UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento

Lourianne Mangueira Freitas Santos

RESPOSTA DA CALCIFICAÇÃO DO CORAL *Montastraea cavernosa* (LINNAEUS, 1767) À HETEROTROFIA DURANTE EVENTO DE BRANQUEAMENTO

Salvador

2012

Lourianne Mangueira Freitas Santos

RESPOSTA DA CALCIFICAÇÃO DO CORAL *Montastraea cavernosa* (LINNAEUS, 1767) À HETEROTROFIA DURANTE EVENTO DE BRANQUEAMENTO

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia para a obtenção do Título de Mestre em Ecologia e Biomonitoramento

Orientador: Dr. Ruy Kenji Papa de Kikuchi

Co-orientadora: Dra. Marília de Dirceu Machado de Oliveira

Salvador

2012

Lourianne Mangueira Freitas Santos

RESPOSTA DA CALCIFICAÇÃO DO CORAL *Montastraea cavernosa* (LINNAEUS, 1767) À HETEROTROFIA DURANTE EVENTO DE BRANQUEAMENTO

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia para a obtenção do Título de Mestre em Ecologia e Biomonitoramento

---

Dr. Ruy Kenji Papa de Kikuchi (Orientador) - UFBA

Dr[a]. Zelinda Margarida de Andrade Nery Leão - UFBA

Dr[a]. Cristiane Francisca Costa - UFPB

Salvador, 20 de abril de 2012

Aos meus pais,

pelo amor e carinho incondicional.

AGRADECIMENTOS

A Deus;

Aos meus pais pelos valores ensinados, pela dedicação, pelo incentivo e apoio incondicional;

A Fábio, o futuro marido, pela infinita paciência, por compreender os meus momentos difíceis, por sempre apoiar as minhas decisões;

Ao CNPq pela concessão da bolsa;

Ao programa de Pós-graduação em Ecologia e Biomonitoramento pela minha formação;

A prof.ª Zelinda Leão e ao grupo RECOR por terem me recebido em 2009, ano de admissão no Mestrado;

A Ruy Kikuchi e Marília Oliveira pela orientação e confiança depositada em mim ao longo deste trabalho;

A professora Solange Peixinho† e Carla Menegola por terem aberto as portas do Laboratório de Biologia de Porifera-LABPOR para mim, e por isso estiveram presentes no início da minha vida acadêmica;

A minha segunda família, a família LABPOR e aos meus GRANDES AMIGOS, que SEMPRE estiveram presentes em vários momentos da minha vida:

A Júlio César e Murilo Bastos por compartilharem comigo os meus primeiros passos no LABPOR;

A Ueslei Lopes por compartilhar vários momentos alegres, de insegurança e incertezas sobre a vida e a universidade;

A Anaíra Lage e Cristiana Castello Branco por permitirem que entrasse em suas vidas e compartilhasse de grandes momentos;

A Camilla Souto pelo apoio em toda a minha vida “Mestrado” e pelas enriquecedoras conversas;

A Luciana Martins pelas enriquecedoras conversas, mas também pela crescente amizade, pelo ombro amigo e incontáveis caronas (necessárias e divertidas);

A Rosana Fernandes pela bela amizade e por ser a minha “fadinha”;

Aos novos integrantes do LABPOR: Alisson Santana, Ana Carolina Almeida, Karoline Rebello e Renato Guimarães, pelas divertidas conversas;

Ao estudante de Oceanografia Lucas Sarmento, ao estudante da Pós-graduação em Geologia Tiago Albuquerque, ao oceanógrafo Saulo Spanó e o estudante da Pós-graduação em Ecologia Miguel Loyola pelas coletas das colônias;

As alunas da Pós-graduação em Geologia Mayanne Oliveira e Mariana Medeiros pelo apoio no início do experimento;

As alunas da Graduação em Oceanografia, Clara Dourado e Lize Gonzaga pela companhia e enorme ajuda durante a execução do experimento;

A Miguel Loyola pela enorme ajuda e apoio durante a execução do experimento, como também pelas discussões relacionadas ao projeto;

Ao professor Eduardo Mariano pela ajuda com o *Software* R;

A Pérola Salles, estudante de Geologia, pelo auxílio no uso do Laboratório de Geologia;

A Jussara, secretária do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Biomonitoramento pela enorme disponibilidade em ouvir e ajudar;

Aos meus colegas do Mestrado;

E um muito obrigado a todas as pessoas que tive o grande prazer de conviver e que contribuíram para o meu crescimento pessoal e profissional.

Não importa onde você parou...
Em que momento da vida você cansou...
O que importa é que sempre é possível recomeçar.
Recomeçar é dar uma nova chance a si mesmo...
É renovar as esperanças na vida e, o mais importante...
Acreditar em você de novo.

...

Porque sou do tamanho daquilo que vejo, e não do tamanho da minha altura.
(Carlos Drummond de Andrade)

TEXTO DE DIVULGAÇÃO

Os corais escleractíneos mantém uma relação de simbiose com as zooxantelas do gênero *Symbiodinium*. Esta simbiose, além de conferir a cor aos corais, garante elementos essenciais para o crescimento de ambos. A calcificação é um processo de crescimento considerado dependente da fotossíntese e central na fisiologia dos corais. Este processo contribui para a formação de uma estrutura rígida, um dos ecossistemas mais diversos e produtivos, os recifes coralíneos.

Eventos de anomalias térmicas da superfície do mar, como também sedimentação, alteração na radiação solar, na salinidade e doenças, são condições que provocam a ruptura da relação simbiótica entre os corais e as zooxantelas. Esta ruptura, leva à perda pelos corais de suas zooxantelas e/ou de seus pigmentos fotossintetizantes, conferindo ao tecido dos corais uma coloração pálida ou transparente, deixando evidente o branco do seu esqueleto.

Sob tais condições, ou seja, sem a autotrofia promovida pela fotossíntese, os corais alimentam-se através da via heterotrófica, capturando alimento do meio, sendo assim considerados animais politróficos. Considerando o atual cenário de alterações climáticas em torno do globo, que tem provocado o aumento da frequência de eventos mais severos de branqueamento, o conhecimento do papel desempenhado pela heterotrofia na calcificação dos corais durante os eventos de branqueamento torna-se prioritário. Para compreender tal processo, a espécie *Montastraea cavernosa* (Scleractinia, Faviidae) foi escolhida como modelo neste trabalho, cujo objetivo foi analisar o efeito da alimentação sobre a taxa de calcificação do coral durante o evento de branqueamento, avaliando se a heterotrofia pode ser um mecanismo alternativo ao crescimento desta espécie de coral.

Para responder a esta questão, foi realizado um experimento manipulativo em laboratório, com período de alimentação de oito semanas. Vinte e quatro colônias entre 3-8cm de diâmetro foram coletadas, aclimatadas durante 60 dias, com sua base coberta por massa epóxi, atóxica, para evitar o crescimento de algas. As colônias foram pesadas através da técnica do peso flutuante, separadas por classes de tamanho e através de sorteio, distribuídas em quatro aquários, dois sob condição controle a 26±0.2ºC (“tratamento 26°C”), um com alimento e outro sem alimento e dois a 30±0.2ºC (“tratamento 30°C”), um com alimento e outro sem alimento). O período de

alimentação teve início com o branqueamento das colônias do “tratamento-30°C”. Naúplios de *Artemia salina* foram disponibilizados duas vezes por semana. A taxa de calcificação foi aferida uma vez por semana, através da técnica do peso flutuante, durante todo o experimento.

O resultado deste experimento mostrou que a taxa de calcificação das colônias não diferiu entre as colônias branqueadas e não branqueadas, mas foi diferente entre aquelas que receberam alimento e as que não receberam alimento. Dessa maneira, na presença do alimento, independente da condição de branqueamento, as colônias apresentaram menor taxa de calcificação. No entanto, com relação ao aspecto tecidual, quanto a sua espessura e coloração, não houve diferença entre as colônias saudáveis, mantidas a 26°C, alimentadas e não alimentadas. Contudo, as colônias branqueadas e alimentadas apresentaram tecido mais espesso ou mais volumoso do que as colônias branqueadas e não alimentadas. Este resultado pode ser consequência de uma realocação de energia, no qual os corais potencializam o crescimento tecidual, ao invés do esquelético.

Portanto, fica evidente a importância da heterotrofia na fisiologia dos corais branqueados, pois confere a estes, condições de recuperar-se do branqueamento. Dessa maneira, é esperado que as espécies que sejam capazes de articular a aquisição autotrófica e heterotrófica, tenham uma maior chance de se restabelecerem. Na presença do alimento, corais branqueados podem adquirir os nutrientes necessários, e desta forma garantir a manutenção das reservas energéticas (lipídios, carboidratos e proteínas), que contribuirão para a sobrevivência dos corais quando estes estiverem sob condições adversas, como branqueamento.

RESUMO

Este trabalho investigou o efeito da alimentação e da temperatura sobre a calcificação do coral escleractíneo *Montastraea cavernosa*. Colônias entre 3-8 cm de diâmetro foram coletadas no arco costeiro de recifes de Abrolhos e mantidas por oito semanas sob duas condições de temperatura, 26±0,2°C e 30±0,2°C, e dois regimes de alimentação: alimentado com naúplios de *Artemia salina*, duas vezes por semana, e não alimentado. A taxa de calcificação foi obtida a partir da técnica do peso flutuante, tendo a pesagem das colônias ocorrido uma vez na semana. A heterotrofia não potencializou a calcificação dos corais, branqueados ou não branqueados, mas contribuiu para o aumento tecidual das colônias do coral *M. cavernosa*, possibilitando a acumulação das reservas energéticas dos corais branqueados, promovendo uma maior capacidade destes em recuperar-se do branqueamento. O resultado encontrado neste trabalho evidencia a importância da heterotrofia para o desenvolvimento tecidual.

Palavras-chave: Calcificação, heterotrofia, branqueamento de coral, peso flutuante, resiliencia

ABSTRACT

The present study investigated the effects of feeding and temperature on the calcification of the scleractinian coral *Montastraea cavernosa*. Colonies between 3-8 cm were collected in the coastal arc of reefs of the Abrolhos region and kept for eight weeks under two temperature conditions, 26°C and 30°C and two feeding diets, fed with *Artemia salina* nauplii, twice a week and unfed. Calcification rates were obtained using the buoyant weight technique, with the colonies weighted once a week. Feeding did not influence the growth of either bleached or unbleached coral, but, the food, a major source of carbon, contributed to the growth of muscular tissue and maintenance of energy reserves of bleached corals, promoting the resilience of the species to bleaching.

Key-words: *Calcification, heterotrophic, coral bleaching, buoyant weight, resilience*

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 – Mapa da região do Parque Nacional Marinho de Abrolhos: a) destaque para o recife Pedra de Leste; b) desenho esquemático de um chapeirão e fotografias ilustrando as formas assumidas pelas colônias de *M. cavernosa* no topo do chapeirão ou em ambiente com alta luminosidade e na parede do chapeirão, onde a luminosidade é reduzida.....19

FIGURA 2 – Esquema do sistema de banho termostático**.** **A**: base de madeira que suporta as duas lâmpadas tubo florescente, **B**: aquário de 60l, **C**: aquário de 20l, **D**: bomba de 650l/h, **E**: aquecedor conectado a um termostato e a um sensor de temperatura.....20

FIGURA 3 – Desenho experimental – Tratamentos: temperatura (26±0,2°C e 30±0,2°C) e alimentação (Alim= Alimentado, N_Alim= Não alimentado). As classes das colônias de *Montastraea cavernosa* foram divididas entre os tratamentos: temperatura e alimentação e mantidas durante onze semanas.....21

FIGURA 4 - Diagrama exibindo o peso inicial das colônias (as diferentes classes de tamanho) *versus* o ganho de peso ao final do período de alimentação.....23

FIGURA 5 – Curva do percentual de crescimento médio acumulado das colônias de *M. cavernosa* durante o período de alimentação e branqueamento; S_nAlim: saudáveis e não alimentadas, S_Alim: saudáveis e alimentados, B_nAlim: branqueadas e não alimentadas, B_Alim: branqueadas e alimentadas.....24

FIGURA 6 – Comparação do crescimento médio (% d^{-1}) do coral *Montastraea cavernosa* sob as condições de temperatura (branq: colônias branqueadas, n_branq: colônias não branqueadas) e alimentação (alim: colônias alimentadas, n_alim: colônias não alimentadas) durante o período de alimentação de oito semanas.....26

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 – Resultado da ANOVA-*two way* – teste do efeito da alimentação sobre a calcificação do coral *M. cavernosa*; P<0,05.....25

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO 15

2 MATERIAL E MÉTODO 19

2.1 Delineamento Experimental 19

2.2 Alimentação e Medida da Calcificação 21

2.3 Análise Estatística 22

3 RESULTADOS 22

3.1 Alimentação e Medida da Calcificação 22

4 DISCUSSÃO 26

REFERÊNCIAS 32

APÊNDICE

A-DETALHE DOS TENTÁCULOS CAPTURANDO CISTOS DE *Artemia salina* (LINNAEUS, 1758)

B – DETALHE DO ASPECTO (ESPESSURA DO TECIDO) DA S COLÔNIAS BRANQUEADAS E ALIMENTADAS (Aquário C) NA SÉTIMA SEMANA DE ALIMENTAÇÃO

C – DETALHE DO ASPECTO (ESPESSURA DO TECIDO) DA S COLÔNIAS BRANQUEADAS E NÃO ALIMENTADAS (Aquário D) NA SÉTIMA SEMANA DE ALIMENTAÇÃO

Journal of Experimental Marine Biology and Ecology

Resposta da calcificação do coral *Montastraea cavernosa* (Linnaeus, 1767) à heterotrofia durante evento de branqueamento

L.M. Freitas [a,b*], R. K.P. Kikuchi [a,b], M.D.M. Oliveira [b]

[a] Programa de Pós-graduação em Ecologia e Biomonitoramento, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, R. Barão de Jeremoabo, s/n, Ondina, Salvador-BA, Brasil. CEP: 40170-115

[b] Laboratório de Recifes de Corais e Mudanças Globais, Instituto de Geociências, Universidade Federal da Bahia, R. Barão de Jeremoabo, s/n, Ondina, Salvador-BA, Brasil. CEP: 40170-020

E-mails: lourianne.freitas@gmail.com, kikuchi@ufba.br, mdmo@uol.com.br

*Autor para correspondência

1. INTRODUÇÃO

Os corais pétreos ou escleractíneos contribuem para a formação de um dos ecossistemas mais diversos e produtivos, os recifes coralíneos (Hoegh-Guldberg, 1999; Hughes *et al.*, 2003; Moberg e Folke, 1999; Wild *et al.*, 2011). Os recifes, com o auxílio dos corais pétreos, formam uma estrutura rígida, que dentre outros serviços ecológicos, fornece um ambiente heterogêneo que abriga uma ampla diversidade de animais, além de auxiliar na proteção da linha de costa (Moberg e Folke, 1999; Weis e Allemand, 2009).

A alta produtividade atribuída aos recifes coralíneos é consequência da relação simbiótica com as microalgas, chamadas de zooxantelas, do gênero *Symbiodinium*, que ao fixarem o dióxido de carbono (CO_2), através da fotossíntese, disponibilizam nutrientes necessários ao desenvolvimento do coral. Por seu turno, os metabólitos excretados por estes são utilizados pelas zooxantelas para suplementar seu metabolismo (Borell e Bischof, 2008; Hennige *et al.*, 2009; Hoegh-Guldberg, 1999).

Além dos fotoassimilados – produtos oriundos da fotossíntese – a simbiose mantida com as zooxantelas (Houlbrèque *et al.*, 2004), confere a cor aos corais (Venn *et al.*, 2006). A ruptura desta relação leva ao fenômeno de branqueamento, que está associado à perda pelos corais de suas algas simbiontes (Baker, 2001; Rodrigues e Grottoli, 2006; Weis e Allemand, 2009) e/ou de seus pigmentos fotossintetizantes (Iglesias-Prieto *et al.*, 1992; Venn *et al.*, 2006; Warner *et al.*, 1999).

Este fenômeno tem sido bem documentado desde a década de 1980 (Glynn *et al.,* 2001), estando relacionado a alterações da temperatura da água do mar, radiação solar (Brown, 1997), ou uma combinação de ambas (Rodrigues e Grottoli, 2006), doenças (Brown, 1997), sedimentação (Costa *et al.,* 2004) e salinidade (Porter *et al.,* 1989). Dentre estes fatores, as alterações térmicas têm alcançado posição de destaque na literatura. Tais fatores, ao promoverem a ruptura da relação simbiótica entre os corais e as zooxantelas impedem a obtenção do carbono autotrófico das algas. No entanto, os corais são considerados animais politróficos (Colombo-Pallotta *et al.,* 2010; Goreau *et al.,* 1971; Hii *et al.,* 2009; Houlbrèque *et al.,* 2004; Houlbrèque e Ferrier-Pagès, 2009;Palardy *et al.,* 2005), adquirindo nutrientes através da autotrofia e da heterotrofia. Esta última é um mecanismo de manutenção dos corais, principalmente quando o carbono fotossintético está indisponível, como por exemplo, em áreas mais profundas (Ferrier-Pagès *et al.,* 2003) ou com elevada turbidez (Houlbrèque *et al.,* 2004; Palardy *et al.,* 2008) e durante os eventos de branqueamento (Borell e Bischof, 2008; Borell *et al.,* 2008; Grottoli *et al.,* 2006; Palardy *et al.,* 2008; Tolosa *et al.,* 2011). A heterotrofia, além de fornecer recursos energéticos ricos em carbono, contribui para a aquisição de elementos essenciais, como nitrogênio (Borell e Bischof, 2008; Borell *et al.,* 2008) e fósforo (Houlbrèque *et al.,* 2003; Houlbrèque *et al.,* 2004; Houlbrèque e Ferrier-Pagès, 2009; Palardy *et al.,* 2008), para ambos, corais e zooxantelas.

O conhecimento do papel da heterotrofia no processo de calcificação dos corais branqueados ainda é bastante incipiente na literatura sobre ecologia dos recifes coralíneos. Estudos que envolvam análise das reservas energéticas, como lipídios, proteínas (Tolosa *et al.,* 2011) e carboidratos (Grottoli *et al.,* 2006; Houlbrèque e Ferrier-Pagès, 2009; Rodrigues e Grottoli, 2007), da taxa de eficiência fotossintética e da ingestão de alimento (Borell e Bischof, 2008; Borell *et al.,* 2008; Grottoli *et al.,* 2006; Houlbrèque e Ferrier-Pagès, 2009), além da análise dos isótopos estáveis de carbono-$\delta^{13}C$ (Grottoli e Wellington, 1999; Grottoli, 2002; Teece *et al.,* 2011; Tolosa *et al.,* 2011) e oxigênio-$\delta^{18}O$ (Porter *et al.,* 1989; Reynaud-Vaganay *et al.,* 2001), mensurados no tecido e no esqueleto do coral, provavelmente ajudarão a elucidar tal processo.

A maioria dos experimentos realizados em aquários estudando a relação da heterotrofia e o crescimento dos corais indica que a heterotrofia incrementa tanto o crescimento do esqueleto (na forma de extensão linear ou calcificação) como do tecido dos corais,

podendo alcançar 30% de aumento nos corais ramificados (Ferrier-Pagès *et al.*, 2003). Isso ocorre no caso da redução da luz incidente sobre eles (Ferrier-Pagès *et al.*, 2003; Hoogenboom *et al.*, 2010; Houlbrèque *et al.*, 2003; Houlbrèque e Ferrier-Pagès., 2009), e também durante o branqueamento dos corais (Colombo-Pallotta *et al.*, 2010; Palardy *et al.*, 2008). Apenas Grottolli (2002) observou resultado inverso promovido pelo incremento da alimentação, onde encontrou crescimento menor em colônias que receberam maior quantidade de alimento, sugerindo que os processos esqueléticos e metabólicos são desvinculados nos corais. Por sua vez, Colombo-Pallotta *et al*. (2010) ao submeterem colônias saudáveis de *Montastraea faveolata* (Ellis & Solander, 1786) a incubação com glicerol, observaram um crescimento esquelético negativo, e atribuíram este resultado a uma realocação de energia, no qual o coral investiria a energia adquirida no crescimento tecidual.

A calcificação, processo central para o desenvolvimento dos corais, é um dos principais indicativos sobre a saúde dos mesmos, ou de quão resiliente é o ecossistema recifal (Weis e Allemand, 2009). A capacidade de recuperação aos estresses sofridos pelos corais está relacionada a um ajuste na aquisição de subsídios energéticos. Esta competência é espécie-específica, e segue na direção das espécies com alta plasticidade trófica, ou seja, daquelas que, sob as adversidades do meio, como eventos de branqueamento, utilizam as fontes heterotróficas de carbono para se restabelecerem (Borell e Bischof, 2008; Borell *et al.*, 2008; Grottoli *et al.*, 2006; Teece *et al.*, 2011; Tolosa *et al.*, 2011).

Considerando o atual cenário de alterações climáticas em torno do globo, levando ao aumento da frequência de eventos mais severos de branqueamento, é prioritário o conhecimento sobre o papel desempenhado pela heterotrofia na calcificação dos corais durante os eventos de branqueamento. A compreensão desse processo ajudará a identificar as espécies que apresentam esta plasticidade trófica, uma vez que os recifes de corais poderão sofrer mudanças quanto à composição das espécies (Grotolli *et al.*, 2006), levando a alterações em toda dinâmica recifal, em favor das espécies mais resilientes.

A qualidade “resiliente” atribuída a uma espécie considera, não apenas a sua plasticidade trófica, mas também sua capacidade de dispersão, que é relacionada à diversidade genética e a conectividade (Goodbody-Gringley *et al.*, 2011; Nunes *et al.*, 2009;). O tipo de reprodução (*broadcast spawner*), no qual ambos os gametas são

liberados e fertilizados na coluna d'água, permitiu que a espécie gonocórica, *Montastraea cavernosa* (Linnaeus, 1767), tornar-se comum nos recifes de todo o Atlântico (Goodbody-Gringley *et al.*, 2011; Nunes *et al.*, 2009), onde é uma das poucas espécies que são encontradas em um intervalo de 3-91m de profundidade (Lesser *et al.*, 2010; Reed, 1985). Segundo Fitt e Warner (1995), estudando espécimes da Florida, ela possui grande tolerância a variações térmicas na água do mar, e o estudo de Leão *et al*. (2008) mostra que em termos gerais, na costa da Bahia, esta afirmativa é válida. Contudo, na Baía de Todos-os-Santos (BTS), Marocci (2007) observou que esta espécie branqueia com frequência, na ausência de anomalias térmicas e Miranda *et al*. (no prelo) mostraram que esta espécie está entre as que mais branqueiam nos Recifes das Caramuanas (contíguos à BTS). Devido à plasticidade fenotípica, os espécimes de *M. cavernosa* apresentam uma variedade de cor (Kelmanson e Matz, 2003), além do alto grau de polimorfismo (Amaral, 1994: Budd *et al.*, 2010), mudando sua forma maciça/hemisférica para plana/incrustante à medida que a profundidade aumenta e a luminosidade reduz-se (Lesser *et al.*, 2010), desta forma, potencializando a absorção de luz em baixas irradiâncias (Lesser *et al*. 2000; Wyman *et al.*, 1987).

Com o aumento da profundidade, as colônias de *M. cavernosa* reduzem as taxas fotossintéticas, assim como também alteram o regime autotrófico para o regime heterotrófico (Lesser *et al*., 2010). O somatório destas características culmina em uma espécie que se adapta bem a ambientes tão diversos quanto à disponibilidade de luz e, consequentemente, a diferentes regimes de nutrição, ou seja, autotrofia *versus* heterotrofia. Colônias de *M. cavernosa* tem papel secundário nas porções mais iluminadas dos recifes de Abrolhos, sendo bastante frequente nas paredes dos chapeirões (Leão *et al.*, 2008; Meirelles, 2009; Segal e Castro, 2011) e em recifes que estão mais próximos da costa, ou seja, em locais com luminosidade reduzida, devido à alta turbidez e posição no recife. E na Baía de Todos-os-Santos é a principal construtora dos recifes (Cruz *et al.*, 2009).

Assim, sua importância na construção de recifes, à sua versatilidade trófica e variabilidade nas respostas às anomalias térmicas, fizeram da espécie *Montastraea cavernosa* (Scleractinia, Faviidae) o modelo neste trabalho, cujo objetivo foi analisar, sob condições de laboratório, o efeito da alimentação sobre a taxa de calcificação do coral durante o evento de branqueamento, avaliando se a heterotrofia pode ser um mecanismo alternativo ao crescimento desta espécie de coral.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Delineamento Experimental

Colônias de *M. cavernosa* foram coletadas no Recife Pedra de Leste, no arco costeiro dos recifes de Abrolhos [17,77558S e 39,05038 W] (Fig. 1) a 5m de profundidade. No total, 24 colônias entre 3-8cm de diâmetro foram removidas do substrato, acondicionadas individualmente em sacos plásticos, contendo água do mar, e transportadas para o laboratório. No laboratório, as colônias foram transferidas para dois aquários de 60L, contendo água salina sintética, que foi aerada constantemente através de duas bombas de 650l/h. A temperatura de 26 ± 0,2°C, considerada condição controle, foi mantida através de um aquecedor, conectado a um termostato e um sensor de temperatura. Sob tais condições, as colônias permaneceram por um período de dois meses. Esse período constituiu o período de aclimatação, no qual as colônias foram submetidas a uma intensidade luminosa constante (1000 ± 28 lux, medida realizada com um luxímetro) e sem oferta de alimento.

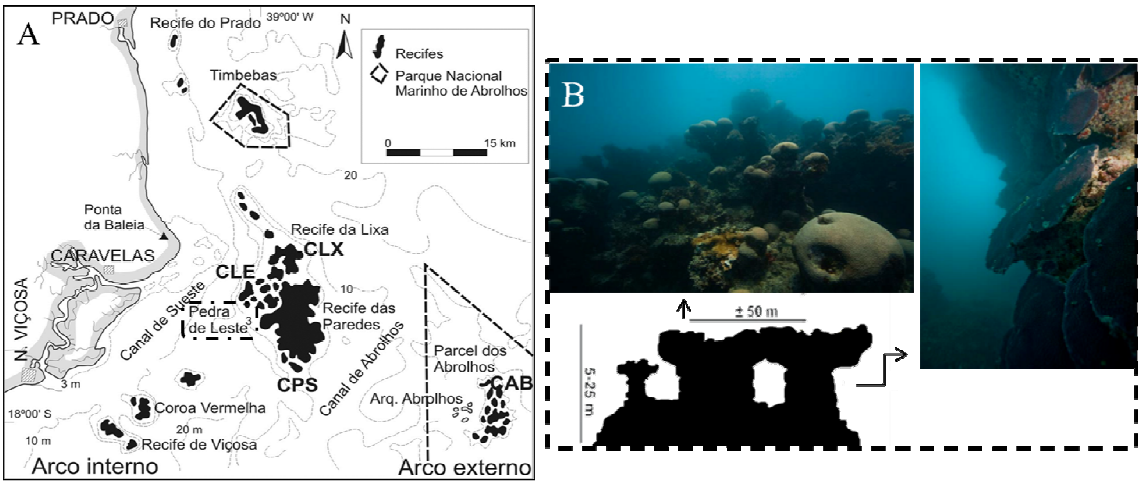

Fig.1. Mapa da região do Parque Nacional Marinho de Abrolhos: a) destaque para o recife Pedra de Leste (Fonte: Leão e Kikuchi, 2000): b) desenho esquemático de um chapeirão (Fonte: Leão *et al*., 2003) e fotografias ilustrando as formas assumidas pelas colônias de *M. cavernosa* no topo do chapeirão ou em ambiente com alta luminosidade e na parede do chapeirão, onde a luminosidade é reduzida (Fonte: Meirelles, 2009).

O período de aclimatação permite que as colônias recuperem-se do estresse sofrido durante a sua coleta e o transporte. Há um dissenso na literatura quanto à extensão deste

período, tendo o período mínimo de uma semana (Rodolfo-Metalpa *et al.,* 2008) e máximo de quatro semanas (Ferrier-Pagès *et al.,* 2003). No presente trabalho, as colônias de *M. cavernosa* foram mantidas por dois meses em aclimatação, a fim de garantir o pleno reestabelecimento das mesmas. O valor de 26°C atribuído à condição controle foi escolhido em função da média climatológica (25,7°C) da região de Abrolhos entre os anos de 1973-2005 (Leão *et al.,* 2008).

Durante o período de aclimatação, houve a renovação semanal da água salina sintética dos dois aquários. Os parâmetros químicos da água, permaneceram constantes (< 0,1 ppm NO_2, NO_3 e PO_4 ; 2,2-2.8mq/l de alcalinidade; 8.2-8.4 pH; 450-500 ppm Ca^{+2} ; 8 ppm O_2), não havendo qualquer mudança quanto a cor e a espessura do tecido. Após este período, as colônias foram pesadas (Balança Eletrônica de Precisão, modelo AL-Marte®, com precisão 0,001g) através da técnica do peso flutuante (Jokiel *et al.,* 1978), no qual foram observadas quatro classes de tamanho: **I.** 6.558-10.282g (quatro colônias) / **II.** 12.155-13.000g (quatro colônias) / **III.** 16.862-36.682g (doze colônias) / **IV.** 48.309-67.608g (quatro colônias). Através de sorteio, as colônias de cada classe foram distribuídas em quatro aquários, em um sistema de banho termostático (Fig. 2), dois sob condição controle a 26±0.2ºC (com e sem alimento) e dois a 30±0.2ºC (com e sem alimento), tendo cada aquário recebido seis colônias (Fig. 3). A fim de evitar o crescimento de algas, uma massa epoxi (subaquática e atóxica) foi usada para cobrir a base de cada colônia.

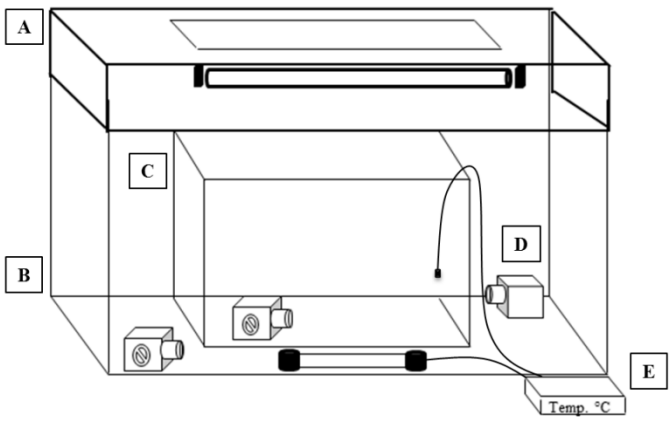

Fig. 2. Esquema do sistema de banho termostático**.** **A**: base de madeira que suporta as duas lâmpadas tubo florescente, **B**: aquário de 60l, **C**: aquário de 20l, **D**: bomba de 650l/h, **E**: aquecedor conectado a um termostato e a um sensor de temperatura.

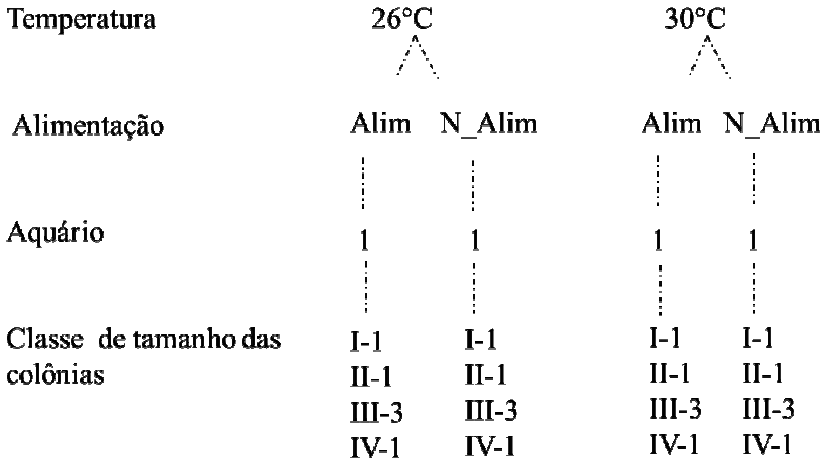

Fig. 3. Desenho experimental – Tratamentos: temperatura (26±0,2°C e 30±0,2°C) e alimentação (Alim= Alimentado, N_Alim= Não alimentado). As classes das colônias de *Montastraea cavernosa* foram divididas entre os tratamentos: temperatura e alimentação e mantidas durante onze semanas.

O sistema de banho termostático era composto por um aquário de 60 l, um aquário de 20 l, três bombas 650l/h e um aquecedor de 300 W, conectado a um sensor de temperatura. O fotoperíodo de 12 h de iluminação, com intensidade luminosa de 1000 ± 28 lux, foi provido por duas lâmpadas de tubo fluorescente, azul actínica e branca de 15 W e 10.000K (Oliveira *et al.*, 2008). A água salina sintética usada durante todo o experimento foi preparada com água obtida através do sistema de osmose reversa e sal Coral Pro-Red Sea, a 36 PSU e pH 8.4.

Para que as colônias branqueassem, provocou-se um aumento de 1ºC na temperatura da água a cada dois dias até alcançar 30±0,2ºC, temperatura que foi mantida constante em todo o período de alimentação. Os primeiros indícios de branqueamento das colônias, com o tecido apresentando a cor pálida, foram observados após seis dias com a temperatura a 30±0,2°C.

2.2 Alimentação e medida da calcificação

A fonte de alimento utilizada foram naúplios de *Artemia salina* (Linnaeus, 1758) (Borell e Bischof, 2008; Borell *et al.*, 2008; Hii *et al.*, 2009; Houlbrèque *et al.*, 2003; Houlbrèque *et al.*, 2004; Muscatine *et al.*, 1989; Orejas et al. 2011; Rodolfo-Metalpa *et al.*, 2008; Tolosa *et al.*, 2011; Tsounis *et al.*, 2010). A alimentação de todas as colônias

do coral *Montastraea cavernosa* (Apêndice A), no tratamento "alimentação", teve início logo após o branqueamento das colônias do tratamento "temperatura-30°C". Os naúplios de *Artemia salina* foram introduzidos nos aquários, duas vezes por semana (aproximadamente 2,8 x 10^2 organismos L^{-1}), onde permaneceram por 14 horas (17-7h) nos aquários. Todo o volume de água utilizado em cada aquário, tanto da água salina sintética quanto da água doce que ficava entre os aquários de 60l e 20l, era renovado nos dias seguintes à alimentação. A limpeza da base de todas as colônias, feita também no dia seguinte à alimentação, foi realizada para evitar a proliferação de algas nos aquários de ambos os tratamentos.

O período de alimentação durou oito semanas, no qual as medidas de calcificação foram feitas no mesmo período através da técnica do peso flutuante, um dia após a segunda alimentação. Para calcular a taxa de crescimento das colônias, o peso do epóxi de cada colônia foi subtraído dos valores dos pesos inicial e final. Dessa forma, o ganho relativo de peso pelas colônias foi obtido através da equação derivada do trabalho original de Ferrier-Pagès et al. (2003) por Orejas et al. (2011):

$$G_t = 100 \times M_{t+1} - M_t / M_t (T_{t+1} - T_t)$$

onde M_{t+1} e M_t são os pesos (em g) final e inicial, respectivamente, e T_{t+1} e T_t. são a data do término e a data inicial do período de alimentação.

2.3 Análise estatística

O efeito da temperatura e alimentação sobre a calcificação do coral *Montastraea cavernosa* foi testado usando uma ANOVA two-way. A homocedasticidade, principal premissa nas análises de variância (Crawley, 2007), foi verificada através do Bartlett's test, que é um teste sensível a não normalidade dos dados. Desta forma, o resultado obtido (*Bartlett's K-squared* = 0.4118, *df* = 1, *P* = 0.521), demonstra a normalidade e homocedasticidade dos dados. O *software* R (com RStudio™) e o IBM SPSS *Statistics* 20 foram usados na realização das análises e dos gráficos deste trabalho.

3. RESULTADOS

3.1. Alimentação e medida da calcificação

A partir do sorteio, as colônias das quatro classes de tamanho foram aleatorizadas nos quatro aquários dos tratamentos, temperatura e alimentação. O peso inicial das colônias não influenciou na taxa de calcificação relativa das colônias em ambos os tratamentos (Fig. 4).

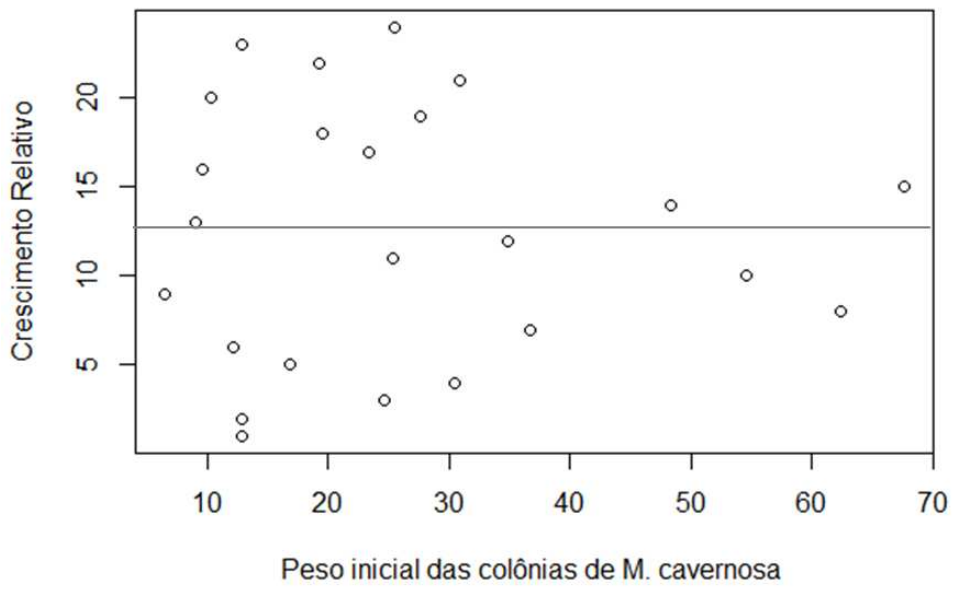

Fig. 4. Diagrama exibindo o peso inicial das colônias (as diferentes classes de tamanho) *versus* o ganho de peso ao final do período de alimentação.

A semana seguinte à aclimatação (“Início_peso”) até o início do período da alimentação (“Semana 1”), as colônias foram pesadas a fim de analisar o comportamento da calcificação ao longo deste período, tendo para ambos os tratamentos (temperatura e alimentação), as colônias demonstrado ganho de peso (Fig. 5). Desde o início do branqueamento (“Pre-1”) observou-se, a partir da curva do percentual de crescimento médio acumulado (Fig. 5), que as colônias branqueadas e não alimentadas (B_nAlim) permaneceram com taxa de calcificação ascendente, enquanto as colônias branqueadas e alimentadas (B_Alim) tiveram comportamento inverso. Tal comportamento persistiu com o avanço do período de alimentação, tendo as colônias branqueadas e alimentadas reduzido a sua taxa de calcificação abaixo do valor das colônias branqueadas e não alimentadas.

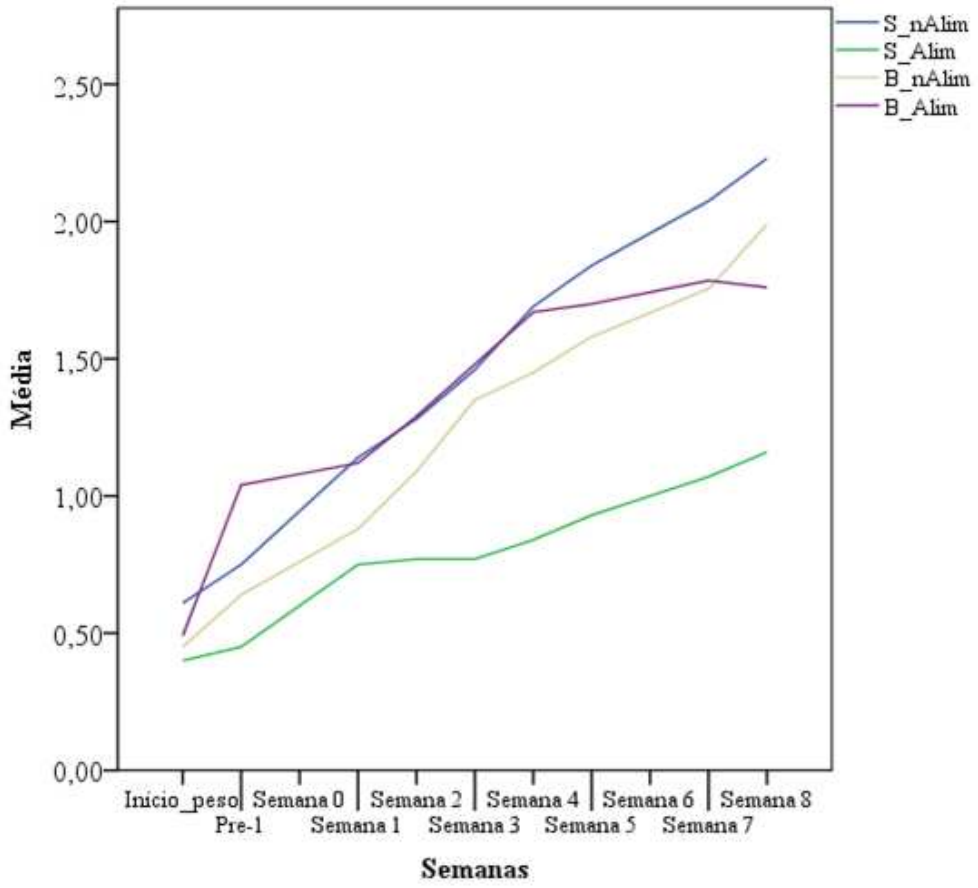

Fig.5. Curva do percentual de crescimento médio acumulado das colônias de *M. cavernosa* durante o período de alimentação e branqueamento; S_nAlim: saudáveis e não alimentadas, S_Alim: saudáveis e alimentados, B_nAlim: branqueadas e não alimentadas, B_Alim: branqueadas e alimentadas.

Já entre as colônias saudáveis, àquelas que não receberam alimento (S_nALim) obtiveram ganho de peso superior ao das demais colônias dos tratamentos temperatura e alimentação. Para as colônias saudáveis que receberam alimento (S_Alim), houve a queda e estabilização do ganho de peso, logo após a semana que o alimento foi inserido, porém retomaram o crescimento na terceira semana do período de alimentação.

As colônias branqueadas e alimentadas, após um período de queda e estabilização, consequência do início do período de alimentação, retomaram o crescimento, obtendo uma taxa de calcificação próxima ao das colônias saudáveis e não alimentadas. Comparando as taxas de calcificação, as colônias que não receberam alimento, demonstraram valores de calcificação bastante próximos. A taxa de calcificação das

colônias branqueadas alimentadas foi de 0,011±0,005 %.dia^{-1} (média±erro padrão) e para as não alimentadas foi de 0,021±0,006 %.dia^{-1}. Os corais saudáveis e alimentados calcificaram 0,009±0,002 %.dia^{-1}, enquanto os não alimentados calcificaram a uma taxa de 0,022±0,004 %.dia^{-1}.

O resultado da ANOVA *two-way* (Tabela 1) mostra que a taxa de calcificação das colônias branqueadas e das não branqueadas não diferiram significativamente (F=0.0423, *P*=0.83907) ao passo que o alimento foi o fator que influenciou a calcificação das colônias de *M. cavernosa* (*F*= 6.7601, *P*= 0.01713), não havendo interação entre as variáveis branqueamento e alimentação (*F*=0.2348, *P*=0.63181).

Tabela 1

Resultado da ANOVA-*two way* – teste do efeito da alimentação sobre a calcificação do coral *M. cavernosa*; P<0,05.

	df	*F*	*P*
Alimento	1	6.7601	0,01713*
Branqueamento	1	0,0423	0,83907
Alimento*Branqueamento	1	0,2348	0.63181
Resíduos	20		

Comparando as colônias alimentadas, o valor médio da calcificação foi superior para as colônias branqueadas, enquanto que para as colônias não alimentadas, o crescimento médio foi maior para as colônias saudáveis (Fig. 6). Embora as colônias branqueadas e não alimentadas tenham apresentado uma taxa de calcificação maior, o tecido destas colônias apresentou-se bastante retraído (Apêndice C), condição oposta ao que foi observado no tecido das colônias branqueadas e alimentadas (Apêndice B), durante as oito semanas de alimentação.

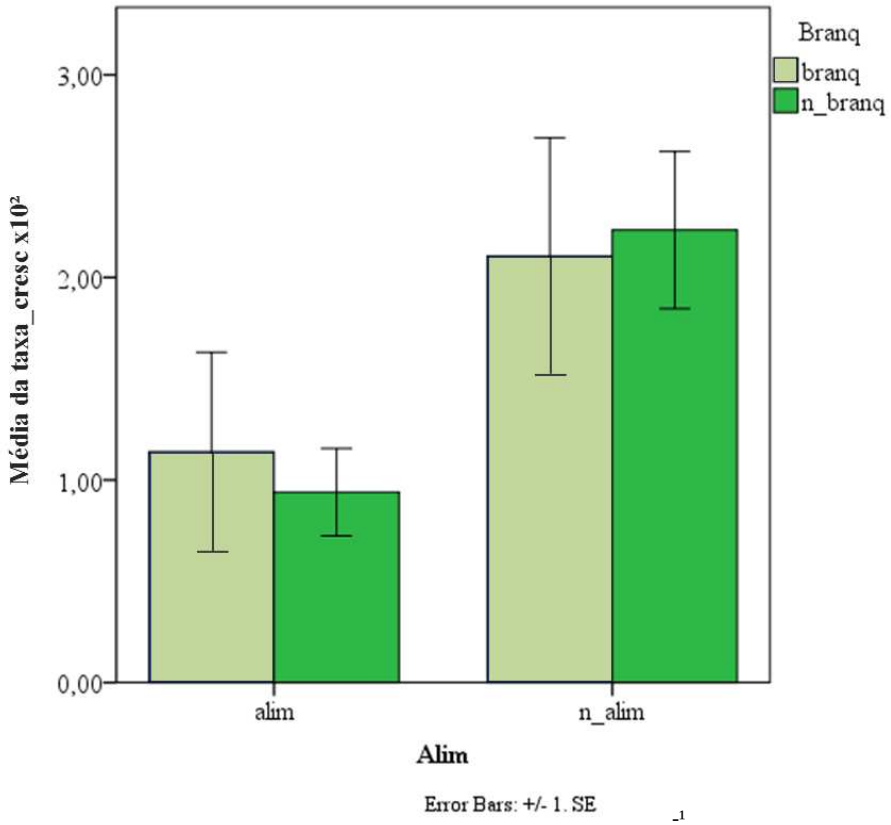

Fig. 6. Comparação do crescimento médio (% d^{-1}) do coral *Montastraea cavernosa* sob as condições de temperatura (branq: colônias branqueadas, n_branq: colônias não branqueadas) e alimentação (alim: colônias alimentadas, n_alim: colônias não alimentadas) durante o período de alimentação de oito semanas.

Durante as oito semanas do período de alimentação foram registradas duas perdas no grupo das colônias branqueadas e não alimentadas. O tecido destas colônias, durante este período, mostrou-se sempre retraído, com perda periférica de tecido nas demais colônias do grupo. Por seu turno, as colônias branqueadas e alimentadas, apresentaram-se, durante todo o período de alimentação, com o tecido mais espesso ou volumoso. A taxa de consumo dos naúplios de *Artemia salina* foi maior para as colônias branqueadas do que para as colônias saudáveis, fato observado a partir de uma estimativa visual da quantidade restante dos naúplios de *Artemia salina* no momento da troca da água, depois de decorrido 14 horas de alimentação.

4. DISCUSSÃO

Este estudo investigou o efeito da heterotrofia sobre a calcificação do coral *Montastraea cavernosa* (Linnaeus, 1767) durante o período de branqueamento. Experimentos *in situ*,

mostraram que as colônias desta espécie branquearam quando a temperatura da água do mar oscilou entre 27ºC e 30ºC, e permaneceu nesta condição por um período de três a seis meses (Marocci, 2007). O resultado obtido no presente trabalho mostra que no curto prazo (oito semanas) no qual as colônias foram submetidas a um intenso e constante estresse térmico, uma vez que a temperatura não arrefecia à noite, a alimentação não potencializou a calcificação das colônias branqueadas (Fig. 6). Este foi um resultado contrário ao encontrado por Colombo-Pallotta *et al*. (2010), que submeteram colônias branqueadas de *Montastraea faveolata* (Ellis & Solander, 1786) a incubação com glicerol, oxigênio e ambos, concluindo que para os corais branqueados, o glicerol aumenta a taxa de calcificação. Embora as colônias branqueadas e não alimentadas tenham demonstrado desenvolvimento esquelético superior ao das colônias branqueadas e alimentadas (Fig. 6), a espessura do tecido das colônias alimentadas foi maior (Apêndice B) do que o das colônias não alimentadas (Apêndice C).

Durante todo o período no qual as colônias permaneceram branqueadas, o tecido das colônias não alimentadas apresentou-se de forma retraída, acompanhada de perda tecidual periférica de algumas colônias, incluindo também perda total de duas colônias na quarta e na última semana do período de alimentação. A retração tecidual das colônias branqueadas e não alimentadas deve-se justamente à ausência das zooxantelas. Isto ocorre porque os corais perdem a sua capacidade de sintetizar lipídios (Bachok *et al.,* 2006; Teece *et al.,* 2011) e reduzem a produção de proteínas, uma vez que o carbono advindo dos fotoassimilados são incorporados aos ácidos graxos e aos aminoácidos (Muscatine e Cernichiare, 1969), respectivamente. Sem as zooxantelas, os corais perdem também a capacidade de reabsorver o nitrogênio, pois as zooxantelas reciclam a amônia, produzida pelo catabolismo do coral (Borell e Bischof, 2008), disponibilizando o nitrogênio, elemento importante para a formação do grupamento amino.

Desta maneira, na ausência dos fotoassimilados e de uma fonte heterotrófica de carbono e nitrogênio, as colônias branqueadas provavelmente exauriram suas reservas lipídicas (Bachok *et al.,* 2006; Borell *et al.,* 2008; Rodrigues e Grottoli, 2007; Tolosa *et al.,* 2011), e proteicas (Borell e Bischof, 2008; Borell *et al.,* 2008; Rodriges e Grottoli, 2007; Tolosa *et al.,* 2011), através do processo oxidativo, a fim de possibilitar a deposição de cálcio em seu esqueleto, uma vez que a energia necessária para o crescimento esquelético dos corais, advém da energia armazenada no tecido (Ferrier-

Pagès *et al.*, 2003; Houlbrequè e Ferrier-Pagès, 2009). Com isso, e sem qualquer fonte externa de carbono e nitrogênio, as colônias branqueadas não tiveram a possibilidade de reestabelecer suas reservas de hidrocarbonetos e aminoácidos, unidades básicas para a construção das biomoléculas, os lipídios e proteínas, tendo a contínua oxidação das suas reservas, culminado na retração e perda progressiva do tecido das mesmas.

Experimento realizado por Tolosa *et al.*(2011), testando o efeito da alimentação sobre a calcificação do coral branqueado *Turbinaria reniformis* (Bernad, 1896), concluiu que o período no qual o experimento foi realizado (cinco dias), onde as colônias foram submetidas a uma temperatura de 31°C e alimentadas com naúplios de *Artemia salina* três vezes na semana, não foi suficiente para determinar, com precisão, a taxa de calcificação das mesmas.

Comparando os resultados deste trabalho com o resultado encontrado por Tolosa *et al.* (2011), pode-se inferir que apesar das colônias branqueadas de *T. reniformis* apresentarem relativa concentração de proteínas e lipídios, tendo as colônias alimentadas 120% do conteúdo lipídico maior do que as colônias não alimentadas, este conteúdo não teve qualquer influência na calcificação das colônias branqueadas. No entanto, as colônias branqueadas de *M. cavernosa,* na primeira semana do experimento, ainda sem a oferta do alimento, demostraram ganho de peso. E com o acréscimo do alimento, apresentaram evidente crescimento.

Com relação às colônias branqueadas e alimentadas, observou-se que o início do período de alimentação foi caracterizado pela redução na taxa de calcificação, como visto na curva do percentual de crescimento médio acumulado (Fig. 5). Apesar desta redução, houve um aumento na espessura do tecido destas colônias (Apêndice B). Isto pode ser entendido como uma realocação de energia, uma vez que os corais, quando branqueados, aumentam a sua taxa de alimentação, permitindo-se manter e resguardar suas reservas energéticas, os lipídios e as proteínas (Grottoli *et al.*, 2006; Houlbrèque e Ferrier-Pagès, 2009; Rodrigues e Grottoli, 2007; Tolosa *et al.*, 2011), e dessa forma são capazes de aumentar a espessura do tecido. A partir da estimativa visual, a proporção do consumo entre as colônias que foram alimentadas durante as oito semanas, foi maior para as colônias branqueadas. Esta afirmativa corrobora os trabalhos de Grottoli et al. (2006), Palardy et al. (2008), Houlbrèque e Ferrier-Pagès (2009) e Tolosa et al. (2011). Esta observação era feita nos dias seguinte à alimentação, onde a concentração dos naúplios de *Artemia salina* era inferior no aquário mantido a 30ºC. Acredita-se que,

com as constantes mudanças no ambiente, tendo os eventos de anomalias térmicas um comportamento cíclico, os corais tenham desenvolvido um mecanismo que os possibilitam regular o seu estoque energético. Eles devem ser capazes de regular a proporção de cada composto orgânico, permitindo armazenar e oxidar tais compostos a partir das necessidades da colônia. É provável que a não influência do alimento sobre a calcificação das colônias branqueadas deva-se a este mecanismo, o qual promoveu um maior desenvolvimento tecidual em detrimento da deposição de cálcio. Tal mecanismo deve ter sido acionado pelos corais a fim de armazenar os compostos orgânicos advindos do alimento, visto que investir no aumento das reservas energéticas, ou seja, investir no crescimento tecidual garante aos corais branqueados a capacidade de resistirem ao período de temperaturas elevadas. Este resultado reflete a importância da heterotrofia na fisiologia dos corais branqueados, pois, confere a estes, condições de reestabelecimento nos recifes (Borell e Bischof, 2008; Borell *et al.*, 2008; Grottoli *et al.*, 2006; Houlbrèque e Ferrier-Pagès, 2009; Palardy *et al.*, 2008; Rodrigues e Grottoli, 2007; Teece *et al.*, 2011; Tolosa *et al.*, 2011). O restabelecimento ocorre quando, a partir da redução da temperatura e na presença do alimento (zooplâncton), os corais podem reconstituir a densidade das zooxantelas. Isso ocorre quando os corais, ao capturarem o zooplâncton, na coluna d'água, capturam também as zooxantelas (van Oppen, 2004), que não são digeridas, porém são fagocitadas pelas células do tecido do coral para recompor a densidade das mesmas. Já o zooplâncton ingerido é degradado a pequenas moléculas, para restabelecer as reservas energéticas do coral.

Sob tais condições, os corais restauram a sua cor, pois conseguem reconstituir a densidades de zooxantelas e retomam seus processos biológicos, como crescimento e reprodução.

Assim, como observado nas colônias branqueadas, entre as colônias saudáveis, aquelas não alimentadas apresentaram maior taxa de calcificação do que as alimentadas (Fig. 6). Visualmente, independente do regime alimentar, não foi detectada qualquer diferença quanto ao aspecto tecidual (cor e espessura do tecido) das colônias saudáveis. No entanto, Ferrier-Pagès *et al.* (2003) e Tolosa *et al.* (2011), observaram crescimento maior para as colônias saudáveis e alimentadas de *Stylophora pistillata* (Esper, 1797) e *T. reniformis*, respectivamente.

Investigando o papel da heterotrofia no desenvolvimento dos corais Muscatine et al. (1989), Houlbrèque et al. (2003) e Houlbrèque e Ferrier-Pagès (2009), observaram que

quando alimentados, os corais saudáveis podem aumentar tanto a concentração de clorofila por zooxantelas, quanto a densidade das zooxantelas por célula tecidual. A consequência disto é um provável aumento na razão entre a ingestão e o consumo de metabólitos, uma vez que, além da entrada heterotrófica de carbono, há um aumento das taxas fotossintéticas, provocando um excesso de moléculas energéticas. Isto pode explicar a baixa calcificação das colônias alimentadas, porque este excesso de energia adquirida foi utilizado no desenvolvimento tecidual, não tendo o crescimento esquelético o mesmo investimento.

O resultado deste desenvolvimento tecidual, está relacionado ao aumento nos níveis de proteína (Ferrier-Pagès *et al.,* 2003; Houlbrèque *et al.,* 2003; Houlbrèque e Ferrier-Pagès, 2009; Tolosa *et al.,* 2011), lipídios (Bachok *et al.,* 2006; Tolosa *et al.,* 2011) e na densidade das zooxantelas (Houlbrèque *et al.,* 2003; Muscatine *et al.,* 1989; Tolosa *et al.,* 2011). Isto pode ser observado a partir da curva do percentual de crescimento médio acumulado (Fig.5), onde o início da alimentação das colônias saudáveis é marcado pelo decréscimo da taxa de calcificação.

A heterotrofia tem um importante papel no desenvolvimento dos corais saudáveis, no qual os nutrientes limitantes do crescimento, como nitrogênio (Borell e Bischof, 2008; Borell *et al.,* 2008) e fósforo (Houlbrèque *et al.,* 2003; Houlbrèque *et al.,* 2004; Houlbrèque & Ferrier-Pagès, 2009; Palardy *et al.,* 2008), são adquiridos. Embora as zooxantelas possam obter o nitrogênio a partir da reciclagem da amônia, oriunda do catabolismo do coral (Borell e Bischof, 2008), a obtenção a partir de recursos exógenos garante a contínua assimilação destes pelos corais e, consequentemente, pelas zooxantelas.

Além de contribuir para a aquisição do fósforo e do nitrogênio, a heterotrofia aumenta a concentração das proteínas (Ferrier-Pagés *et al.,* 2003) e dos lipídios (Tolosa *et al.,* 2011) nos corais saudáveis, auxiliando na construção e na manutenção das reservas energéticas mantidas pelos corais (Grottoli *et al.,* 2006; Houlbrèque e Ferrier-Pagès, 2009; Rodrigues e Grottoli, 2007), as quais podem ser requeridas nos momentos de inanição. O consumo destas reservas, durante estes períodos, resulta na disponibilização de precursores do metabolismo tanto do coral quanto das zooxantelas (Houlbrèque *et al.,* 2003; Titlyanov *et al.,* 1996).

Sob as condições experimentais deste trabalho, as colônias branqueadas de *M. cavernosa* não sobreviveriam, sem alimento, a um período superior a onze semanas.

Embora colônias branqueadas e não alimentadas tenham demonstrado uma taxa de calcificação superior ao das colônias alimentadas, o registro de morte das duas colônias, somado à retração e perda tecidual das quatro colônias remanescentes, devido à redução das reservas lipídicas e proteicas, através da oxidação das mesmas, são observações que devem ser levadas em consideração, quando se trata da capacidade desta espécie em sobreviver e recuperar-se do branqueamento. Devido aos seus pólipos largos, de formato arredondado, as colônias de *M. cavernosa* têm a capacidade de capturar grandes quantidades de alimento (Sebens *et al.,* 1998). Isto garantiu que as colônias branqueadas, que receberam alimento, tenham resguardado suas reservas energéticas como lipídios, proteínas e carboidratos (Rodrigues e Grottoli, 2007). Durante o branqueamento, os corais alimentados aumentam a produção de lipídios, devido à rápida oxidação dos carboidratos (Tolosa *et al.,* 2011). Os lipídios têm um importante papel na sobrevivência dos corais branqueados, pois a partir da sua oxidação (β-oxidação), fornece duas vezes mais energia do que a oxidação dos carboidratos, e dessa forma, constituem um combustível essencial para a sobrevivência dos corais sob o estresse termal. Devido a estas reservas, as colônias branqueadas e alimentadas, conseguiram resistir ao período de estresse térmico agressivo, no qual permaneceram a 30±0,2°C durante dez semanas.

No ambiente natural, os corais não são submetidos a esta temperatura de forma ininterrupta, como as colônias deste trabalho foram submetidas. Em vista desta constatação e do aspecto volumoso ou de maior espessura do tecido das colônias branqueadas e alimentadas, é notável a importância da alimentação para o coral *M. cavernosa*, diante dos eventos de branqueamento. É esperado que espécies que tenham a capacidade de articular a aquisição autotrófica e heterotrófica de carbono consigam superar as adversidades ambientais, como o aumento da temperatura da superfície do mar (Grottoli *et al.,* 2006; Palardy *et al.,* 2008; Rodrigues e Grottoli, 2007). Desta forma, as implicações deste trabalho configuram um importante papel da heterotrofia no desenvolvimento tecidual, contribuindo para que as espécies do coral *M. cavernosa* resistam e recuperem-se dos períodos com elevada temperatura.

AGRADECIMENTOS

Este experimento foi realizado com recursos do CNPq (Projeto CNPq-PNPD 558.772/2008-0). Os autores são bolsistas do CNPq (Mestrado, LMFS; Pós-Doutorado, MDMO e PQ2, RKPK). Os autores agradecem à colaboração de Mayanne Oliveira, Mariana Medeiros, Clara Dourado e Lize Gonzaga durante a realização do experimento. Os oceanégrafos Tiago Albuquerque, Saulo Spanó (MSc) e o biólogo Miguel Loyola pela coleta das colônias utilizadas no experimento. As coletas foram realizadas mediante Licença Permanente para coleta de material zoológico do SISBIO, número 16518-1.

5. REFERÊNCIAS

Amaral, F.D., 1994. Morphological variation in the reef coral *Montastrea cavernosa* in Brazil. Coral Reefs 13, 113-117.

Bachok, Z., Mfilinge, P., Tsuchiya, M., 2006. Characterization of fatty acid composition in healthy and bleached corals from Okinawa, Japan. Coral Reefs 25, 545-554.

Baker, A.C., 2001. Reef corals bleach to survive change. Nature 411, 765-766.

Borell, E.M., Bischof, K.., 2008. Feeding sustains photosynthetic quantum yield of a scleractinian coral during thermal stress. Oecologia 157, 593-601.

Borell, E.M., Yuliantri, A.R., Bischof, K., Richter, C., 2008. The effect of heterotrophy on photosynthesis and tissue composition of two scleractinian corals under elevated temperature. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 364, 116-123.

Brown, B.E., 1997. Coral bleaching: causes and consequences. Coral Reefs 16, 129-138.

Budd, A.F., Nunes, F.L.D., Weil, E., Pandolfi, J.M., 2010. Polymorphism in a common Atlantic reef coral (*Montastraea cavernosa*) and its long-term evolutionary implications. Evolutionary Ecology (Published online: 20 de janeiro de 2011), 1-26.

Crawley, M.J., 2007. Classical Test, in: Crawley, M.J., The R Book, John Wiley & Sons, England, pp. 279-322.

Colombo-Pallotta, M.F., Rodríguez-Román, A., Iglesias-Prieto, R., 2010. Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glycerol. Coral Reefs 29, 899-907.

Costa, C.F., Sassi, R., Amaral, F.D., 2004. Population density and photosynthetic pigment content in symbiotic dinoflagellates in the Brazilian scleractinian coral *Montastrea cavernosa* (Linnaeus, 1767). Brazilian Journal of Oceanography 52 (2), 1–7.

Cruz, I.C.S., Kikuchi, R.K.P., Leão, Z.M.A.N., 2009. Caracterização dos Recifes de Corais da Área de Preservação Ambiental da Baía de Todos os Santos para Fins de Manejo, Bahia, Brasil. Revista da Gestão Costeira Integrada 3, 3-23.

Ferrier-Pagès, C., Witting, J., Tambutté, E., Sebens, K.P., 2003. Effect of natural zooplankton feeding on the tissue and skeletal growth of the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. Coral Reefs 22, 229-240.

Fitt, W.K., Warner, M.E., 1995. Bleaching patterns of four species of caribean reef corals. Biol. Bull 189, 298-307.

Glynn, P.W., Maté, J.L., Baker, A.C., Calderón, M.O., 2001. Coral bleaching and mortality in Panama and Ecuador during the 1997-1998 El Niño Southern Oscillation event: spatial/temporal patterns and comparisons with the 1982-1983 event. Bulletin of Marine Science 69, 79-109.

Goodbody-Gringley, G., Woollacott, R. M., Giribet, G., 2011. Population structure and connectivity in the Atlantic scleractinian coral *Montastraea cavernosa* (Linnaeus, 1767). Marine Ecology, 1-17.

Goreau, T.F., Goreau, I.N., Yonge, C.M., 1971. Reef corals: autotrophos or heterotrophs. Biol. Bull 141, 247-260.

Grottoli, A.G., Wellington, G.M., 1999. Effect of light and zooplankton on skeletal δ 13C values in the eastern Pacific corals *Pavona clavus* and *Pavona gigantea.* Coral Reefs 18(1), 29–41.

Grottoli A.G., 2002. Effect of light and brine shrimp an skeletal $\delta^{13}C$ in the Havaiian coral *Porites compressa:* A tank experiment. Geochimica et Cosmochimica Acta 66, 1955-1967.

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

Hennige, S.J., Suggett, D.J., Warner, M.E., McDougall, K.E., Smith, D.J., 2009. Photobiology of Symbiodinium revisited: bio-physical and bio-optical signatures. Coral Reefs 28, 179-195.

Hii, Y.S., Soo, C.L., Liew, H.C., 2009. Feeding of scleractinian coral, *Galaxea fascicularis* on *Artemia salina* nauplii in captivity. Aquaculture International 17, 363-376.

Hoegh-Guldberg, O., 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. Marine and Freshwater Research 50, 839-866.

Hoogenboom, M., Rodolfo-Metalpa, R., Ferrier-Pagès, C., 2010. Co-variation between autotrophy and heterotrophy in the Mediterranean coral *Cladocora caespitosa*. The Journal of Experimental Biology 213, 2399-2409.

Houlbrèque, F., Tambutté, E., Ferrier-Pagès, C., 2003. Effect of zooplankton availability on the rates of photosynthesis, and tissue and skeletal growth in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 296, 145-166.

Houlbrèque, F., Tambuttè, E., Allemand, D., Ferrier-Pagès, C., 2004. Interactions between zooplankton feeding, photosynthesis and skeletal growth in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. The Journal of Experimental Biology 207, 1461–1469.

Houlbrèque, F., Ferrier-Pagès, C., 2009. Heterotrophy in tropical scleractinian corals. Biological Reviews. 84, 1-17

Hughes, T.P., Baird, A.H., Bellwood, D.R., Card, M., Connolly, S.R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Jackson, J.B.C., Kleypas, J., Lough, J.M., Marshall, P., Nyström, M., Palumbi, S.R., Pandolfi, J.M., Rosen, B., Roughgarden, J., 2003. Climate Change, Human Impacts, and the Resilience of Coral Reefs. Science 301, 929-933.

Iglesias-Prieto, R., Matta, J.L., Robins, W.A., Trench, R.K., 1992. Photosynthetic response to elevated temperature in the symbiotic dinoflagellate in culture. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 89, 10302-10305.

Jokiel, P.L., Maragos, J.E., Franzisket, L., 1978. Coral growth: buoyant weight technique. In: UNESCO (Ed.), Coral reefs: research methods, pp. 29–541.

Kelmanson, I. V., Matz, M. V., 2003. Molecular basis and evolutionary origins of color diversity in great star coral *Montastraea cavernosa* (Scleractinia: Faviidae). Molecular Biology and Evolution 20, 1125-1133.

Leão, Z.M.A.N., Kikichi, R.K.P., 2000. The Abrolhos reefs of Brazil. In: U. Seeliger: B. Kjerfve. (eds.) Coastal Marine Ecosystems of Latin America. Berlin Heidelberg New York, Springer-Verlag, 83-96.

Leão, Z.M. A.N., Kikuchi, R.K.P., Testa, V., 2003. Corals and coral reefs of Brazil. Latin American coral reefs. J. Cortés. Amsterdam, Elsevier Science: 9-52.

Leão, Z.M.A.N., Kikuchi, R.K.P., Oliveira, M.D.M., 2008. Branqueamento de corais nos recifes da Bahia e sua relação com eventos de anomalias térmicas nas águas superficiais do oceano. Biota Neotropica 8(3): 1-15.

Lesser, M.P., Mazel, C., Phinney, D., Yentsch, C.S.. 2000. Light absorption and utilization by colonies of the congeneric hermatypic corals *Montastraea faveolata* and *Montastraea cavernosa*. Limnology and Oceanography 45, 76-86.

Lesser, M.P., Slattery, M., Stat, M., Ojimi, M., Gates, R.D., Grottoli, A., 2010. Photoacclimatization by the coral *Montastraea cavernosa* in the mesophotic zone: light, food, and genetics. Ecology 91, 990-1003.

Marocci, E.C. Crescimento Linear e Branqueamento dos Corais Siderastrea spp (Blainville, 1830) e Montastrea cavernosa (Linnaeus, 1766) na Baía de Todos os Santos. 2007. 47f. Monografia (Conclusão de Curso) - Faculdade de Tecnologia e Ciências Curso de Biologia. Salvador.

Meirelles, P.M. Branqueamento no coral *Montastrea cavernosa* (Linneaus, 1766) nos recifes de Abrolhos, Bahia – Brasil. 2009. 105f. Monografia (Conclusão de Curso) – Universidade Federal da Bahia, Curso de Biologia, Salvador.

Miranda, R.J., Cruz, I.C., Leão, Z.M.A.N. Coral bleaching in the Caramuanas reef (Todos os Santos Bay, Brazil) during the 2010 El Niño event. Latin America Journal of Aquatic Research, (no prelo).

Moberg, F., Folke, C., 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. Ecological Economis 29, 215-223.

Muscatine, L., Cernichiari, E., 1969. Assimilation of photosynthetic products of zooxanthellae by a reef coral. Biol. Bull 137, 506-523.

Muscatine, L., Falkowski, P.G., Dubinsky, Z., Cook, P.A., McCloskey, L.R., 1989. The Effect of External Nutrient Resources on the Population Dynamics of Zooxanthellae in a Reef Coral. 236, 311-324.

Nunes, F., Norris, R. D., Knowlton, N., 2009. Implications of isolation and low genetic diversity in peripheral populations of an amphi-Atlantic coral. Molecular Ecology 18, 4283-4297.

Oliveira, M.D.M., Leão, Z.M.A.N., Kikuchi, R.K.P., 2008. Cultivo de *Millepora alcicornis* como uma ferramenta para restauração e manejo dos ecossistemas recifais do Nordeste do Brasil. Revista de Gestão Costeira Integrada 8(2), 183-201.

Orejas, C., Ferrier-Pagés, C., Reynaud, S., Tsounis, G., Allemand, D., Gili, J.M., 2011. Experimental comparison of skeletal growth rates in the cold-water coral *Madrepora oculata* Linnaeus, 1758 and three tropical scleractinian corals. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 405, 1-5.

Palardy, J.E., Grottoli, A.G., Matthews, K.A., 2005. Effects of upwelling, depth, morphology and polyp size on feeding in three species of Panamanian corals. Marine Ecology Progress Series 300, 79-89.

Palardy, J.E., Rodrigues, L.J., Grottoli, A.G., 2008. The importance of zooplankton to the daily metabolic carbon requirements of healthy and bleached corals at two depths. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 367, 180-188.

Porter, J.W., Fitt, W.K., Spero, H.J., Rogers, C.S., White, M.W., 1989. Bleaching in reef corals: physiological and stable isotopic responses. Proc. Natl. Acad. Sci. 86, 9342-9346.

Reed, J.K., 1985. Deepest distribution of Atlantic hermatipic corals discovered in the Bahamas. Proceedings of Fifth International Coral Reef Congress 6, 249-254.

Reynaud-Vaganay, S., Juillet-Leclerc, A., Jaubert, J., Gattuso, J.-P., 2001. Effect of light on skeletal $\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$, and interaction with photosynthesis, respiration and calcification in two zooxanthellate scleractinian corals. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 175, 393-404.

Rodolfo-Metalpa, R., Peirano, A., Houlbrèque, F., Abbate, M., Ferrier-Pagès, C., 2008. Effects of temperature, light and heterotrophy on the growth rate and budding of the temperate coral *Cladocora caespitosa*. Coral Reefs 27, 17–25.

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

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

Sebens, K.P., Grace, S.P., Helmuth, B., Maney Jr, E.J., Miles, J.S., 1998. Water flow and prey capture by three scleractinian corals, *Madracis mirabilis* , *Montastrea cavernosa* and *Porites porites* , in a field enclosure. Marine Biology 131, 347-360.

Segal, B., Castro, C.B., 2011. Coral community structure and sedimentation at different distances from the coast the Abrolhos Bank, Brazil. Brazilian Journal of Oceanography 2, 119-129.

Teece, M.A., Estes, B., Gelsleichter, E., Lirman, D., 2011. Heterotrophic and autotrophic assimilation of fatty acids by two scleractinian corals, *Montastraea faveolata* and *Porites astreoides*. Limnology and Oceanography 56, 1285-1296.

Titlyanov, E.A., Titlyanoval, T.V., Leletkin, V.A., Tsukahara, J., van Woesik, R., Yamazato, K., 1996. Degradation of zooxanthellae and regulation of their density in hermatypic corals. Marine Ecology Progress Series 139, 167-178.

Tolosa, I., Treignier, C., Grover, R., Ferrier-Pagés, C., 2011. Impact of feeding and short-term temperature stress on the content and isotopic signature of fatty acids, sterols, and alcohols in the scleractinian coral *Turbinaria reniformis*. Coral Reefs 30, 763-774.

Tsounis, G., Orejas, C., Reynaud, S., Gili, J., Allemand, D., Ferrier-Pagès, C., 2010. Prey-capture rates in four Mediterranean cold water corals. Marine Ecology Progress Series 398, 144-155.

van Oppen, M.J.H., 2004. Mode of zooxanthella transmission does not affect zooxanthella diversity in acroporid corals. Marine Biology 144, 1-7.

Venn, A.A., Wilson, M.A., Trapido-Rosenthal, H.G., Keely, B.J., Douglas, A.E., 2006. The impact of coral bleaching on the pigment profile of the symbiotic alga, *Symbiodinium.* Plant, Cell and Environment 29, 2133-2142.

Warner, M.E., Fitt, W.K., Schmidt, G.W., 1999. Damage to photosystem II in symbiotic dinoflagellates: A determinant of coral bleaching. Proceedings of the National Academy of Sciences 96, 8007–8012.

Weis, V.M., Allemand, D., 2009. What determines coral health? Science 324(5931), 1153-1155.

Wild, C., Hoegh-Guldberg, O., Naumann, M.S., Colombo-Pallotta, M.F., Ateweberhan, M., Fitt, W.K., Iglesias-Prieto, R., Palmer, C., Bythell, J.C., Ortiz, J.-C., Loya, Y., Woesik, R., 2011. Climate change impedes scleractinian corals as primary reef ecosystem engineers. Marine and Freshwater Research 62, 205-215.

Wyman, K.D., Dubinsky, Z., Poter, J.W., Falkowski., 1987. Light absorption and utilization among hermatypic corals: a study in Jamaica, West Indies. Marine Biology 96, 283-292.