 75: 1-240.

- Carpenter RC, Williams SL (1993) Effects of algal turf canopy height and microscale substratum topography on profiles of flow speed in a coral forereef environment. *Limnol Oceanogr* 38: 687-694.
- Carvalho LMV, Jones C, Liebmann B (2002) Extreme precipitation events in Southeastern South America and large-scale convective patterns in the South Atlantic Convergence Zone. *J Clim* 15: 2377-2394.
- Chabot R, Bourget E (1988) Influence of substratum heterogeneity and settled barnacle density on the settlement of cypris larvae. *Mar Biol* 97: 45-56.
- Chadwick NE (1991) Spatial distribution and the effects of competition on some temperate Scleractinia and Corallinophora. *Mar Ecol Prog Ser* 70: 39-48.
- Connell SD (2005) Assembly and maintenance of subtidal habitat heterogeneity: synergistic effects of light penetration and sedimentation. *Mar Ecol Prog Ser* 289: 53-61.
- Creed JC (2006) Two invasive alien azooxanthellate corals, *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis*, dominate the native zooxanthellate *Mussismilia hispida* in Brazil. *Coral Reefs* 25: 350.
- Creed JC, Oliveira AES, Paula AF (2008) Notes on Geographic Distribution. Cnidaria, Scleractinia, *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829 and *Tubastraea tagusensis* Wells, 1982: Distribution extension. *Check List* 4: 297-300.
- Creed JC, Paula AF (2007) Substratum preference during recruitment of two invasive alien corals onto shallow-subtidal tropical rocky shores. *Mar Ecol Prog Ser* 330: 101-111.
- da Silva EC, Barros F (2011) Macrofauna bentônica introduzida no Brasil: lista de espécies marinhas e dulcícolas e distribuição atual. *Oecol Aust* 15: 326-344.
- de Nys R, Coll JC, Price IR (1991) Chemically mediated interactions between the red alga *Plocamium hamatum* (Rhodophyta) and the octocoral *Sinularia cruciata* (Alcyonacea). *Mar Biol* 108: 315-320.
- Eston VR, Bussab WO (1990) An experimental analysis of ecological dominance in a rocky subtidal macroalgal community. *J Exp Mar Biol Ecol* 136: 170-195.

- Falkowski PG, Jokiel PL, Kenzie RA (1990) Irradiance and corals. In: Dubinsky Z (ed) *Ecosystems of the world*. Elsevier Science Publishers, Amsterdam 89-107.
- Feng D, Ke C, Lu C, Li S (2010) The influence of temperature and light on larval pre-settlement metamorphosis: a study of the effects of environmental factors on pre-settlement metamorphosis of the solitary ascidian *Styela canopus*. *Mar Freshwater Behav Physiol* 40: 11-24.
- Fenner D, Banks K (2004) Orange cup coral *Tubastraea coccinea* invades Florida and the Flower Garden Banks, Northwestern Gulf of Mexico. *Coral Reefs* 23: 505-507.
- Ferreira CEL (2003) Non-indigenous corals at marginal sites. *Coral Reefs* 22: 498.
- Fricke H, Meischner D (1985) Depth limits of Bermudan scleractinian corals: a submersible survey. *Mar Biol* 88: 175-187.
- Glasby TM (2000) Surface composition and orientation interact to affect subtidal epibiota. *J Exp Mar Biol Ecol* 248: 177-190.
- Gleason DF (2001) Ultraviolet radiation and coral communities. In: Cockell CS, Blaustein AR (eds) *Ecosystems, evolution, and ultraviolet radiation*. Springer, Berlin Heidelberg New York. pp. 118-149.
- Gleason DF, Edmunds PJ, Gates RD (2006) Ultraviolet radiation effects on the behavior and recruitment of larvae from the reef coral *Porites astreoides*. *Mar Biol* 148: 503-512.
- Glynn PW (1976) Some physical and biological determinants of coral community structure in the eastern Pacific *Ecol Monogr* 46: 431-456.
- Glynn PW, Colley SB, Maté JL, Cortés J, Guzman HM, Bailey RL, Feingold JS, Enochs IC (2008) Reproductive ecology of the azooxanthellate coral *Tubastraea coccinea* in the Equatorial Eastern Pacific: Part V. *Dentrophylliidae*. *Mar Biol* 153: 529-544.
- Gosselin LA, Qian PY (1997) Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Mar Ecol Prog. Ser* 146: 265-282.

- Harii S, Kayanne H, Takigawa H, Hayashibara T, Yamamoto M (2002) Larval survivorship, competency periods and settlement of two brooding corals, *Heliopora coerulea* and *Pocillopora damicornis*. Mar Biol 141: 39-46.
- Harii S, Nadaoka K, Yamamoto M, Iwao K (2007) Temporal changes in settlement, lipid content and lipid composition of larvae of the spawning hermatypic coral *Acropora tenuis*. Mar Ecol Prog Ser 346: 89-96.
- Harrington L, Fabricius K, De'Ath G, Negri A (2004) Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival in corals. Ecology 85: 3428-3437.
- Harriott VJ (1983) Reproductive seasonality, settlement, and post-settlement mortality of *Pocillopora damicornis* (Linnaeus), at Lizard Island, Great Barrier Reef. Coral Reefs 2, 151-157.
- Harrison PL, Wallace CC (1990) Reproduction dispersal and recruitment of scleractinian corals. In: Z. Dubinsky, ed. Ecosystems of the world. Coral Reefs 25: 133-207.
- Heyward AJ, Negri AP (1999) Natural inducers for coral larval metamorphosis. Coral Reefs 18: 273-279.
- Hogson G (1990) Sediment and the settlement of larvae of the reef coral *Pocillopora damicornis*. Coral Reefs 9: 41-43.
- Hunt HL, Scheibling RE (1997) Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. Mar Ecol Prog Ser 155: 269-301.
- Jonsson PR, Berntsson KM, Larsson AI (2004) Linking larval supply to recruitment: Flow-mediated control of initial adhesion of barnacle larvae. Ecology 85: 2850-2859.
- Koh EGL, Sweatman H (2000) Chemical warfare among scleractinians: bioactive natural products from *Tubastraea faulkneri* Wells kill larvae of potential competitors. J Exp Mar Biol Ecol 251: 141-160.
- Kohler KE, Gill SM (2006) Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. Comp Geosci 32: 1259-1269.

- Lages BG, Fleury BG, Menegola C, Creed JC (2011) Change in tropical rocky shore communities due to an alien coral invasion. *Mar Ecol Prog Ser* 438: 85-96.
- Lesser MP, Stochaj WR, Tapley DW, Shick JM (1990) Bleaching in coral reef anthozoans: effects of irradiance, ultraviolet radiation, and temperature on the activities of protective enzymes against active oxygen. *Coral Reefs* 8: 225-232.
- Lewis JB (1974) The settlement behaviour of planulae larvae of the hermatypic coral *Favia fragum* (Esper). *J Exp Mar Biol Ecol* 15: 165-172.
- Lima KC, Satyamurty P (2010) Post-summer heavy rainfall events in Southeast Brazil associated with the South Atlantic Convergence Zone. *Atmosph Sci Let* 11: 13-20.
- Linares C, Cebrian E, Coma R (2012) Effects of turf algae on recruitment and juvenile survival of gorgonian corals. *Mar Ecol Prog Ser* 452: 81-88.
- Lirman D (2001) Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reefs* 19: 392-399.
- Maida M, Coll JC, Sammarco PW (1994) Shedding new light on scleractinian coral recruitment. *J Exp Mar Biol Ecol* 180: 189-202.
- Mangelli TS, Creed JC (2012) Comparative analysis of the invasive coral *Tubastraea* spp (Cnidaria, Anthozoa) on natural and artificial substrates at Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brazil. *Iheringia Ser Zool* 102: 122-130.
- Mantelatto MC, Mourão GG, Migotto AE, Creed JC (2011) Range expansion of the invasive corals *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis* in the Southwest Atlantic. *Coral Reefs* 30: 397.
- Metaxas A, Saunders M (2009) Quantifying the "bio-" components in biophysical models of larval transport in marine benthic invertebrates: advances and pitfalls. *Biol Bull* 216: 257-27.
- Mizrahi D (2008) Influência da temperatura e luminosidade na distribuição da espécie invasora *Tubastraea coccinea* na região de ressurgência de Arraial do Cabo, RJ. Brasil. MSc. Dis. Universidade Federal do Estado de Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, Brasil 88 p.

- Moreira TSG, Creed JC (2012) Invasive, non-indigenous corals in a tropical rocky shore environment: No evidence for generalist predation. *J Exp Mar Biol Ecol* 438: 7-13.
- Mundy C, Babcock R (1998) Role of light intensity and spectral quality in coral settlement: implications for depth-dependent settlement. *J Exp Mar Biol Ecol* 223: 235-255.
- Oren U, Benayahu Y (1997) Transplantation of juvenile corals: a new approach for enhancing colonization of artificial reefs. *Mar Biol* 127: 499-505.
- Paula A, Creed JC (2005) Spatial distribution and abundance of non indigenous coral genus *Tubastraea* (Cnidaria, Scleractinia) around Ilha Grande, Brazil. *Braz J Biol* 65: 661-673.
- Permata WD, Kinzie RA, Hidaka M (2000) Histological studies on the origin of planulae of the coral *Pocillopora damicornis*. *Mar Ecol Prog Ser* 200: 191-200.
- Piazzi L, Ceccherelli G, Cinelli F (2001) Threat to macroalgal diversity: effects of the introduced green alga *Caulerpa racemosa* in the Mediterranean. *Mar Ecol Prog Ser* 210: 149-159.
- Pineda J, Porri F, Starczak V, Blythe J (2010) Causes of decoupling between larval supply and settlement and consequences for understanding recruitment and population connectivity. *J Exp Mar Biol Ecol* 392:9 – 21.
- Raimondi PT, Morse ANC (2000) The consequences of complex larval behavior in a coral. *Ecology* 81: 3193-3211.
- Robinson G (1985) Influence of the 1982-83 El Niño on Galápagos marine life. In: Robinson, G., del Pino, E.M. El Niño en las Islas Galápagos: El evento de 1982-1983. Publication of the Charles Darwin Foundation for the Galápagos Islands, Quito 153-190.
- Rogers CS, Fitz HC, Gilnack M, Hardin BJJ (1984) Scleractinian Coral Recruitment Patterns at Salt River Submarine Canyon, St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Coral Reefs* 3: 69-76.
- Salinas-de-León P, Costales-Carrera A, Zeljkovic S, Smith DJ, Bell JJ (2011) Scleractinian settlement patterns to natural cleared reef substrata and artificial settlement panels on an Indonesian coral reef. *Estuar Coast Shelf Sci* 93: 80-85.

Sammarco PW (1980) Diadema and its relationship to coral spat mortality-grazing, competition, and biological disturbance. J Exp Mar Biol Ecol 4: 245-272.

Sammarco PW, Carleton JH (1981) Damselfish territoriality and coral community structure: reduced grazing, coral recruitment, and effects on coral spat. Proc. 4th Int. Symp. Coral Reefs 2: 525-535.

Sammarco PW, Coll JC, La Barre S, Willis B (1983) Competitive strategies of soft corals (Coelenterata: Octocorallia): allelopathic effects on selected scleractinian corals. Coral Reefs. 1: 173-178.

Sampaio CLS, Miranda RJ, Maia-Nogueira R, de Anchieta CC, Nunes J (2012) New occurrences of the nonindigenous orange cup corals *Tubastraea coccinea* and *T. tagusensis* (Scleractinia: Dendrophylliidae) in Southwestern Atlantic. Check List 8: 528-530.

Sato M (1985) Mortality and growth of juvenile coral *Pocillopora damicornis* (Linnaeus) Coral Reefs 4: 27-33.

Seleghim MHR, Lira SP, Kossuga MH, Batista T, Berlinck RGS, Hajdu E, Muricy G, Rocha RM, Nascimento GG, Silva M, Pimenta EF, Thiemann OH, Oliva G, Cavalcanti BC, Pessoa C, Moraes MO, Galetti FCS, Silva CL, Souza AO, Peixinho S (2007) Antibiotic, cytotoxic and enzyme inhibitory activity of crude extracts from Brazilian marine invertebrates. Braz J of Pharm 17: 287-318.

Sheppard C (1979) Interspecific aggression between reef corals with reference to their distribution. Mar Ecol Prog Ser 1: 237-247.

Siebcek O (1979) Importance of the spatial orientation of pelagic copepods for their horizontal distribution. Naturwissenschaften 66: 266-268.

Silva AG, Lima RP, Beatriz Gomez AN, Fleury G, Creed JC. (2011). Expansion of the invasive corals *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis* into the Tamoios Ecological Station Marine Protected Area, Brazil Arq Inv 6: 105-110.

Stake JL, Sammarco PW (2003) Effects of pressure on swimming behaviour in planula larvae of the coral *Porites astreoides* (Cnidaria, Scleractinia) J Exp Mar Biol Ecol 288: 181-201.

Steneck RS, Dethier MN (1994) A functional-group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69: 467-498.

Vermeij MJA (2005) A novel growth strategy allows *Tubastraea coccinea* to escape small-scale adverse conditions and start over again. *Coral Reefs* 24: 442.

Vermeij MJA, Bak PM (2002) How are coral populations structured by light? Marine light regimes and the distribution of *Madracis*. *Mar Ecol Prog Ser* 233: 105-116.

Vermeij MJA, Fogarty ND, Miller MW (2006) Pelagic conditions affect larval behavior, survival, and settlement patterns in the Caribbean coral *Montastraea faveolata*. *Mar Ecol Prog Ser* 310: 119-128.

Vieira EA, Duarte LAF, Dias GM (2012) How the timing of predation affects composition and diversity of species in a marine sessile community? *J Exp Mar Biol Ecol* 412: 126-133.

Wellington GM (1982) An experimental analysis of the effects of light and zooplankton on coral zonation. *Oecologia* 52: 311-320.

Wellington GM, Fitt WK (2003) Influence of UV radiation on the survival of larvae from broadcast-spawning reef corals. *Mar Biol* 143: 1185-1192.

1 e 2- Registro padrão de ocorrência do coral sol na Ilha de Búzios, SP, Brasil. O invasor domina em áreas de substrato com orientação vertical e horizontal negativa, enquanto algas articuladas coralináceas são mais abundantes sobre superfícies horizontais positivas. 3- Placas de PVC colocadas nas proximidades de áreas ocupadas por *T. coccinea* foram usadas para avaliar o recrutamento juvenil da espécie.

Capítulo 3 - Interações alelopáticas no estabelecimento do coral invasor *Tubastraea coccinea* numa área de colonização recente: facilitação, inibição e regulação da biodiversidade

1. Introdução

A transição da fase planctônica à bentônica é um processo crítico no ciclo de vida de organismos bentônicos. O sucesso do assentamento depende da capacidade das larvas em encontrar e estabelecer-se em locais com condições favoráveis, onde as chances de sobrevivência e reprodução sejam maiores (Denley e Underwood 1979, Sebens 1983). Durante a fase bentônica, pós-assentamento, vários fatores abióticos afetam o desempenho dos indivíduos, dos quais profundidade, luz, pressão, inclinação do substrato, microtopografia do substrato, fluxo de água, taxa de sedimentação e salinidade são os mais importantes (Carleton e Sammarco 1987, Sorokin 1995). Fatores bióticos são igualmente importantes, sendo que em habitats bentônicos a competição por substrato é crítica, principalmente para espécies sésseis que crescem em duas dimensões (Harriott 1983, Sato 1985).

Os principais mecanismos de competição pelo espaço são o sobrecrecimento e a produção de compostos metabólicos que podem ser liberados na água e ter um raio de ação maior, ou secretados sob o tegumento, afetando quaisquer outros organismos em contato físico direto (Morse 1992, Hay *et al.* 1998, Engel e Pawlik 2000). Os principais organismos que podem afetar o recrutamento de corais por sobrecrecimento são algas filamentosas (*e.g.* Vermeij *et al.* 2010) e esponjas (*e.g.* Vermeij 2005, Engel e Pawlik 2000). O assentamento de larvas de espécies epibiontes, e, portanto, o sobrecrecimento subsequente, pode ser inibido através da liberação de substâncias denominadas “alelopáticas”, as quais afetam a saúde, o crescimento e o comportamento das larvas (Whittaker e Feeny 1971). Substâncias alelopáticas podem atuar também quando dois organismos competidores entram em contato, e passam a competir para poder crescer (Engel e Pawlik 2000, Creed 2006, Paul *et al.* 2007). Adicionalmente, pistas químicas alelopáticas podem não implicar em danos, ou benefícios, diretos para os organismos-alvo, alterando somente o seu comportamento, resultando em atração ou repulsão (revisado por Hay *et al.* 1998, Hadfield e Paul 2001,

Steinberg *et al.* 2002). Portanto, a distribuição de sinais químicos presentes no substrato pode determinar os padrões de distribuição de populações de invertebrados marinhos (Rodriguez *et al.* 1993, Underwood e Keough, 2000). Por exemplo, Walters *et al.* 1996 demonstraram que nada menos que doze espécies de algas, comuns na mesma região (arquipélago do Havaí), inibem o assentamento do poliqueta *Hydroides elegans* e do briozoário *Bugula neritina*. Aleloquímicos inibidores são encontrados em diferentes espécies de grupos muito distenso, como poríferos (*e.g.* Walker *et al.* 1985 Kubanek *et al.* 2002 Engel e Pawlik 2000, Ribeiro *et al.* 2013), corais (*e.g.* La Barre *et al.* 1986, Reimao *et al.* 2008) e briozoários (Parreira *et al.* 2012). Algas incrustantes coralináceas, as quais podem cobrir amplas áreas do sublitoral em substratos consolidados tropicais (Steneck 1997, Vermeij *et al.* 2010), são geralmente facilitadoras, emitindo pistas químicas que facilitam o assentamento de uma ampla variedade de invertebrados marinhos, como equinodermos, anelídeos, moluscos, esponjas (*e.g.* Rowley 1989, Heslinga 1981, Barnes e Gonor 1973, Avila e Carballo 2006) e inclusive corais (Morse *et al.* 1988, Heyward e Negri 1999, Kitamura *et al.* 2007). Na maioria dos casos o sinal facilitador não é emitido pela própria alga incrustante, mas pelas bactérias formadoras de biofilme que as cobre (Johnson e Sutton 1994, Roberts 2001, Negri *et al.* 2001).

Sinais indutores do assentamento larval são geralmente moléculas que se difundem bem na água, viabilizando sua detecção a certa distância, como pequenos peptídeos ou proteínas solúveis que atraem as larvas e induzem o assentamento em nudibrânquios (Lambert *et al.* 1997), ostras (Zimmer-Faust e Tamburri 1994) e cracas (Clare e Matsumura 2000). Pistas químicas com ação semelhante podem ter natureza muito distinta. Hidratos de carbono, por exemplo, são a base bioquímica de pistas que atraem larvas de ouriços (Williamson *et al.* 2000) e corais (Morse e Morse 1991, 1996). Em contraposição, os inibidores do assentamento larval são compostos apolares que se concentram na superfície dos organismos que os produzem como, por exemplo, furaronas produzidas pela alga vermelha *Delisea pulchra* (de Nys *et al.* 1995, Dworjanyn *et al.* 1999, Dworjanyn 2001) e terpenóides detectados na alga parda *Dictyota menstrualis* (Schmitt *et al.* 1995). Enquanto a seleção opera sobre a capacidade dos organismos bentônicos para detectar mais rapidamente sinais indutores associados com ambientes favoráveis, os melhores inibidores são aqueles que têm uma ação mais ampla, repelindo uma grande variedade de organismos que competem por substrato, inclusive generalistas (Wahl e Mark 1999).

Tubastraea coccinea é uma espécie invasora para a qual foi demonstrada a habilidade de recrutar sobre uma variedade de substratos artificiais, recentemente dispostos no ambiente e sem ocupação prévia de qualquer macrobiota, o que constitui uma característica de espécies pioneiras (Creed e Paula 2007, Mangelli e Creed 2012). Os padrões de recrutamento deste coral refletem a sensibilidade das larvas a variações ambientais, sendo capazes de escolher locais com condições favoráveis para o assentamento (Mizrahi et al. 2014, capítulo 2). Muitos trabalhos reportam a presença de *T. coccinea* em diversas localidades, inclusive no litoral brasileiro (Cairns 2000, Fenner 2001, Fenner e Banks 2004, Castro e Pires 2001, Ferreira 2003, Paula e Creed 2005, Lopes 2009, Mantelatto et al. 2011, Sampaio et al. 2012), porém são poucos os estudos sobre as interações desta espécie com as comunidades invadidas (Creed 2006, Lages et al. 2010, Moreira e Creed 2012).

Vários autores mostraram perda de diversidade biológica em áreas colonizadas por espécies exóticas, o que, em muitos casos, ocasiona extinções de populações locais ou mesmo erradicação de espécies endêmicas (Carlton e Geller 1993, Wilcove et al. 1998, Stachowicz et al. 2002), o que por sua vez afeta a estrutura das comunidades e o funcionamento do ecossistema (Mack et al. 2000). Uma observação comum em estudos de estruturação de comunidades invadidas é que espécies exóticas rapidamente dominam as áreas colonizadas (e.g. Vivrette e Muller 1977, Mack 1981, D'Antonio e Vitousek 1992, Fritts e Rodda 1998). Em alguns casos, espécies exóticas se tornam espécies-chave, ocasionando uma completa reorganização das interações biológicas e promovendo mudanças nos processos que regulam a dinâmica do ecossistema (D'Antonio e Vitousek 1992). Por exemplo, o arbusto *Myrica faya* enriquece solos recentemente formados por lava no Havaí, facilitando a invasão de outras espécies de plantas (Vitousek e Walker 1989). Outro exemplo é o caso da serpente arborícola *Boiga irregularis*, a qual é responsável pela reorganização de cadeias tróficas que desencadearam a extinção de 12 espécies de aves (Fritts e Rodda 1998).

Entender quais são as características das comunidades que podem inibir ou facilitar o estabelecimento de espécies invasoras é, desse modo, vital para estabelecer quaisquer diretrizes em prol da preservação da biodiversidade. Vários estudos analisam a importância de fatores biológicos que limitam o sucesso de invasões biológicas em comunidades, como a competição (Case e Crawley 2000), a predação e o parasitismo (Wolfe 2002, Torchin et al. 2003). Existe um importante conjunto de evidências demonstrando que comunidades mais ricas e diversas são mais resistentes a invasões (e.g. Nichols e Pamatmat 1988, Stachowicz et

al. 1999, 2002, Dunstan e Johnson 2004). No estudo de caso de comunidades invadidas por *T. coccinea*, existem pouquíssimas referências bibliográficas sobre mudanças estruturais associadas à presença deste invasor (Lages *et al.* 2011), que permitam contextualizar esta invasão dentro dos principais cenários esperados. Além disso, não existe nenhum trabalho que identifique os fatores biológicos que podem regular o recrutamento inicial do coral em áreas invadidas ou sujeitas à invasão.

Com o objetivo de identificar os principais componentes das comunidades que podem facilitar ou inibir o estabelecimento do coral sol, foram realizados, numa primeira fase, levantamentos de campo para estimar a densidades de recrutas juvenis (<2 meses de idade) de *T. coccinea* sobre os diversos povoamentos que recobrem o substrato rochoso do sublitoral raso da Ilha de Búzios, São Paulo, Brasil. De modo a avaliar o potencial de interações químicas na mediação do recrutamento juvenil, foram conduzidos, numa segunda fase, ensaios laboratoriais para detectar se extratos brutos das espécies mais abundantes na área de estudo podem exercer efeitos alelopáticos sobre larvas de *T. coccinea* que afetem o assentamento larval. Uma vez obtidas essas informações, foram amostradas comunidades invadidas e não invadidas pelo coral sol, na tentativa de obter evidência independente sobre possíveis mecanismos que promovam ou inibam o estabelecimento da espécie na região de estudo. Sabendo que a invasão no local é relativamente recente, análises comparativas da diversidade biológica entre comunidades que já incluem o coral e comunidades 'controle' permitiram avaliar o status das assembleias receptoras (e, portanto em risco) e obter novos indícios do potencial impacto desta invasão na região.

2. Materiais e métodos

2.1 Área de estudo

Todos os levantamentos de dados foram realizados na ilha de Búzios (23°48'11 "S e 45°08'21" O), localizada no arquipélago de Ilhabela, entre as ilhas de Vitória e de São Sebastião, a 25 km do litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil. Com uma área de 755 hectares, a ilha é habitada por uma população de aproximadamente 70 famílias "caiçaras", descendentes de portugueses e índios Tupinambás, cuja atividade principal é a pesca, para a qual construíram oito pequenos portos (Begossi *et al.* 1996).

A ilha é completamente cercada por costões rochosos, carecendo de praias arenosas. As comunidades bentônicas presentes nesses ambientes são semelhantes às descritas para locais próximos da região (Ghilardi 2007, Vieira *et al.* 2012). Nestes são típicas as associações de macroalgas, dominadas pelos gêneros *Sargassum*, *Dictyota* e *Padina*, com tufo multiespecíficos de algas coralináceas articuladas, principalmente espécies dos gêneros *Jania* e *Amphiroa*, que dominam áreas de substratos positivos (orientados para cima). Sobre estas superfícies também é comum o coral “cérebro” *Mussismilia hispida*, endêmico do Brasil. Em substratos verticais observa-se maior presença de algas rodófitas, destacando-se os bancos de *Asparagopsis* e tapetes de *Falkenbergia*, *Gelidiopsis* e *Hypnea*, junto a espécies incrustantes de coralináceas calcárias. Em substratos com essa orientação, também é registrada maior presença de fauna filtrante, dominada pelo coral zooxantelado *Palythoa caribaeorum* nos primeiros metros de profundidade, o qual cobre grandes extensões do substrato. Nas superfícies verticais, assim como nas superfícies negativas (inclinadas para baixo), são observados organismos incrustantes dispostos em mosaicos bem fragmentados, compostos por várias espécies de esponjas dos gêneros *Mycale* e *Clathrina*, briozoários dos gêneros *Schizoporella* e *Bugula*; várias espécies de hidrozoários e ascídas coloniais, entre as quais se destaca *Didemnum perlucidum*. Exclusivamente sobre substratos orientados para baixo ocorrem os antozoários *Carijoa riisei*, *Astrangia ratbhuni*, e *Parazoanthus* sp, os quais podem ser dominantes em algumas áreas.

2.2. Mediação biológica do recrutamento juvenil do coral sol

2.2.1. Densidade de recrutas sobre substratos naturais

Neste estudo, foram considerados recrutas os pólipos com diâmetro inferior a 5 mm, os quais tem uma idade máxima de dois meses (Mizrahi, 2008). Para quantificar a densidade de recrutas nos principais substratos naturais do sublitoral raso (até 16 m) encontrados na Ilha de Búzios, procedeu-se à análise de imagens obtidas em unidades amostrais de área definida (60 X 40 cm), dispostas em substratos com diferentes orientações, em dois locais separados por 3 km (Pedra Lisa, PEL e Ponta Leste, POL, compreendendo extensões de 2 a 3 km²). Essas fotografias foram obtidas em fevereiro de 2011, coincidindo com o primeiro pico anual de recrutamento juvenil dessa espécie para a área de estudo (Mizrahi *et al.* 2014, capítulo 2). A localização dos locais de amostragem, a categorização de substratos de acordo

com sua orientação, o procedimento para obter esses registros fotográficos e os métodos para sua respectiva análise estão descritos em (Mizrahi *et al.* 2014, capítulo 2). Brevemente, 12 fotos foram obtidas em áreas colonizadas pelo coral sol, para quatro diferentes orientações de substrato em cada local; horizontal positiva (H+, 0° a 45°, cobrindo áreas voltadas para cima), vertical positiva (V+, 45° a 90°, entre vertical e ligeiramente voltadas para cima), vertical negativa (V-, 90° a 135°, entre vertical e ligeiramente voltadas para baixo) e horizontal negativa (H-, 135° a 180°, voltadas para baixo). Nessas fotografias, foram dispostos, de forma aleatória, cinco subquadrados de 5 x 5 cm, nos quais foi anotada a cobertura de substrato prevalecente e contado o número de recrutas de *T. coccinea*.

É sabido que a taxa de assentamento sobre substratos naturais pode depender da extensão de cobertura dos mesmos. O assentamento pode estar negativamente correlacionado com o tamanho da mancha quando o substrato preferido é escasso, levando a uma concentração de larvas competentes nesses locais (Pineda e Caswell 1997). Alternativamente, o comportamento de procura de substratos, e a subsequente fixação nos mesmos, podem estar positivamente correlacionados com o tamanho da mancha quando dependerem da concentração de pistas químicas na água numa relação dose-dependente (Morse e Morse 1984b, Dworjanyn *et al.* 1999, Charlton *et al.* 2000, Kubanek *et al.* 2002). Para melhor interpretar eventuais diferenças da densidade de recrutas entre substratos, foi testada primeiramente a correlação entre densidade de recrutas e a porcentagem de cobertura (como indicador do tamanho da mancha) para cada tipo de substrato biológico onde foi observado recrutamento. A porcentagem de cobertura de cada povoamento, em cada unidade amostral (60 X 40 cm), foi estimada a partir de identificações, à melhor resolução taxonômica possível, em um grid regular de 100 pontos de intercepção, usando para tal o programa CPCe v. 3.6 (Kohler e Gill 2006).

A contagem de recrutas visou examinar dois processos distintos; a taxa de recrutamento juvenil de acordo com a orientação de substratos (Mizrahi *et al.* 2014, capítulo 2), e a mediação biológica (facilitação vs. inibição), foco deste estudo. Para atender a ambos os objetivos, procedeu-se à disposição aleatória de um número fixo de quadrados por unidade amostral, o que impossibilitou uma amostragem balanceada entre os diferentes substratos, levando a um maior esforço para os substratos biológicos mais abundantes. Substratos com menos de cinco réplicas, ou aqueles nos quais não se observou qualquer

recrutamento, foram excluídos das análises. Além disso, a premissa de homoscedasticidade não pôde ser cumprida após log-transformação dos dados, razão pela qual se optou por comparar a densidade de recrutas entre substratos através do procedimento não paramétrico de Kruskal-Wallis. Análises separadas foram realizadas para cada orientação de substrato. A probabilidade de erro tipo I (α) para as comparações *a posteriori* foi ajustada para α/n , onde 'n' é o número de comparações realizadas.

2.3. Mediação do assentamento por bioativos no laboratório

2.3.1. Coleta e preservação de organismos bentônicos

Com a finalidade de avaliar casos de facilitação ou inibição química do assentamento de *T. coccinea* foram coletadas amostras de nove organismos bentônicos para a extração de metabólitos secundários, nos mesmos locais e durante as mesmas campanhas de amostragem referidas acima. Os nove organismos escolhidos são os antozoários *Carijoa riisei* (Cr), *Parazoanthus sp* (Psp) e *Tubastraea coccinea* (Tc), o briozoário *Bugula dentata* (Bd), os poríferos *Scopalina reutzleri* (Sr) e *Dragmacidon reticulatum* (Dr), e as algas *Jania sp* e *Amphiroa sp*, as quais formam o complexo de algas coralináceas articuladas (Art), *Falkenbergia hillebrandii* (Fh) e *Wrangelia argus* (Wa). Essas espécies foram escolhidas por serem comuns na região de estudo, permitindo coletar material em quantidade suficiente para as análises, e por cobrirem os principais grupos da fauna e flora incrustante da região. O material foi coletado em locais ocupados por *T. coccinea*, uma vez que a produção desses metabólitos secundários pode ocorrer unicamente em sua presença (Harvell 1990, Padilla 2001). Sendo que o período de coleta coincide com eventos de planulação de *T. coccinea*, a produção de eventuais bioativos poderia ser uma resposta também à presença das larvas na coluna d'água.

A remoção do material foi realizada por raspagem com espátula, mas para organismos que possuem tecidos frágeis, como poríferos e briozoários, utilizou-se uma bomba de vácuo manual. As amostras foram acondicionadas em sacos plásticos herméticos e levadas para o laboratório, onde foram congeladas (-18°C) para evitar contato com contaminantes ou exposição à luz. Para auxiliar na identificação do material, os organismos foram fotografados *in situ* e material adicional foi preservado em frascos com álcool a 70% para observação em laboratório, sob estereomicroscópio óptico.

2.3.2. Processamento das amostras

Uma vez removidos os organismos associados com o uso de pinças, as amostras foram liofilizadas e pesadas. As extrações de metabólitos secundários realizaram-se mediante imersão por 24 horas em solução de metanol e diclorometano (1:1). O protocolo de extração foi repetido durante três ciclos de 24 horas. Ao final de cada ciclo, a solução foi filtrada e o solvente evaporado com auxílio de um evaporador rotativo (R. Büchi) e Speed Vac (Genevac - SF50). Os extratos brutos obtidos em cada ciclo foram reunidos e o produto final foi utilizado no experimento.

2.3.3. Experimento de assentamento

Os produtos das extrações descritas acima foram usados para fornecer pistas químicas para as larvas de *T. coccinea* em contato com uma superfície adequada ao assentamento. Para tal, os extratos foram novamente dissolvidos em 20 ml de solvente de extração e incorporados em papéis de filtro, de nove centímetros de diâmetro. O peso do extrato bruto a ser incorporado em cada papel de filtro ($P_{EB(p)}$) foi calculado de acordo com a fórmula,

$$P_{EB(p)} = \frac{PS_{(p)} \times P_{EB(A)}}{PS_{(A)}}$$

onde $PS_{(A)}$ é o peso seco da amostra, $P_{EB(A)}$ é o peso do extrato bruto extraído da amostra e $PS_{(p)}$ é o peso seco do papel de filtro. Após a incorporação homogênea dos extratos nos papéis de filtro por imersão, estes foram colocados numa câmara de fluxo de ar laminar durante 24 horas para a evaporação do solvente. Posteriormente ao secagem os papéis de filtro foram oferecidos como substratos para os ensaios de assentamento larval. Nove réplicas foram preparadas para cada uma das espécies-teste, consistindo de placas de Petri (9 cm de diâmetro X 1.5 cm de altura), contendo água do mar filtrada e com o fundo forrado por um papel de filtro impregnado com o extrato experimental. Adicionalmente, um tratamento controle foi preparado, no qual o papel de filtro foi impregnado somente pelo solvente de diluição. Dez larvas de *T. coccinea*, obtidas em junho de 2011 de

aproximadamente 150 colônias adultas mantidas em cativeiro, foram adicionadas a cada uma dessas placas. Apenas as larvas ativas, de morfologia piriforme, e emitidas a menos de 24 horas foram usadas.

O experimento foi realizado em três etapas ou blocos, conforme a disponibilidade de larvas. Em cada etapa, foram preparadas três réplicas para cada tratamento, as quais foram mantidas em condições ideais para o assentamento (28°C e no escuro; Mizrahi, 2008) e monitoradas por 16 d. Durante esse período o número de larvas natantes e larvas assentadas sobre o papel de filtro foi registrado diariamente para cada réplica. Três variáveis-resposta foram computadas para cada placa replica: (i) número máximo de assentamentos (NMA), (ii) tempo transcorrido até 50% dos assentamentos (A_{50}), e (iii) tempo transcorrido até 50% de mortalidade (M_{50}). As três variáveis estão relacionadas com diferentes processos que podem ora inibir ou facilitar o assentamento larval. Valores elevados do NMA são esperados para substratos facilitadores que propiciam o assentamento larval e minimizam a mortalidade. A variável A_{50} refletiria, em condições naturais, o período de permanência na coluna d'água, durante o qual existe o risco de advecção para longe do habitat recifal e a susceptibilidade à predação é maior. Algumas substâncias químicas podem ser mais rapidamente reconhecidas, ou induzir de modo mais eficiente a metamorfose, o que poderia, em última análise, levar a uma maior taxa de recrutamento (Hadfield 1984, Krug 2001, Roberts *et al.* 1997,2004) O terceiro parâmetro avaliado, M_{50} , pode indicar toxicidade, a qual, em condições naturais, pode inibir completamente o assentamento tanto sobre os organismos que produzem esses metabólitos, como sobre superfícies vizinhas. Essas variáveis foram analisadas por meio de uma análise de variância em blocos (etapas). Como não ocorreu qualquer assentamento em vários bioensaios, não foi possível manter a estrutura de análise em blocos para a variável A_{50} . Como mostrado abaixo, isso provavelmente não é um impedimento sério para interpretar os resultados, uma vez que não houve efeito de blocos para as variáveis NMA e M_{50} . Diferenças entre tratamentos específicos foram testadas, *a posteriori*, de acordo com o procedimento de Student-Newman-Keuls.

2.4. Comparação da estrutura de comunidades bentônicas vizinhas com e sem o coral sol

A estrutura de comunidades bentônicas, com e sem a presença de *T. coccinea*, foi examinada em fevereiro de 2011, nos mesmos locais mencionados em 1.1 (“Pedra Lisa” e “Ponta Leste”). Para tal foram usadas as fotografias referidas acima, além de fotografias adicionais, obtidas durante a mesma campanha em áreas próximas sujeitas a condições ambientais semelhantes, porém não ocupadas pelo coral. Esse material permitiu testar a consistência espacial das diferenças entre unidades amostrais com e sem o coral invasor, separadamente para cada categoria de orientação de substrato. Dessa maneira, foram analisadas 12 imagens correspondentes a cada local de amostragem, para cada condição de inclinação e cada tipo de comunidade bentônica (com e sem presença do coral sol), totalizando 96 unidades amostrais. Grids de 100 pontos foram utilizados para estimar porcentagens de cobertura dos diferentes povoamentos, conforme descrito acima. Neste caso, a frequência do coral sol foi excluída e as frequências para os demais grupos recalculadas de modo a que somem 100%. Além dos registros fotográficos, foi coletado material adicional para identificação sob lupa e microscópio, contando com o suporte de taxonomistas especializados.

Além das estimativas de cobertura, a riqueza e a diversidade foram também quantificadas para cada unidade amostral. A riqueza (S) foi definida como o número total de espécies presentes, enquanto as estimativas de diversidade foram calculadas a partir do índice de Shannon H' ,

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \times \ln p_i$$

onde p_i corresponde à frequência relativa da espécie. Neste caso, a contribuição de *T. coccinea* foi incluída nas análises.

Os dados de cobertura foram transformados a $\sqrt{x}$ e diferenças na estrutura de comunidades foram analisadas através de uma análise permutacional de variância

(PERMANOVA) usando o programa PRIMER v.6. No modelo ortogonal usado foram considerados três fatores de variação, “local” (Lo), aleatório e com dois níveis (PEL e POL); “orientação de substrato” (Or), fixo e com quatro níveis (H+, H-, V+, V-) e “presença do coral” (PC), fixo e com dois níveis (com e sem o coral sol). Os resultados da PERMANOVA foram utilizados para identificar fontes significativas de variação, envolvendo o fator PC, e a rotina SIMPER foi utilizada para discriminar as espécies responsáveis por 10%, ou mais, da dissimilaridade entre grupos. Para estas, foi realizado um teste *t* de *student*, bicaudal balanceado para comparar porcentagens de cobertura em unidades amostrais com e sem o coral sol.

3. Resultados

3.1. Mediação biológica do recrutamento juvenil do coral sol: densidade de recrutas sobre substratos naturais

Não foram obtidos indícios de processos dependentes do tamanho das manchas de substratos na regulação da densidade de recrutas do coral sol. À exceção de manchas formadas pela ascídia *Diplosoma listerianum*, sobre as quais a densidade de recrutas é positivamente correlacionada com o tamanho da mancha ($r = 0,71$; $p < 0,01$), não foram detectadas outras relações de dependência (Fig. 1). Para os restantes 11 substratos, o tamanho da mancha não é aparentemente uma covariável a considerar. Com a ressalva do caso de *D. listerianum*, é assumido, portanto, que diferenças entre a densidade de recrutas sobre os diferentes povoamentos refletem relações de facilitação / inibição, independentes da disponibilidade de substrato.

A densidade de recrutas variou significativamente entre os diferentes tipos de substratos biológicos para as orientações onde ocorreu recrutamento substancial, ou seja, em superfícies horizontais negativas ($H = 106,2$; $g.l. = 8$; $p < 0,001$), verticais negativas ($H = 43,8$; $g.l. = 6$; $p < 0,001$) e verticais positivas ($H = 68,92$; $g.l. = 5$; $p < 0,001$). O recrutamento do coral sol foi praticamente nulo em superfícies horizontais positivas, onde apenas recrutamento acidental foi registrado sobre manchas de algas coralíneas articuladas (Fig. 2).

Figura 1. Variação da densidade de recrutas em função da porcentagem de cobertura do substrato para diferentes povoaamentos biológicos. Círculos em preto representam dados obtidos em substratos com orientação H-, em cinza escuro para V-, em cinza claro para V+ e em branco para H+. A reta ilustra o único caso em que foi detectada uma correlação linear significativa (*Diplosoma* sp).

Para as três orientações avaliadas (H-, V- e V+), *T. coccinea* sempre apresentou maior recrutamento sobre manchas de algas coralíneas incrustantes, atingindo em uma das réplicas para a orientação vertical negativa a densidade de 19 ind./0,25cm². A distribuição de recrutas do coral sol pelos diferentes substratos biológicos variou, no entanto, de acordo com a orientação de substrato. Em H-, a elevada densidade de recrutas quantificada para algas coralíneas incrustantes contrasta significativamente com o recrutamento mínimo registrado sobre povoaamentos de cnidários, sejam eles hidrozoários (*Obelia dichotoma*) ou antozoários (*Carijoa riisei* e *Parazoanthus* sp), com a exceção de *Astrangia rathbuni*, e também com o baixo recrutamento sobre a esponja *Clathria campechae* e a ascídia *Diplosoma listeranium*. Em superfícies V-, o recrutamento sobre coralíneas incrustantes contrasta também com o observado sobre cnidários (*Parazoanthus* sp e *O. dichotoma*), nos quais não foram observados recrutas, e com o baixo recrutamento sobre duas das quatro

esponjas presentes nessas superfícies, *Mycale esculenta* e *C. campechea*, mas não com o recrutamento encontrado sobre a ascídia *D. listerianum*, ao contrário do observado para a orientação H-. A densidade de recrutas sobre algas incrustantes foi também superior à densidade de recrutas sobre a alga vermelha *Falkenbergia hillebrandii*. Em superfícies V+, a densidade de recrutas sobre algas incrustantes somente diferiu significativamente daquelas observadas para outras algas vermelhas (*F. hillebrandii* e algas coralináceas articuladas) e para a ascídia *D. listerianum*, sobre a qual não foram observados recrutas, não tendo sido verificado contrastes significativos com esponjas. Nessa superfície não foi encontrada cobertura de qualquer cnidário.

3.2. Mediação do assentamento por bioativos no laboratório

Os ensaios realizados permitiram detectar casos de alelopatias condicionados por extratos de algumas das espécies acompanhantes. Esses efeitos são consistentes entre as diferentes baterias, uma vez que houve sempre um efeito significativo de “extrato”, sem que ocorram diferenças para o fator “bloco” nos dois casos em que essa fonte de variação pôde ser testada (NMA e M_{50} ; Tab. I). No caso de A_{50} , além da exclusão dos níveis *T. coccinea*, *Carijoa riisei*, *Bugula dentata* e *Wrangelia argus*, por terem apresentado assentamento nulo ou acidental, outros níveis apresentaram assentamento insuficiente ($n < 4$) em algumas das baterias, o que inviabilizou o uso do modelo de análise completo. Para essa variável, optou-se por rodar uma análise simples, de uma via. Foi assumido, com base nos resultados obtidos para os outros parâmetros testados, que comparações diretas entre os diferentes tratamentos são válidas, não havendo diferenças entre baterias.

No caso de NMA, valores máximos foram obtidos para a solução controle e os extratos obtidos da esponja *S.reutzleri* e da alga rodofita *F.hillebrandii* (Fig. 3A). Esses valores contrastam com o reduzido número de larvas assentadas sobre papéis de filtro tratados com extratos do antozoário *Parazoanthus* sp e de algas coralináceas articuladas. Assentamento mínimo foi obtido para a esponja *D. reticulatum*. Apesar de não ter sido incluídos na análise - para manter a premissa de homogeneidade das variâncias-, os dados de assentamento sobre extratos do briozoário *B.dentata* e da alga vermelha *W.argus* indicam que este foi apenas acidental, e o assentamento sobre extratos dos corais *C. riisei*, e do próprio *T. coccinea*, foi nulo, indicando casos extremos com completa inibição do assentamento larval do coral sol.

Como não houve nenhum tratamento onde o NMA foi maior ao registrado no controle, variações desse valor de referência são considerados como casos de inibição, ou alelopatia negativa.

Figura 2. Densidade de recrutas de *Tubastraea coccinea* e porcentagem de cobertura dos principais povoamentos biológicos em superfícies com diferente orientação (horizontal negativa, H-; vertical negativa, V-; vertical positiva, V+; horizontal positiva H+). Os valores indicam médias e respectivos erros-padrão. Diferenças numéricas para táxons compartilhando uma mesma letra não são significativas ($p > 0,05$). Os nomes dos táxons estão ordenados por grupo taxonômico e abreviados conforme a seguir: Antozoários - *Carijoa riisei* (Cr), *Astrangia rathbuni* (Ar), *Parazoanthus* sp (Psp); Hidrozoário - *Obelia dichotoma* (Od); Ascídia - *Diplosoma listerianum* (DI); Poríferos - *Mycale escarlataei* (Me), *Clathria campecheae* (Cc), *Scopalina reutzleri* (Sr), *Desmanthus meandroides* (Dm); Algas - coralináceas incrustantes (Enc), *Falkenbergia hillebrandii* (Fh), algas coralináceas articuladas (Art), *Sargassum* sp (Ssp). Os dados de *Scopalina reutzleri* (Sr) para H- e *Clathria campecheae* (Cc) para V+ não foram considerados nas análises por falta de replicagem (para ambos os casos apenas foi obtido um registro).

Tabela I. Resultado das análises de variância para avaliar a mediação alelopática do assentamento larval de *T. coccinea* por extratos brutos de diferentes espécies acompanhantes. NMA: número máximo de larvas assentadas; A₅₀: tempo transcorrido até a ocorrência de 50% dos assentamentos; M₅₀: tempo transcorrido até a ocorrência de 50% de mortalidade. Valores de *p* para fontes de variação significativas (*p* < 0,05) estão ressaltados em negrito.

FV	NMA			A ₅₀			M ₅₀		
	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Extrato (Ex)	5	41,89	<0,001	4	13,00	<0,05	8	10,00	<0,001
Bloco (Bl)	2	0,99	0,382	–	–	–	2	1,11	0,337
Ex x Bl	10	0,23	0,991	–	–	–	16	1,16	0,332
Res.	36			29			54		
Transformação Log (X)									
<i>C</i> = 0,153; <i>ns</i>			<i>C</i> = 0,346; <i>ns</i>			<i>C</i> = 0,182; <i>ns</i>			

Já para A₅₀, a taxa de assentamento para extratos que renderam NMA máximos (*S.reutzleri* e *F.hillebrandii*), ou médios (*Parazoanthus* sp e algas coralináceas articuladas), foi mais elevada do que para a solução controle, indicando que essas espécies bentônicas devem reduzir, através de sinalização química, o tempo de permanência na coluna d'água (Fig. 3B).

Nenhum tratamento apresentou sobrevivência significativamente maior do que a observada para o tratamento controle (Fig. 3C). Valores equiparáveis a esses foram obtidos para extratos do briozoário *B. dentata*, das algas coralináceas articuladas e da alga vermelha *W. argus*. Nesses casos, a toxicidade para as larvas de *T. coccinea* deve ser mínima ou ausente. Para o resto das espécies testadas foi registrado um aumento da mortalidade, intermediária para as esponjas *S.reutzleri* e *D. reticulatum* e muito elevada para extratos de coespecíficos e do coral *C. riisei*. Para estes último metade das larvas morreram sempre em 1 dia ou menos.

Figura 3. Resultados do experimento para avaliar casos de mediação do assentamento de *T. coccinea* por alelopatias promovidas por extratos de espécies acompanhantes. São representados os valores de média e erro padrão das três variáveis testadas: número máximo de assentamentos (NMA); tempo transcorrido até 50% dos assentamentos (A_{50}) e tempo transcorrido até 50% de mortalidade (M_{50}). Diferenças numéricas para táxons compartilhando uma mesma letra não são significativas ($p > 0,05$). Os nomes dos táxons estão ordenados por grupo taxonômico e abreviados conforme a seguir: Antozoários - *Tubastraea coccinea* (Tc), *Carijoa riisei* (Cr), *Parazoanthus sp* (Psp); briozário - *Bugula dentata* (Bd); poríferos - *Scopalina reutzleri* (Sr), *Desmanthus meandroides* (Dm); algas - coralináceas articuladas (Art), *Falkenbergia hillebrandii* (Fh), e *Wrangelia argus* (Wa). Ctrl: tratamento controle.

3.3. Comparação da estrutura de comunidades bentônicas vizinhas com e sem o coral sol

A cobertura do substrato das espécies presentes nas comunidades estudadas variou em função da interação tripla dos três fatores considerados; local de amostragem (Lo),

orientação do substrato (Or) e presença de *T. coccinea* (PC), como indicado pela significância dessa fonte de variação na tabela-resumo da análise de variância permutacional (Tabela II).

Tabela II. Resultado da análise de variância permutacional para testar a interação dos fatores local de amostragem ("Lo"), orientação do substrato ("Or") e presença do coral sol ("PC") na estrutura das comunidades bentônicas estudadas na Ilha de Búzios, SP. Valores de *p* para fontes de variação significativas (*p* < 0,05) estão ressaltados em negrito.

<i>FV</i>	<i>g.l.</i>	<i>QM</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>P (perm)</i>
local (Lo)	1	8093	5,8	< 0,001
orientação (Or)	3	87702	18,55	< 0,05
pres. do coral (PC)	1	23249	3,94	0,244
Lo x Or	3	4725,7	3,38	< 0,001
Lo x Co	1	5897,8	4,22	< 0,001
Or x Co	3	8384,8	1,8	0,127
Lo x Or x PC	3	4649,5	3,33	< 0,001
Res.	176	1395,2		

Nas comunidades invadidas, *T. coccinea* foi a espécie dominante em todas as áreas monitoradas com orientação negativa (Apêndice I), mostrando um padrão consistente de dominância na escala espacial deste estudo (unidades de quilômetros). Nessas superfícies, foram obtidos registros de cobertura de substrato de até 91% (PEL, V-), o que evidencia uma situação de saturação populacional, que coincide com observações prévias de outros autores para a área de estudo (Mantelatto *et al.* 2011). Porém, as diferenças entre as comunidades invadidas e não invadidas não se restringem à presença do coral.

Gráficos de escalonamento multidimensional não métrico (nMDS) permitiram distinguir agrupamentos dos dados em diferentes combinações dos três fatores testados. Para facilitar a visualização, o gráfico geral foi descomposto em dois, um para cada local amostrado (Pedra Lisa e Ponta Leste, Fig. 4). Em várias combinações, há uma separação clara entre as comunidades com e sem a presença do coral sol. Em ambos locais, a estrutura das comunidades difere em substratos com orientação horizontal negativa (H- e V-), onde o coral sol prevalece (Mizrahi *et al.* 2014, capítulo 2), mas somente em Pedra Lisa foram verificadas diferenças também para superfícies positivas (V+ e H+).

Para superfícies H-, a análise SIMPER mostra que, dentre os táxons que explicam a maior parte da variação nos dois eixos principais, a cobertura do hidrozoário *Obelia dictyothoma* (tanto para Pedra Lisa como para Ponta Leste) é maior em locais sem *T. coccinea*. Um padrão semelhante é encontrado para o octocoral *Carijoa riisei* e para o hexacoral *Parazoanthus* sp em Ponta Leste, embora não tenham sido detectadas diferenças significativas entre as duas condições. O contrário, uma cobertura considerável de *Mycale esculpta* em locais invadidos, mas sua ausência em locais sem cobertura do coral sol, foi encontrado em Pedra Lisa.

Para superfícies V-, a elevada cobertura de algas coralináceas articuladas em locais sem o coral sol, ausentes em sua presença, resume a tendência em Pedra Lisa. Algas coralináceas incrustantes e a alga vermelha *F. hillebrandii*, menos e mais abundantes na presença do coral sol, são tendências, sem maior suporte estatístico, para Ponta Leste.

Já em áreas com orientação positiva, as diferenças entre áreas invadidas e não invadidas são menos consistentes. Algas coralináceas articuladas e *F. hillebrandii* explicam boa parte das diferenças entre áreas com e sem o coral, para as duas superfícies (V+ e H+). No caso das algas articuladas, a tendência se inverte, sendo este táxon mais abundante em locais sem *T. coccinea* em superfícies V+ (uma diferença significativa), mas mais abundante em locais com o coral em superfícies H+ (tendência sem suporte maior estatístico). No caso de *F. hillebrandii*, a tendência é de aumento na cobertura em locais sem o coral sol para tanto para V+ como H+, embora somente tenha sido detectada diferença estatística para a primeira orientação. Em V+, algas coralináceas incrustantes foram somente encontradas em locais com o coral, e em áreas H+ *Sargassum* sp foi menor em locais invadidos.

A tripla interação entre os fatores testados explica também a variação encontrada para os índices de riqueza e diversidade calculados (Tab. III). Áreas ocupadas pelo coral apresentam sempre maior número de espécies, porém as diferenças não são significativas em metade dessas comparações (Fig. 6). Em superfícies H+, onde a riqueza de espécies é a menor, não foram detectadas diferenças significativas para nenhum dos locais de estudo. Diferenças não significativas foram também obtidas para superfícies H- em Ponta Leste e V- em Pedra Lisa. As maiores diferenças foram encontradas para superfícies V+, em ambos

locais, onde áreas invadidas pelo coral apresentaram riqueza de espécies de 3 a 6 vezes maior com relação a áreas onde o coral sol é ausente.

Figura 4. Gráficos de escalonamento multidimensional não métrico (nMDS) para os dois locais de amostragem (Pedra Lisa e Ponta Leste), indicando mudanças na estrutura de comunidades em função da interação entre a orientação dos substratos e a presença / ausência do coral sol. Abreviação das orientações como na Fig 1. Um único ordenamento foi produzido para todo o conjunto de dados pelo que o nível de estresse é único.

Figura 5. Diferenças na abundância das espécies responsáveis por 10%, ou mais, da variabilidade da estrutura de comunidades entre áreas invadidas e não invadidas pelo coral sol, para cada uma das orientações relevantes em cada local amostrado (Pedra Lisa e Ponta Leste).

Um padrão semelhante, embora não tão consistente, foi obtido para a diversidade. Assim como para a riqueza, não houve diferenças para áreas com orientação horizontal positiva (H+), onde a ocorrência do coral sol é mínima. Para os demais casos, a diversidade foi geralmente maior para unidades amostrais onde *T. coccinea* estava presente, com a exceção da relação inversa para a orientação V- em Pedra Lisa, e a ausência de diferenças em H- para Ponta Leste.

Tabela III. Resultados da análise de variância para os valores de riqueza (S) e diversidade (Shannon, H) calculados para as assembleias de cada unidade amostral, nas combinações de níveis dos fatores local de amostragem (Pedra Lisa e Ponta Leste), orientação do substrato (horizontal negativa, vertical negativa, vertical positiva, horizontal positiva) e presença do coral sol (presente e ausente). Valores de *p* para fontes de variação significativas (*p* < 0,05) estão ressaltados em negrito.

FV	Riqueza (S)			Diversidade (H)		
	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Local (Lo)	1	293,93	< 0,05	1	17,36	0,15
Orientação (Or)	3	13,77	< 0,05	3	5,53	0,10
Coral (Co)	1	1,78	0,18	1	0,01	0,98
Lo x Or	3	1,40	0,39	3	0,70	0,61
Lo x Co	1	0,30	0,58	1	0,55	0,45
Or x Co	3	2,37	0,07	3	2,74	< 0,05
Lo x Or x Co	3	5,16	< 0,01	3	5,80	< 0,001
Res.	176			176		
Transformação Ln (X)						
			<i>C</i> = 0,1336; <i>ns</i>			
				<i>C</i> = 0,1439; <i>ns</i>		

4. Discussão

São poucos os estudos sobre invasões biológicas que avaliam de modo integral as interações entre a comunidade receptora e a espécie invasora, capazes de determinar padrões de distribuição da espécie introduzida e, assim, o potencial de sua expansão. Em ambientes onde o espaço disponível é escasso e a competição por esse recurso muito provável, interações alelopáticas negativas são comuns (Morse 1992, Hay *et al.* 1998). Contudo, estudos que tratam sobre essas relações têm por objetivo, muitas vezes, o isolamento dos compostos ativos, ou a realização de bioensaios em laboratório para testar sua eficiência. Da mesma maneira, muito do que se conhece dessas relações em condições naturais teve origem em observações pontuais ou testes parciais *in situ* (revisado por Crisp 1974, Pawlik 1992, Fusetani 1997, Slattery 1997, Hadfield e Paul 2001, Rittschof 2001,

Steinberg *et al.* 2002). Também são escassas as pesquisas que visam entender padrões espaciais do recrutamento juvenil de *T. coccinea* (Paula e Creed 2005, Mangelli e Creed 2012, Mizrahi *et al.* 2014, capítulo 2), embora este seja um processo chave que determina a ocorrência da espécie e, portanto, o potencial de interação com a comunidade que invade.

Figura 6. Riqueza (S) e diversidade (Shannon, H) calculadas para assembleias de unidades amostrais processadas em dois locais de estudo (Pedra Lisa e Ponta Leste), de acordo com a orientação de substrato (horizontal negativa, vertical negativa, vertical positiva, horizontal positiva) e em áreas vizinhas com e sem o coral sol *Tubastraea coccinea*. As barras indicam valores médios e os bigodes respectivos erros-padrão. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; ns = não significativo.

Interações alelopáticas e seu provável papel no recrutamento juvenil

Os resultados deste estudo sugerem que interações químicas inter e intraespecíficas podem determinar padrões espaciais do assentamento larval e do recrutamento juvenil do

coral sol. Assumindo que a resposta face a substratos controle é neutral, as interações alelopáticas detectadas foram em sua maioria negativas, inibindo o assentamento larval. Essa tendência sugere que o sucesso do assentamento deve ser máximo na ausência de metabólitos produzidos pelos principais povoamentos do sublitoral. Essas condições podem ser encontradas em substratos artificiais, dispostos recentemente no ambiente, em substratos naturais sujeitos a perturbações de grande magnitude, ou ainda substratos cobertos por organismos com baixo investimento em defesas químicas, como o caso das algas coralináceas incrustantes (revisado por Hadfield e Paul 2001), onde foram registradas as mais altas densidades de recrutas de *Tubastraea coccinea* no ambiente. As interações alelopáticas verificadas no laboratório explicam várias das diferenças encontradas entre a densidade de recrutas sobre os principais povoamentos do sublitoral, mas possíveis efeitos inibitórios diferenciam-se, aparentemente, em diferentes categorias.

A ausência de recrutamento de *T. coccinea* sobre manchas dominadas pelo antozoário *Carijoa riisei* é aparentemente devida a uma interação química, potencialmente deletéria. O fato de larvas do coral sol não conseguirem assentar sobre substratos tratados com extratos dessa espécie em laboratório deve-se, muito provavelmente, à ação de uma série de subprodutos metabólicos que apresentam atividade citotóxica e antibacteriana, a qual pode ocasionar a morte de protozoários, fungos e parasitas (Reimao *et al.* 2008, Maia *et al.* 2000, de Almeida 2012). A mortalidade da totalidade das larvas de *T. coccinea* no primeiro dia dos ensaios de laboratório corrobora o potencial tóxico dessas substâncias. Interações químicas negativas podem ser responsáveis pelo sucesso da introdução de *C. riisei* em distintas comunidades de várias regiões, inclusive no litoral brasileiro (Concepcion *et al.* 2010, Padmakumar *et al.* 2011, Dhivya *et al.* 2012). Sabendo ainda que *C. riisei* prevalece entre outros corais por sobrecrecimento (Grigg 2003), e que facilita o estabelecimento de *Desmapsamma anchorata*, espécie de esponja que exerce efeitos negativos sobre *T. coccinea* (Calcinai *et al.* 2004, De Paula 2007), parece provável que sua ocorrência dificulte o estabelecimento de colônias adultas do coral sol. De modo similar, extratos de coespecíficos inibiram totalmente o assentamento de larvas de *T. coccinea*, causando a morte de todos os indivíduos nas primeiras 48 h. Dos 10 tratamentos testados, esse nível de letalidade somente foi verificado para essas duas espécies de coral, indicando uma componente filogenética para esse mecanismo de inibição. Na natureza, o recrutamento sobre colônias

de adultos da mesma espécie (Mizrahi *et al.* 2014, capítulo 2), assim como sobre colônias de *C. riisei*, foi sempre nulo. Novamente, é provável que esse seja um resultado relacionado à defesa química de *T. coccinea*, a qual pode ocasionar necrose sobre tecidos de diferentes organismos, quando estes se encontram a menos de 5 cm de distância (Creed 2006, Lages 2010). Os padrões de ocorrência gregária do coral sol (Paula e Creed 2005, Glynn *et al.* 2008, Mantelatto *et al.* 2011) não devem então estar relacionados a um eventual assentamento larval mediado positivamente por sinais químicos liberados por coespecíficos, ao contrário do observado para várias outras espécies de invertebrados sésseis (*e.g.* Crisp 1962, Burke 1984, 1986, Svane e Young 1989, Pawlik, Zimmer-Faust *et al.* 1994, Tsukamoto *et al.* 1994). O mais provável é que a distribuição agregada das populações seja resultado do crescimento das colônias deste coral em áreas restritas, disponíveis no momento do assentamento. Colônias fundadoras, em áreas livres de mediação química inibidora, possivelmente se estabelecem de acordo com uma distribuição uniforme, estabelecida por halos de inibição e assegurando uma distância mínima entre elas. Ao crescer, no entanto, a susceptibilidade a essa mediação química deve ser menor, levando a uma aproximação entre essas colônias e, assim, a uma distribuição mais agregada.

Inibição do assentamento, sem um claro efeito deletério, é sugerido para extratos de várias das espécies testadas. Em comparação com *C. riisei* e *T. coccinea*, plânulas expostas a substratos tratados com o também antozoário *Parazoanthus* sp apresentaram assentamento expressivo e uma taxa de mortalidade muito menor, correspondendo a valores intermediários dentre os observados para todos os táxons. Esse é também o caso da resposta frente a extratos de algas coralináceas articuladas (*Jania* sp e *Amphiroa* sp), mostrando que este tipo de reposta intermediária pode ser encontrado em organismos muito diferentes. Nos dois casos, outros estudos mostraram atividade alelopática negativa, embora não necessariamente compatível com os efeitos inibidores intermediários encontrados neste estudo. Antozoários do gênero *Parazoanthus* podem produzir metabólitos com efeitos deletérios, no entanto, eles agem no sistema nervoso parassimpático, afetando principalmente animais de maior complexidade, como caranguejos (Turk *et al.* 1995). Medeiros *et al.* (2007) demonstraram que extratos de algas coralináceas articuladas, formadoras de tufos (entre elas *Jania rubens*), apresentam atividade antiincrustante sobre conchas do mexilhão *Perna perna*. Extratos de várias espécies do

gênero *Amphiroa* também apresentam atividade antibacteriana e antifúngica (Stirk et al 2007), existindo, porém, trabalhos que confirmam que esse tipo de algas pode facilitar o recrutamento de algumas espécies de invertebrados marinhos, através da liberação de sinais químicos específicos (e.g. Gee and Knight-Jones 1962, Gee 1965, Williams et al 2008). Esses estudos indicam que tanto *Parazoanthus* como algas calcárias articuladas podem produzir bioativos com ações específicas. É provável que o efeito inibidor exercido sobre larvas do coral sol ocorra através de outros mecanismos, ainda não descritos para esses organismos, os quais, levando em consideração os dados de recrutamento em campo, são suficientes para reduzir a densidade de recrutas no campo. A inibição química é uma explicação plausível para a baixa densidade de pólipos fundadores de coral sol sobre manchas de *Parazoanthus* sp, mas outros fatores certamente explicam a virtual ausência de recrutas sobre algas calcárias articuladas, como a segregação de nicho e o fato destas algas formarem coberturas instáveis, sujeitas ainda a excessiva acumulação de sedimentos, conforme sugerido no capítulo 2.

Num terceiro tipo de inibição, o efetivo larval que assenta é elevado, comparável ao observado no tratamento controle, mas a mortalidade sobre as larvas na coluna de água é elevada. Uma hipótese é que essa alelopátia somente afeta larvas e não indivíduos que já assentaram, mostrando que essas duas fases de desenvolvimento, apesar de muito próximas no tempo, apresentam susceptibilidade distinta frente a este mecanismo de inibição. Alternativamente, a letalidade depende de determinadas condições larvais, sendo que aquelas que conseguiram assentar foram selecionadas, dando origem a pólipos fundadores, por sua vez capazes de superar possíveis interferências metabólicas e assim prevalecer. Nesta classe estaria a inibição promovida por extratos da esponja *Scopalina reutzleri* e da alga vermelha *Falkenbergia hillebrandi*, novamente organismos muito diferentes. Pouco se conhece sobre a ecologia química de algas vermelhas filamentosas em comparação com o grande número de publicações que relatam a produção de aleloquímicos por parte de poríferos de vários gêneros, os quais detalham diversas atividades dos metabólitos envolvidos, como toxicidade de amplo espectro contra bactérias, fungos, peixes e organismos incrustantes, além de efeitos inibidores do assentamento larval de distintas espécies bentônicas (e.g. Walker et al. 1985, Thacker et al. 1998, Engel e Pawlik 2000, Kubanek et al. 2002, Faimali et al. 2002). Para *Dragmacidon reticulatum* foram comprovadas

somente propriedades antibacterianas a partir de extratos orgânicos brutos (Cristancho *et al.* 2008). Os levantamentos de campo revelam que as densidades de recrutas de *T. coccinea* sobre manchas de várias esponjas incrustantes (*M. escarlatei*, *C. campechae*, *D. meandroides* e *S. reutzleri*) variam de moderadas a altas, sugerindo que eventuais efeitos negativos sobre as plânulas, quando ainda estão na coluna de água, não devem implicar uma redução da taxa de recrutamento. Contudo, devido à diversidade elevada de esponjas capazes de exercer um efeito alelopático, é ainda difícil prever se esses organismos atuarão como facilitadores ou inibidores do estabelecimento do coral sol. Essa dificuldade é exemplificada pela resposta observada com relação a extratos da esponja *Dragmacidon reticulatum*, na qual as plânulas apresentam baixo nível de assentamento e alta mortalidade, sendo portando uma espécie com elevado potencial de inibição.

Finalmente, uma última classe de mecanismo inibitório é caracterizada pela quase anulação do assentamento larval, porém sem causar mortalidade adicional à observada no tratamento controle, ou seja, além da esperada por efeitos de cativeiro. Esse é o caso da resposta das larvas do coral sol nos tratamentos com extratos do briozoário *Bugula dentata* e a rodofita *Wrangelia argus*, a qual foi muito semelhante, apesar da grande distância filogenética entre as espécies. Essa mediação química é, portanto, não tóxica, o que caracteriza a ação de bioativos da família dos terpenoides, esteroides e policetídeos de ação generalista e eficiente (Dworjanyn 2001). Portanto, espécies que produzem este tipo de substâncias podem, de maneira muito eficiente, livrar-se da incrustação de organismos sésseis, como recrutas do coral sol, mas não devem afetar o seu assentamento em substratos vizinhos.

Independentemente do mecanismo de inibição, a taxa de assentamento foi surpreendentemente constante. Para todos os extratos onde foi registrada ocorrência suficiente de assentamentos para quantificar esse parâmetro (*Parazoanthus* sp, *Scopalina reutzleri*, algas coralináceas articuladas e *Falkenbergia hillebrandii*) a taxa de assentamento foi aproximadamente o dobro da registrada no tratamento controle. Em outras palavras, a presença de bioativos nos extratos brutos de todas essas 4 espécies acelera o assentamento. Essa característica pode favorecer ou dificultar o estabelecimento das colônias de *T. coccinea*. Uma vez que não quantificamos o desempenho dos recrutas após o assentamento, em termos de crescimento e sobrevivência, não podemos, no momento, dar suporte a uma

ou a outra possibilidade. As desvantagens da 'aceleração' do assentamento é que esta rapidez pode refletir condições de estresse que levam a um assentamento precoce. Resultados obtidos para vários invertebrados marinhos, inclusive corais, mostram que a metamorfose prematura é associada frequentemente com um consumo excessivo de reservas energéticas e com um pequeno tamanho do primeiro recruta, o qual apresenta ainda menor taxa de sobrevivência (Vermeij *et al.* 2006). Agentes estressantes, como mudanças subletais da salinidade da água, aceleram a atividade das plânulas de *Montastraea faveolata*, causando uma redução do período planctônico além de uma redução da seletividade do substrato para o assentamento (Vermeij *et al.* 2006). Todas essas características correlacionadas ao assentamento precoce podem levar a uma alta mortalidade juvenil ou a um baixo rendimento reprodutivo das colônias adultas o que, em última análise, decresce a aptidão da população. Por outro lado, uma diminuição do período pelágico reduz a probabilidade das larvas serem transportadas para longe de habitats favoráveis, aumentando o potencial de autorrecrutamento (Clancy e Cobb 1997, Pechenik 1999).

4.1 Papel de mecanismos facilitadores e inibidores do recrutamento do coral sol na regulação da diversidade das comunidades do sublitoral

O potencial de facilitação, ou inibição, do recrutamento de *T. coccinea*, por povoamentos biológicos dominantes nas comunidades receptoras, é uma característica chave para que possa ser prevista a evolução do processo de invasão, assim como o impacto do coral invasor nessas assembleias.

Inibição

A inibição da expansão das colônias do coral sol pode ser, aparentemente, promovida por mecanismos de diferente natureza. Apesar de não representar uma inibição química intensa, a presença de tufos de algas articuladas ocupam grandes extensões da superfície rochosa, principalmente horizontais positivas, podendo reter propágulos do coral sol com baixas chances de sobrevivência, devido à instabilidade desses substratos e ao soterramento por sedimentos finos que ficam presos nesse biótopo (Hodgson 1990, Babcock e Davies 1991). O sobrecrecimento das algas também podem sufocar as colônias e incrementar a herbivoria sobre os tufos, por parte de ouriços e peixes recifais, o que ocasiona remoção dos

pólipos fundadores do substrato (Sammarco 1982, Sammarco e Carleton 1982). Por constituir um dos povoamentos mais importantes no ambiente estudado (Tabela I, Apêndice), esses tapetes de algas poderiam, portanto, bloquear a expansão do coral sol. Porém, *T. coccinea* mostra preferência pelo assentamento em áreas com orientação vertical, ou negativa (Mizrahi *et al.* 2014, capítulo 2,), pelo que ocorre, geralmente, considerável separação de nicho entre essas algas e o coral invasor. Faz-se notar, no entanto, que algas articuladas podem prevalecer em superfícies verticais negativas, como observamos neste estudo para superfícies verticais negativas na Pedra Lisa onde o coral sol ainda não teve acesso. Outras algas que podem restringir a ocupação de superfícies positivas pelo coral sol são a alga vermelha *Falkenbergia hillebrandii*, a qual foi mais abundante em superfícies V+ não invadidas na Pedra Lisa, e a alga parda *Sargassum* sp, a qual seguiu o mesmo padrão em superfícies H+ da mesma região (Fig. 5).

De todos os modos, os mecanismos que regulam a fixação e o crescimento das colônias do coral sol devem ocorrer principalmente em superfícies verticais ou negativas, onde a probabilidade do estabelecimento das espécies é maior. Nesses locais, os antozoários *C. riisei* e *Parazoanthus* sp, além do hidrozoário *Obelia dichotoma*, podem reduzir a taxa de invasão do coral sol. Esses cnidários, de fato, tendem a ser mais abundantes em locais onde o coral sol ainda não se estabeleceu, como observado em substratos H- na Ponta Leste (Fig. 5). Dessas tendências, aquela observada para *O. dichotoma* tem respaldo estatístico para superfícies horizontais negativas, tanto na Ponta Leste como na Pedra Lisa. Além de ocuparem uma porção substancial do espaço disponível nessas orientações, a repulsão química das plânulas e a inibição do seu assentamento é comprovada para *C. riisei* e *Parazoanthus* sp, e muito provavelmente ocorra o mesmo com *O. dichotoma*, para a qual foi comprovada a existência de defesa química (Katô *et al.* 1967). Faz-se notar ainda que *O. dichotoma*, uma espécie considerada também invasora (Wyat *et al.* 2005), resiste a condições ambientais extremas (Grohmann 2003) e possui ainda grande capacidade regenerativa e de sobrecrecimento sobre outros organismos bênticos (McDougall 1943), características estas que podem torná-la um obstáculo importante para a expansão do coral sol na região.

Facilitação

Para as três condições de orientação de substrato sobre as que se observou um recrutamento de *T. coccinea* considerável (H-,V- e V+), os maiores valores médios de densidades de recrutas sempre corresponderam a manchas de algas incrustantes coralináceas. Os sinais químicos associados a essas algas induzem o assentamento de uma ampla variedade de organismos bentônicos (revisado por Morse 1992, Hadfield e Paul 2001). Existe consenso em que esses indutores, pelo geral polissacárideos e pequenos peptídeos hidrossolúveis, não são produzidos pelas próprias algas incrustantes coralináceas, mas pelas bactérias formadoras de biofilme que se associam a estas (*e.g.* Morse e Morse 1984a, 1984, Johnson e Sutton 1994, Roberts 2001, Negri *et al.* 2001). Larvas de várias espécies de corais assentam e realizam metamorfose em função de um mesmo aleloquímico indutor, associado a uma única espécie de alga incrustante, pelo que esse tipo de sinal não é específico (Morse *et al.* 1996). Porém, pistas que provocam comumente o assentamento e metamorfose em corais (Negri *et al.* 2001) são, na maioria dos casos, somente efetivas quando os aleloquímicos produzidos pelo biofilme atuam sinergicamente com a superfície calcária das algas coralináceas que as hospedam (revisado por Steinberg 2001). Essa é, aparentemente, a razão pela qual a cobertura de algas incrustantes pode facilitar o estabelecimento do coral sol. Esse processo de facilitação é corroborado também pelo fato da cobertura de algas calcárias ser maior em locais com do que em locais sem o coral invasor, como constatado para superfícies V+ na Pedra Lisa.

Vale ressaltar também que o fato de larvas do coral sol apresentarem maior assentamento e menor mortalidade quando em contato com substratos inertes (tratamento controle) sugere um potencial invasivo elevado em superfícies nuas, comuns em habitat perturbado ou em estruturas artificiais colocadas há pouco tempo na água. De fato, *T. coccinea* é considerada uma espécie pioneira, com alta capacidade de assentamento sobre substratos artificiais compostos por materiais com texturas diferentes (Creed e De Paula 2007). Sendo assim, a maior taxa de recrutamento de *T. coccinea* sobre manchas de algas coralináceas poderia ser explicada apenas pelos sinais facilitadores produzidos por bactérias formadoras de biofilme. Essas bactérias abundam em substratos naturais e artificiais do mundo inteiro, pelo que são apontadas como a principal causa de captação e transporte de organismos invasores sobre vetores antrópicos, como navios e plataformas de petróleo

(Scheltema *et al.* 1974). As manchas de algas incrustantes coralináceas, potencialmente portadoras de sinais indutores do recrutamento de *T. coccinea*, ocorreram em abundância sobre áreas horizontais negativas (Tab I, Apêndice). Uma vez que esta é uma orientação preferencial para *T. coccinea* (Mizrahi *et al.* 2014), essas algas disponibilizariam uma quantidade substancial de superfície favorável para o recrutamento deste coral e, portanto, teriam um papel chave na facilitação da colonização desta espécie invasora.

4.2 Regulação da diversidade biológica nas comunidades pré-estabelecidas

Lages *et al.* (2011) avaliaram recentemente mudanças na estruturação de comunidades bentônicas relacionadas com a invasão de *T. coccinea* e o congênera *Tubastraea tagusensis*, na Ilha Grande, RJ, localizada a 120 km da área de coleta de dados do presente trabalho. Apesar de proximidade, a invasão nessa localidade começou mais cedo e a invasão do coral sol está mais avançada. Os resultados desse estudo mostram que áreas colonizadas por *T. coccinea* são mais parecidas entre si e apresentam maior riqueza de espécies e diversidade do que locais não invadidos. Neste estudo, observamos também, de modo geral, uma maior riqueza e diversidade em locais invadidos, embora as tendências difiram entre substratos de diferente orientação. A riqueza de espécies foi superior para a maioria das combinações de locais e inclinações onde *T. coccinea* é mais abundante (H-, V- e V+). Com as estimativas de diversidade o padrão é menos claro, havendo um caso de reversão desse padrão em uma das localidades amostradas. Desconsiderando os substratos com orientação positiva, onde a ocorrência do coral é acidental e não ocorreram diferenças de diversidade ou riqueza entre locais invadidos e não invadidos, os locais invadidos foram significativamente mais diversos apenas em situações em que a abundância de *T. coccinea* não foi tão alta ou moderada (V+, em PEL e POL; V- em POL). Altos valores de porcentagem de cobertura do coral invasor (por exemplo 67,7% para superfícies V- em PEL) estão relacionados a uma diminuição da equitatividade de espécies. Desse modo, conclui-se que valores elevados de diversidade ocorrem em locais onde a invasão está em seu estágio inicial. A redução da diversidade onde *T. coccinea* é mais abundante pode ser um correlato da menor área disponibilizada para o restante da comunidade. Da mesma maneira, a diversidade é também menor, na verdade mínima, em locais onde *T. coccinea* não tem condições favoráveis de acesso e onde prevalecem extensões de tapetes de algas pobres em

números de espécies. Estas últimas compreendem principalmente habitat horizontal, positivo.

O fato do coral sol não conseguir se estabelecer sobre tapetes de algas e recrutar com mais intensidade em paredes verticais, ou horizontais negativas, onde a diversidade biológica é maior, impõe novos desafios para a conservação da biota marinha recifal na região de estudo. O cenário apresentado aqui é uma exceção ao paradigma corroborado por vários autores, o qual postula que sistemas com alta diversidade são mais resistentes a invasões biológicas (Drake 1990, Robinson *et al.* 1995, Stachowicz *et al.* 1999). Essa teoria assume que comunidades mais diversas minimizam a dimensão do nicho vago e, por essa razão, não deixam função ecossistêmica vaga para espécies invasoras. No presente caso, porém, é o habitat menos diverso e composto por tapetes de algas que bloqueia o estabelecimento de *T. coccinea*. Em locais onde algas incrustantes perfazem uma porção considerável do substrato disponível, o coral sol pode prevalecer, mesmo quando coexistindo com uma assembleia diversa. A conservação dessa biota poderá depender da proteção de umas poucas espécies que, através da inibição química do assentamento das plânulas, ou de sua metamorfose para a fase juvenil, podem reduzir a progressão dessa invasão.

Referências bibliográficas

- Avila E, Carballo J (2006) Habitat selection by larvae of the symbiotic sponge *Haliclona caerulea* (Hechtel, 1965) (Demospongiae, Haplosclerida). *Symbiosis* 41: 21-29.
- Babcock RC, Davies P (1991) Effects of sedimentation on settlement of *Acropora millepora*. *Coral Reefs* 9: 205-208.
- Bak RPM, Engel MS (1979) Distribution, abundance, and survival of juvenile hermatypic corals (Scleractinia) and the importance of life history strategies in the parent coral community. *Mar Biol* 54: 341-352.
- Barnes J, Gonor J (1973) The larval settling response of the lined chiton *Tonicella lineata*. *Mar Biol* 20: 259-264.
- Begossi A (1996) The fishers and buyers from Búzios I.: kin ties and modes of production: *Ciência e Cultura* 48: 142-147.
- Burke RD (1984) Pheromonal control of metamorphosis in the sand dollar, *Dendraster excentricus*. *Science* 225: 442-443.
- Cairns SD (2000) A revision of the shallow-water azooxanthellate Scleractinia of the Western Atlantic. *Foundation for Scientific Research in the Caribbean Region* 240 p.
- Calcinai B, Bavestrello G, Cerrano C (2004) Dispersal and association of two alien species in the Indonesian coral reefs: the octocoral *Carijoa riisei* and the demosponge *Desmapsamma anchorata*. *J Mar Biol Ass UK* 84: 937-941.
- Carleton JH, Sammarco PW (1987) Effects of substratum irregularity on success of coral settlement: Quantification by comparative geomorphological techniques. *Bull Mar Sci* 40: 85-98.
- Carlton JT, Geller J (1993) Ecological roulette: The global transport and invasion of nonindigenous marine organisms. *Science* 261: 78-82.

- Case C, Crawley M (2000) Effect of interspecific competition and herbivory on the recruitment of an invasive alien plant: *Conyza sumatrensis*. Biol Inv 2: 103-110.
- Castro CB, Pires D (2001) Brazilian coral reefs: what we already know and what is still missing. Bull Mar Sci 69: 357-371.
- Charlton TS, Denys R, Netting A, Kumar N, Hentzer M, Givskov M, Kjellerg S (2000) A novel and sensitive method for the quantification of N-3-oxoacyl homoserine lactones using gas chromatography-mass spectrometry: application to a model bacterial biofilm. Environ Microbiol 2: 530-541.
- Clancy M, Cobb JS (1997) Effect of wind and tidal advection on distribution patterns of rock crab *Cancer irroratus* megalopae in Block Island Sound, Rhode Island. Mar Ecol Prog Ser 1521 (3): 217-225.
- Clare AS, Matsumura K (2000) Nature and perception of barnacle settlement pheromones. Biofouling 15: 57-71.
- Concepcion GT, Kahng SE, Crepeau MW (2010) Resolving natural ranges and marine invasions in a globally distributed octocoral (genus *Carijoa*). Mar Ecol Prog Ser 401: 113-127.
- Creed JC (2006) Two invasive alien azooxanthellate corals, *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis*, dominate the native zooxanthellate *Mussismilia hispida* in Brazil. Coral Reefs 25: 350.
- Creed JC, De Paula A (2007) Substratum preference during recruitment of two invasive alien corals onto shallow-subtidal tropical rocky shores. Mar Ecol Prog Ser 330: 101-111.
- Crisp DJ, Meadows PS (1962) The chemical basis of gregariousness in cirripedes. Proc R Soc Lond B 156: 500-520.
- Crisp DJ, Grant PT, AM Mackie (1974) Factors influencing the settlement of marine invertebrate larvae. In: Grant PT, Mackie AM (eds.) Chemoreception in Marine Organisms. Academic Press, London 177-265.
- Cristancho JA, Newmark U, Santos-Acevedo F (2008) Evaluation of marine sponge extracts as new sources of antimicrobial substances Rev Esp Quim 21 (3): 174-179

- D'Antonio CM, Vitousek PM (1992) Biological invasions by exotic grasses, the grass–fire cycle, and global change. *Ann Rev Ecol Syst* 23: 63-87.
- Dayton PK (1971) Competition, disturbance and community organization: the provision of and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol Monogr* 41: 351-389.
- de Almeida MTR, Tonini ML, Guimaraes TR (2012) Anti-infective pregnane steroid from the octocoral *Carijoa riisei* collected in South Brazil. *Latin American Journal of Pharmacy* 31 (10): 1489-1495.
- De Nys R, Steinberg PD, Willemsen P, Dworjanyn SA, Gabalish CL, King RJ (1995) Broad spectrum effects of secondary metabolites from the red alga *Delisea pulchra* in antifouling assays. *Biofouling* 8: 259-271.
- De Paula A (2007) Biologia reprodutiva, crescimento e competição dos corais invasores *Tubastraea coccinea* e *Tubastraea tagusensis* (Scleractinia:Dendrophylliidae) com espécies nativas. D. Sc. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro.
- De Rivera CE, Ruiz GM, Hines AH, Jivoff P (2005) Biotic resistance to invasion: native predator limits abundance and distribution of an introduced crab. *Ecology* 86 (12): 3364-3376.
- Denley EJ, Underwood AJ (1979) Experiments of factors influencing settlement, survival and growth of two species of barnacles in New South Wales. *J Exp Mar Biol Ecol* 36: 269-293.
- Dhivya P, Sachithanandam V, Mohan PM (2012) New record of *Carijoa riisei* at Wandoor-Mahatma Gandhi Marine National Park [MGMNP], Andaman and Nicobar Islands, India. *Indian Journal of Geo-Marine Sciences*. 41(3): 212-214.
- Dobretsov S, Dahms HU, Qian PY (2005) Antibacterial and anti-diatom activity of Hong Kong sponges. *Aquat Microb Ecol* 38 (2): 191-201.
- Drake JA (1990) The mechanics of community assembly and succession. *J Theor Biol* 147: 213-233.
- Dunstan PK, Johnson CR (2004) Invasion rates increase with species richness in a marine epibenthic community by two mechanisms. *Oecologia* 138: 285-92.

- Dworjanyn SA (2001) Chemically mediated antifouling and the cost of producing secondary metabolites in a marine alga. PhD thesis. University of New South Wales, Sydney.
- Dworjanyn SA, De Nys R, Steinberg PD (1999) Localisation and surface quantification of secondary metabolites in the red alga *Delisea pulchra*. Mar Biol 133: 727-736.
- Dyshlovoy SA, Fedorov SN, Kalinovskiy AI (2012) Mycalamide A shows cytotoxic properties and prevents EGF-induced neoplastic transformation through inhibition of nuclear factors. Mar Drugs 10 (6): 1212-1224.
- Engel S, Pawlik JR (2000) Allelopathic activities of sponge extracts. Mar Ecol Prog Ser 207: 273-281.
- Faimali M, Sepčić K, Turk T, Geraci S (2003) Non-toxic antifouling mechanism of polymeric 3-alkylpyridinium salts from the Mediterranean sponge *Reniera sarai* (Pulitzer-Finali). Biofouling 19 (1): 47-56.
- Fenner D (2001) Biogeography of three Caribbean corals (Scleractinia, Milleporidae, and Stylasteridae) species of Belize (Central America) and Cozumel (Mexico). B Mar Sci 64: 143-154.
- Fenner D, Banks K (2004) Orange cup coral *Tubastraea coccinea* invades Florida and the Flower Garden Banks, Northwestern Gulf of Mexico. Coral Reefs 23: 505-507.
- Ferreira CEL (2003) Non-indigenous corals at marginal sites. Coral Reefs 22: 498
- Fritts TH, Rodda GH (1998) The role of introduced species in the degradation of island ecosystems, a case history of Guam. Ann Rev Ecol Syst 29: 113-140.
- Fusetani N (1997) Marine natural products influencing larval settlement and metamorphosis of benthic invertebrates. Curr Org Chem 1: 127-152.
- Gee J (1965) Chemical stimulation of settlement in larvae of *Spirorbis rupestris* (Serpulidae). Anim Behav 13: 181-186.
- Gee J, Knight-Jones E (1962) The morphology and behaviour of a new species of *Spirorbis* (Serpulidae). J Mar Biol Assoc UK 42: 641-654.

Ghilardi NP (2007) Utilização do método dos povoamentos na caracterização de comunidades bentônicas em trecho do infralitoral consolidado da Enseada das Palmas, Ilha Anchieta, Ubatuba (SP). D. Sc. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil 254p

Glynn PW, Colley SB, Maté JL, Cortés J, Guzman HM, Bailey RL, Feingold JS, Enochs IC (2008) Reproductive ecology of the azooxanthellate coral *Tubastraea coccinea* in the Equatorial Eastern Pacific: Part V. Dentrophylliidae. Mar Biol 153: 529-544.

Grigg RW (2003) Invasion of a deep black coral bed by an alien species, *Carijoa riisei*, off Maui, Hawaii. Coral Reefs 22: 121-122.

Grohmann PA, Nogueira CC, Silva VM (2003) Hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) collected on the continental shelf of Brazil during the Geomar X Oceanographic Operation. Zootaxia 299: 1-19.

Hadfield MG, Paul VJ (2001). Natural chemical cues for settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. In Mar Chem Ecol (ed. J. B. McClintock and B. J. Baker) 431-461.

Hadfield MG (1984) Settlement requirements of molluscan larvae new data on chemical and genetic roles. Aquaculture 39: 283-298.

Hadfield MG, Paul VJ, McClintock JB, Baker BJ (2001) Natural chemical cues for settlement and metamorphosis of marine-invertebrate larvae, *em* (eds.). Mar Chem Ecol 431-461.

Harriott VJ (1983) Reproductive seasonality, settlement, and post-settlement mortality of *Pocillopora damicornis* (Linnaeus), at Lizard Island, Great Barrier Reef. Coral Reefs 2: 151-157.

Harvell CD (1990) The ecology and evolution of inducible defenses. Q Rev Biol 65(3): 323-40.

Hay ME, Piel J, Boland W, Schnitzler I (1998) Seaweed sex pheromones and their degradation products frequently suppress amphipod feeding but rarely suppress sea urchin feeding. Oecology 8: 91-98.

Heslinga G (1981) Larval development, settlement and metamorphosis of the tropical gastropod *Trochus niloticus*. Malacologia 20: 349-357.

Heyward A, Negri A (1999) Natural inducers for coral larval metamorphosis. *Coral Reefs* 18: 273-279.

Hodgson G (1990) Sediment and the settlement of larvae of the reef coral *Pocillopora damicornis*. *Coral Reefs* 9: 41-43.

Johnson C, Sutton D, Olson R, Giddins R (1991) Settlement of crown-of-thorns starfish: role of bacteria on surfaces of coralline algae and a hypothesis for deepwater recruitment. *Mar Ecol Prog Ser* 71: 143-162.

Johnson CR, Sutton DC (1994) Bacteria on the surface of crustose coralline algae induce metamorphosis of the crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci*. *Mar Biol* 120: 305-310.

Jones AC, Blum JE, Pawlik JR (2005) Testing for defensive synergy in Caribbean sponges: Bad taste or glass spicules? *J Exp Mar Biol Ecol* 322 (1): 67-81.

Katô ME, Kakinuma K, Miyuma YE (1967). Experiments on the coaction among hydrozoan species in the colony formation. *Sci Rep Tohoku Univ Ser 4* (33): 359-373

Kitamura M, Koyama T, Nakano Y, Uemura D (2007) Characterization of a natural inducer of coral larval metamorphosis. *J Exp Mar Biol Ecol* 340: 96-102.

Kohler KE, Gill SM (2006) Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Comp Geosci* 32: 1259-1269.

Krug PJ (2001) Bet-hedging dispersal strategy of a specialist marine herbivore: a settlement dimorphism among sibling larvae of *Alderia modesta*. *Mar Ecol Prog Ser* 213: 177-192.

Kubanek J, Whalen KE, Engel S, Kelly SR, Henkel TP, Fenica W, Pawlik JR (2002) Multiple defensive roles for triterpene glycosides from two Caribbean sponges. *Oecologia* 131: 125-136.

Lages BG, Beatriz GF, Rezende CM, Pinto AC, Creed JC (2010) Chemical composition and release in situ due to injury of the invasive coral *Tubastraea* (Cnidaria, Scleractinia) Brazilian Journal of Oceanography 58: 47-56.

Lages BG, Fleury BG, Menegola C, Creed JC (2011) Change in tropical rocky shore communities due to an alien coral invasion. Mar Ecol Prog Ser 438: 85-96.

Lambert WJ, Todd CD, Hardege JD (1997) Partial characterization and biological activity of a metamorphic inducer of the dorid nudibranch *Adalaria proxima* (Gastropoda: Nudibranchia), Inv Biol 23:116-71.

Lopes RM (2009) Informe sobre as espécies exóticas invasoras marinhas no Brasil. Ministério do Meio Ambiente, Curitiba, 231 p.

Mack RN (1981) Invasion of *Bromus tectorum* into western North America, an ecological chronicle. Agro-Ecosystems 7: 145-165.

Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. Ecol Appl 10: 689-710.

Maia LF, Epifanio RD, Fenical W (2000) New cytotoxic sterol glycosides from the octocoral *Carijoa* (Telesto) *riisei* Jof Nat Prod 63 (10): 1427-1430.

Mangelli TS, Creed JC (2012) Comparative analysis of the invasive coral *Tubastraea* spp. (Cnidaria, Anthozoa) on natural and artificial substrates at Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brazil. Iheringia Ser Zool 102: 122-130.

Mantelatto MC, Mourão GG, Migotto AE, Creed JC (2011) Range expansion of the invasive corals *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis* in the Southwest Atlantic. Coral Reefs 30: 397.

McDougall KD (1943) Sessile marine invertebrates of Beaufort, North Carolina: a study of settlement, growth, and seasonal fluctuations among pile dwelling organisms. *Ecol Monogr* 13: 321-374.

Medeiros HE, Perez da Gama BA, Gallerani G (2007) Antifouling activity of seaweed extracts from Guarujá, Sao Paulo, Brazil. *Braz J of Ocean* 55 (4): 257-264.

Mizrahi D (2008) Influência da temperatura e luminosidade na distribuição da espécie invasora *Tubastraea coccinea* na região de ressurgência de Arraial do Cabo, RJ. Brasil. MSc. Dis. Universidade Federal do Estado de Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, Brasil 88 p.

Mizrahi D, Navarrete AS, Flores AAV (2014) Uneven abundance of the invasive sun coral over habitat patches of different orientation: An outcome of larval or later benthic processes? *J Exp Mar Biol Ecol* 452: 22-30.

Moreira TSG, Creed JC (2012) Invasive, non-indigenous corals in a tropical rocky shore environment: No evidence for generalist predation. *J Exp Mar Biol Ecol* 438: 7-13.

Morse ANC, Froyd CA, Morse DE (1984 a) Molecules from cyanobacteria and red algae that induce larval settlement and metamorphosis in the mollusk *Haliotis rufescens*, *Mar Biol* 81: 293.

Morse ANC, Morse DE (1984 b) Recruitment and metamorphosis of *Haliotis* larvae induced by molecules uniquely available at the surfaces of crustose red algae. *J Exp Mar Biol Ecol* 75: 191-215.

Morse DE, Hooker N, Morse ANC, Jensen RA (1988) Control of larval metamorphosis and recruitment in sympatric agariciid corals. *J Exp Mar Biol Ecol* 116: 193-217.

Morse DE, Morse ANC (1991) Enzymatic characterisation of the morphogen recognized by *Agaricia humilis* (scleractinian coral) larvae. *Biol Bull* 181: 104-122.

Morse ANC, *in* John DM, Hawkins SJ, Price HH (1992) Role of algae in the recruitment of marine invertebrate larvae. Plant-animal interactions in the marine benthos. Systematics Association Special Publication. Clarendon Press, Oxford UK 46: 385-403.

Morse AN C e Morse DE (1996). Flypapers for coral and other planktonic larvae. Bioscience 46: 254-262.

Morse ANC, Iwao K, Baba M, Shimoike K, Hayashibara T, Omori M (1996) An ancient chemosensory mechanism brings new life to coral reefs. Biol Bull 191: 149-154.

Mundy C, Babcock R (1998) Role of light intensity and spectral quality in coral settlement: implications for depth-dependent settlement. J Exp Mar Biol Ecol 223: 235-255.

Negri AP, Webster NS, Hill RT, HeywardE AJ (2001) Metamorphosis of broadcast spawning corals in response to bacteria isolated from crustose algae. Ma Eco Pro Ser 223: 121-131.

Nichols FH, Pamatmat MM (1988) The ecology of the soft-bottom benthos of San Francisco Bay: a community profile. U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report 85

Padilla DK (2001) Food and environmental cues trigger an inducible offence. Evol Ecol Res 3: 15.

Padmakumar K, Chandran R, Kumar JSY (2011) *Carijoa riisei* (Cnidaria :Octocorallia : Clavulariidae), a newly observed threat to Gulf of Mannar coral biodiversity? Current Science 100 (1): 35-37

Paula A, Creed JC (2005). Spatial distribution and abundance of non indigenous coral genus *Tubastraea* (Cnidaria, Scleractinia) around Ilha Grande, Brazil. Braz J Biol 65: 661-673.

Pawlik Henrikson AA, Pawlik JR (1995) A new antifouling assay method - results from field experiments using extracts of four marine organisms. J Exp Mar Biol Ecol 194: 157-165.

Pawlik JR (1992) Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Ocean Mar Biol* 30: 273-335.

Pechenik JA (1999) On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Mar Ecol Prog Ser* 177:269-297.

Pineda J, Caswell H (1997) The dependence of settlement rate on substrate area. *Mar Biol (Berlin)* 129: 541-548.

Raimondi PT, Morse AN C (2000) The consequences of complex larval behavior in a coral. *Ecology* 81: 3193-3211.

Ravichandran S, Wahidullah S, D'Souza L (2011) Antimicrobial Activity of Marine sponge *Clathria indica* (Dendy, 1889) *Russian journal of bioorganic chemistry* 37 (4): 428-435.

Reimao JQ, Migotto AE, Kossuga Miriam H (2008) Antiprotozoan activity of Brazilian marine cnidarian extracts and of a modified steroid from the octocoral *Carijoa riisei* *Paras Res* 103 (6): 1445-1450.

Ribeiro SM, Rogers R, Rubem AC (2013) Antifouling activity of twelve demosponges from Brazil. *Braz j of Biol* 73 (3): 501-506.

Rittschof D (2001) Natural product antifoulants and coatings development, *em* JB Mc Clintock and BJ Baker (eds.). *Mar Chem Ecol*. CRC Press, Boca Raton, Florida. 543-566.

Roberts R (2001) A review of settlement cues for larval abalone (*Haliotis* spp.). *J Shellfish Res* 2: 571-586.

Roberts RD, Nicholson CM (1997) Variable response from abalone larvae (*Haliotis iris*, *H. virginea*) to a range of settlement cues. *Moll Res* 18: 131-142.

Roberts RD, Kaspar HF, Barker RJ (2004) Settlement of abalone (*Haliotis iris*) larvae in response to five species of coralline algae. J. Shellfish Res 23: 975-987.

Robinson GR, Quinn JF, Stanton ML (1995) Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grassland. Ecology 76: 786-794.

Rodriguez SR, Ojeda FP, Inestrosa NC (1993) Settlement of benthic marine invertebrates. Mar Ecol Prog Ser 97: 193-207.

Rogers CS, Fitz HC, Gilnack M, Hardin BJJ (1984) Scleractinian Coral Recruitment Patterns at Salt River Submarine Canyon, St. Croix, U.S. Virgin Islands. Coral Reefs 3: 69-76.

Rowley R (1989) Settlement and recruitment of sea urchins (*Strongylocentrotus* spp.) in a sea-urchin barren ground and a kelp bed: Are populations regulated by settlement or post-settlement processes? Mar Biol 100: 485-494.

Sammarco PW, Carleton JH (1981) Damselfish territoriality and coral community structure: reduced grazing, coral recruitment, and effects on coral spat. Proc. 4th Int. Symp. Coral Reefs 2: 525-535.

Sampaio CLS, Miranda RJ, Maia-Nogueira R, de Anchieta CC, Nunes J (2012) New occurrences of the nonindigenous orange cup corals *Tubastraea coccinea* and *T. tagusensis* (Scleractinia: Dendrophylliidae) in Southwestern Atlantic. Check List 8: 528-530.

Sato M (1985) Mortality and growth of juvenile coral *Pocillopora damicornis* (Linnaeus) Coral Reefs 4: 27-33.

Scheltema RS (1974) Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates, *Thalassia Jugoslavica* 10: 263.

Schmitt TM, Hay ME, Lindquist N (1995) Constraints on chemically mediated coevolution: multiple functions for seaweed secondary metabolites. Ecology 76: 107-123.

Sebens KP (1983) Settlement and metamorphosis of a temperate soft coral larva (*Alcyoniumsiderium* Verrill): induction by crustose algae. *Biol Bull* 165: 286-304.

Slattery M (1997) Chemical cues in marine invertebrate larval settlement, *em* R. Nagabhushanam and JF Thompson (eds.). *Marine Woodboring and Fouling Organisms of the Indian Ocean: A Review*. Oxford and IBH Publishing Co. New Delhi p 135.

Sorokin YI (1995) Coral reef ecology. *Ecol Stud* 102. Berlin: Springer-Verlag 465p.

Stachowicz JJ, Whitlatch RB, Osman RW (1999) Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science* 286: 1577-1579.

Stachowicz JJ, Fried H, Whitlatch RB, Osman RW (2002) Biodiversity, invasion resistance and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. *Ecology* 83: 2575-90.

Steneck RS (1997) Crustose corallines, other algal functional groups, herbivores and sediments: complex interactions along reef productivity gradients. *Proc 8th Int Coral Reef Symp, Panama* 1:695–700

Stirk WA, Reinecke DL, van Staden J (2007) Seasonal variation in antifungal, antibacterial and acetylcholinesterase activity in seven South African seaweeds. *J of App Phycol* 19 (3): 271-276.

Svane IB, Young CM (1989) The ecology and behavior of ascidian larvae. *Ocean Mar Biol Annu Rev.* 27: 45-90.

Thacker RW, Becerro MA, Lumbang WA, Paul VJ (1998) Allelopathic interactions between sponges on a tropical reef. *Ecology* 79: 1740-1750.

Tsukamoto S, Kato H, Hirota H, Fusetani N (1994) *N,N*-Dimethylguanidiumstyryl sulfates, metamorphosis inducers of ascidian larvae from a marine sponge *Jaspis* sp. *Tetrahedron Lett* 35:5873.

Turk T, Macek P, Suput D (1995) Inhibition of Acetylcholinesterase By A Pseudozoanthoxanthid-Like Compound Isolated From The Zoanthid *Parazoanthus axinellae* (O-Schmidt). *Toxicon* 33 (2): 133-142.

Underwood AJ, Keough MJ MD, Bertness, Gaines SD, Hay ME (2000) Supply-side ecology: the nature and consequences of variations in recruitment of intertidal organisms. em *Marine Community Ecology*, eds. Sinauer Associates, Sunderland, MA 183-200.

Vasundhara K, Khan I, Prasad S (2012) Antimicrobial Screening of Marine Bacterium G54 (*Bacillus* sp.) Associated with the Sponge, *Mycale mannarensis*. *J Pure App Microb* 6 (4): 1991-1996.

Vermeij MJA (2005) A novel growth strategy allows *Tubastraea coccinea* to escape small-scale adverse conditions and start over again. *Coral Reefs* 24: 442.

Vermeij MJA, Fogarty ND, Miller MW (2006) Pelagic conditions affect larval behavior, survival, and settlement patterns in the Caribbean coral *Montastraea faveolata*. *Marine Ecology Progress Series* 310: 119-128.

Vermeij MJA, Dailer ML, Walsh SM, Donovan MK, Smith CM (2010) The effects of trophic interactions and spatial competition on algal community composition on Hawaiian coral reefs. *Mar Ecol* 31: 291-299.

Veira EA, Lembo Duarte LF, Dias GM (2012) How the timing of predation affects composition and diversity of species in a marine sessile community. *J Exp Mar Biol Ecol* 412: 126-133.

Vitousek PM, Walker LR (1989) Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii, plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecol Monogr* 59: 247-265.

Vivrette NJ, Muller CH (1977) Mechanism of invasion and dominance of coastal grassland by *Mesembryanthemum crystallinum*. *Ecol Monogr* 47: 301-318.

Waddell B, Pawlik JR (2000) Defenses of Caribbean sponges against invertebrate predators. I. Assays with hermit crabs. *Mar Ecol Prog Ser* 195: 125-132.

Wahl M, Mark O (1999) The predominantly facultative nature of epibiosis: experimental and observational evidence. *Mar Ecol Prog Ser* 187: 59-66.

Walker RP, Thompson JE, Faulkner DJ (1985) Exudation of biologically active metabolites in the sponge *Aplysina fistularis*. Chemical evidence. *Mar Biol* 88: 27-32.

Walters LJ, Hadfield MG, Smith CM (1996) Waterbourne chemical compounds in tropical macroalgae: positive and negative cues for larval settlement. *Mar Biol* 126-283.

Whittaker RH, Feeny PP (1971) Allelochemicals: chemical interactions between species. *Science* 171:757-770.

Wilcove DS, Rothstein D, Dubow J, Phillips A, Losos E (1998) Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* 48: 607-615.

Williamson JE, De Nys R, Kumar N, Carson DG, Steinberg PD (2000) Induction of metamorphosis in the sea urchin *Holopneustes purpurascens* by a metabolite complex from the algal host *Delisea pulchra*. *Biol Bull* 198: 332-345.

Williams EA, Craigie A, Yeates A, Degnan SM (2008) Articulated coralline algae of the genus *Amphiroa* are highly effective natural inducers of settlement in the tropical abalone *Haliotis asinina*. *Biol Bull.* 215(1): 98-107.

Wright JT, Benkendorff K, Davis AR (1997) Habitat associated differences in temperate sponge assemblages: The importance of chemical defense. *J Exp Mar Biol Ecol* 213 (2): 199-213.

Wyatt ASJ, Hewitt CL, Walker DI, Ward TJ (2005) Marine introductions in the Shark Bay World Heritage Property, Western Australia: a preliminary assessment. *Div Distr* 11: 33-44.

Zimmer-Faust RK, Tamburri MN (1994) Chemical identity and ecological implications of a water-borne, larval settlement cue. *Limnol Oceanogr* 39: 1075-1087.

1- Substrato com orientação horizontal negativa dominado por hidrozoários e o antozoário *Carijoa riisei* em áreas onde *T. coccinea* não ocorre. 2- Recrutas juvenis de coral sol assentados sobre manchas de algas incrustantes coralináceas e competindo pelo substrato com *Scopalina ruetzleri*, porífero com grande capacidade de sobrecrecimento. 3- Grandes extensões de substrato no local de estudo são dominadas pelo coral invasor.

Discussão Final

Apesar do contínuo incremento de registros de espécies exóticas em ecossistemas marinhos (Glasby e Connell 1999, Ruiz *et al.* 2000, Bulleri e Chapman 2010), existem poucos trabalhos na literatura que avaliam as causas responsáveis do sucesso da invasão (Simkanin *et al.* 2012). Nesta tese, foram estudadas pela primeira vez características diferenciais do potencial dispersivo de um coral invasor amplamente distribuído, assim como os fatores bióticos e abióticos que afetam a sua abundância. Comparações das análises de dados de ocorrência em campo com experimentação em laboratório permitiram levantar hipóteses sobre os processos envolvidos em algumas interações deste organismo com a comunidade bentônica invadida. As informações aqui geradas permitiram argumentar sobre as habilidades de invasão de *T. coccinea* assim com a susceptibilidade à colonização de diferentes tipos de comunidades bentônicas.

A existência pólipos planctônicos com supervivência prolongada, relatada para *T. coccinea* pela primeira vez neste trabalho, tem consequências diretas tanto para a área de abrangência da zona de risco de invasão, quanto para as vias de transporte e rotas de dispersão. Por um lado implica um alto potencial de dispersão destes propágulos através da deriva por correntes oceânicas (Sammarco 2004, Thorrold *et al.* 1994). Por outro representa a possibilidade de transpor barreiras biogeográficas não apenas devido à bioincrustação em navios ou plataformas de petróleo, como o confirmam relatos (Cairns 2000, Ferreira 2003, Fenner e Banks 2004, Sammarco *et al.* 2012), mas também por transporte intercontinental por água de lastro, como ocorre com vários outros organismos marinhos com fase planctônica prolongada (Carlton 1985, Carlton e Geller 1993, Hedge *et al.* 2012, Davidson e Simkanin 2012, Sutherland e Levings 2013).

O comportamento de seleção de substratos com orientação horizontal negativa, comprovado no segundo capítulo desta tese, representa outra característica que promove o transporte do coral por vias antropogênicas, já que esse tipo de superfície é abundante em estruturas flutuantes artificiais. Adicionalmente, a baixa seletividade por pistas químicas facilitadoras do assentamento larval, que pode ser associada aos resultados de recrutamento de campo e assentamento nos testes de alopatias de laboratório do terceiro capítulo, representa uma característica particular de espécies pioneiras. Estes resultados

estão de acordo com observações de outros autores que comprovam que o coral sol tem a capacidade de assentar sobre substratos “novos” e artificiais (Creed e de Paula, 2007).

A capacidade de dispersão e recrutamento observados em *T. coccinea* facilita a ampliação de sua distribuição em uma escala global, seguindo uma rota de expansão que conecta ambientes antropogênicos por um processo denominado “stepping-stone spread” (Glasby e Connell 1999). Esse processo é provavelmente o responsável pela atual distribuição circuntropical da espécie.

Uma grande parte das introduções de espécies na natureza fracassa e os bioinvasores somente conseguem se instalar com sucesso depois de várias introduções prévias (*e.g.* Veltman *et al.* 1996, Glasby *et al.* 2007, Lambert 2002, Simkanin *et al.* 2012). Uma explicação proposta para isto é que variações ambientais, interações biológicas e oscilações demográficas estocásticas podem ocasionar extinções locais em populações pequenas ou recentemente fundadas por espécies exóticas (*e.g.* Gilpin e Soulé 1986, Lande 1988, Simberloff 1988, Mack 1995). Entretanto, foi demonstrada a ocorrência do “resgate” de populações da extinção local através do aporte de populações coespecíficas vizinhas (Brown e Kodric-Brown 1977). Como a maior parte das áreas ocupadas por *T. coccinea* no Brasil são próximas a terminais portuários, é provável que a manutenção de populações iniciais deste coral esteja fortemente associada às habilidades de dispersão e recrutamento aqui demonstradas, que promovem a colonização de vetores de transporte antrópico (Mizrahi *et al.* 2014, capítulo 2). Como consequência, o contínuo aporte de propágulos devido ao tráfego marítimo dificultaria em extremo o controle da expansão de populações desta espécie.

Em muitos casos, espécies exóticas são capazes de incrementarem sua abundância rapidamente, dominando as áreas invadidas (*e.g.* Vivrette e Muller 1977, Mack 1981, D’Antonio e Vitousek 1992), padrão também observado neste trabalho. Alguns autores atribuem a dominância de espécies invasoras à capacidade que essas têm de sobreviver em condições ambientais originadas por distúrbios antrópicos (*e.g.* Elton 1958, Baker 1965, Frankell 1977), como ocorre com *T. coccinea*. Outros estudos, entretanto, propõem que as vantagens adaptativas das espécies invasoras sobre as espécies nativas ocorrem devido a uma redução das interações com competidores, predadores, parasitas e patógenos com os

quais coevoluíram (Ricklefs e Cox 1972, 1978 Case e Crawley 2000). O trabalho de Moreira e Creed (2012) relata a liberação de predação em *T. coccinea* em áreas colonizadas da Ilha Grande, RJ, o que confirma essa hipótese para o coral invasor.

Em muitos casos, o estabelecimento bem sucedido de espécies invasoras também pode responder ao que na literatura se conhece como “pressão de propágulos” (em inglês “*Propagule pressure*” ou “*Introduction effort*”), fenômeno que ocorre numa ampla variedade de organismos, incluindo invertebrados, peixes, aves e mamíferos (revisado por Lockwood *et al.* 2005). O termo define o efeito de grandes aglomerações de propágulos que, ao chegar a um local, incrementam massivamente a taxa recrutamento afetando a colonização (Ruiz e Carlton 2003). Ainda que espécies nativas possam resistir a invasões em algumas comunidades (*e.g.* Tilman 1997, Stachowicz *et al.* 1999, Kennedy *et al.* 2002, Parker *et al.* 2006), recrutamentos massivos tem sido registrados como consequência de casos de pressão de propágulos, como observado para o caranguejo *Petrolisthes armatus* (Hollebone e Hay 2007). Essa espécie recruta massivamente numa comunidade recifal de ostras na Georgia, USA, quando produz grandes quantidades de larvas, superando a taxa de predação sobre as mesmas pela fauna filtrante local, que normalmente exerce um controle natural do invasor. A emissão larval e o recrutamento de *T. coccinea* que ocorrem em dois máximos anuais, assim como a elevada concentração de colônias adultas emissoras, sugerem que a pressão de propágulos pode explicar sucesso de invasão da espécie, o que permitiria explicar a velocidade da colonização para várias localidades (*e.g.* Fenner 2001, Ferreira 2003, Sammarco 2004, de Paula e Creed 2004).

Existe base teórica e comprovação experimental de que a resistência a invasões biológicas nas comunidades aumenta com a riqueza de espécies (Elton 1958, Tilman 1997, Kennedy *et al.* 2002, Davies *et al.* 2005, Fridley *et al.* 2004, 2007, Stachowicz e Byrnes 2006, White e Shurin 2007). Stachowicz *et al.* (1999, 2002) observaram que a porcentagem de cobertura de vários invertebrados bentônicos invasores decresce com o incremento no número de espécies nativas e também se relaciona com os padrões temporais de ocupação do substrato. A sazonalidade na cobertura de espécies é devida à ocupação complementar de nichos em comunidades mais diversas, resultando numa utilização permanente do espaço. Com isso, não se disponibilizam áreas livres ou nichos vagos na comunidade potencialmente ocupados por espécies invasoras (Stachowicz e Byrnes 2006). Isto foi

comprovado através de experimentos manipulativos com redução de disponibilidade de substrato para espécies de invertebrados bentônicos móveis que habitam tufos de algas articuladas por France e Duffy (2006).

Por meio do estudo comparativo de comunidades colonizadas ou não por *T. coccinea* realizada nesse trabalho, foi observado que as interpretações acerca de consequentes reestruturações das comunidades invadidas dependem principalmente da identidade e das habilidades competitivas das espécies nas comunidades. Possíveis descon siderações a esses fatores podem levar a uma sobreestimação da capacidade de re-estruturação das comunidades por parte espécie invasora e, portanto, os consequentes impactos da invasão. Neste sentido, espécies invasoras como *C. risei* e *O. dichotoma* podem ser responsáveis pela diminuição da riqueza de espécies em algumas áreas, ao em vez de que ocorra um incremento da riqueza de outras áreas devida à presença de *T. coccinea*. Evidências obtidas nesse trabalho sugerem que ambos os processos podem estar ocorrendo simultaneamente na área de estudo, o que incrementaria as diferenças de diversidade observadas entre as comunidades estudadas.

A competição entre espécies exóticas em comunidades bentônicas é um tópico ainda pouco discutido e requer uma iminente atenção, uma vez que são cada vez mais frequentes cenários de degradação progressiva em ecossistemas marinhos associados a invasões biológicas. Dessa forma, a resistência à invasão de uma determinada comunidade depende tanto da sua riqueza específica, quanto dos efeitos derivados pela presença de outros invasores dominantes em comunidades vizinhas.

Algumas questões interessantes que se referem às sucessões ecológicas das invasões e aos processos evolutivos envolvidos são levantadas por Sax e Brown (2000). Esses autores propõem o termo “paradoxo da invasão”, para explicar o fato de que espécies endêmicas, adaptadas às condições locais, são capazes de resistir aos bioinvasores, que por sua vez, são susceptíveis a serem substituídos por outros bioinvasores. A questão resulta fácil de explicar, argumentando que espécies endêmicas estão melhor adaptadas à área de origem por terem evoluído baixo pressão de seleção das condições locais, resultando a partir de isto competidores fortes. Para a segunda questão deve ser considerado que se uma espécie colonizadora (portadora de maior variância genética) permanece isolada o tempo suficiente

no ambiente invadido, a pressão de seleção local acaba eliminando as habilidades adaptativas próprias de um colonizador (e a condição de isolamento diminui a variância genética). Como resultado deste processo essa espécie pode resultar competidor inferior ante a chegada de um novo invasor e uma espécie competidora substitui a outra.

Considerando a ampla distribuição e a possível conectividade, através de transporte antropogênico, das áreas invadidas pelo coral sol, é provável que a sua variância genética e as suas habilidades de colonização sejam mantidas ao longo do tempo. Políticas de erradicação se tornam inadequadas caso não haja a implementação prévia de mecanismos de controle efetivos dos principais vetores de transporte da espécie. Ainda se esse tipo de controle fosse possível, o alto potencial de penetração de *T. coccinea* nas comunidades invadidas, implicaria prolongados períodos de impacto com extinção de espécies endêmicas (Riul *et al.* 2013). Portanto, qualquer política de controle para essa espécie deve ser acompanhada de planos de restauração para a manutenção dos estoques das espécies nativas.

Estudos futuros são necessários para aprofundar os conhecimentos dos processos envolvidos nas invasões de *T. coccinea*, gerando assim critérios que formen políticas de controle da espécie. Neste sentido, seria importante avaliar o potencial dispersivo das larvas emitidas durante o verão e o inverno, relacionando alterações do tempo de competência e taxa metabólica das larvas com variações de temperatura. Estimativas da variabilidade temporal do suprimento larval da espécie, com medidas do recrutamento efetivo no ambiente bentônico, permitiriam comprovar a existência da “pressão de propágulos” e sua relação com eventos de colonização intensos. Análises do padrão de distribuição espacial de recrutas no ambiente natural permitiriam entender como os efeitos alelopáticos de coespecíficos se relacionam com as estratégias de ocupação rápida da espécie e possibilitam minimizar a competição entre clones. O efeito da complexidade estrutural dos diferentes tipos de manchas de algas sobre o recrutamento do coral poderia ser estudado através de testes com mílicas, complementando informações acerca de as diferenças de recrutamento sobre algas incrustantes e articuladas coralináceas. Experimentos de assentamento em condições em laboratório, com manipulação do fluxo e quantidade de sedimentos em suspensão, junto a levantamentos de dados de sedimentos retidos sobre distintos tipos de manchas de algas de campo, possibilitariam comprovar estudar os efeitos da sedimentação

sobre a mortalidade em diferentes etapas da ontogenia do coral. Mímicas de colônias adultas de *T. coccinea* colocadas em campo também permitiriam avaliar possíveis mecanismos facilitadores do assentamento na ausência de pistas químicas, bem como o efeito da presença do coral sobre a diversidade das comunidades nativas. Adicionalmente, a remoção em campo de competidores exóticos permitiria discriminar o efeito do coral riqueza de espécies e diversidade da comunidade. Levantamentos de dados obtidos em estudos comparativos de comunidades invadidas ou não, similares à realizada neste trabalho, permitiriam determinar se a ocupação complementar e sucessiva no tempo, em comunidades mais diversas, efetivamente se corresponde com uma maior resistência à invasão de esta espécie. Experimentos de exclusão de herbívoros sobre manchas de algas, onde *T. coccinea* recruta em abundância, poderia confirmar a existência de controle natural da espécie pela remoção deste tipo de substrato. Estudos genético-moleculares e biogeográficos utilizando colônias adultas possibilitariam caracterizar a conexão de diversas populações de *T. coccinea*, obtendo resultados relativos a manutenção da variabilidade genética das áreas colonizadas. Por fim, seriam necessários estudos da identidade genética dos indivíduos que compõem propágulos formados por grupos de pólipos planctônicos, complementando estudos biogeográficos e possibilitando levantar hipóteses sobre a capacidade de resistência das colônias fundadoras às variações ambientais.

Referências bibliográficas

- Baker HG (1965) Characteristics and modes of origin of weeds. The genetics of colonizing *species* (ed. by H.G. Baker & G.L. Stebbins) Academic Press, New York 147-168.
- Brown JH, Kodric-Brown A (1977) Turnover rates in insular biogeography, effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-449.
- Bulleri F, Chapman MG (2010) The introduction of coastal infrastructure as a driver of change in marine environments. *J Appl Ecol* 47: 26-35.
- Cairns SD (2000) A revision of the shallow-water azooxanthellate Scleractinia of the Western Atlantic. *Stud Nat Hist Carib* 75: 1-240.
- Carlton JT (1985) Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: the biology of ballastwater. *Oceanogr Mar Biol: an AnnRev* 23: 313-371.
- Carlton JT, Geller JB (1993) Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science* 261: 78-82.
- Case CM, Crawley MJ (2000) Effect of interspecific competition and herbivory on the recruitment of an invasive alien plant: *Conyza sumatrensis*. *Biol Inv* 2: 103-110.
- Creed JC, Paula AF (2007) Substratum preference during recruitment of two invasive alien corals onto shallow-subtidal tropical rocky shores. *Mar Ecol Prog Ser* 330: 101-111.
- D'Antonio CM, Vitousek PM (1992) Biological invasions by exotic grasses, the grass–fire cycle, and global change. *Ann Rev Ecol Syst* 23: 63-87.
- Davidson IC, Simkanin C (2012) The biology of ballast water 25 years later. *Biol Inv* 14: 9-13.
- Davies KF, Chesson P, Harrison S, Inouye BD, Melbourne BA, Rice KJ (2005) Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. *Ecology* 86: 1602-10.
- De Paula A, Creed JC (2004) Two species of the coral *Tubastraea* (Cnidaria, Sclerectinia) in Brazil: a case of accidental introduction. *B Mar Sci* 74: 175-183.

Elton CS (1958) The ecology of invasions by animals and plants. John Wiley and Sons. New York 152 p.

Fenner D (2001) Biogeography of three Caribbean corals (Scleractinia, Milleporidae, and Stylasteridae) species of Belize (Central America) and Cozumel (Mexico). B Mar Sci 64: 143-154.

Fenner D, Banks K (2004) Orange cup coral *Tubastraea coccinea* invades Florida and the Flower Garden Banks, Northwestern Gulf of Mexico. Coral Reefs 23: 505-507.

Ferreira CEL (2003) Non-indigenous corals at marginal sites. Coral Reefs 22: 498.

France KE, Duffy JE (2006) Consumer diversity mediates invasion dynamics at multiple trophic levels. Oikos 113: 515-29

Fridley JD, Brown RL, Bruno JF (2004) Null models of exotic invasions and scale dependent patterns of native and exotic richness. Ecology 85: 3215-22

Fridley JD, Stachowicz JJ, Naeem S, Sax DF, Seabloom E, *et al* (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. Ecology 88: 3-17.

Gilpin ME, Soulé ME (1986) Minimum viable populations, processes of species extinction. Conservation biology, the science of scarcity and diversity (ed. by M.E. Soulé. Sinauer, Sunderland, MA) 19-34.

Glasby TM, Connell SD (1999) Urban structures as marine habitats. Ambio 28 (7): 595-598.

Glasby TM, Connell SD, Holloway MG, Hewitt CL (2007) Nonindigenous biota on artificial structures: could habitat creation facilitate biological invasions? Mar Biol 151: 887-895.

Harvey JBJ, Hoy MS, Rodriguez RJ (2009) Molecular detection of native and invasive marine invertebrate larvae present in ballast and openwater environmental samples collected in Puget Sound. J Exp Mar Biol Ecol 369(2): 93-99.

Hedge Luke H, O'Connor Wayne A, Johnston EL (2012) Manipulating the intrinsic parameters of propagule pressure: implications for bio-invasion. Ecosphere 3(6): 1-13.

- Hollebone AL, Hay ME (2007) Population dynamics of the non-native crab *Petrolisthes armatus* invading the South Atlantic Bight at densities of thousands m⁻². Mar Ecol Prog Ser 336: 211-223.
- Ian CD, Simkanin C (2012) The biology of ballast water 25 years later. Biol Inv 14: 9-13.
- Kennedy TA, Naeem S, Howe KM, Knops JM, Tilman D, Reich P (2002) Biodiversity as a barrier to ecological invasion. Nature 417: 636-638.
- Lambert G (2002) Nonindigenous ascidians in tropical waters. Pac Sci 56 (3): 291-298.
- Lande R (1988) Genetics and demography in biological conservation. Science 241: 1455-1460.
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. Trends Ecol Evol 20: 223-228.
- Mack RN (1981) Invasion of *Bromus tectorum* L. into western North America, an ecological chronicle. Agro-Ecos 7: 145-165.
- Mack RN (1995) Understanding the process of weed invasions, the influence of environmental stochasticity. Weeds in a changing world, BCPC Symposium Proceedings Number 64, British Crop Protection Council, UK.
- Mizrahi D, Navarrete AS, Flores AAV (2014) Uneven abundance of the invasive sun coral over habitat patches of different orientation: An outcome of larval or later benthic processes? J Exp Mar Biol Ecol 452: 22-30.
- Moreira TSG, Creed JC (2012) Invasive, non-indigenous corals in a tropical rocky shore environment: No evidence for generalist predation. J Exp Mar Biol Ecol 438: 7-13.
- Parker JD, Burkepile DE, Hay ME (2006) Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasives. Science 311: 1459-1461.
- Ricklefs RE, Cox GW (1972) Taxon cycle in the west Indian avifauna. Am Nat 106: 195-219.
- Ricklefs RE, Cox GW (1978) Stage of taxon cycle, habitat distribution, and population density in the avifauna of the West Indies. Am Nat 112: 875-895.

- Riul P, Targino CH, Júnior LAC, Creed JC, Horta PA, Costa GC (2013) Invasive potential of the coral *Tubastraea coccinea* in the southwest Atlantic. *Mar Ecol Prog Ser* 480: 73-81.
- Ruiz GM, Carlton JT (2003) Invasion vectors: a conceptual framework for management. In: Ruiz GM, Carlton JT (eds) *Invasion vectors*. Island Press, Washington, DC, 459-504.
- Ruiz GM, Fofonoff PW, Carlton JT, Wonham M, Hines AH (2000) Invasion of coastal marine communities in North America: apparent patterns, processes and biases. *Annu Rev Ecol Syst* 31: 481-531.
- Sammarco PW, Atchison AD, Boland GS (2004) Expansion of coral communities within the northern Gulf of Mexico via offshore oil and gas platforms. *Mar Ecol Prog Ser* 280: 129-143.
- Sammarco PW, Brazeau DA, Sinclair J (2012) Genetic connectivity in Scleractinian corals across the northern Gulf of Mexico: oil/gas platforms, and relationship to the Flower Garden Banks. *PLoS ONE* 7: 30144.
- Sax DF, Brown JH (2000) The paradox of invasion. *Global Ecol Biogeogr* 363-371.
- Simberloff, D (1988) The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann Rev Ecol Syst*, 19: 473–511.
- Simkanin C, Davidson IC, Dower JF, Jamieson G, Therriault TW (2012) Anthropogenic structures and the infiltration of natural benthos by invasive ascidians. *Mar Ecol* 33: 499-511.
- Stachowicz JJ, Whitlatch RB, Osman RW (1999) Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science* 286: 1577-1579.
- Stachowicz JJ, Fried H, Whitlatch RB, Osman RW (2002) Biodiversity, invasion resistance and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. *Ecology* 83: 2575-90.
- Stachowicz JJ, Byrnes JE (2006) Species diversity, invasion success and ecosystem functioning: disentangling the influence of resource competition, facilitation and extrinsic factors. *Mar Ecol Prog Ser* 311: 251-262
- Sutherland TF, Levings CD (2013) Quantifying non-indigenous species in accumulated ballast slurry residuals (swish) arriving at Vancouver, British Columbia. *Prog Oceanogr* 115: 211-218.

Thorrold SR, Shenker JM, Maddox ED, Mojica R, Wishinski EJR (1994) Larval supply of shorefishes to nursery habitats around Lee Stocking, Island Bahamas. Lunar and oceanographic influences. *Mar Biol* 118: 567-578.

Tilman D (1997) Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78: 81-92.

Torchin ME, Lafferty KD, Dobson AP, McKenzie VJ, Kuris AM (2003) Introduced species and their missing parasites. *Nature* 421: 628-630.

Veltman CJ, Nee S, Crawley MJ (1996) Correlates of introduction success in exotic New Zealand birds. *Am Nat* 147: 542- 557.

Vivrette NJ, Muller CH (1977) Mechanism of invasion and dominance of coastal grassland by *Mesembryanthemum crystallinum*. *Ecol Mon* 47: 301-318

White LF, Shurin J (2007) Diversity effects on invasion vary with life history stage in marine macroalgae. *Oikos* 116: 1193-1203.

Wolfe LM (2002) Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. *Am Nat* 160: 705-711.

Índice de abreviaturas

% : porcentagem

$\sqrt{x}$: raiz quadrada de x

°C : graus Celsius

A₅₀ : tempo transcorrido até 50% de assentamentos

Art: algas coralináceas articuladas

Bd: *Bugula dentata*

Cc: *Clathria campecheae*

Ctrl: tratamento controle

cm: centímetro

CPCe: Coral Point Count with Excel extensions

Cr: *Carijoa riisei*

Dl: *Diplosoma listeranium*

Dm: *Desmanthus meandroides*

Dr: *Dragmacidon reticulatum*

e.g.: *exempli gratia* / exemplo

Enc: Algas coralináceas incrustantes

EP: Erro padrão

Fh: *Falkenbergia hillebrandii*

Fig: Figura

FV: fonte de variação

g: grama

g.l.: graus de liberdade

H-: horizontal negativa (orientação do substrato)

H+: horizontal positiva (orientação do substrato)

i.e. : *id est* / isto é

ind. : indivíduo

Km: quilômetro

Lo: local de amostragem

m: metro

M₅₀: tempo transcorrido até 50% de mortalidade

Me: *Mycale escarlatei*

ml: mililitro

mm: milímetro

NMA: número máximo de assentamentos

nMDS: *no metric Multidimensional scaling*

Ns: não significativo

Od: *Obelia dichotoma*

Or: orientação do substrato

p: probabilidade de rejeição da hipótese nula

PC: presença do coral *T. coccinea*

$P_{EB(A)}$: peso do extrato bruto extraído da amostra

$P_{EB(p)}$: peso do extrato bruto extraído no papel de filtro

PEL: Pedra Lisa (local de amostragem)

Permanova: análise de variância multivariada permutacional

POL : Ponta Leste (local de amostragem)

$PS_{(A)}$: peso seco da amostra

$PS_{(p)}$: peso seco do papel de filtro

Psp: *Parazoanthus* sp

PVC: policloruro de vinilo

QM: quadrado médio

S: índice de riqueza

SIMPER: similaridade de porcentagens

SNK: *Student-Newman-Keuls*

Sr: *Scopalina reutzleri*

Ssp: *Sargassum* sp

t : razão entre a diferença de duas médias e os respectivos erros padrão

Tab.: tabela

Tc: *Tubastraea coccinea*

UV: radiação ultravioleta

V-: vertical negativa (orientação do substrato)

V+: vertical positiva (orientação do substrato)

Vs: *versus*

Wa: *Wrangelia argus*

α : probabilidade de cometer um erro do tipo I na aplicação de um teste de hipóteses

α/n : ajuste para comparações múltiplas

Apêndice

Tabela I. Porcentagem de cobertura de substrato e posição na ordem de abundância das espécies bentônicas de comunidades com e sem presença de *T. coccinea*, na Ilha de Búzios, SP.

Áreas sem <i>T.coccinea</i>								
Táxon	Pedra Lisa				Ponta Leste			
	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)
Algae								
Chlorophyta								
<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus 1753	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
Ochrophyta								
<i>Colpomenia sinuosa</i> (Mertens ex Roth) Derbès & Solier 1851	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,2 (9)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Dictyopteris</i> spp. Lamouroux 1809	0,0 (21)	1,7 (11)	2,1 (6)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	2,5 (3)	0,0 (17)
<i>Dictyota bartayresiana</i> Lamouroux 1809	0,0 (21)	3,4 (8)	5,3 (3)	0,3 (8)	0,0 (20)	0,3 (20)	1,8 (5)	4,6 (4)
<i>Padina gymnospora</i> (Kützinger) Sonder 1871	0,0 (21)	0,0 (31)	0,8 (7)	0,6 (5)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,3 (10)
<i>Sargassum</i> spp. Agardh 1820	0,0 (21)	0,0 (31)	5,1 (4)	41,1 (1)	0,0 (20)	0,0 (25)	1,1 (8)	21,7 (2)
Rhodophyta								
<i>Chondracanthus acicularis</i> (Roth) Fredericq 1993	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,4 (7)	0,0 (20)	0,0 (25)	1,1 (8)	0,4 (8)
<i>Falkenbergia hillebrandii</i> (Bornet) Falkenberg 1901	0,0 (21)	4,8 (4)	32,8 (2)	18,1 (3)	0,0 (20)	6,4 (5)	50,8 (1)	12,2 (3)
Algas art. coralináceas	0,0 (21)	24,9 (2)	49,6 (1)	38,0 (2)	0,0 (20)	20,3 (2)	33,1 (2)	55,3 (1)
Algas incrust. coralináceas	20,1 (2)	27,3 (1)	0,0 (12)	0,8 (4)	4,9 (4)	32,3 (1)	0,7 (10)	0,3 (10)

Áreas sem *T.coccinea*

Táxon	Pedra Lisa				Ponta Leste			
	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)
Porifera								
Demospongiae								
<i>Aaptos</i> spp. Gray 1867	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Amorphinopsis atlantica</i> Carvalho, Hajdu, Mothes e van Soest 2004	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,4 (14)	0,3 (19)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Amphimedon viridis</i> Duchassaing e Michelotti 1864	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Aplysilla rosea</i> Barrois 1876	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Callyspongia (Callyspongia) pallida</i> Hechtel 1965	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Chelonaplysilla</i> sp. de Laubenfels 1948	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,1 (24)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Chondrilla nucula</i> Schmidt 1862	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Chondrosia</i> spp. Nardo 1847	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Clathria (Microciona) campecheae</i> Hooper 1996	4,2 (5)	0,7 (19)	0,3 (10)	0,0 (12)	2,8 (5)	6,4 (5)	0,0 (19)	0,1 (16)
<i>Cliona celata</i> Grant 1826	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,2 (18)	0,0 (17)
<i>Cliona dioryssa</i> de Laubenfels 1950	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Desmanthus meandroides</i> van Soest e Hajdu 2000	0,9 (12)	0,2 (26)	0,0 (12)	0,0 (12)	1,0 (10)	1,0 (10)	0,3 (17)	0,3 (13)
<i>Desmapsamma anchorata</i> Carter 1882	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Dragmacidon reticulatum</i> Ridley e Dendy 1886	0,0 (21)	0,0 (31)	3,0 (5)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	1,8 (5)	1,8 (5)
<i>Dysidea etheria</i> de Laubenfels 1936	0,0 (21)	0,3 (24)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,3 (17)	0,0 (25)	0,3 (15)	0,0 (17)
<i>Halichondria cebimarensis</i> Carvalho e Hajdu 2001	0,0 (21)	0,2 (26)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,3 (20)	0,0 (19)	0,5 (7)
<i>Mycale (Aegogropila) americana</i> van Soest 1984	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)

Áreas sem *T.coccinea*

Táxon	Pedra Lisa				Ponta Leste			
	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)
Porifera								
Demospongiae								
<i>Mycale (Aegogropila) angulosa</i> Duchassaing e Michelotti 1864	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Mycale (Aegogropila) escarlatei</i> Hajdu, Zea, Kielman e Peixinho 1995	0,0 (21)	1,2 (14)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	1,7 (9)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Mycale (Acamasina) laxissima</i> Duchassaing e Michelotti 1864	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Mycale (Carmia) magnirhaphidifera</i> van Soest 1984	0,0 (21)	1,3 (13)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Scopalina ruetzleri</i> Wiedenmayer 1977	0,0 (21)	0,7 (19)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,3 (20)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Tedania (Tedania) brasiliensis</i> Mothes, Hajdu e van Soest 2000	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,7 (10)	0,0 (17)
<i>Terpios fugax</i> Duchassaing e Michelotti 1864	0,2 (19)	3,9 (7)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,8 (14)	0,0 (19)	0,0 (17)
Calcarea								
<i>Clathrina aurea</i> Solé-Cava, Klautau, Boury-Esnault, Borojevic e Thorpe 1991	1,3 (9)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Clathrina conifera</i> Klautau e Borojevic 2001	0,8 (14)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
Cnidaria								
Anthozoa								
<i>Astrangia rathbuni</i> Vaughan 1906	6,3 (4)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	2,2 (8)	0,8 (11)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Carijoa riisei</i> Duchassaing e Michelotti 1860	7,2 (3)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	34,8 (1)	11,5 (3)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Madracis decactis</i> Lyman 1859	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Heterogorgia uatumani</i> Barreira e Castro 1990	1,7 (8)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,8 (12)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Phyllangia americana</i> Milne-Edwards e Haime 1849	1,3 (9)	0,8 (17)	0,0 (12)	0,0 (12)	2,3 (7)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)

Áreas sem *T.coccinea*

Táxon	Pedra Lisa				Ponta Leste			
	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)
Cnidaria								
Anthozoa								
<i>Porites branneri</i> Rathbun 1887	0,0 (21)	0,4 (22)	0,0 (12)	0,1 (10)	0,0 (20)	0,0 (25)	1,6 (7)	0,2 (15)
<i>Mussismilia hispida</i> Verrill 1901	0,0 (21)	0,0 (31)	0,2 (11)	0,5 (6)	0,0 (20)	0,0 (25)	2,2 (4)	1,5 (6)
<i>Polythoa caribaeorum</i> Duchassaing e Michelotti 1860	0,0 (21)	0,0 (31)	0,4 (9)	0,0 (12)	0,0 (20)	7,3 (4)	0,0 (19)	0,4 (8)
<i>Parazoanthus</i> sp Haddon e Shackleton 1891	0,3 (18)	0,6 (21)	0,0 (12)	0,0 (12)	18,8 (3)	2,5 (8)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Siderastrea radians</i> Pallas 1766	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Tubastraea coccinea</i> Lesson 1829	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
Hydrozoa								
<i>Halopteris alternata</i> Nutting 1900	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,4 (17)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Obelia dichotoma</i> Linnaeus 1758	47,7 (1)	2,8 (9)	0,0 (12)	0,0 (12)	25,0 (2)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Pennaria disticha</i> Goldfuss 1820	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,5 (14)	0,3 (13)
Bryozoa								
Gymnolaemata								
<i>Amathia</i> sp Lamouroux 1812	0,0 (21)	0,4 (22)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,3 (17)	0,8 (11)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Bugula dentata</i> Lamouroux 1816	2,9 (6)	0,3 (24)	0,0 (12)	0,0 (12)	2,5 (6)	0,3 (20)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Schizoporella errata</i> Waters 1878	0,0 (21)	4,3 (5)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,3 (19)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
Stenolaemata								
<i>Crisia</i> sp Lamouroux 1812	1,0 (11)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)

Áreas sem *T.coccinea*

Táxon	Pedra Lisa				Ponta Leste			
	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)
Annelida								
Polychaeta								
<i>Spirorbides</i> Chamberlin 1919	0,0 (21)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
Chordata								
Tunicata								
Ascidacea								
<i>Didemnum perlucidum</i> Monniot 1983	0,0 (21)	1,6 (12)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,8 (11)	0,7 (10)	0,0 (17)
<i>Diplosoma listerianum</i> Milne-Edwards 1841	0,3 (16)	9,3 (3)	0,6 (8)	0,0 (12)	1,2 (9)	0,6 (16)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Lissoclinum perforatum</i> Giard 1872	0,3 (16)	2,1 (10)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,7 (13)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Phallusia nigra</i> Savigny 1816	0,2 (19)	1,0 (15)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,4 (17)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Ascidia curvata</i> Traustedt 1882	1,8 (7)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	1,0 (10)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Botrylloides nigrum</i> Herdman 1886	0,0 (21)	0,2 (26)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,8 (14)	0,3 (15)	0,0 (17)
<i>Trididemnum orbiculatum</i> Van Name 1902	0,0 (21)	4,1 (6)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Ascidia</i> sp1	0,8 (14)	0,0 (31)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,4 (14)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
<i>Ascidia</i> sp2	0,0 (21)	0,2 (26)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	3,8 (7)	0,0 (19)	0,0 (17)
Vertebrata								
Actinopterygii								
postura de ovos de peixe	0,0 (21)	0,9 (16)	0,0 (12)	0,0 (12)	0,0 (20)	0,0 (25)	0,0 (19)	0,0 (17)
outros								
táxon não identificado	0,8 (34)	0,8 (48)	0,0 (24)	0,1 (22)	0,0 0,4 (34)	0,0 (50)	0,6 (32)	0,3 (27)

Áreas com *T.coccinea*

Táxon	Pedra Lisa								Ponta Leste							
	H-		V-		V+		H+		H-		V-		V+		H+	
	% (pos.)		% (pos.)		% (pos.)		% (pos.)		% (pos.)		% (pos.)		% (pos.)		% (pos.)	
Algae																
Chlorophyta																
<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus 1753	0,0	(26)	0,0	(26)	0,0	(35)	0,0	(16)	0,0	(25)	0,0	(28)	0,0	(25)	0,0	(18)
Ochrophyta																
<i>Colpomenia sinuosa</i> (Mertens ex Roth) Derbès & Solier 1851	0,0	(26)	0,0	(26)	0,0	(35)	0,2	(12)	0,0	(25)	0,0	(28)	0,1	(22)	0,0	(18)
<i>Dictyopteris</i> spp. Lamouroux 1809	0,0	(26)	0,0	(26)	0,8	(10)	0,5	(9)	0,0	(25)	0,0	(28)	0,8	(8)	0,1	(17)
<i>Dictyota bartayresiana</i> Lamouroux 1809	0,0	(26)	0,0	(26)	0,3	(26)	0,2	(12)	0,0	(25)	0,1	(25)	1,0	(7)	1,8	(4)
<i>Padina gymnospora</i> (Kützing) Sonder 1871	0,0	(26)	0,0	(26)	0,0	(35)	0,1	(14)	0,0	(25)	0,0	(28)	0,0	(25)	0,0	(18)
<i>Sargassum</i> spp. Agardh 1820	0,0	(26)	0,0	(26)	0,2	(31)	21,3	(2)	0,0	(25)	0,0	(28)	5,4	(4)	39,8	(1)
Rhodophyta																
<i>Chondracanthus acicularis</i> (Roth) Fredericq 1993	0,0	(26)	0,0	(26)	0,0	(35)	0,4	(10)	0,0	(25)	0,0	(28)	0,0	(25)	0,6	(8)
<i>Falkenbergia hillebrandii</i> (Bornet) Falkenberg 1901	0,0	(26)	0,0	(26)	12,6	(4)	13,4	(3)	0,0	(25)	24,3	(1)	32,3	(2)	12,5	(3)
Algas art. coralináceas	0,0	(26)	0,0	(26)	24,2	(1)	59,9	(1)	0,0	(25)	0,0	(28)	39,1	(1)	39,2	(2)
Algas incrust. coralináceas	9,5	(2)	13,2	(2)	16,5	(3)	0,6	(8)	5,5	(6)	17,3	(3)	4,4	(5)	1,0	(6)
Porifera																
Demospongiae																
<i>Aaptos</i> spp. Gray 1867	0,1	(24)	0,0	(26)	0,0	(35)	0,0	(16)	0,0	(25)	0,1	(25)	0,0	(25)	0,0	(18)
<i>Amorphinopsis atlantica</i> Carvalho, Hajdu, Mothes e van Soest 2004	0,0	(26)	0,2	(19)	0,0	(35)	0,0	(16)	0,0	(25)	0,0	(28)	0,0	(25)	0,0	(18)

Áreas com *T.coccinea*

Táxon	Pedra Lisa				Ponta Leste			
	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)
Porifera								
Demospongiae								
<i>Amphimedon viridis</i> Duchassaing e Michelotti 1864	0,0 (26)	0,0 (26)	0,3 (26)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Aplysilla rosea</i> Barrois 1876	0,0 (26)	0,0 (26)	0,3 (20)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,3 (20)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Callyspongia (Callyspongia) pallida</i> Hechtel 1965	0,0 (26)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,2 (18)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Chelonaplysilla</i> sp. de Laubenfels 1948	0,1 (24)	0,0 (26)	0,8 (11)	0,3 (11)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,8 (11)	0,5 (10)
<i>Chondrilla nucula</i> Schmidt 1862	0,0 (26)	0,0 (26)	0,3 (26)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Chondrosia</i> spp. Nardo1847	0,0 (26)	0,2 (19)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,2 (22)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Clathria (Microciona) campecheae</i> Hooper 1996	7,1 (4)	5,1 (3)	0,7 (13)	0,0 (16)	10,0 (4)	7,3 (4)	0,6 (15)	0,3 (14)
<i>Cliona celata</i> Grant 1826	0,0 (26)	0,0 (26)	0,3 (20)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Cliona dioryssa</i> de Laubenfels 1950	0,0 (26)	0,0 (26)	0,2 (31)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,3 (19)	0,0 (18)
<i>Desmanthus meandroides</i> van Soest e Hajdu 2000	3,8 (6)	1,2 (6)	3,7 (5)	0,0 (16)	1,5 (10)	3,0 (9)	0,7 (13)	0,5 (10)
<i>Desmapsamma anchorata</i> Carter 1882	0,0 (26)	0,2 (19)	0,3 (26)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,7 (14)	0,2 (21)	0,0 (18)
<i>Dragmacidon reticulatum</i> Ridley e Dendy 1886	0,0 (26)	0,3 (16)	2,0 (8)	0,8 (5)	0,0 (25)	1,2 (11)	0,8 (8)	1,3 (5)
<i>Dysidea etheria</i> de Laubenfels 1936	0,4 (19)	0,8 (11)	0,8 (11)	0,0 (16)	0,3 (17)	0,2 (22)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Halichondria cebimarensis</i> Carvalho e Hajdu 2001	0,0 (26)	0,1 (23)	0,3 (20)	0,8 (4)	0,0 (25)	0,8 (13)	0,0 (25)	0,6 (8)
<i>Mycale (Aegogropila) americana</i> van Soest 1984	0,0 (26)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,3 (16)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Mycale (Aegogropila) escarlatei</i> Hajdu, Zea, Kielman e Peixinho 1995	8,6 (3)	2,7 (4)	3,2 (6)	0,0 (16)	3,2 (8)	3,5 (6)	0,7 (13)	0,0 (18)
<i>Mycale (Acamasina) laxissima</i> Duchassaing e Michelotti 1864	0,0 (26)	0,2 (19)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,2 (22)	0,0 (25)	0,0 (18)

Áreas com *T.coccinea*

Táxon	Pedra Lisa				Ponta Leste			
	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)
Porifera								
Demospongiae								
<i>Mycale (Carmia) magnirhaphidifera</i> van Soest 1984	0,0 (26)	0,3 (17)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,5 (16)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Scopalina ruetzleri</i> Wiedenmayer 1977	0,4 (19)	2,0 (5)	2,6 (7)	0,0 (16)	0,0 (25)	4,8 (5)	0,8 (8)	0,0 (18)
<i>Tedania (Tedania) brasiliensis</i> Mothes, Hajdu e van Soest 2000	0,2 (23)	0,4 (14)	0,6 (15)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,8 (11)	0,0 (18)
<i>Terpios fugax</i> Duchassaing e Michelotti 1864	0,8 (14)	1,0 (7)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,5 (14)	3,5 (6)	0,0 (25)	0,0 (18)
Calcarea								
<i>Clathrina aurea</i> Solé-Cava, Klautau, Boury-Esnault, Borojevic e Thorpe 1991	0,3 (21)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,2 (18)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Clathrina conifera</i> Klautau e Borojevic 2001	0,3 (21)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,4 (15)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
Cnidaria								
Anthozoa								
<i>Astrangia rathbuni</i> Vaughan 1906	2,0 (8)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	6,1 (5)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Carijoa riisei</i> Duchassaing e Michelotti 1860	1,7 (10)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	16,2 (2)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Madracis decactis</i> Lyman 1859	0,0 (26)	0,0 (26)	0,3 (20)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Heterogorgia uatumani</i> Barreira e Castro 1990	1,1 (13)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,8 (12)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Phyllangia americana</i> Milne-Edwards e Haime 1849	0,6 (17)	0,8 (9)	0,3 (20)	0,0 (16)	0,1 (22)	0,3 (20)	0,1 (22)	0,0 (18)
<i>Porites branneri</i> Rathbun 1887	0,0 (26)	0,0 (26)	0,3 (20)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Mussismilia hispida</i> Verrill 1901	0,0 (26)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,8 (5)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,7 (7)
<i>Palythoa caribaeorum</i> Duchassaing e Michelotti 1860	0,0 (26)	0,0 (26)	0,6 (15)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,4 (17)	0,0 (18)

Áreas com *T.coccinea*

Táxon	Pedra Lisa				Ponta Leste			
	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)
Cnidaria								
Anthozoa								
<i>Parazoanthus</i> sp Haddon e Shackleton 1891	1,8 (9)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	15,2 (3)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Siderastrea radians</i> Pallas 1766	0,0 (26)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,5 (10)
<i>Tubastraea coccinea</i> Lesson 1829	49,3 (1)	67,6 (1)	23,7 (2)	0,0 (16)	30,6 (1)	24,2 (2)	7,6 (3)	0,2 (16)
Hydrozoa								
<i>Halopteris alternata</i> Nutting 1900	0,0 (26)	0,8 (9)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Obelia dichotoma</i> Linnaeus 1758	3,1 (7)	0,8 (11)	0,0 (35)	0,0 (16)	5,2 (7)	0,6 (15)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Pennaria disticha</i> Goldfuss 1820	0,0 (26)	0,0 (26)	0,6 (15)	0,7 (7)	0,0 (25)	0,0 (28)	2,1 (6)	0,3 (14)
Bryozoa								
Gymnolaemata								
<i>Amathia</i> sp Lamouroux 1812	0,0 (26)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Bugula dentata</i> Lamouroux 1816	1,7 (10)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,6 (13)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Schizoporella errata</i> Waters 1878	0,0 (26)	0,0 (26)	0,3 (26)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
Stenolaemata								
<i>Crisia</i> sp Lamouroux 1812	0,0 (26)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,2 (18)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
Annelida								
Polychaeta								
<i>Spirorbides</i> Chamberlin 1919	1,5 (12)	0,9 (8)	0,0 (35)	0,0 (16)	1,0 (11)	0,1 (25)	0,0 (25)	0,0 (18)

Áreas com *T.coccinea*

Táxon	Pedra Lisa				Ponta Leste			
	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)	H- % (pos.)	V- % (pos.)	V+ % (pos.)	H+ % (pos.)
Chordata								
Tunicata								
Ascidacea								
<i>Didemnum perlucidum</i> Monniot 1983	0,0 (26)	0,7 (13)	0,7 (13)	0,0 (16)	0,0 (25)	1,8 (10)	0,3 (19)	0,0 (18)
<i>Diplosoma listerianum</i> Milne-Edwards 1841	0,7 (15)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,1 (22)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Lissoclinum perforatum</i> Giard 1872	0,0 (26)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Phallusia nigra</i> Savigny 1816	0,0 (26)	0,1 (23)	0,4 (19)	0,0 (16)	0,1 (22)	0,5 (16)	0,1 (22)	0,0 (18)
<i>Ascidia curvata</i> Traustedt 1882	0,0 (26)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Botrylloides nigrum</i> Herdman 1886	0,0 (26)	0,0 (26)	0,2 (31)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
<i>Trididemnum orbiculatum</i> Van Name 1902	0,5 (18)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
Ascidia sp1	0,0 (26)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,0 (25)	0,0 (28)	0,0 (25)	0,0 (18)
Ascidia sp2	3,9 (5)	0,3 (17)	1,4 (9)	0,0 (16)	1,9 (9)	1,1 (12)	0,4 (17)	0,0 (18)
Vertebrata								
Actinopterygii								
postura de ovos de peixe	0,0 (26)	0,0 (26)	0,0 (35)	0,0 (16)	0,0 (25)	3,2 (8)	0,0 (25)	0,0 (18)
outros								
táxon não identificado	0,7 (41)	0,1 (49)	0,5 (53)	0,1 (30)	0,0 (2)	0,2 (43)	0,7 (36)	0,5 (41)