

Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução
Universidade Federal da Bahia

**Estudo da ação alelopática de extratos de coral-sol
(*Scleractinia*, *Tubastraea*) sobre o comportamento e a
sobrevivência de larvas congêneres**

Rebeca Santos de Macedo

**Salvador
2023**

Rebeca Santos de Macedo

**Estudo da ação alelopática de extratos de coral-sol (*Scleractinia*,
Tubastraea) sobre o comportamento e a sobrevivência de larvas congêneres**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia para a obtenção do Título de Mestre em Biodiversidade e Evolução pelo Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução.

Orientador(a): Prof. Dra. Elizabeth Gerardo Neves

Co-orientadoras: Prof. Dra. Cristiane F. da Costa Sassi e Prof. Dra. Renata Biegelmeyer

**Salvador
2023**

Dados internacionais de catalogação-na-publicação
(SIBI/UFBA/Biblioteca Universitária Reitor Macedo Costa)

Macedo, Rebeca Santos de.

Estudo da ação alelopática de extratos de coral-sol (Scleractinia, Tubastraea) sobre o comportamento e a sobrevivência de larvas congêneres / Rebeca Santos de Macedo. - 2023.
87 f.: il.

Orientadora: Profa. Dra. Elizabeth Gerardo Neves.

Coorientadora: Profa. Dra. Cristiane F. da Costa Sassi.

Coorientadora: Profa. Dra. Renata Biegelmeyer.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, Salvador, 2023.

1. Zoologia. 2. Ecologia dos recifes de coral. 3. Corais. 4. Adaptação (Biologia). 5. Biodiversidade - Conservação. 6. Interação ecológica. I. Neves, Elizabeth Gerardo. II. Universidade Federal da Bahia. Instituto de Biologia. III. Título.

CDD - 577.78

CDU - 574.58

COMISSÃO JULGADORA

Título: Estudo da ação alelopática de extratos de coral-sol (*Scleractinia*, *Tubastraea*) sobre o comportamento e a sobrevivência de larvas congêneres

Mestranda: Rebeca Santos de Macedo

Orientador(a): Prof. Dra. Elizabeth Neves

Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução da Universidade Federal da Bahia como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre na área de Biodiversidade e Evolução.

Aprovada por:

Em: 27 de julho de 2023

Presidente: Dra. Elizabeth G. Neves

Membro: Dra. Christiane Sampaio

Membro: Dra. Leila Longo

Orientadora: Prof. Dra. Elizabeth Gerardo Neves

Co-orientadoras: Prof. Dra. Cristiane F. C. Sassi e Prof. Dra. Renata Biegelmeyer

DEDICATÓRIA

Dedico esta dissertação à minha família,
Rubem, Luciana, Luciene, Emanuel e Rute,
ao meu namorado e à minha sogra, Victor e Zélia,
os quais foram meus maiores incentivadores ao longo da caminhada acadêmica.

AGRADECIMENTOS

Mais uma etapa acadêmica concluída, e junto com ela o sentimento de gratidão a todos que fizeram parte desse ciclo e estiveram comigo durante todos os momentos.

Compartilho dessa conquista com minha família: Rubem, Luciana, Luciene, Emanuel e Rute, os quais serei eternamente grata por todo o apoio e incentivo que sempre me foi dado, mesmo de longe, mas nunca me deixaram faltar nada, principalmente todo cuidado e amor, o que foi essencial para que eu chegasse até aqui.

Agradeço imensamente e de forma especial a minha vó, Luciene. Ela que dedicou toda a sua vida para minha criação, que me ensinou a ler e a escrever, e sempre foi uma das minhas maiores incentivadoras nos estudos. Esse sonho e essa conquista não são apenas meus, eu sei que é dela também, fico feliz por fazê-la feliz e realizar seu sonho. Foi todo esse incentivo, amor, cuidado e dedicação que me deu forças para chegar até aqui.

À minha mãe, mesmo de longe nunca deixou de cuidar de mim e nunca me deixou só, tenha certeza de que você foi peça fundamental para que essa conquista se tornasse realidade, você sempre me apoiou em todas as decisões da minha vida, e durante esse ciclo não foi diferente.

Ao meu namorado, Victor, e a minha sogra, Zélia. Obrigada por me acolherem e por todo apoio que vocês me deram, ganhei uma família, vocês foram fundamentais para que eu percorresse esse caminho e chegasse até essa reta final.

Aos professores e orientadores: Elizabeth Neves e Rodrigo Johnsson, por me receberem tão bem no laboratório, por todo apoio e pela oportunidade que me foi dada, o que possibilitou que eu concluísse com êxito essa etapa.

À minha coorientadora, Cristiane Sassi, que me acompanha desde o início da graduação e permanece me apoiando na vida acadêmica.

À minha coorientadora, Renata Biegelmeyer, por todo suporte e aprendizado que me foi dado durante todo o mestrado,

À equipe do laboratório (LABIMAR - UFBA), por toda a cooperação e coletividade ao longo dos trabalhos desenvolvidos. Especialmente aos colegas: Alisson Santana, Amílcar Farias, Ana Caetano, Aurea Silva, Bruna Bahiana, Iaslane Bonfim, Rosa Mácola, Sabrina Brahim e Saulo Freitas, por todas as conversas compartilhadas, atividades de campo e procedimentos experimentais que fizemos juntos. A companhia de vocês tornou as obrigações mais leves, divertidas e memoráveis.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução (PPGBioEvo/UFBA), pela oportunidade oferecida de expandir meus conhecimentos e complementar a minha formação.

À CENPES/PETROBRAS, pela concessão da bolsa do mestrado do período inicial ao final do curso, possibilitando a conclusão deste trabalho, através do projeto “Avaliação e Pesquisa do coral-sol na Baía de Todos-os-Santos”.

Aos meus amigos, aos de longe e aos de perto, que se fizeram presentes de alguma forma, estiveram comigo e acreditaram que eu conseguiria chegar até aqui.

A todas e todos que estiveram ao meu lado, aos que ajudaram direta ou indiretamente para a conclusão deste trabalho.

Muito Obrigada!!!

EPÍGRAFE

*“O mar não é um obstáculo:
É um caminho.”
(Amyr Klink)*

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Colônias de coral-sol em estruturas de píeres e marinas na Barra do Paraguaçu (A) e Marina de Itaparica (I. de Itaparica) (B, C). Observar as interações das colônias de coral sol (setas) em comunidades de *biofouling*.

Figura 2 – *Biofouling* na Marina de Itaparica (I. Itaparica). Observa-se a abundância e diversidade de organismos, principalmente, esponjas (e) e octocorais (0), ao redor de duas colônias de coral-sol os quais podem influenciar a produção de metabólitos secundários nos corais introduzidos e em exploração de novos nichos.

Figura 3 – Corais *Porites*. A= Plânula de *Porites branneri* (espécie incubadora) do Arquipélago de Abrolhos (E. Neves, Museu Nacional) com zooxantelas (z). B= Ovócito com zooxantelas (z) de *Porites evermanni* (espécie ‘desovadora’), Coconut Island (Havai).

Figura 4 – Novas descobertas de produtos naturais marinhos de 2014 a 2018.

Figura 5 – Colônias de *Tubastraea* sp. (A e C= morfotipo plocóide; B e D= morfotipo dendróide). Escala= 1cm.

Figura 6 – Colônia plocóide (vermelha) crescendo sobre colônia dendróide (amarela). Registro obtido na população Marina de Itaparica (I. de Itaparica). Escala= 1cm.

Figura 7 – Estrutura química da aplisinopsina.

Figura 8 – Estrutura química da 6-bromo-2'-N-metilaplysinopsin (BMA) isolada de *Tubastraea tagusensis*.

Figura 9 – Baía de Todos-os-Santos, Salvador – BA. (P1 = Terminal Turístico Náutico da Bahia (TTNB); P2 = Píer da Marinha; P3 = Píer da Marina de Itaparica; P4 = Ilha de Bimbaras).

Figura 10 – Píeres dos locais de coleta (A e B= TTNB; C e D= Píer da Marinha; E e F= Píer da Marina de Itaparica; G e H= Píer da Ilha de Bimbaras).

Figura 11 – Alguns dos espécimes coletados em campo (A= Seta vermelha: *Tubastraea* aff. *aurea*, Seta laranja: *Tubastraea* n. sp. 1; B= *Tubastraea* n. sp. 2; C= *Tubastraea coccinea*).

Figura 12 – Protocolo de coleta de larvas durante embarque. Larvas vivas são observadas no tubo Falcon (seta).

Figura 13 – Extratos secos obtidos. Cada recipiente contém extrato de uma única colônia.

Figura 14 - Teste piloto (série I) com as diferentes concentrações de extratos de colônias plocóides testadas no experimento.

Figura 15 – Desenho experimental do teste realizado na série II.

Figura 16 – Cristalizadores com larvas. Diferentes concentrações de extratos em experimentos mantidos em câmara de germinação.

Figura 17 – Desenho experimental do teste realizado na série III.

Figura 18 – Larvas utilizadas nos testes biológicos. A= Larva íntegra em 24 h; B= Larva degradada em 48 h (1000 µg).

Figura 19 – Larvas observadas após 24 h dos testes biológicos.

Figura 20 – Larvas utilizadas nos testes biológicos. A= Larva íntegra no início do experimento (entre 24-96 h); B= Larva degradada após 96 h.

Figura 21 – A= Larva que assentou; B= Larva degradando (concentração 100 µg) após 72 h.

Figura 22 – Taxa de mortalidade larval na série III. A= 10 µg/ml; B= 100 µg/ml; C= 500 µg/ml; D= 1000 µg/ml). Linha laranja= dendróide, linha azul= plocóide.

Figura 23 – Colônias em interação competitiva, descalcificadas. Observa-se prevalência do morfotipo plocóide (P) sobre dendróide (seta) (D). B, C. Pólipos já individualizados para histologia. Amostra da população do TTNB.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Locais de coleta e seus respectivos tipos de substrato onde se encontravam as colônias de *Tubastraea* coletadas.

Tabela 2 – Quantidade de extrato diluído em água do mar para cada concentração.

Tabela 3 – Quantidade de extrato diluído em água do mar para cada concentração.

Tabela 4 – Quantidade (n=) de larvas que sobreviveram e assentaram após 24h do experimento.

Tabela 5 – Sumário estatístico da equação de estimação geral quanto à sobrevivência larval em extrato dendróide ao longo do tempo.

Tabela 6 – Taxa de sobrevivência larval no grupo controle e nos demais tratamentos ao longo do experimento.

Tabela 7 – Sumário estatístico da equação de estimação geral quanto à sobrevivência larval nos extratos de colônias do morfotipo plocóide ao longo do tempo.

Tabela 8 – Taxa de sobrevivência larval no grupo controle e nos demais tratamentos ao longo do experimento.

Tabela 9 – Sumário estatístico da equação de estimação geral quanto à sobrevivência larval nos extratos de colônias do morfotipo dendróide ao longo do tempo.

Tabela 10 – Taxa de sobrevivência larval no grupo controle e nos demais tratamentos ao longo do experimento.

Tabela 11 – Sumário estatístico da equação de estimação geral quanto à sobrevivência larval nos extratos de colônias do morfotipo plocóide ao longo do tempo.

Tabela 12 – Taxa de sobrevivência larval no grupo controle e nos demais tratamentos ao longo do experimento.

ÍNDICE

RESUMO.....	1
ABSTRACT.....	3
1.INTRODUÇÃO.....	5
1.1 Comunidades coralíneas e Recifes de corais.....	6
1.2 Reprodução de corais escleractíneos.....	10
1.3 Bioinvasão marinha.....	14
1.4 A química dos organismos: Metabólitos primários e secundários.....	17
1.5 Aspectos gerais do coral-sol	20
1.6 Aspectos alelopático do coral-sol.....	24
2. OBJETIVOS.....	29
2.1 Objetivo geral.....	29
2.2 Objetivos específicos.....	29
3. HIPÓTESE.....	29
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	30
4.1 Área de estudo.....	30
4.2 Coleta e manutenção das amostras.....	33
4.3 Produção dos extratos de <i>Tubastraea</i>	35
4.4 Testes biológicos.....	35
4.4.1 Série I (Teste piloto)	35
4.4.2 Série II.....	37
4.4.3 Série III.....	39
4.5 Análises estatísticas.....	40
5. RESULTADOS.....	41
5.1 Resultados na obtenção das larvas.....	41
5.2 Série I (Teste Piloto)	41
5.3 Série II.....	42
5.3.1 Bioensaio com extrato de colônias dendróides sobre larvas mistas de <i>Tubastraea</i>	42
5.3.2 Bioensaio com extrato de colônias plocóides sobre larvas mistas de <i>Tubastraea</i>	44
5.4 Série III.....	46

5.4.1 Bioensaio com extrato de colônias dendróides sobre larvas de <i>Tubastraea aurea</i>	46
5.4.2 Bioensaio com extrato de colônias plocóides sobre larvas de <i>Tubastraea aurea</i>	48
6. DISCUSSÃO	52
7. CONCLUSÃO	56
REFERÊNCIAS	57

RESUMO

Os metabólitos secundários são compostos orgânicos, pouco abundantes, mas que conferem características importantíssimas aos seres vivos, atuando na competição e na potencialização da sobrevivência de plantas e animais. Os invertebrados marinhos são considerados organismos com grande potencial químico para a produção de moléculas orgânicas derivadas de metabólitos secundários. Corais dendrofilídeos conhecidos como ‘coral-sol’ foram introduzidos na costa sudeste do Brasil (22-23°S), e hoje se encontram dispersos em ambientes naturais e artificiais ao longo da costa Nordeste, sendo reconhecidos por aspectos da morfologia colonial como ‘dendróides’ (pólipos mais alongados) e ‘plocóides’ (pólipos menores, rentes à superfície das colônias). A literatura tem sustentado a identificação de duas espécies, *Tubastraea tagusensis* (morfo dendroide) e *T. coccinea* (morfo plocóide) para o setor da Baía de Todos-os-Santos (BA), mas, taxonomicamente, há divergências sobre a ocorrência da congênera dendroide – estudos paralelos estão abordando a questão e, indicam a existência de outras espécies. De fato, o coral sol tem sido caracterizado pela composição química de forte efeito alelopático, que aparentemente parece sustentar o sucesso competitivo e a rápida ocupação de novos espaços. Adicionalmente, aspectos biológicos, como os ciclos reprodutivos contínuos e provável produção de embriões/larvas por partenogênese, garantem taxas reprodutivas diferenciadas – na verdade, centenas de larvas podem ser liberadas por uma única colônia em um evento de planulação. Assim, com base em observações *in situ*, durante protocolo de monitoramento de *biofouling* com ocorrência de coral-sol, delineou-se a hipótese sobre os metabólitos secundários variar entre os morfotipos das colônias – o que influenciaria na dinâmica da competição intragenérica e prevalência de dendróides e plocóides nas populações. Por conseguinte, formulou-se desenho amostral para investigar a influência de compostos secundários (obtidos a partir de extratos metanólicos) sobre as larvas congêneres. Como proposta, foram realizados dois testes, além do controle, um com extrato do morfotipo dendroide sobre larvas plocóides, outro com extrato de plocóide sobre morfotipo dendroide. Como resultado, verificou-se que a sobrevivência das larvas foi afetada de forma significativa em todos os experimentos realizados. Porém, extratos obtidos de colônias dendróides revelaram maior efeito de toxicidade quando comparados aos testes biológicos utilizando extratos do morfotipo plocóide. As observações feitas em intervalos de 24h mostraram que as larvas nas maiores concentrações (500 µg/ml e 1000 µg/ml) foram afetadas mais rapidamente quando comparadas às larvas em menores

concentrações (10 µg/ml e 100 µg/ml), e ao grupo controle (meio sem extrato/0 µg/ml). Foi comprovada que ação dos extratos pode diferir entre os morfotipos, afetando as relações intragenéricas. Futuros estudos, envolvendo outros representantes das comunidades bentônicas, podem esclarecer se os efeitos alelopáticos são percebidos de maneira uniforme, e se há alguma expectativa de organismos nativos estarem se adaptando ao novo repertório químico.

Palavras-chaves: Coral-sol. Interação ecológica. Larvas. Extratos biológicos. Metabólitos secundários.

ABSTRACT

Secondary metabolites are organic compounds, which are not very abundant, but provide very important characteristics to living beings, acting in competition and enhancing the survival of plants and animals. Marine invertebrates are considered organisms with great chemical potential for the production of organic molecules derived from secondary metabolites. Dendrophilliid corals known as 'sun corals' were introduced on the southeastern coast of Brazil (22-23oS), and are now found dispersed in natural and artificial environments along the northeastern coast, being recognized by aspects of colonial morphology as 'dendroid' (more elongated polyps) and 'plocoid' (smaller polyps, flush with the surface of the colonies). The literature has supported the identification of two species, *Tubastraea tagusensis* (dendroid morph) and *T. coccinea* (plocoid morph) for the sector of Todos-os-Santos Bay (BA), but, taxonomically, there are divergences about the occurrence of the congener dendroid – parallel studies are addressing the issue and indicate the existence of other species. In fact, sun coral has been characterized by its chemical composition with a strong allelopathic effect, which apparently seems to support its competitive success and rapid occupation of new spaces. Additionally, biological aspects, such as continuous reproductive cycles and probable production of embryos/larvae by parthenogenesis, guarantee differentiated reproductive rates – indeed, hundreds of larvae can be released by a single colony in a planulation event. Thus, based on *in situ* observations, during a biofouling monitoring protocol with the occurrence of sun coral, a hypothesis was outlined about the chemical action potential varying between the morphotypes of the colonies - which would influence the dynamics of intrageneric competition and prevalence of dendroid and plocoid morphs in populations. Therefore, a sample design was formulated to investigate the influence of secondary compounds (obtained from methanolic extracts) on congener larvae. As a proposal, two tests were carried out, in addition to the control, one with an extract of the dendroid morphotype on plocoid larvae, and another with an extract of plocoid on morphotype dendroid. As a result, it was found that larval survival was significantly affected in all experiments performed. However, extracts obtained from dendroid colonies revealed a greater effect of toxicity when compared to biological tests using extracts of the plocoid morphotype. Observations made at 24-hour intervals showed that larvae in the highest concentrations (500 µg/ml and 1000 µg/ml) were affected more quickly when compared to larvae in lower concentrations (10 µg/ml and 100 µg/ml) and to the control group (medium without extract/0 µg/ml). It was proven that the action of extracts can differ between

morphotypes, affecting intrageneric relationships. Future studies, involving other representatives of benthic communities, may clarify whether the allelopathic effects are uniformly perceived and whether there is any expectation that native organisms are adapting to the new chemical repertoire.

Keywords: Sun coral. Ecological interaction. Larvae. Biological extracts. Secondary metabolites.

1. INTRODUÇÃO

A produção de compostos secundários (ou metabólitos secundários) representa atributo de todo organismo face às pressões ambientais, ou seja, uma resposta química adaptativa relacionada às interações ecológicas ou estresse decorrente de mudanças nas condições do habitat. Organismos marinhos sésseis competem por espaço, e produzem variados compostos alelopáticos que repelem e coíbem o assentamento de larvas – em processo de competição tanto intra quanto interespecífica. De fato, o repertório químico marinho é muito rico e utilizado em um leque de ações – além do espaço, pode-se listar, por exemplo, competição por alimento e parceiro reprodutivo, incluindo mecanismos de predação e defesa, relação hospedeiro-simbionte e hospedeiro-patógeno (PEREIRA *et al.*, 2011; AVILA, 2020).

A literatura descreve a existência de três grandes grupos de metabólitos secundários em organismos marinhos – terpenos, compostos fenólicos e alcaloides. Mas, segundo Pereira *et al.* (2011), os terpenoides se destacam como a principal categoria. Entretanto, em coral-sol identificado como *Tubastraea tagusensis* no litoral norte de São Paulo (Ilha Bela), recente estudo aponta para a presença de um forte alcaloide, uma aplisinopsina (6-bromo-2'-de-N-metilaplisinopsina), com atuação antiparasitária (ROMANELLI *et al.*, 2022).

Embora a caracterização química dos extratos brutos não faça parte do escopo do presente estudo, importante ressaltar que, segunda etapa da análise química dos metabólitos secundários de colônias do coral-sol da Baía de Todos-os-Santos (BTS) está sendo desenvolvida junto ao projeto ‘Avaliação e pesquisa do coral-sol na Baía de Todos-os-Santos’ (coord. E. Neves, R. Johnsson).

Assim, considerando as circunstâncias atribuídas à introdução e dispersão do coral-sol no litoral brasileiro e os resultados obtidos dos extratos sobre as larvas dos próprios corais, entendemos que a abordagem aqui explorada pode refletir um cenário maior e mais complexo: a possível influência dos metabólitos secundários sobre a distribuição e abundâncias locais das espécies de coral-sol, sobre a composição das comunidades bentônicas, e como um dos prováveis fatores (i.e, sinalização química) envolvidos na seleção dos substratos pelas larvas em ambientes artificiais na BTS (MIRANDA *et al.*, 2016)

Assim, para melhor contextualização do referencial teórico, iremos também abordar alguns aspectos ecológicos e biológicos dos corais.

1.1 COMUNIDADES (BENTÔNICAS) CORALÍNEAS E RECIFES DE CORAIS

Corais dendrofilídeos não são naturais em ambientes de águas rasas no Atlântico Sul-Occidental. Junto às comunidades e ambientes recifais coralíneos, a diversidade de Scleractinia é relativamente inferior ao do Atlântico Norte Occidental e extremamente menor quando comparada aos setores do Indo-Pacífico, principalmente, o Pacífico Occidental, onde a diversidade de gêneros é cinco a seis vezes maior nas regiões da Indonésia, Papua Nova Guiné e Polinésia (VERON, 1995).

Nas últimas décadas, a biodiversidade de corais escleractíneos na costa brasileira (considerando formas nativas e não nativas introduzidas por atividades antrópicas) teve um significativo incremento com os trabalhos de Neves (2004), De Paula & Creed (2004) e Neves *et al.*, (2006, 2008). Neste momento, novas espécies de coral-sol e nova espécie de *Astrangia* estão sendo incorporadas ao inventário da fauna coralínea no setor da BTS, o qual aparentemente está se tornando um *hot spot* (*sensu* R. Coutinho IEAPM/RJ) de formas marinhas exóticas (SERRA *et al.* submet. *in* Marine Biodiversity março/23).

Mas onde estão distribuídos o coral-sol na BTS? Comunidades coralíneas eventualmente podem se estabelecer em substratos artificiais, como um *biofouling*.

Colônias de coral-sol começaram a ser observadas na BTS em dois ambientes artificiais: um naufrágio e um píer (SAMPAIO *et al.*, 2012). Sobre essas superfícies, as colônias geralmente se destacam junto aos demais organismos sésseis bentônicos típicos dos *biofouling*s marinhos – como esponjas, corais, hidrocorais, octocorais, hidroides, briozoários, ostras e cirripédios. Corais *Siderastrea*, *Favia* e mesmo *Mussismilia* são reportados em colunas e paredões em áreas portuárias e marinas de Salvador (**Fig. 1**). Registros em substratos naturais menos frequentes – com destaque para a população que se estabeleceu no Recife de Cascos (MIRANDA *et al.*, 2016), a qual pode ter se tornado mais abundante devido à provável fragmentação e liberação de larvas por rompimento dos tecidos, após intensa mobilização de ONG local para remoção das colônias (A TARDE/UOL – reportagem de 27 de março/2014).

Recifes de corais são estruturas de origem biogênica, e estão entre os mais produtivos e biodiversos ecossistemas costeiros do planeta (HOEGH-GULDBERG, 1999; MONTANO, 2020). São sistemas autóctones mantidos pela simbiose entre corais e microalgas, as zooxantelas, distribuídos em águas rasas tropicais e subtropicais, geralmente em faixa de temperatura variando de 18 a 30°C (SOUTER & LINDÉN, 2000).



Figura 1 – Colônias de coral-sol em estruturas de píeres e marinas na Barra do Paraguaçu (A) e Marina de Itaparica (I. de Itaparica) (B, C). Observar as interações das colônias de coral-sol (setas) em comunidades de *biofouling*.

Fonte: LABIMAR/UFBA.

Tradicionalmente, os recifes oferecem bens e serviços à população, sendo responsáveis pelo sustento e qualidade de vida das comunidades pesqueiras litorâneas. Além disso, a beleza cênica desses ambientes movimenta a economia local, através do turismo e atividades recreativas, como a pesca esportiva (EAKIN *et al.*, 2010; HOEGH-GULDBERG, 2018; WOODHEAD *et al.*, 2019). Adicionalmente, são sistemas que produzem oxigênio e consomem grandes quantidades de CO₂ – o ‘carbono azul’, ou seja, a parcela de CO₂ sequestrado pelos ecossistemas marinhos, ocorre em função da presença abundante de micro

e macroalgas, sendo que a captura de oxigênio é comparativamente 35 vezes maior no mar, que nas grandes florestas (SOARES *et al.*, 2022)

Apesar da relevância e biodiversidade dos recifes de corais, ameaças de origem natural e antropogênica posicionam esses ecossistemas entre os mais ameaçados do planeta (LEÃO *et al.*, 2010). Impactos relacionados às mudanças climáticas globais, incluindo efeito estufa e acidificação dos mares e oceanos representam riscos em grande escala – inclusive, sendo responsáveis por extensos eventos de branqueamento em massa dos corais no Pacífico (VON BLOEDAU, 2022). Entre as ameaças antropogênicas destacam-se a eutrofização das águas costeiras, a exploração não sustentável dos recursos naturais, o aumento da sedimentação decorrente do desmatamento e processo de urbanização, lançamento de resíduos químicos (derivados de petróleo, agrotóxicos, fertilizantes, refugo industrial), as atividades turísticas não regulamentadas, a ancoragem inadequada de embarcações e o pisoteamento dos platôs recifais (LEON *et al.*, 2020). Em sinergia, são ações que levam a profundo estresse e rápida degradação ambiental. De fato, as categorias de poluição geralmente compreendem três tipos de ‘resíduos’: biológicos/orgânicos (esgoto, espécies invasoras), químicos e sólidos (e.g., plástico – incluindo micro e nanoplástico). Tais elementos afetam a cadeia alimentar, as relações simbióticas, a disponibilidade de recursos, promovendo ‘booms’ de microalgas (e biotoxinas), comprometendo a diversidade das comunidades coralíneas e, por fim, resultando em mudanças de fase nos recifes de corais (HARVELL *et al.*, 2007; ROFF & MUMBY, 2012; MAIRE, 2016; HOEGH-GULDBERG *et al.*, 2018).

Neste contexto, a literatura sustenta dados alarmantes: 20% de todos os recifes costeiros do planeta reduziram drasticamente sua diversidade biológica, e os 35% restantes estão ameaçados, e estarão irreversivelmente degradados nos próximos 20 anos (LEÃO *et al.*, 2016).

Diversos organismos ditos ‘calcificadores’, como algas calcárias, gastrópodes, hidrocorais contribuem para a formação dos recifes (HUTCHINGS *et al.*, 2019). Entretanto, os corais escleractíneos maciços e de grande desenvolvimento são considerados os principais construtores recifais, e possuem como características marcantes (1) um exoesqueleto calcário (CaCO_3 na forma de aragonita) e, (2) presença de duas camadas epiteliais, a epiderme e a gastroderme (presente nos mesentérios e revestindo a cavidade gastrovascular) e um tecido conjuntivo intermediário, de origem ectodérmica, a mesogleia, composto por colágeno e mucopolissacarídeos (MUSCATINE, 1974; VASCONCELOS *et al.*, 2020).

A fauna coralínea brasileira possui características peculiares. No setor nordeste por exemplo, corais estão adaptados às temperaturas e taxas de sedimentação mais elevadas. Na

literatura é citado um elevado grau de endemismo (LEÃO, 1997; NEVES *et al.*, 2006), sendo as espécies endêmicas representadas por *Mussismilia braziliensis*, *M. hispida*, *M. harttii*, *M. leptophylla*, *Astrangia braziliensis* e *Meandrina braziliensis*. Outra particularidade, refere-se à prevalência de corais maciços (não há formas verdadeiramente ramificadas) e com base incrustante (LABOREL, 1969a; LEÃO *et al.*, 2016).

No Brasil, o estado da Bahia abriga a maior zona costeira (são três grandes setores litorâneos – litoral norte, sul e Baía de Todos-os-Santos), a qual se estende por uma área de mais de 1.000 km². Ao longo da costa são encontrados os principais ecossistemas marinhos tropicais (praias, recifes de corais, mangues, estuários, restingas e costões). Não obstante, além da presença de sistemas prístinos, *Mussismilia braziliensis* e *M. leptophylla* ocorrem exclusivamente no litoral baiano. Ao longo das margens leste e sudeste da Ilha de Itaparica até a região norte da BTS, os recifes se caracterizam por serem rasos e parcialmente contínuos, apresentando formato de manchas com cerca de 4 m de altura e 10 m de profundidade (LEÃO, 2007).

O primeiro registro de coral-sol na costa Nordeste ocorreu para o estado da Bahia (SAMPAIO *et al.*, 2012; MIRANDA *et al.*, 2016) – com colônias encontradas simultaneamente sobre o casco do naufrágio Cavo Artemidi, um cargueiro de bandeira grega que transportava ferro-gusa e afundou em 1980 e, na Marina de Itaparica (I. de Itaparica), onde são observadas fixadas verticalmente, sobre as colunas de concreto e, negativamente, sob o deck flutuante. Esse foi, de fato, o marco da entrada desses organismos exóticos junto às comunidades bentônicas no litoral do estado, sendo que, até o momento, as colônias encontram-se restritas ao setor da BTS. Conforme já mencionado, coral-sol também dispersou por substratos naturais, mas, aparentemente, a preferência por substratos artificiais faz com que as espécies sejam mais facilmente encontradas nesses ambientes.

Estudos envolvendo análise de fauna em quadrados no âmbito do projeto "Avaliação e pesquisa do coral-sol na BTS" (Etapa VI, 2018-2023, coord. R. Johnsson) têm revelado cenários de interações ecológicas distintos e relacionados ao percentual de cobertura das colônias de coral-sol nos *biofoulings* (**Fig. 2**). Portanto, espera-se que relações com a fauna local estimulem a produção de metabólitos secundários, os quais, consequentemente, podem apresentar efeitos diversos sobre as comunidades.

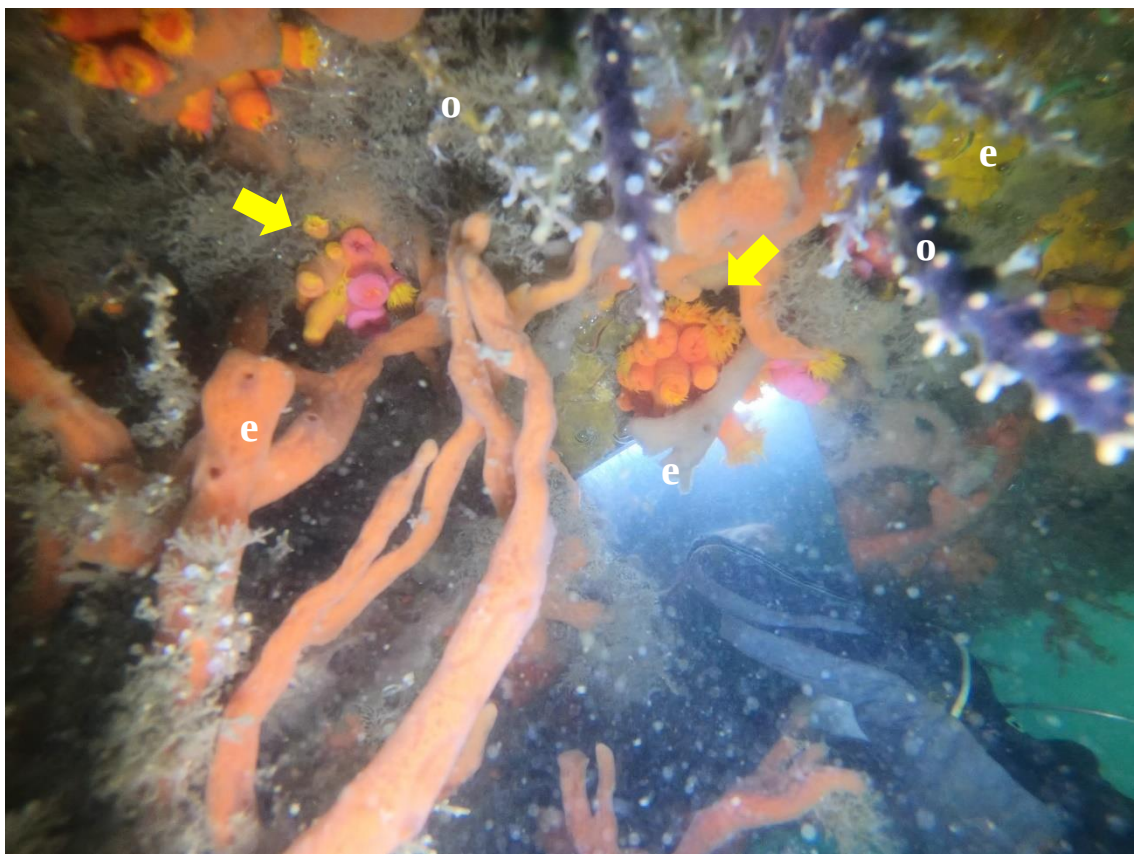


Figura 2 – *Biofouling* na Marina de Itaparica (I. Itaparica). Observa-se a abundância e diversidade de organismos, principalmente, esponjas (e) e octocorais (o), ao redor de duas colônias de coral-sol os quais podem influenciar a produção de metabólitos secundários nos corais introduzidos e em exploração de novos nichos.

Fonte: LABIMAR/UFBA.

1.2 REPRODUÇÃO DE CORAIS ESCLERACTÍNEOS

Como iremos testar os extratos de coral-sol sobre larvas de morfotipos distintos do coral-sol, importante discorrer sobre aspectos reprodutivos de Scleractinia, os quais, apresentam um vasto repertório de estratégias e mecanismos de reprodução, regeneração e dispersão.

Os corais escleractíneos são organismos com desenvolvimento indireto, adaptados a reprodução sexuada e assexuada, se dividindo entre formas ovíparas (que liberam gametas na água para fertilização e desenvolvimento externos) ou vivíparas (submetem-se à fertilização interna e incubam os embriões) (HARRISON, 1985; RICHMOND, 1987; RICHMOND & HUNTER, 1990). No Brasil, os estudos sobre reprodução identificaram espécies que se caracterizam como ovíparas, a exemplo dos corais endêmicos *Mussismilia*

harttii, *M. braziliensis* e *M. hispida* (PIRES *et al.*, 1999; NEVES & PIRES, 2002) e *Madracis decactis* (MURAMATSU & DA SILVEIRA, 2008), enquanto que tantos outros são tipicamente planuladores, como *Scolymia wellsii* (PIRES *et al.*, 2000), *Porites astreoides* (PIRES & CAPARELLI, 2002), *Favia gravida* (CALDERON *et al.*, 2000) e, *Siderastrea stellata* (NEVES & DA SILVEIRA, 2003). Ao contrário dos corais planuladores cujos ciclos costumam ser contínuos, com eventos de liberação das plânulas em intervalos relativamente curtos (entre 3-5 meses), espécies que liberam gametas na água, geralmente possuem ciclos gametogênicos mais longos, com picos mais intensos de reprodução ocorrendo em um único período (às vezes, ao longo de alguns poucos dias consecutivos) (HARRISON, 1985; WALLACE, 1990). Embora o modo de reprodução seja considerado conservativo entre gêneros, com variação ocorrendo apenas em relação ao momento de reprodução (devido a diferenças sazonais/latitudinais e oceanográficas que definem os padrões das temperaturas), divergências intragenéricas têm sido apontadas entre corais do Pacífico e Atlântico, como, por exemplo, entre espécies de *Porites* do Havai - *Porites lobata*, *P. evermanni* e *P. compressa* liberam gametas na água, ao passo que no Caribe e no Brasil, *P. astreoides* e *P. branneri* são tipicamente planuladores (NEVES 2000, GLYNN *et al.*, 1994, 2016) (**Fig. 3**).

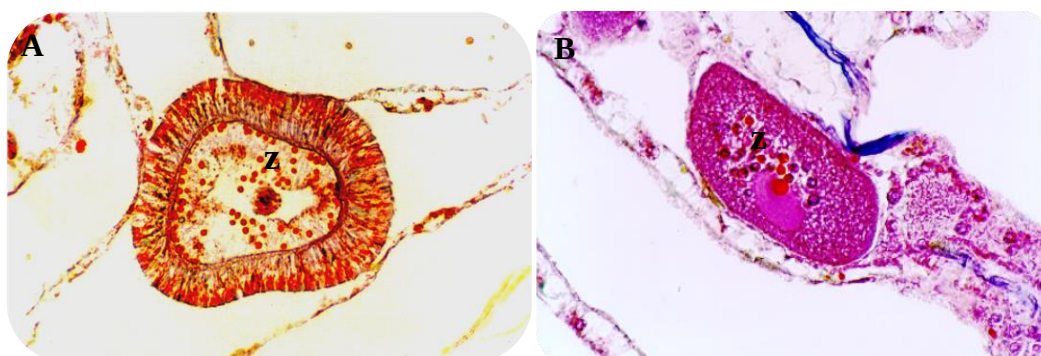


Figura 3 – Corais *Porites*. A= Plânula de *Porites branneri* (espécie incubadora) do Arquipélago de Abrolhos (E. Neves, Museu Nacional) com zooxantelas (z). B= Ovócito com zooxantelas (z) de *Porites evermanni* (espécie ‘desovadora’), Coconut Island (Havai).

Fonte: NEVES, 2000.

Plânulas ciliadas podem variar de forma, atividade e comportamento. No caso dos corais planuladores, as larvas recém-liberadas costumam ser alongadas assumindo na sequência padrões variáveis – formato de pêra, arredondadas, mais ou menos alongadas e são embriologicamente classificadas como estereogástrulas (FADLALLAH, 1983,

PERMATA *et al.*, 2000), deste modo, apresentando, boca funcional e cavidade gastrovascular com mesentérios, podendo ser lecitotróficas ou planctotróficas (MARTIN & KOSS, 2002).

Predominantemente para os invertebrados sésseis nas comunidades bentônicas, a presença de um estágio planctônico representa o principal estágio de dispersão, embora outros mecanismos, possam também contribuir para propagação em escalas variadas – ou seja, local, visando a manutenção das densidades intrapopulacionais (também relacionado ao comportamento filopátrico de alguns organismos), como cobrindo grandes distâncias geográficas e viabilizando colonização de novos ambientes, bem como, a conectividade e o fluxo gênico entre as populações (COWEN & SPONAUGLE, 2009; GLEASON & HOFMANN, 2011). Dentre os possíveis mecanismos referidos acima, Jokiel (1984) cita o *rafting* de colônias sexualmente maduras fixadas sobre material flutuante e transportado através de correntes marinhas por distâncias oceânicas – as larvas poderiam ser liberadas ao longo do processo e, obviamente, na chegada em setores costeiros. Todavia, Jokiel (op. cit.) chama atenção para a assimetria entre ‘capacidade de dispersão’ e ‘capacidade de dispersão da larva por longas distâncias’, pois, para o autor, os eventos de dispersão através de distâncias oceânicas devem ser raros – quer pela duração e viabilidade do estágio planctônico, quer pela exposição aos fatores ambientais (incluindo predação) ao longo da jornada.

De fato, a ‘competência larval’, em outras palavras, a capacidade da larva se fixar e metamorfosear em estágio de pólipó fundador, dando início à vida sésil, vai depender de estímulos ambientais (o que inclui sinalização química proveniente de biofilmes microbióticos e/ou outros organismos da comunidade já previamente estabelecidos). Adicionalmente, também dependem do estoque de nutrientes disponibilizado, em certa quantidade, pelo pólipó parental. Naturalmente, as espécies de corais azooxantelados, ou assentam rapidamente junto à população local, ou passam à predação no plâncton após o consumo das reservas vitelínicas. Outras estratégias (e.g., absorção de matéria orgânica dissolvida na água, drástica redução do metabolismo) podem ser adotadas durante a fase pelágica. Inclusive, na ausência das condições ideais para assentamento, as larvas podem permanecer na coluna d’água (RICHMOND, 1987; ECKMAN, 1996; GRAHAM *et al.*, 2008; GLEASON & HOFMANN, 2011; GRAHAM *et al.*, 2013; EDMUNDS *et al.*, 2013; STRADER *et al.*, 2018; LUZ *et al.*, 2020).

Jokiel (1984) alerta para a longa sobrevivência e viabilidade de larvas de *Pocillopora damicornis* – as quais, ainda podem assentar e metamorfosear mesmo após 3 meses de idade.

Em contraste, *Siderastrea stellata*, um coral nativo do litoral brasileiro, possui larvas lecitotróficas com assentamento prevalecendo entre 72h a 15 dias (NEVES & DA SILVEIRA, 2003), o que corrobora os resultados de Neves *et al.* (2008) para o modelo de fluxo gênico obtido entre as populações de *S. stellata* distribuídas no sudeste (ES e RJ) e nordeste (AL, PE, PB e RN).

Especificamente sobre o coral-sol, poucos são os estudos sobre a reprodução das espécies que compõem o grupo introduzido do Pacífico no Atlântico (RICHMOND & HUNTER 1990; RICHMOND, 1997; PAZ-GARCIA *et al.*, 2007; GLYNN *et al.*, 2008; DE PAULA *et al.*, 2014; LUZ *et al.*, 2020; CRIVELLARO *et al.*, 2021). A reprodução de *Tubastraea coccinea* na costa de Galápagos, Costa Rica e Panama foi descrita por Glynn *et al.* (2008). Os dados apresentados para as populações do Pacífico corroboram o modo de reprodução de *Tubastraea coccinea* introduzida no Brasil – a espécie foi caracterizada como planuladora (vivípara). Em comum, todos os trabalhos citam um ciclo gametogênico contínuo para o coral, com picos de planulação prevalecendo no verão (RICHMOND & HUNTER 1990; RICHMOND, 1997; DE PAULA *et al.*, 2004; CRIVELLARO *et al.*, 2021), embora alguns eventos tenham sido observados no outono e inverno (PAULA *et al.*, 2004; CRIVELLARO *et al.*, 2021). No Pacífico, mais próximo ao Equador (entre 0.5°S a 9.0°N), Glynn *et al.* (2008) também reportam ciclos contínuos para *T. coccinea* com picos ocorrendo tanto na primavera quanto no verão. Enquanto ao norte, no Havaí (20°N), Edmondson (1946) documentou liberação de plânulas no outono e inverno. A segunda espécie citada na literatura para o litoral brasileiro, *T. tagusensis*, também foi caracterizada como coral vivíparo, com picos reprodutivos ocorrendo em março, abril e agosto – ou seja, entre outono e inverno.

Adicionalmente, estudos de Glynn *et al.* (2008) também revelaram que larvas de *Tubastraea*, mantidas em aquário, são viáveis por um período de até 18 dias, assentando até três dias após serem liberadas. Já Mizrahi (2008), observou que as larvas ficaram viáveis por até 20 dias em aquário, e possuíam características como, flutuabilidade e atividade natatória. Os estudos mostram que a fase larval e o período de assentamento são curtos – condições que, aparentemente, favorecem às populações locais alcançarem grandes abundâncias em áreas recém colonizadas (PAULA & CREED, 2005).

Existem algumas divergências sobre o início da atividade reprodutiva em *Tubastraea*. Jovens colônias com até dois pólipos (e meses de idade), eventualmente, podem já apresentar maturidade sexual (GLYNN *et al.*, 2008). Mas, outros resultados, indicam um

tempo maior de amadurecimento para *Tubastraea coccinea*, ou seja, segundo Vermeij *et al.* (2004), cerca de um ano e meio.

Na BTS, as populações monitoradas pelo projeto deste estudo, sustentam a caracterização das espécies de coral-sol como corais planuladores – plânulas, inclusive, foram observadas durante as atividades de coleta em maior abundância no período de fevereiro (mês também mencionado por De Paula *et al.* (2004) e Crivellaro *et al.* (2021) para Rio de Janeiro e São Paulo, respectivamente). Eventos adicionais de liberação de larvas, foram observados em julho e novembro no setor (dados núcleo de histologia LABIMAR/UFBA).

1.3 BIOINVASÃO MARINHA

A bioinvasão marinha é caracterizada pela chegada, estabelecimento e expansão de uma espécie em um local diferente a sua origem – sem predadores naturais, esse organismo pode prevalecer sobre a biota nativa. Sobre o tema, amplo histórico dos vetores de introdução de espécies exóticas e a proposta de um manejo integrado, multifatorial, com desenvolvimento de metodologias para detecção, identificação e monitoramento foi apresentado por Ojaveer *et al.* (2018). Assim, a introdução de um organismo pode ocorrer naturalmente quando uma barreira ecológica é cruzada (e.g, dispersão da larva por correntes, *rafting*) ou ocasionada pelas atividades antrópicas, sejam intencionais ou não (OLIVEIRA, 2016).

No ambiente marinho as introduções ocorrem principalmente de modo acidental, via bioincrustação/*biofouling*, ou através do despejo de água de lastro em zona costeira (FERREIRA *et al.*, 2006; OTANI, 2006; CREED *et al.*, 2017). Contudo, prática de aquarofilia e maricultura também podem representar em riscos significativos – inclusive de introduções intencionais, quando formas exóticas são descartadas indevidamente em ambiente litorâneo (BAX *et al.*, 2003; KRISHNAKUMAR *et al.*, 2009). De fato, duas espécies de octocorais, *Sarcothelia* (Xeniidae) e *Briareum hamrum* (Briareidae), respectivamente, nativas do Havaí e Oceano Índico, foram recentemente identificadas na Praia do Porto da Barra (BTS) e atribuídas à prática de liberação nas praias urbanas de organismos ‘importados’ mantidos em aquários (MENEZES *et al.*, 2021).

Outra espécie exótica que tem chamado atenção pelos registros crescentes de novas áreas de ocupação, trata-se do voraz peixe-leão (*Pterois volitan*). Avistado pela primeira vez no Brasil em 2014, na região de Arraial do Cabo (RJ) (FERREIRA *et al.*, 2015), e em plena expansão pelos setores norte e nordeste (já identificados do Amapá ao litoral de

Pernambuco), a presença desses predadores generalistas tem sido associada a mecanismos de dispersão natural. Entretanto, foram introduzidos no Atlântico Norte por atividade de aquariofilia. Hoje ocupam toda costa leste dos EUA, Bermuda, Golfo do México e Caribe e, estão em deslocamento para o Atlântico Sul.

Segundo Ferreira *et al.*, (2009), espécies exóticas podem ser classificadas em função do tempo de introdução e relações ecológicas estabelecidas no novo ambiente. Assim, os autores discriminam quatro categorias: (1) contida: a espécie exótica é detectada apenas em ambientes artificiais controlados, (2) detectada: a espécie exótica é detectada no ambiente natural, porém sem aumento posterior de sua abundância e/ou de sua dispersão, (3) estabelecida: a espécie introduzida é detectada de forma recorrente, com ciclo de vida completo na natureza e indícios de aumento populacional ao longo do tempo em uma região restrita ou ampla, porém sem apresentar impactos ecológicos ou socioeconômicos aparentes, por fim, (4) invasora: a espécie estabelecida apresenta abundância ou dispersão geográfica que interfere na capacidade de sobrevivência de outras espécies em uma ampla região geográfica ou mesmo em uma área específica (ELLIOTT, 2003), ou quando a espécie estabelecida causa impactos mensuráveis em atividades sócio econômicas ou na saúde humana.

As edificações e construções na zona costeira formam condições ambientais diferentes das estruturas naturais locais, atuando como um ‘seletor ambiental’, conferindo vantagens para algumas espécies capazes de se expandir mediante disponibilidade de espaço, mesmo em condições, eventualmente, adversas (TYRRELL & BYERS 2007; RIVERO *et al.*, 2013). Marinas, portos e píeres naturalmente abrigam *biofouling*. E as atividades náuticas que contribuem com o transporte de espécies exóticas, facilitando a introdução e expansão, e contribuindo para a homogeneização das espécies nesses ambientes artificiais (CARITON & GELLER, 1993; BISHOP *et al.*, 2017). Segundo Rivero *et al.* (2013), os substratos artificiais abrigam mais espécies exóticas e invasoras do que os substratos naturais que estão localizados próximo a essas estruturas artificiais. Esses organismos costumam impor novas características ao ecossistema, alterando a dinâmica e o comportamento nas relações biológicas, podendo causar mudanças nos habitats, aumento na competição por recursos, aparecimento de doenças, redução ou mesmo exclusão de espécies nativas (BAX *et al.*, 2003; MCGEOCH & JETZ, 2019). Entretanto, para se enquadrarem como ‘invasoras’ as métricas sobre os impactos negativos devem ser claras.

Por toda sua história e, principalmente, desde a globalização iniciada em 1800, as atividades humanas têm facilitado o transporte e introdução de espécies não nativas –

entretanto os impactos podem ser negativos e/ou positivos a depender do contexto e do local em que foram introduzidas (ZÁVORKA *et al.*, 2018). De fato, para alcançarem sucesso em novos habitats, formas invasoras dependem de um conjunto de aspectos intrínsecos e extrínsecos, se destacando a tolerância fisiológica, e a presença de adaptações físicas, químicas, biológicas e ecológicas favoráveis à exploração de novos ambientes. Aspectos extrínsecos estão ligados ao ambiente, o qual pode ser ‘receptivo’ a eventos de bioinvasão em função de suas condições de conservação e biodiversidade, clima e aspectos hidrológicos e, principalmente, pela disponibilidade de nichos e recursos. Esses fatores são cruciais para determinar o nível e extensão dos impactos que uma espécie invasora causará em seu novo habitat (LAGES *et al.*, 2015).

Em termos químicos, estudos tem demonstrado que invertebrados marinhos produzem metabólitos secundários que podem deter a predação por consumidores generalistas, mas, podem falhar, resultando em efeitos adversos – ao invés de impedir a predação, atraem e estimulam o consumo por organismos especializados (LAGES *et al.*, 2006). Ou seja, ao consumirem animais particularmente alelopáticos, utilizam seus compostos tóxicos contra predadores potenciais. Esse poderia descrever um quadro de co-evolução, mas no caso de espécies exóticas, o processo de co-evolução naturalmente não existe. Sammarco *et al.* (1983) definem a alelopatia como ‘*a inibição direta de uma espécie sobre outra usando químicos tóxicos ou nocivos*’. Não obstante, Sammarco & Coll (1988) descrevem os usos das toxinas das presas por predadores em dois modelos distintos: quando o metabólito secundário é modificado pelo predador durante processo digestório (tornando-se inócuo) e quando o metabólito secundário é utilizado pelo predador para defesa química – neste exemplo, os compostos são ingeridos, vacuolizados, transportados e estocados em tecidos especializados no animal para uso *a posteriori*.

Em resumo, organismos invasores não possuem predadores locais que o reconheçam como recurso alimentar, e assim costumam obter maior sucesso reprodutivo. Por outro lado, podem selecionar presas quimicamente palatáveis, reduzindo os alimentos de espécies nativas especializadas. E, tratando-se de espécies exóticas sésseis a questão também se debruça sobre a ocupação dos espaços. Na literatura clássica, Jackson & Buss (1975), Jackson (1977) e Sheppard (1979) pioneiramente sustentaram que a toxicidade dos organismos sésseis poderia ter outra função, e identificaram como estratégia química para manutenção dos espaços, coibindo interações competitivas diretas e custos maiores na ocupação do habitat. Em contraste e, apesar dos impactos negativos que organismos exóticos podem representar à biodiversidade nativa, alguns autores sustentam que efeitos deletérios

dessas introduções tendem a ser amenizados ao longo do tempo (ZÁVORKA *et al.*, 2018). De todo modo, ao menos uma questão importante permanece aberta e difícil de ser respondida: quanto de tempo é necessário para que organismos exóticos sejam plenamente incorporados em uma comunidade, e o equilíbrio das funções ecossistêmicas supostamente impactadas sejam restauradas (i.e., as interações entre os elementos bióticos e abióticos)? A introdução de coral-sol no litoral brasileiro ocorreu a quase quatro décadas e ainda não temos a resposta. Como também não temos uma métrica bem definida sobre os impactos causados neste período.

1.4 A QUÍMICA DOS ORGANISMOS: METABÓLITOS PRIMÁRIOS E SECUNDÁRIOS

‘Inúmeras são as classes de substâncias envolvidas nos processos metabólicos dos organismos, sendo responsáveis pelas mais diversas funções biológicas, comuns a todo ser vivo ou particulares de grupos taxonômicos específicos’ (TEIXEIRA, 2009 – p. 249).

Segundo Rampelloto (2012), a vida se define pela complexidade química e pela atividade metabólica. De fato, metabolismo é o conjunto de reações químicas que ocorrem intracelularmente e, tanto nas plantas quanto nos animais, costuma ser dividido em primário e secundário.

A estrutura de uma macromolécula determina sua função biológica específica. E, cada forma de vida é definida pelo seu conjunto característico de macromoléculas. Assim, o metabolismo primário atua em funções básicas vitais, incluindo na divisão e crescimento celular, respiração, manutenção dos recursos energéticos e reprodução (MASCHEK & BAKER, 2008; RAMPELLOTO, 2012; THIRUMURUGAN *et al.*, 2018).

Nos animais, o metabolismo primário origina proteínas, lipídios, carboidratos e nucleotídeos, reconhecidos como macromoléculas (HARPER *et al.*, 2001). Proteínas, por exemplo, são formadas por conjunto de aminoácidos conectados entre si por ligações peptídicas, que atuam em diversas funções, incluindo contração muscular (actina e miosina), anticorpos (proteínas que defendem o organismo junto ao sistema imunológico) e no papel de enzimas catalíticas, acelerando reações químicas diversas (XIONG, 2017).

Derivados dos metabólitos primários, os compostos orgânicos produzidos pelo metabolismo secundário representam uma resposta adaptativa às interações ecológicas (aspectos bióticos) e pressão das condições ambientais (aspectos abióticos), o que implica na sobrevivência e sucesso reprodutivo dos organismos. Pesquisas sugerem que as relações ecológicas entre microrganismos, corais e diversos outros invertebrados e vertebrados,

fornece um repertório químico complexo resultante das sinalizações entre os organismos que compartilham de um mesmo habitat (CAVALLI *et al.*, 2021). Na maioria dos casos, a sinalização química reflete mecanismos de identificação e comunicação intra e interespecífica, defesa contra competidores e predadores, competição por espaço (territorialismo), regulação da homeostase e requerimentos biológicos/reprodutivos (quimiotaxia, feromônios) (PEREIRA *et al.*, 2011).

Os metabólitos secundários têm sido sumariamente definidos como compostos pouco abundantes, com frequência inferior a 1% do carbono total, ou pelo fato de sua estocagem ocorrer em órgãos ou células específicas (FUMAGALI *et al.*, 2008; MADARIAGA-MAZÓN, *et al.*, 2019). Alcaloides, terpenos, ácidos graxos e esteroides são exemplos de metabólitos secundários que possuem propriedades ecológicas - ou, em resumo, oferecem vantagem evolutiva aos organismos (HAY, 1996; LAGES *et al.*, 2015; THIRUMURUGAN *et al.*, 2018; MADARIAGA-MAZÓN *et al.*, 2019). Mais especificamente, os metabólitos secundários são sintetizados por vias diferenciadas e em fases específicas de crescimento, a partir de ‘*building blocks*’ (precursores de moléculas mais complexas) derivados principalmente de acetilcoenzima A, ácido chiquímico, ácido mevalônico e desoxixilulose fosfato, que podem ser convertidos em uma vasta gama de compostos, por meio de inúmeras transformações metabólicas (SHARMA *et al.*, 2023)

Plantas, bactérias, fungos, líquens e animais produzem um extraordinário número de compostos (BILLS & GLOER, 2017). No ambiente marinho, uma gama variada de invertebrados, dentre os quais, esponjas, cnidários, briozoários, equinodermos e ascídias, são citados na literatura como fonte de moléculas orgânicas de interesse farmacológico – ou seja, são derivados do metabolismo secundário, na forma de substâncias alelopáticas e/ou toxinas de ação diversa, e.g., antimicrobiana, antiviral, antifúngico e anti-inflamatório (CAVALLI *et al.*, 2021)

De fato, os processos mediados pelos metabólitos secundários são determinantes para o sucesso dos organismos e o aumento da biodiversidade nos sistemas, são de fundamental importância adaptativa (TEIXEIRA, 2002). Portanto, entende-se que em um ambiente heterogêneo, eventualmente submetido a condições adversas, a resposta química e adaptativa do metabolismo secundário será ainda mais expressiva entre os organismos.

A busca por moléculas bioativas a partir de organismos marinhos tem sido uma das áreas de investigação da bioprospecção – pragmaticamente, visando substâncias desconhecidas que possam levar ao desenvolvimento de produtos de interesse comercial (e.g., farmacêutico, nutricional, cosmético, produção de biomateriais, anti-incrustantes)

(FELÍCIO *et al.*, 2012). Mundialmente, a pesquisa por moléculas orgânicas compreende foco de grande relevância do setor farmacológico, sendo que, nas últimas décadas, os avanços no conhecimento de novos fármacos com eficácia terapêutica têm se consolidado com o estudo dos metabólitos secundários de origem marinha (BRITO, 2021). Um exemplo clássico refere-se ao AZT (azidotimidina ou zidovudina): droga anti-retroviral aprovada no final dos anos 80 para o tratamento do HIV/AIDS e desenvolvido pelo isolamento de moléculas (ara-A, ara-C) encontradas em espécie de esponja marinha (*Cryptotethya crypta*) (FELÍCIO *et al.*, 2012). De fato, os nucleosídeos ara-A (vidarabina) e ara-C (citarabina), foram os primeiros metabolitos isolados do ambiente marinho que geraram o desenvolvimento de fármacos até hoje usados - o AZT é, na verdade, uma modificação na estrutura química dos dois nucleosídeos previamente isolados (GONÇALVES *et al.* 2009).

Dos mais de 150.000 produtos naturais conhecidos, estima-se que aproximadamente 25.000 são de origem marinha (KIJOA & SAWANGWONG, 2004; NEWMAN & CRAGG, 2012; BLUNT *et al.*, 2017, 2018; CARROLL *et al.*, 2020). Como mencionado, as condições físico-químicas do ambiente marinho estão associadas a produção de diversas moléculas com características singulares e ações específicas (e.g., combate a predação, competição por espaço) (BARTOLOTTA *et al.*, 2009; CARPES *et al.*, 2018). Importante, destacar que, uma parte significativa dos ‘produtos naturais’ conhecidos (em outras palavras, compostos produzidos por organismos vivos) são, na verdade, metabólitos secundários. Entretanto, de acordo com Felício *et al.* (2012), é possível que, boa parte das substâncias isoladas dos invertebrados marinhos, a exemplo das esponjas, muito provavelmente tenha origem simbiótica (bacteriana ou fúngica) - microrganismos podem constituir até 40% da biomassa de seus hospedeiros.

Finalmente, mesmo com o conhecimento incipiente, a expectativa é que muitas moléculas sejam descritas em novas etapas da bioprospecção marinha. Não obstante, estudos sobre produtos naturais seguem restritos, fato decorrente à dificuldade do acesso ao material, protocolos de isolamento dos metabólitos e síntese laboratorial (ROCHA *et al.*, 2011). Todavia, o número de publicações vem crescendo ao longo dos anos - nos últimos 50 anos um acréscimo expressivo resultou da descoberta e isolamento de novos compostos oriundos de organismos marinhos, com particular destaque para representantes de Cnidaria (CARPES *et al.*, 2018; CARROLL *et al.*, 2020) (**Fig. 4**).

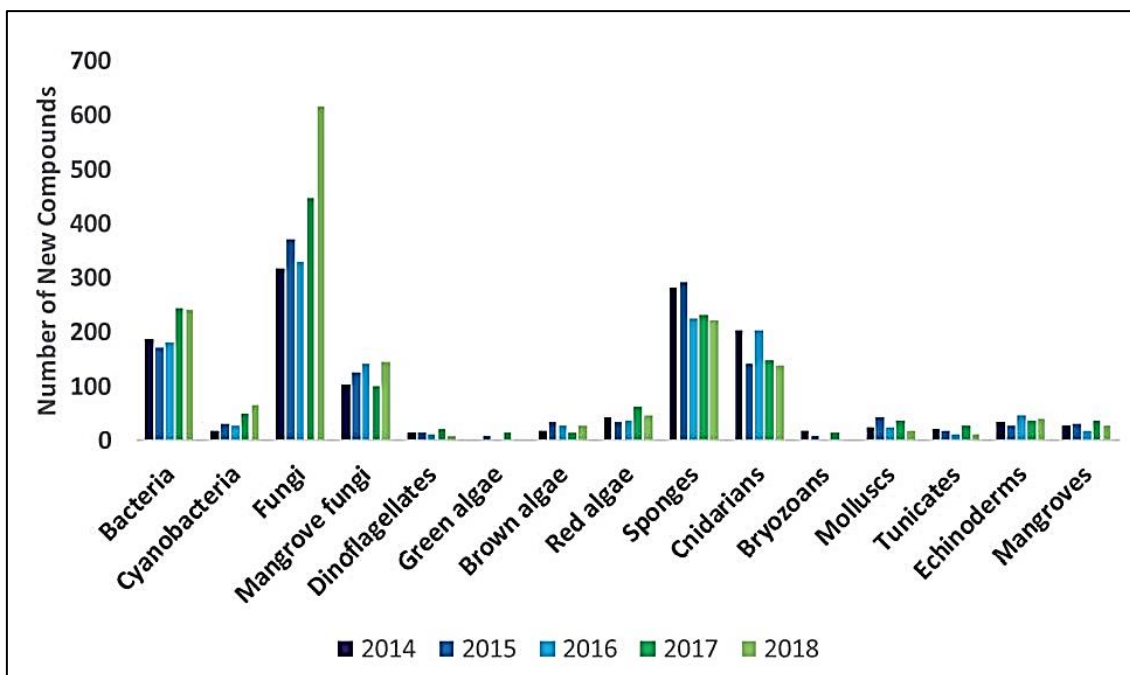


Figura 4 – Novas descobertas de produtos naturais marinhos de 2014 a 2018.

Fonte: CARROLL *et al.*, 2020.

1.5 ASPECTOS GERAIS DO CORAL-SOL

Corais dendrofilídeos exóticos são observados no Brasil desde a década de 80, com primeiros registros documentados para setor petrolífero da Bacia de Campos, litoral norte do estado do Rio de Janeiro (CASTRO & PIRES, 2001). Na sequência, duas espécies de coral-sol foram identificadas para o litoral sul, mais precisamente, para a Baía de Ilha Grande: *Tubastraea coccinea* e *T. tagusensis* (DE PAULA & CREED, 2004). A partir dessas primeiras observações, buscou-se monitorar possíveis vetores de novas introduções e dispersão das colônias pela zona costeira. De fato, SAMPAIO *et al.* (2012) foram os primeiros a alertar para a presença de coral-sol na costa nordeste – sendo a BTS o primeiro ponto de entrada desses corais exóticos no setor.

Corais do gênero *Tubastraea* são originários do Indo-Pacífico. A literatura sustenta que a introdução de *T. coccinea* no Atlântico Norte ocorreu na década de 40, ou seja, quatro décadas depois, *T. coccinea* também foi identificada no Atlântico Sul – o que configura um hiato relativamente longo entre as duas introduções (DE PAULA & CREED, 2004; CREED *et al.*, 2017a).

O grupo em questão possui poucas espécies válidas, sendo reconhecidas até o momento, *Tubastraea coccinea* (Lesson, 1829), *T. aurea* (Quoy & Gaimard 1833), *T. diaphana* (Dana, 1846), *T. faulkneri* (Wells, 1982), *T. tagusensis* (Wells, 1982), *T. floreana*

(Wells, 1982), *T. micranthus* (Ehrenberg, 1834), incluindo quatro novas espécies recentemente descritas para o Mar da China, *T. megacorallita* (Yiu & Qiu, 2021), *T. chloromura* (Yiu & Qiu, 2022), *T. violacea* (Yiu & Qiu, 2022), *T. dendroidea* (Yiu & Qiu, 2022).

No Brasil, estudos desenvolvidos por Bastos *et al.* (2022), Freitas *et al.* (2023) e Freitas *et al.* (submet.) revelam uma diversidade distinta à inicialmente proposta por De Paula & Creed (2004). Considerando as relações filogenéticas, observa-se uma sólida distinção entre dois clados principais: um apresentado pelas espécies plocóides, outro pelas dendróides (BASTOS *et al.*, 2022) (**Fig. 5**). Deste modo, importante destacar que, atribuição de modelos baseados nos fenótipos atribuídos ao desenvolvimento dos coralitos (plocóide vs. Dendróide) contextualiza a sistemática do grupo, extrapolando mera abordagem da morfotipagem.

Em termos gerais, *Tubastraea* é representado por corais azooxantelados, hermafroditas e planuladores, com larvas assentando, preferencialmente, sobre substratos artificiais (RICHMOND, 1987; FAN *et al.*, 2006; MANGELLI & CREED 2012, CAPEL *et al.*, 2014; BUMBEER & ROCHA, 2016). Além da diversidade de substratos utilizados, há, aparentemente, uma seleção ativa por diferentes ângulos e inclinações, principalmente àqueles mais verticais ou negativos (PAULA & CREED, 2005; MIZRAHI *et al.*, 2014). De certo modo, o recrutamento em substratos artificiais e, em posições acentuadamente inclinadas e/ou negativas, reduzem os encontros com corais nativos, os quais encontram-se mais amplamente distribuídos na BTS pelos fundos rochosos dos afloramentos, ou sobre platôs recifais.

Outros mecanismos de reprodução de coral-sol, particularmente importantes e que devem ser mencionados, são o ‘*polyp-ball*’ e o ‘*polyp bail-out*’ (CAPEL *et al.*, 2014; LUZ *et al.*, 2016). Ambos os fenômenos já foram descritos para outros corais (*in* RINKEVICH & LOYA, 1979; SAMMARCO, 1982) e referem-se à grande capacidade regenerativa dos tecidos via diferenciação de células totipotentes. Particularmente, no caso dos *polyp-balls*, fragmentos de tecidos sem matriz calcárea são liberados das colônias (comum em momentos de estresse ambiental e durante a degradação colonial), assentam sobre o substrato, iniciam esqueletogênese e se diferenciam em pólipos fundadores. Fragmentação das colônias, por exemplo, pode gerar numerosos propágulos via formação de ‘*polyp-balls*’. No segundo processo, temos um cenário pouco mais complexo: o pólipos é liberado da colônia com parte da matriz esquelética correspondente ao cálice, uma vantagem, pois, com esqueleto, o desenvolvimento do pólipos ocorre mais rapidamente.

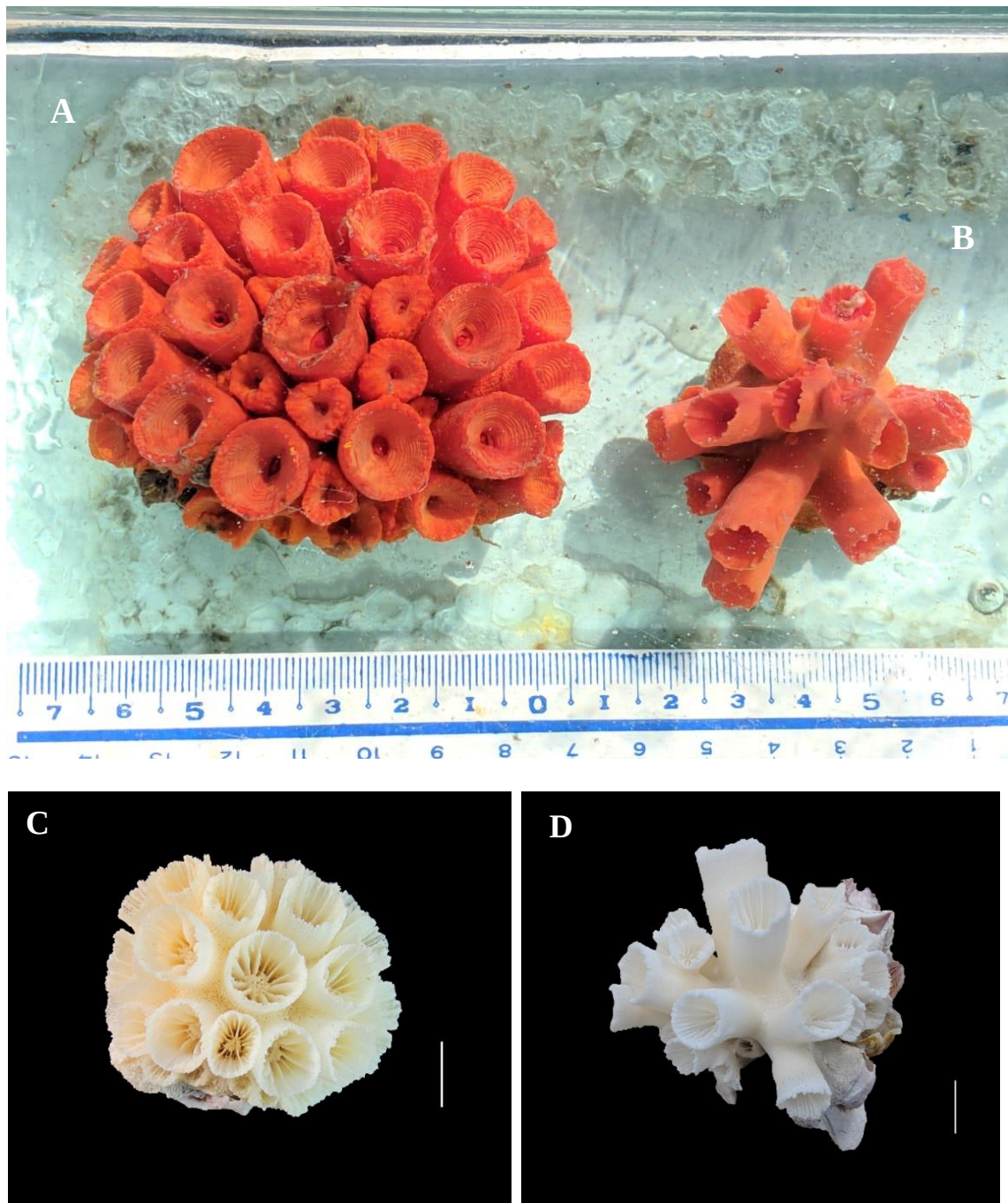


Figura 5 – Colônias de *Tubastraea* sp. (A e C= morfotipo plocóide; B e D= morfotipo dendróide). Escala= 1cm.

Fonte: LABIMAR/UFBA.

Experimentalmente, a coexistência do coral-sol e corais nativos brasileiros tem sido descrita como negativa. Dos Santos *et al.* (2013), por exemplo, reportou comportamento agressivo entre *Tubastraea* e *Mussismilia hispida*. Os autores descrevem a extrusão de filamentos mesentéricos urticantes em ambas as espécies, *T. coccinea* e *T. tagusensis* e os

efeitos da necrose nos tecidos de *Mussismilia*. Outros testes foram realizados com zoantídeos – como o estudo de Freitas *et al.* (2023), abordando a interação competitiva entre *Tubastraea* e *Palythoa caribaeorum*. Neste modelo, e apesar do contato, *Palythoa* não sofreu necrose. Pelo contrário, em quatro meses de experimento, *Palythoa* cresceu alguns centímetros sobre as colônias do coral-sol. Todavia, aumento na produção do muco e recuo da margem da colônia do zoantídeo foi observado após 120 dias de contato, sendo interpretado como o intervalo para uma reação de autodefesa, provavelmente, frente à ação intensificada do repertório químico do coral-sol.

Contextualmente, ‘embates’ físicos e químicos entre corais ocorrem em outros gêneros. O clássico trabalho de Lang (1971), descreve uma agressividade intensa entre duas espécies de *Scolymia*: *S. cubensis* e *S. lacera*. Em experimentos envolvendo 400 indivíduos, *S. lacera* revelou-se um competidor muito mais eficiente que a congênera, inclusive, utilizando da mesma estratégia de *Tubastraea*: extrusão dos filamentos mesentérios urticantes.

Finalmente, Sammarco *et al.* (2010) comparam o potencial competitivo de duas espécies de coral-sol: *T. coccinea* e *T. micranthus*. Importante lembrar que, *T. micranthus* foi introduzido no Golfo do México mais recentemente, sendo uma das poucas espécies ramificadas de coral-sol, prontamente diagnosticada pelos tecidos mais escuros – geralmente, em verde profundo, ou pretos. Preliminarmente, os autores sustentam que *T. micranthus* é competitivamente superior a *T. coccinea*. Em estudo posterior, comparando as relações interespecíficas junto às comunidades bentônicas e a ocupação do espaço pelas congêneres, Sammarco *et al.* (2015) reiteram a superioridade das qualidades competitivas de *T. micranthus*.

Na BTS, aspectos da competição intragenérica, considerando interações exclusivamente entre espécies de coral-sol, têm revelado um modelo bastante peculiar, ainda não plenamente avaliado (E. Neves comm. pess.). Com base em ampla documentação fotográfica, verifica-se que colônias plocóides são capazes de crescerem sobre as dendróides, sugerindo um diferencial no comportamento competitivo entre os dois morfotipos. E, apesar do contato direto ocorrer entre as colônias, não há aparente alteração na integridade dos tecidos (**Fig. 6**)

De fato, estudos abordando interações competitivas refletem um importante diagnóstico químico: espécies competitivamente superiores, certamente apresentam um repertório de metabólitos secundários mais diversos e/ou mais abundantes.



Figura 6 – Colônia plocóide (vermelha) crescendo sobre colônia dendróide (amarela). Registro obtido na população Marina de Itaparica (I. de Itaparica). Escala= 1cm.

Fonte: E. Neves.

1.6 ASPECTOS DA ALELOPATIA DO CORAL-SOL

‘Comportamento quimicamente mediado é onipresente no mar e tem considerável impacto sobre a estrutura e função das populações, comunidades e ecossistemas marinhos’.

(HAY, 2009 - p. 14)

Extratos provenientes dos tecidos de corais escleractíneos podem ter efeitos alelopáticos, regulando as abundâncias locais e reduzindo pressão gerada pela competição intra e interespecífica por espaço (FEARON & CAMERON, 1996).

De fato, nem toda química tem efetivamente papel de coibir competidores. Substâncias químicas produzidas no ambiente marinho podem atuar como sinalizadores positivos das características ambientais, atraindo, ao invés de afastar outros organismos. Um exemplo, é o dimetil sulfato produzido por zooxantelas, corais escleractíneos e macroalgas. Geralmente em concentrações muito mais elevadas junto aos recifes coralíneos, o dimetil sulfato tem forte papel na navegação quimiossensorial das larvas de peixes, propelindo-as a nadar em direção ao ambiente recifal (FORETICH *et al.*, 2017).

RAINA *et al.* (2022) demonstraram que as assembleias procarióticas são governadas por sinalizadores químicos muito específicos, os quais norteiam os processos biogeoquímicos e

as interações ecológicas que estruturam a base da cadeia alimentar marinha. De fato, os oceanos são considerados um dos maiores reservatórios de bactérias do mundo, e neste vasto ambiente, a quimiotaxia é responsável por ‘modelar’ os biofilmes marinhos, um consórcio de microrganismos (e.g., bactérias, cianobactérias, protistas) que se estabelecem e modificam o ambiente em variadas escalas através de um ‘*looping*’ contínuo de ações – com destaque para regulação dos ciclos químicos, precipitação de carbonato e degradação e ciclagem de nutrientes (STOCKER & SEYMOUR, 2012). Portanto, os biofilmes são os precursores das comunidades bentônicas, sinalizando quimicamente as condições ideais para assentamento e recrutamento das larvas dos invertebrados sésseis.

Como mencionado, no ambiente marinho as espécies apresentam um notável repertório químico, produzindo uma grande quantidade de metabólitos secundários, geralmente, terpenos, esteroides, policetídeos, peptídeos, alcaloides e porfirinas. A linguagem química certamente possui ‘alvos’ e ‘objetivos’. Assim, antagonicamente podem atrair, por exemplo, para reprodução (indicação de maturidade sexual) e/ou sinalização entre parentais (atração entre larvas co-específicas), ou afastar, como ocorre na competição por espaço (coibindo assentamento de outros organismos) e/ou em comportamento de defesa (‘repelentes’ contra predadores) (MAIDA *et al.*, 1995; HAY & FENICAL, 1996; TSOUKATOU *et al.*, 2007; PEREIRA & GAMA, 2008). Quanto mais heterogêneo e estressante forem as condições ambientais, certamente, mais diversos serão os metabólitos secundários produzidos.

Tendo em vista que as comunidades bentônicas com coral-sol na BTS possuem uma composição relativamente heterogênea de esponjas, octocorais, crustáceos, briozoários, algas, dentre outros organismos, inclusive, uma diversidade ímpar de espécies do próprio grupo (FREITAS *et al.*, 2023), não passam despercebidos aspectos da interação intragenérica e a prevalência das colônias plocóides sobre as dendróides (**Fig. 6**). E, tratando-se de um conjunto não nativo de corais, as interações, mesmo intragenéricas, podem ser interpretadas como não comuns na história de vida desses organismos. Mas, o que tem revelado os estudos sobre os metabólitos secundários do coral-sol?

Em relação a *Tubastraea*, alguns experimentos apontam para a produção de esteroides e alcaloides bioativos e de ação citotóxica (RASHID *et al.*, 1995; IWAGAWA *et al.*, 2008; MEYER *et al.*, 2009). Mas, na natureza, esses metabólitos certamente têm efeito deletério sobre competidores, o que foi provado no estudo de KOH & SWEATMAN (2000) com extratos de *Tubastraea faulkneri*. Utilizando de extratos em diferentes concentrações, foram realizados testes intra e interespecíficos, considerando várias outras espécies de corais (*Platygyra sinensis*, *P. daedalea*, *Goniastrea aspera*, *Oxypora lacera*, *Montipora digitata*,

Acropora millepora, *A. tenuis*, *A. formosa*, *A. pulchra*, *Fungia fungites*, e *Favia pallida*). Os autores observaram que a toxicidade do extrato resultou em taxas de mortalidade muito superior nos testes interespecíficos, do que quando aplicado sobre as larvas da própria espécie.

Lages *et al.* (2010) apontam para uma predominância química de esteróis, ácidos graxos e hidrocarbonetos em *Tubastraea coccinea* e *T. tagusensis* no Rio de Janeiro, sendo que o colesterol representou mais de 50% das substâncias analisadas por cromatografia gasosa acoplada a espectrometria de massas (CG-EM).

Sardá *et al.* (2020) identificaram três peróxidos de esteroides, dois derivados indólicos e uma fração rica em ésteres de ácidos graxos em extrato metanólico de *Tubastraea coccinea*, coletada em Santa Catarina. Os autores chamam atenção para presença de alcaloides indólicos do tipo aplisinopsina, ressaltando que os resultados obtidos representam o primeiro registro de peróxidos de esteroides em *T. coccinea*. De fato, com base nos testes citotoxicidade, é sugerido que o sucesso da espécie na ocupação de novos ambientes pode estar relacionado à liberação desses metabólitos.

Sobre a aplisinopsina, o metabólito foi isolado pela primeira vez por Kazlauskas *et al.* em 1977, e costuma ser identificado em *Tubastraea* (Fig. 7). Não obstante, diversos outros organismos têm sido relacionados à produção de aplisinopsina, a exemplo de esponjas (*Thorecta* sp., *Verongia* sp., *Dictyoceratida* sp., *Aplysinopsis* sp., *Aplysina* sp., *Hyrtios* sp.), moluscos (*Phestilla melanobrachia*), anêmonas-do-mar (*Radianthus kuekenthali*) e alguns gêneros de corais escleractíneos (*Astroides*, *Leptopsammia*) (BIALONSKA & ZJAWIONY, 2009).

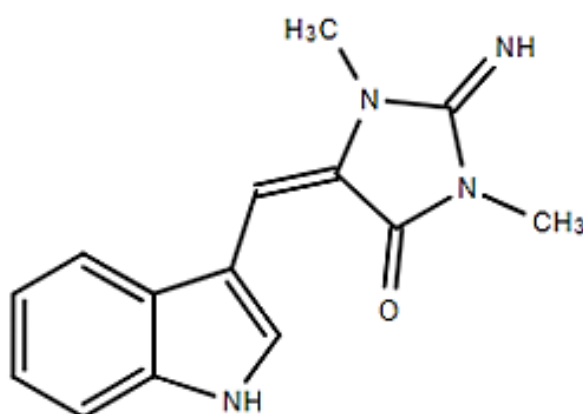


Figura 7 – Estrutura química da aplisinopsina.

Fonte: FUSETANI *et al.*, 1986.

As aplisinopsinas estão relacionadas a inúmeras funções, podendo ser citadas: proteção contra a radiação solar da fauna recifal em ambientes de águas rasas (GUELLA *et al.*, 1988), ação antimicrobiana (KOH & SWEATMAN, 2000) e defesa contra predadores (OKUDA *et al.*, 1982). O nudibrânquio laranja *Phestilla melanobrachia*, por exemplo, alimenta-se exclusivamente do coral-sol *T. coccinea*. Alguns estudos indicam que o molusco absorve e acumula aplisinopsinas dos tecidos ingeridos para, em contrapartida, utilizá-las contra os ataques de competidores e predadores (OKUDA *et al.*, 1982).

Adicionalmente, a molécula 6-bromo-2'-N-metilaplysinopsina (**Fig. 8**) foi isolada de *Tubastraea tagusensis*. Com efeito citotóxico sobre *Trypanossoma cruzi*, a expectativa de uso da nova aplisinopsina no tratamento da Doença de Chagas foi comentada por Romanelli *et al.* (2022). Nos experimentos, o extrato foi capaz de reduzir a atividade mitocondrial do protista parasita sem afetar as células de mamíferos, o que traz uma boa expectativa de uso terapêutico da nova molécula.

Além das aplisinopsinas, outro alcaloide encontrado em *Tubastraea* é a tubastrina. Isolada pela primeira vez por Alam *et al.* (1988) de colônias de *Tubastraea micranthus*, qual possui ação antiviral (SAKAI & HIGA, 1987). Segundo Khadem & Marles (2011) trata-se do primeiro alcaloide cromona obtido de um invertebrado marinho, de interesse farmacológico e, ecologicamente, com efeito sobre predadores.

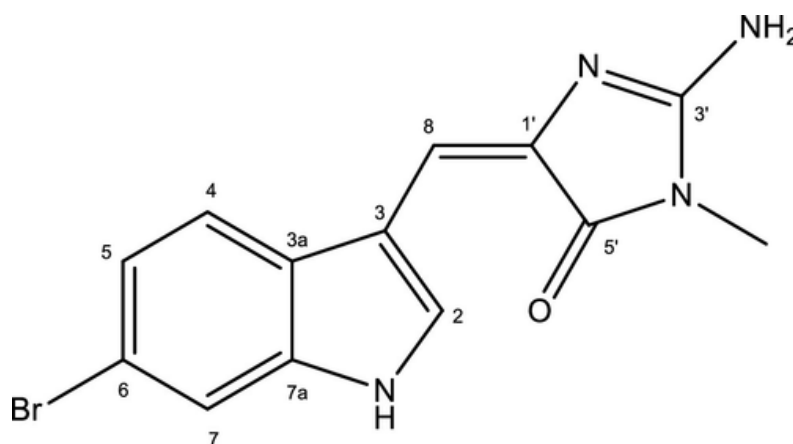


Figura 8 – Estrutura química da 6-bromo-2'-N-metilaplysinopsin (BMA) isolada de *Tubastraea tagusensis*.

Fonte: Romanelli *et al.*, 2022.

Estudos químicos sobre o coral-sol na BTS estão em desenvolvimento. Em primeira etapa, Correia (2022) obteve evidências do perfil químico para as espécies no setor, diagnosticando variabilidade química entre os morfotipos e locais de coleta, mas com

presença de um composto majoritário (um ‘*fingerprint*’ químico) em todas as amostras. Comparando os cromatogramas por morfotipo, os resultados sugerem maior concentração de metabólitos nas colônias dendróides – dado particularmente relevante para a presente abordagem. De fato, os estudos de Correia (*op. cit.*) também fazem parte do projeto ‘Avaliação e Pesquisa do Coral-Sol na Baía de Todos-os-Santos’ e, na atual etapa, análises de CG-MS estão em andamento para caracterização de todos os metabólitos identificados nos picos pelos cromatogramas obtidos inicialmente pelo método de CLAE/DAD.

Em resumo, o metabolismo secundário adaptativo é responsável por produzir metabólitos utilizados como uma linguagem química complexa e de múltiplas funções (MAIDA *et al.*, 1995; HAY & FENICAL, 1996; TSOUKATOU *et al.*, 2007; PEREIRA & GAMA, 2008; LAGES *et al.*, 2015). Deste modo, invertebrados marinhos sésseis, limitados criticamente pela seleção e ocupação de espaços, facilmente investirão nas interações quimiossensoriais. E se os compostos produzidos por cada espécie representam uma ‘identidade química’, um atributo de alta especificidade, provavelmente podem corroborar estudos taxonômicos e filogenéticos, particularmente, se adotada uma abordagem integrativa (URIZ *et al.*, 1992).

Portanto, a alelopatia envolve todo e qualquer processo químico empregado durante interações competitivas, ou na defesa contra predação. Importante ressaltar que, o sucesso ecológico de espécies exóticas e/ou invasoras pode ser amplamente atribuído às estratégias químicas diferenciadas adotadas na ocupação de novos nichos (CHENG *et al.*, 2019). Ou seja, a alelopatia pode ter efeitos antagônicos e, vai depender da variedade e quantidade de metabólitos secundários produzidos em cada contexto e momento do ciclo biológico (AN *et al.*, 1993; LI *et al.*, 2018).

E assim, apesar do número reduzido de trabalhos focarem sobre os metabólitos secundários de algumas poucas espécies de *Tubastraea*, é extremamente intrigante o fato de não abordarem eventos que nitidamente se descortinam junto às comunidades bentônicas: as relações ecológicas que estão ocorrendo entre as espécies de coral-sol e definindo a prevalência de um morfotipo sobre o outro em alguns setores. Sob influência de fatores abióticos e bióticos localmente distintos, não surpreende que para cada ponto de ocorrência do coral-sol tenhamos um cenário diferente, tanto em termos de metabólitos produzidos quanto em relação à diversidade e prevalência de espécies de coral-sol. Na verdade, as lacunas no conhecimento sobre a ecologia do coral-sol são significativas e interferem no pragmatismo das ações de manejo. Basta reparar que, a maioria dos artigos já publicados,

visa, estritamente, aspectos da interação do coral-sol com organismos nativos (CREED 2006; DOS SANTOS *et al.*, 2013; MIRANDA *et al.*, 2016; FREITAS *et al.*, 2023).

Deste modo, o presente estudo se baseia em testes experimentais, utilizando extratos obtidos a partir de tecidos de coral-sol para avaliar efeitos de toxicidade em larvas congêneres. Por fim, os resultados deverão compor um arcabouço de dados inéditos sobre as relações intragenéricas e comportamento competitivo do coral-sol na BTS.

2. OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Investigar a influência de diferentes concentrações de extratos orgânicos (com metabólitos secundários) sobre o comportamento e sobrevivência de larvas congêneres (i.e., extrato coral-sol vs. larva coral-sol), comparando efeitos da toxicidade sobre os morfotipos plocóide e dendróide.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Verificar a influência do extrato de coral-sol sobre processo de assentamento de suas próprias larvas, incluindo possíveis (1) mudanças no tempo de fixação da larva (2) alterações morfológicas durante a metamorfose da larva em pólipos fundadores (3) aspectos do desenvolvimento do pólipos fundadores;
- Verificar tolerância das larvas às concentrações variáveis do extrato orgânico;
- Determinar taxa de sobrevivência das larvas em cada situação do teste.

3. HIPÓTESE

A hipótese do presente estudo se consolida na prerrogativa de ocorrer interação competitiva intragenérica nas comunidades com coral-sol na BTS, e o comportamento competitivo se distinguir entre os morfotipos plocóide vs. dendróide. Especificamente, considerando o desenho amostral e testes, a hipótese sustenta haver uma resposta diferenciada dos extratos do coral-sol no comportamento e sobrevivência das larvas congêneres.

4. MATERIAIS E MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDO E LOCALIDADES DE AMOSTRAGEM

A Baía de Todos-os-Santos (BTS) (12°50' S, 38°38' W) encontra-se localizada na região nordeste do Brasil, dentro da área urbana da cidade de Salvador (BA), sendo a segunda maior baía navegável do país, abrangendo uma área de 1.233 km², com profundidade média de 9,8m, composta por várias ilhas – a maior, Ilha de Itaparica (CIRANO & LESSA, 2007; DUTRA *et al.*, 2006; ANDRADE & HATJE, 2009) (**Fig. 9**).

Devido à biodiversidade marinha e ecossistemas prístinos, trata-se de importante Área de Proteção Ambiental (Decreto Nº 7595, 1999). De fato, juntamente com o sistema recifal do Complexo de Abrolhos, é considerada o maior centro de diversidade coralínea do Atlântico Sul Ocidental (CRUZ *et al.*, 2009).

Os recifes da BTS estão distribuídos ao longo da parte sudeste da I. de Itaparica e I. dos Frades, na região sul da I. de Maré, no setor oeste, onde se encontram os recifes de Periperi e no canal de Madre de Deus, no setor do Recôncavo Baiano (LABOREL, 1969; LEÃO *et al.*, 1996).

Todavia, a BTS também está sujeita aos impactos das atividades comerciais, abrigando áreas portuárias, polo petroquímico, marinas e estaleiros. Portanto, devido à pressão antrópica, os riscos de bioinvasão são elevados em todo entorno da baía (CRUZ *et al.*, 2009). Registros recorrentes nas últimas décadas, efetivamente, apontam a BTS como um ‘hot spot’ de espécies não-nativas (*sensu* R. Coutinho, IEAPM), com destaque para o siri *Charybdis hellerii* (CARQUEIJA & GOUVEIA, 1996; SILVA & BARROS, 2011), os corais *Tubastraea* (SAMPAIO *et al.*, 2012), o briozoário *Triphyllozoon arcuatum* (ALMEIDA *et al.*, 2015), a esponja calcárea *Heteropia* sp. (BARROS *et al.*, 2018; CHAGAS *et al.*, 2020) e os octocorais *Sarcothelia* sp. and *Briareum hamrum* (MENEZES *et al.*, 2022).

Considerando as populações selecionadas para o estudo, as amostras foram obtidas em quatro populações, todas em substratos artificiais representados por estruturas de píeres públicos e particulares (decks e colunas) (**Fig. 10**). Dados de georreferenciamento das populações e natureza dos substratos encontram-se detalhados na **Tabela 1**.

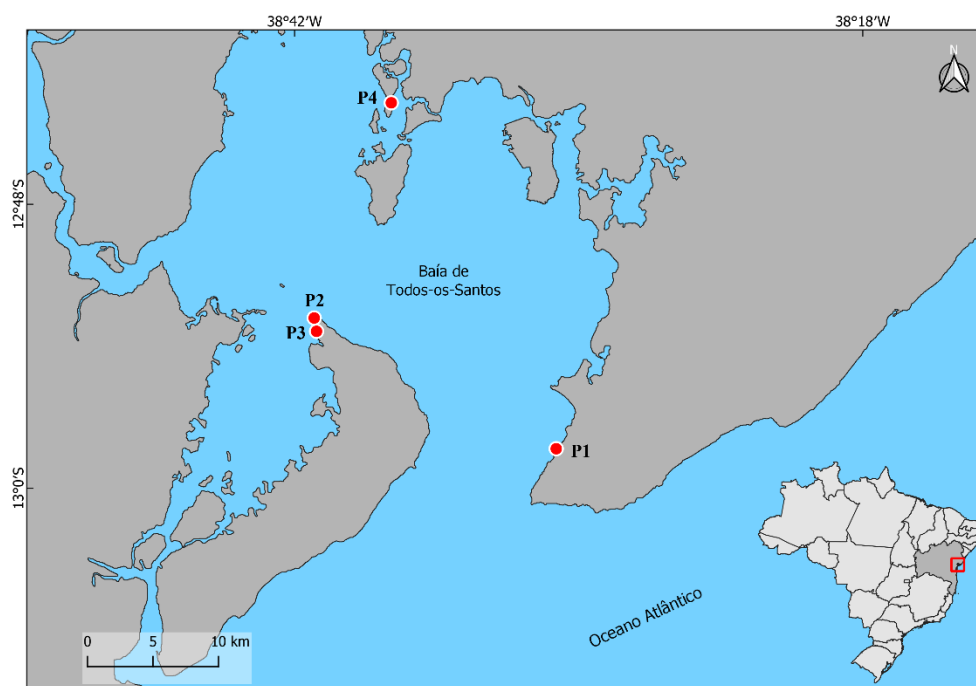


Figura 9 – Baía de Todos-os-Santos, Salvador – BA. (P1 = Terminal Turístico Náutico da Bahia (TTNB); P2 = Píer da Marinha; P3 = Píer da Marina de Itaparica; P4 = Ilha de Bimbaras).

Tabela 1 – Locais de coleta e seus respectivos tipos de substrato onde se encontravam as colônias de *Tubastraea* coletadas.

Local	Coordenadas	Substrato
Píer da Marina de Itaparica	12°53'20.1"S 38°41'04.5"W	Flutuadores e estruturas de concreto
Píer da Marinha de Itaparica	12°52'48.2"S 38°41'10.0"W	Pilastras e estruturas de concreto
Píer da Ilha de Bimbaras	12°43'36.0"S 38°38'02.9"W	Flutuadores e pilastras redondas de concreto
TTNB	12°58'19" S 38°30'55" W	Flutuadores revestidos por poliestireno



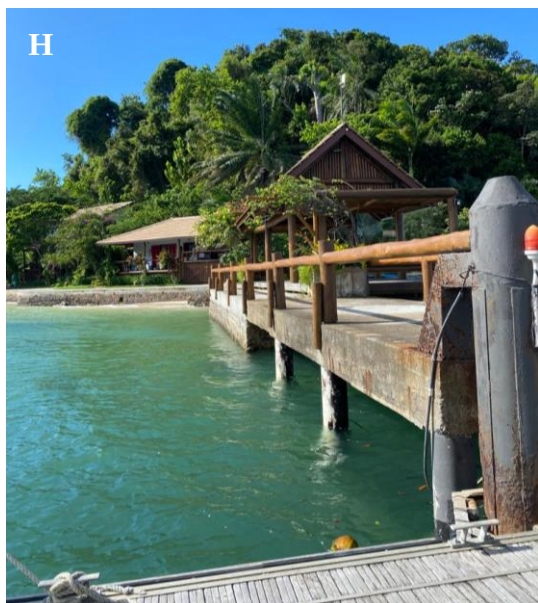


Figura 10 – Píeres dos locais de coleta (A e B= TTNB; C e D= Píer da Marinha; E e F= Píer da Marina de Itaparica; G e H= Píer da Ilha de Bimarras).

Fonte: LABIMAR/UFBA.

4.2 COLETA E MANUTENÇÃO DAS AMOSTRAS

No período de dezembro/2021 a agosto/2022, 15 colônias de cada espécie selecionada para análise, i.e, *Tubastraea coccinea* (plocóide), *Tubastraea aurea* (dendróide); *Tubastraea n. sp. 1* (plocóide), *Tubastraea n. sp. 2* (dendróide) (registro in Freitas 2023 e Freitas et al. 2023, submet.) foram coletadas mensalmente, durante atividade de mergulho autônomo, com auxílio de espátula e ponteira, em profundidades variando de 1,0 a 5,0 m, principalmente na maré vazante (**Fig. 11**).

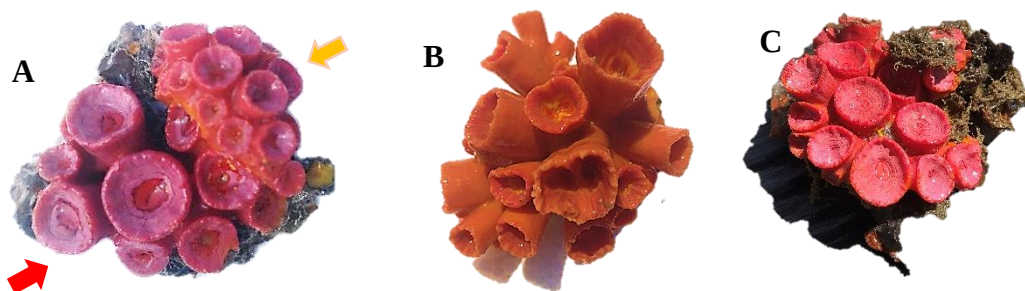


Figura 11 – Alguns dos espécimes coletados em campo (A= Seta vermelha: *Tubastraea* aff. *aurea*, Seta laranja: *Tubastraea n. sp. 1*; B= *Tubastraea n. sp. 2*; C= *Tubastraea coccinea*).

Fonte: LABIMAR/UFBA.

Durante os mergulhos, as colônias foram individualizadas em sacos plásticos (as identificações são asseguradas quando examinadas no barco). Já embarcadas e identificadas, são mantidas em recipientes plásticos com água do mar. Nestas condições, as colônias foram monitoradas, aguardando-se sinal de liberação das larvas plânulas. Geralmente, o protocolo de remoção acaba por estimular as colônias, as quais, quando maduras, podem ‘planular’ antes mesmo de serem transferidas para os aquários (**Fig. 12**). Ou seja, coleta de larvas, eventualmente, ocorre em campo.

Durante o monitoramento, as larvas são separadas com o auxílio de pipetas *Pasteur* e armazenadas em tubos Falcon com água do mar para transporte ao laboratório.

No laboratório, as colônias foram novamente examinadas para coleta de larvas, antes de serem distribuídas nos aquários. Os aquários são sistemas de 31L (Boyu MS-420) e 45L (Boyu MS-520) com iluminação led e bomba de imersão. As colônias foram alimentadas com complexo vitamínico (Reef Fuel Aquavitro), além de copépodes e *Artemia* (vendidos na forma de ‘conserva’). As larvas foram transferidas para recipientes de plásticos de 100 ml contendo água do mar, sendo mantidas em câmara de germinação com controle de temperatura (22 °C) e fotoperíodo (luz a cada 12h) para período de 24-48h de aclimação.



Figura 12 – Protocolo de coleta de larvas durante embarque. Larvas vivas são observadas no tubo Falcon (seta).

Fonte: LABIMAR/UFBA.

4.3 PRODUÇÃO DOS EXTRATOS DE *TUBASTRAEA*

O protocolo utilizado para a preparação dos extratos seguiu a metodologia descrita por Carpes *et al.* (2020), com modificações.

Colônias de *Tubastraea* (n=10) pesando em média 133g foram congeladas em freezer, liofilizadas e a biomassa obtida foi pesada em balança analítica. A biomassa liofilizada foi colocada dentro de Becker contendo metanol na proporção (1/coral:3/solvente), e colocadas em banho de ultrassom por 20 minutos, seguido de maceração estática por 1:30h. O extrato foi filtrado e evaporado em rotaevaporador. A biomassa residual foi reextraída adicionando-se metanol, colocadas em banho ultrassônico por 20 minutos seguida de maceração estática, “overnight”. Posteriormente, os extratos foram concentrados em rotaevaporador (**Fig. 13**).

Os extratos de *Tubastraea* foram produzidos e caracterizados quimicamente na Faculdade de Farmácia da UFBA, no Laboratório de Pesquisa em Matéria Médica (LAPEMM). Para produção dos extratos, foram utilizadas colônias de *Tubastraea* sp. do morfotipo dendróide e plocóide, sendo preparados extratos distintos para cada morfotipo. O rendimento médio do extrato foi de 2,87%.



Figura 13 – Extratos secos obtidos. Cada recipiente contém extrato de uma única colônia.

Fonte: LABIMAR e LAPEMM/UFBA

4.4 TESTES BIOLÓGICOS

Em todas as séries dos experimentos, foram utilizadas larvas provenientes das colônias vivas mantidas nos sistemas artificiais no laboratório.

4.4.1 SÉRIE I (TESTE PILOTO)

Foi realizado um teste piloto com o objetivo de verificar viabilidade do desenho amostral previamente elaborado e necessidade de possíveis ajustes metodológicos.

Recipientes com larvas, durante os experimentos, foram mantidos em câmara de germinação a 20°C com ciclos alternantes claro (12h) e escuro (12h).

As larvas utilizadas no experimento foram obtidas durante evento de planulação de colônias férteis provenientes do Terminal Turístico Náutico da Bahia e mantidas em sistemas artificiais montados no LABIMAR/UFBA. As larvas foram coletadas aleatoriamente entre colônias plocóides e dendróides (designadas de ‘larvas mistas’). Os testes tiveram início após período de 24h do evento de planulação.

As larvas foram separadas em três grupos de tratamento e um grupo controle. Três diferentes concentrações de extratos foram utilizadas como tratamento: 200 µg/ml; e 5% (**Tabela 2**). O controle foi adotado para o meio sem extrato (0 µg/ml), o qual continha apenas água do mar. As larvas permaneceram na mesma concentração durante período de análise.

O extrato foi diluído em recipientes plásticos com 200 ml de água do mar, de maneira que a concentração de extrato diluído correspondesse à mesma porcentagem em todos os tratamentos.

Tabela 2 – Quantidade de extrato diluído em água do mar para cada concentração.

Concentrações (µg/ml)	Qtd. de extrato dissolvido (g)
0	0
1	0,02
2,5	0,05
5	0,10

Lamínulas histológicas foram posicionadas no fundo de cada recipiente para substrato de fixação e desenvolvimento larval. Neste momento, foram utilizadas 5 larvas para cada concentração (**Fig. 14, 15**). As larvas foram monitoradas por 5 dias, sendo individualmente avaliadas a cada 24 horas com auxílio de microscópio estereoscópico (Zeiss modelo STEMI 508).

Na série I, larvas mistas foram testadas em extrato de colônias plocóides. Durante o experimento, larvas foram qualitativamente avaliadas em função da 1) atividade natatória; 2) alterações na coloração; 3) alterações morfológicas e 4) local de fixação no recipiente. Sobrevida e mortalidade foram estatisticamente analisadas.

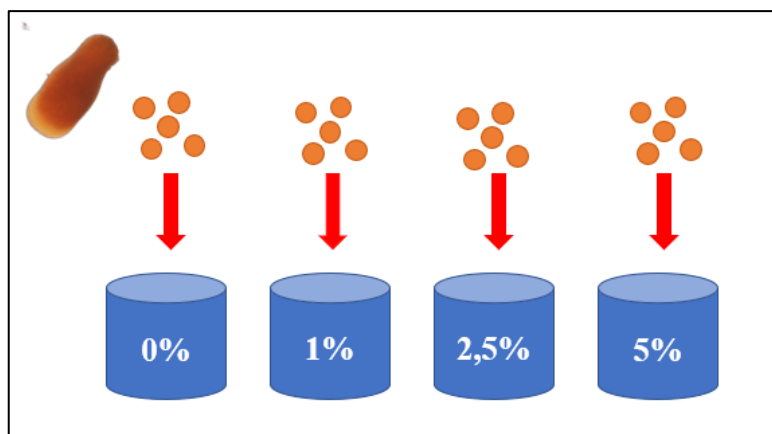


Figura 14 – Desenho experimental do teste realizado na série I.

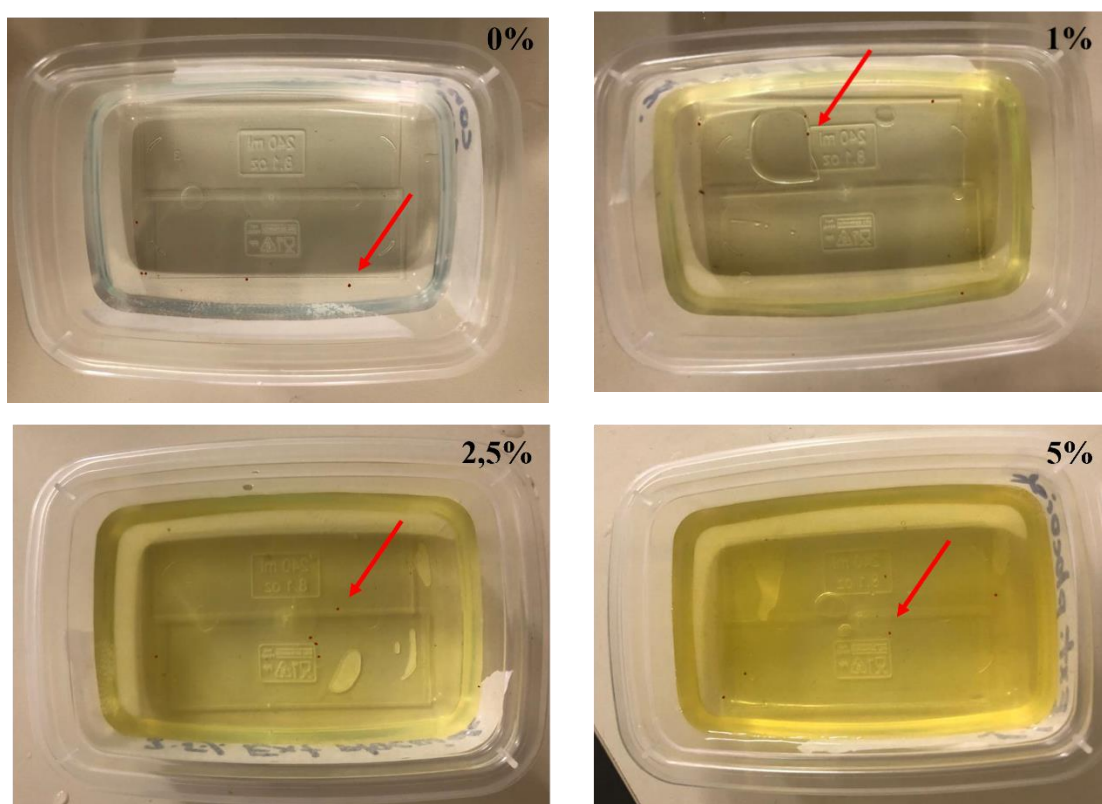


Figura 15 - Teste piloto (série I) com as diferentes concentrações de extratos de colônias plocoides testadas no experimento.

Fonte: LABIMAR/UFBA

4.4.2 SÉRIE II

Os testes foram realizados nas mesmas condições da série I – em câmara de germinação a 20°C com controle de fotoperíodo. Foram efetuados ajustes no desenho amostral: no teste

piloto todas as larvas degradaram rapidamente durante o experimento, optando-se por adicionar concentrações adicionais intermediárias. Os testes tiveram início após período de 24h do evento de planulação.

As larvas foram separadas em quatro grupos de tratamento e um grupo controle (*vide* desenho amostral – **Fig. 16**). Quatro diferentes concentrações de extratos foram utilizadas como tratamento: 10 µg/ml, 100 µg/ml, 500 µg/ml e 1000 µg/ml. O controle foi adotado para o meio sem extrato (0 µg/ml). No atual experimento, larvas foram expostas aos extratos de colônias dendróides e plocóides (na série I foi utilizado apenas extrato de colônias plocóides).

O extrato foi diluído em cristalizadores de vidro contendo 100 ml de água do mar (**Tabela 3**). Lamínulas histológicas foram posicionadas no fundo de cada cristalizador como substrato para fixação e desenvolvimento larval. Foram utilizadas 3 larvas para cada concentração, distribuídas em 3 réplicas (totalizando 9 larvas para cada concentração) (**Fig. 17**). Como na série I, foram utilizadas larvas ‘mistas’ - coletadas aleatoriamente de colônias dendróides e plocóides do setor do TTNB, as quais foram mantidas em aquário durante evento de planulação. O experimento se estendeu por intervalo de 7 a 13 dias, sendo as larvas individualmente avaliadas a cada 24 horas com auxílio de microscópio estereoscópico (Zeiss modelo STEMI 508). De fato, o intervalo máximo do experimento foi definido em função da sobrevivência das larvas.

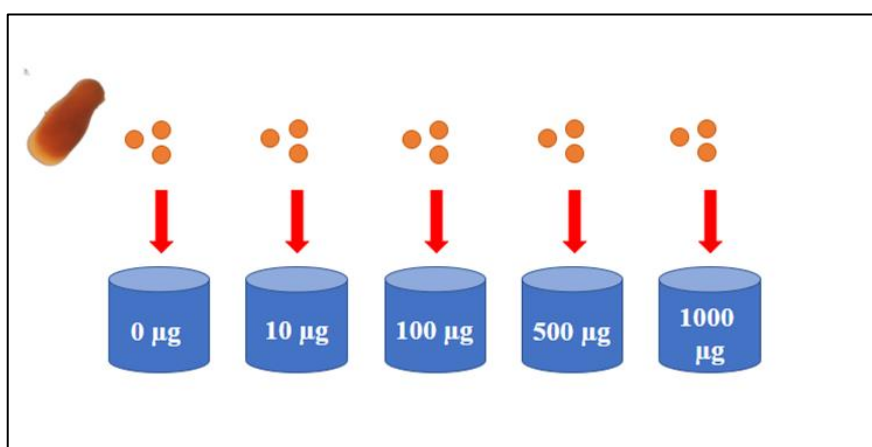


Figura 16 – Desenho experimental do teste realizado na série II.



Figura 17 – Cristalizadores com larvas. Diferentes concentrações de extratos em experimentos mantidos em câmara de germinação.

Fonte: LABIMAR/UFBA

Tabela 3 – Quantidade de extrato diluído em água do mar para cada concentração.

Concentrações ($\mu\text{g/ml}$)	Qtd. de extrato dissolvido (g)
0	0
10	0,00010
100	0,0010
500	0,050
1000	0,1

Portanto, na série II foram realizados dois testes: 1) Larvas mistas em extratos de colônias dendróides; 2) Larvas mistas em extratos de colônias plocóides, sendo que, o comportamento da larva durante o experimento e testes estatísticos prosseguiram em acordo à série I.

4.4.3 SÉRIE III

Os testes foram realizados nas mesmas condições das séries I e II – em câmara de germinação a 20°C com controle de fotoperíodo. Os testes tiveram início após período de 24h do evento de planulação.

Foram efetuados ajustes no desenho amostral em função da quantidade de larvas obtidas durante o evento de planulação, com a quantidade de réplicas e concentrações de extratos mantidas iguais à série II (*vide Tabela 3*).

Foram feitas 3 réplicas com 10 larvas em cada concentração (totalizando 30 larvas para cada concentração) (**Fig. 18**). O experimento se estendeu por período de 8 dias, sendo as larvas individualmente avaliadas a cada 24 horas com auxílio de microscópio estereoscópico (Zeiss modelo STEMI 508).

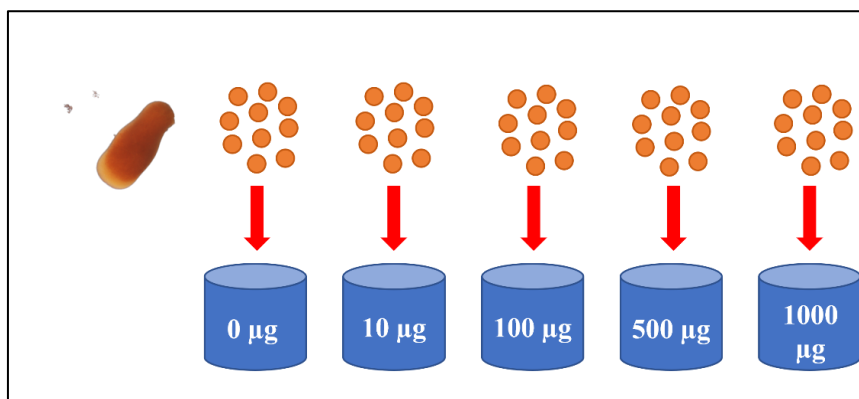


Figura 18 – Desenho experimental do teste realizado na série III.

Diferentemente às séries I e II, foi possível obter larvas especificamente de *Tubastraea aurea* (morfotipo plocóide) do setor da Ilha de Itaparica, pois as colônias foram imediatamente isoladas em recipientes individuais durante a planulação.

Seguindo protocolo semelhante à série II, larvas de *T. aurea* foram expostas aos extratos de colônias dendróides e plocóides. Comportamento da larva durante o experimento e testes estatísticos prosseguiram em acordo às séries I e II.

4.5 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

A sobrevivência larval ao longo do tempo/horas foi avaliada utilizando uma equação baseada na metodologia dos modelos lineares generalizados (GEE), descrita por Liang & Zeger (1986), que fornece uma estimativa robusta da regressão utilizando os tempos séries e ensaios (controle e tratamento) como variáveis independentes. Esse tipo de análise nos permite observar como a sobrevivência das larvas é afetada ao longo do tempo. Os dados e os gráficos foram analisados em software RStudio.

5. RESULTADOS

5.1 RESULTADOS NA OBTENÇÃO DAS LARVAS

Compõe parte relevante do escopo a manutenção das colônias em sistemas artificiais, para coleta de larvas. Os experimentos dependem da planulação de colônias que foram mantidas vivas em laboratório para fins reprodutivos. Embora a coleta de larvas ocorra eventualmente em campo – a manipulação, o estresse do acondicionamento e o deslocamento dos corais para o laboratório, podem ser ‘gatilhos’ para a planulação (analogamente um ‘aborto’), os embriões podem ser formas imaturas, prematuramente liberados. Tal cenário é provado pela grande mortalidade das larvas que geralmente ocorre nas primeiras 24h. Por esse motivo foi adotado um intervalo de segurança para o início dos testes (*vide* metodologia). Outro obstáculo é saber se as colônias amostradas estão realmente férteis, uma vez que, não há evidências físicas, externas, da presença de embriões em estágio avançado de desenvolvimento. Saber se as colônias vão ‘planular’ em tempo hábil é, portanto, uma incógnita. Assim, um número variável de larvas foi obtido para cada etapa dos testes (o que acabou por gerar ajustes recorrentes nos protocolos). Todavia, foi consolidada com sucesso o primeiro desafio do trabalho: obtenção das larvas em laboratório.

5.2 SÉRIE I (TESTE PILOTO)

Os resultados em todas as séries revelam a ação dos metabólitos secundários presentes nas colônias de *Tubastraea* spp. sobre o comportamento e sobrevivência de larvas congêneres.

Na série I, embora designada de ‘teste piloto’, foi observado efeito do extrato sobre a sobrevivência da larva (descartando, portanto, possível condição de imaturidade).

Os resultados apontaram para maior mortalidade larval no controle e na concentração 1%, quando comparados às demais concentrações do extrato bruto, e.g., 2,5% e 5% (**Tabela 4**).

Tabela 4 – Quantidade (n=) de larvas que sobreviveram e assentaram após 24h do experimento.

Concentrações (%)	Sobrevivência (%)	Assentamentos (=n)	Pólipo fundador
0	20	0	0
1	60	0	0
2,5	100	0	0

5	80	1	0
---	----	---	---

Ao longo do experimento, as larvas não apresentaram alterações na coloração, mantendo o padrão alaranjado e/ou avermelhado. Não foi detectada modificação morfológica, sendo que todas as larvas se mantiveram ativas. Uma única larva assentou, mas não houve plena metamorfose em pólipos fundadores (degradou em 72 horas do início do experimento).

Nas maiores concentrações (2,5% e 5%), considerando as 48h iniciais do teste, observou-se um aumento no tamanho das larvas, mas não sobreviveram até o processo de fixação. Deste modo, na série I, não foi observado pólipos fundadores.

5.3 SÉRIE II

Os testes biológicos realizados com extratos de colônias dendróides duraram 168 horas, enquanto os testes com extratos de colônias plocóides tiveram duração de 336 horas.

5.3.1 BIOENSAIO COM EXTRATO DE COLÔNIAS DENDRÓIDES SOBRE LARVAS MISTAS DE *TUBASTRAEA*

As análises estatísticas mostraram que os extratos, mesmo em diferentes concentrações, afetaram significativamente a sobrevivência larval ao longo do tempo (Tabelas 5, 6).

Tabela 5 – Sumário estatístico da equação de estimação geral quanto à sobrevivência larval em extrato dendróide ao longo do tempo.

Intervalo (h)	b1	Wald χ^2	P
0-24	-0.232	33.1	< 0.001
24-48	-0.417	294.6	< 0.001
48-72	-0.686	250.9	< 0.001
72-96	-1.06	922.2	< 0.001
96-120	-1.57	415.7	< 0.001
120-144	-2.42	421.8	< 0.001
144-168	-46.5	6482.4	< 0.001

Tabela 6 – Taxa de sobrevivência larval no grupo controle e nos demais tratamentos ao longo do experimento.

Intervalo (h)	Concentrações (µg/ml)				
	Controle	10	100	500	1000
	Taxa de sobrevivência (%)				
24	100	100	100	80	60
48	100	90	70	70	30
72	100	70	40	50	0
96	80	70	40	0	0
120	60	40	40	0	0
144	60	0	0	0	0
168	30	0	0	0	0

Os dados revelaram que a mortalidade foi maior nas maiores concentrações (500 µg e 1000 µg) quando comparadas com o grupo controle e as demais concentrações (10 µg e 100 µg). Pode-se observar que nas maiores concentrações houve drástica redução na sobrevivência larval, sendo que 100% das larvas já estavam mortas nas primeiras horas do experimento (0-72h). O grupo controle apresentou mortalidade gradual, sem bruscas quedas na sobrevivência, e as larvas continuaram viáveis por 168 horas.

Além da redução drástica na sobrevivência larval, outras observações foram feitas ao longo do experimento. A coloração das larvas foi afetada – inicialmente apresentaram uma cor laranja marcante, mas, rapidamente, ficaram pálidas. As larvas não apresentaram aumento de tamanho ou robustez. A maioria permaneceu inativa (imóvel) ao longo do experimento. Degradação tecidual foi observada após intervalo de 48 horas (**Fig. 19**). Não houve registro de assentamento em nenhuma concentração.

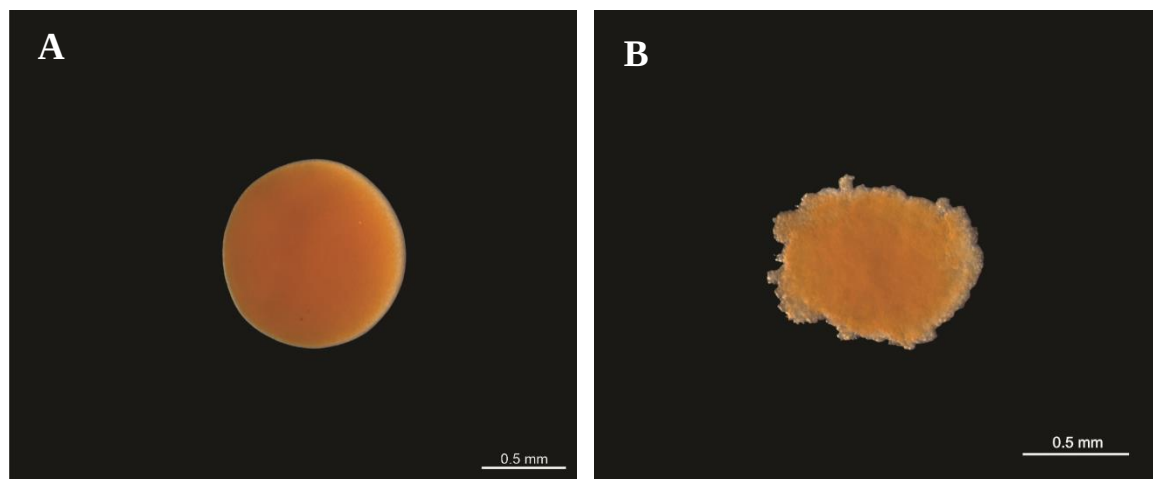


Figura 19 – Larvas utilizadas nos testes biológicos. A= Larva íntegra em 24h; B= Larva degradada em 48h (1000 µg).

Fonte: LABIMAR/UFBA

5.3.2 BIOENSAIO COM EXTRATO DE COLÔNIAS PLOCÓIDES SOBRE LARVAS MISTAS DE *TUBASTRAEA*

As análises estatísticas mostraram que os extratos, mesmo em diferentes concentrações, afetaram significativamente a sobrevivência larval ao longo do tempo (Tabelas 7, 8).

Tabela 7 – Sumário estatístico da equação de estimação geral quanto à sobrevivência larval nos extratos de colônias do morfotipo plocóide ao longo do tempo.

Intervalo (h)	b1	Wald χ^2	P
0-24	-0.143	20.0	< 0.001
24-48	-0.271	31.5	< 0.001
48-72	-0.428	57.5	< 0.001
72-96	-0.615	107.9	< 0.001
96-120	-0.794	113.6	< 0.001
120-144	-1.01	528.4	< 0.001
144-168	-1.22	273.2	< 0.001
168-192	-1.54	229.5	< 0.001
192-216	-1.86	254.5	< 0.001
216-240	-2.27	377.5	< 0.001
240-264	-2.96	92.0	< 0.001
264-288	-3.52	297.2	< 0.001
288-312	-4.21	106.5	< 0.001

Tabela 8 – Taxa de sobrevivência larval no grupo controle e nos demais tratamentos ao longo do experimento.

Intervalos (h)	Concentrações (µg/ml)				
	Controle	10	100	500	1000
Taxa de sobrevivência (%)					
24	90	100	70	90	90
48	70	80	70	70	90
72	70	70	70	50	90
96	60	50	50	50	80
120	40	50	40	50	80
144	20	30	40	50	70
168	20	20	30	30	60
192	0	10	30	20	60
216	0	10	30	20	50
240	0	10	20	20	40
264	0	0	20	0	40
288	0	0	0	0	20
312	0	0	0	0	20

Diferente do resultado obtido no experimento anterior, a taxa de mortalidade foi maior e mais rápida no grupo controle e na menor concentração (10 µg), havendo uma redução brusca na quantidade de larvas vivas nas primeiras horas do experimento, já nas maiores concentrações (100 µg, 500 µg e 1000 µg) as larvas permaneceram vivas por mais tempo e a taxa de mortalidade foi decrescendo gradativamente, sem apresentar reduções bruscas ao longo do tempo.

Além desses dados, outras observações foram feitas ao longo do experimento. As larvas apresentaram maior tolerância ao extrato plocóide quando comparadas ao teste anterior. Considerando a coloração, foram observadas larvas vermelhas e alaranjadas em tons intensos. Foi visualmente verificado um aumento no tamanho e robustez, sendo que as larvas se mantiveram ativas na superfície do extrato ao longo do experimento (**Fig. 20**). Uma larva assentou, mas não foi observado processo de metamorfose em pólipos fundadores.

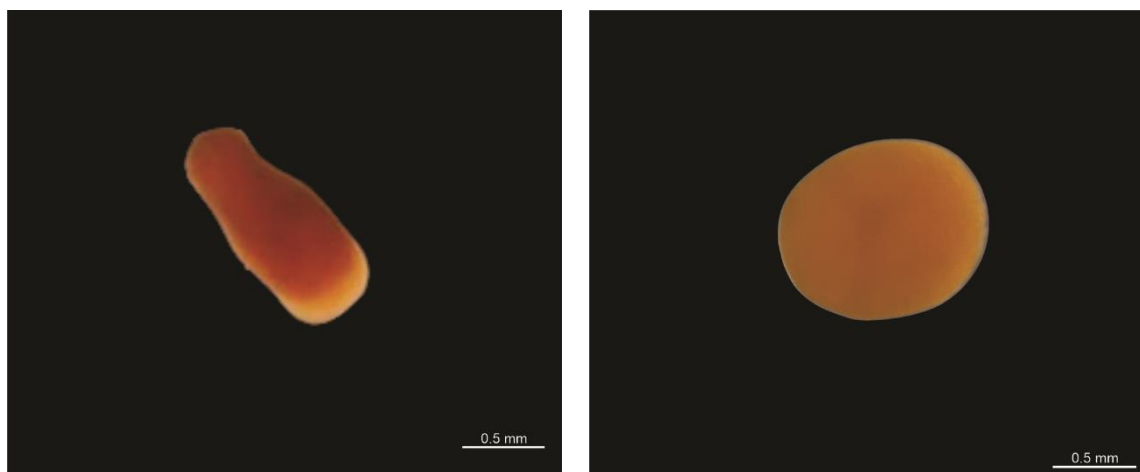


Figura 20 – Larvas observadas após 24h dos testes biológicos.

Fonte: LABIMAR/UFBA

Os resultados obtidos na série II s revelaram que os extratos de colônias plocóides e dendróides, quando testados separadamente sobre as larvas ‘mistas’ possuem respostas diferentes, o extrato dendróide se mostrou mais tóxico para as larvas (diferenças nas taxas de sobrevivência e mortalidade foram obtidas, *vide Tabelas 5-8*).

5.4 SÉRIE III

Em ambos os testes biológicos, extratos oriundos de colônias dendróides e plocóides separadamente, as larvas se mantiveram vivas por 216 horas.

5.4.1 BIOENSAIO COM EXTRATO DE COLÔNIAS DENDRÓIDES SOBRE LARVAS DE *TUBASTRAEA AUREA*

De acordo com as análises estatísticas realizadas, a sobrevivência larval foi afetada significativamente ao longo do tempo em todas as concentrações (1000 µg, 500 µg, 100 µg e 10 µg) (**Tabela 9, 10**).

Tabela 9 – Sumário estatístico da equação de estimação geral quanto à sobrevivência larval nos extratos de colônias do morfotipo dendróide ao longo do tempo.

Intervalo (h)	b1	Wald χ^2	P
0-24	-0.223	51.2	< 0.001
24-48	-0.680	143.0	< 0.001
48-72	-0.950	4555.9	< 0.001
72-96	-1.20	1467.7	< 0.001
96-120	-1.30	4242.1	< 0.001

120-144	-1,46	299.4	< 0.001
144-168	-1.79	430.0	< 0.001
168-192	-2.81	35.6	< 0.001
192-216	-44.6	5958.0	< 0.001

Tabela 10 – Taxa de sobrevivência larval no grupo controle e nos demais tratamentos ao longo do experimento.

Intervalo (h)	Concentrações (µg/ml)				
	Controle	10	100	500	1000
	Taxa de sobrevivência (%)				
24	87	97	80	70	60
48	77	60	70	30	17
72	70	50	70	3	0
96	60	27	60	0	0
120	54	27	54	0	0
144	40	34	47	0	0
168	37	17	30	0	0
192	24	7	0	0	0
216	7	0	0	0	0

A mortalidade larval teve início nas primeiras 24 horas de exposição ao extrato bruto de *Tubastraea* spp., sendo observada as maiores taxas de mortalidade na concentração de 1000 µg/ml, seguidas das concentrações de 500 µg, 100 µg, 10 µg e o grupo controle. Nas primeiras 72 horas todas as larvas que estavam expostas à maior concentração, 1000 µg de extrato, morreram. Apenas 1 larva permaneceu viva na concentração de 500 µg nesse período. No intervalo de 24 a 162 horas, os demais tratamentos (10 µg e 100 µg) e o grupo controle ainda possuíam larvas vivas nos recipientes. Após 162 horas o tratamento de 100 µg apresentou mortalidade total. No controle e no tratamento de 10 µg a sobrevivência larval durou 192 horas. Após 192 horas, somente uma larva (grupo controle) assentou no fundo do recipiente, mas não chegou ao estágio de pólipos fundador.

Foi possível observar que entre 24-96 horas do experimento as larvas encontravam-se ativas, não apresentando alteração na coloração, nem mudanças morfológicas (**Fig. 21A**)

Após o período de 96 horas as larvas tornaram-se inativas, apresentaram palidez, houve redução no tamanho e degradação tecidual (**Fig. 21B**).

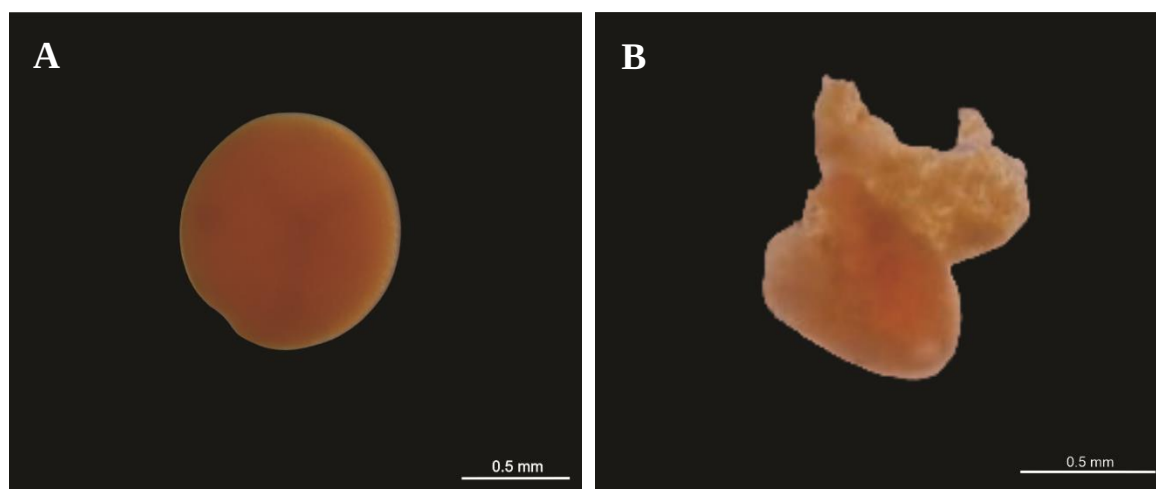


Figura 21 – Larvas utilizadas nos testes biológicos. A= Larva íntegra no início do experimento (entre 24 e 96h); B= Larva degradada após 96h.

Fonte: LABIMAR/UFBA

5.4.2 BIOENSAIO COM EXTRATO DE COLÔNIAS PLOCÓIDES SOBRE LARVAS DE *TUBASTRAEA AUREA*

A partir das análises realizadas, pode-se concluir que a sobrevivência larval foi afetada significativamente ao longo do tempo em todas as concentrações (1000 µg, 500 µg, 100 µg e 10 µg) (**Tabela 11, 12**).

Tabela 11 – Sumário estatístico da equação de estimação geral quanto à sobrevivência larval nos extratos de colônias do morfotipo plocóide ao longo do tempo.

Intervalo (h)	b1	Wald χ^2	P
0-24	-0.223	51.2	< 0.001
24-48	-0.667	208.1	< 0.001
48-72	-0.985	652.4	< 0.001
72-96	-1.20	1467.7	< 0.001
96-120	-1.30	4242.1	< 0.001
120-144	-1.46	299.4	< 0.001
144-168	-1.79	430.0	< 0.001
168-192	-2.81	35.6	< 0.001
192-216	-44.6	5957.7	< 0.001

Tabela 12 – Taxa de sobrevivência larval no grupo controle e nos demais tratamentos ao longo do experimento.

Intervalo (h)	Concentrações (µg/ml)				
	Controle	10	100	500	1000
Taxa de sobrevivência (%)					
24	77	84	97	90	77
48	74	80	97	60	60
72	37	50	90	47	34
96	10	44	94	30	27
120	0	34	84	0	0
144	0	44	40	0	0
168	0	27	10	0	0
192	0	17	0	0	0
216	0	0	0	0	0

Nas primeiras 24h de experimento pode-se constatar que a sobrevivência larval estava em queda em todas as concentrações, principalmente nos tratamentos de 500 µg e 1000 µg. As larvas foram morrendo gradativamente, porém, no quinto dia (120h), todas as larvas das duas maiores concentrações já haviam morrido. Na sequência, em 192h de experimento, pereceram na concentração de 100 µg. Os últimos recipientes a apresentar mortalidade total das larvas foi o grupo controle e o tratamento de 10 µg.

As características morfológicas das larvas também foram afetadas. Nas primeiras 24h as larvas em 500 µg e 1000 µg de extrato já apresentavam coloração pálida. Em 72h de experimento as larvas na concentração de 100 µg também apresentavam coloração pálida. Além da alteração de coloração, as larvas tiveram uma redução no tamanho, com degradação tecidual observada no intervalo de 48h. Após 96h do início do experimento, 2 larvas do grupo controle assentaram, mas nenhuma chegou ao estágio de pólipos fundadores (**Fig. 22**).

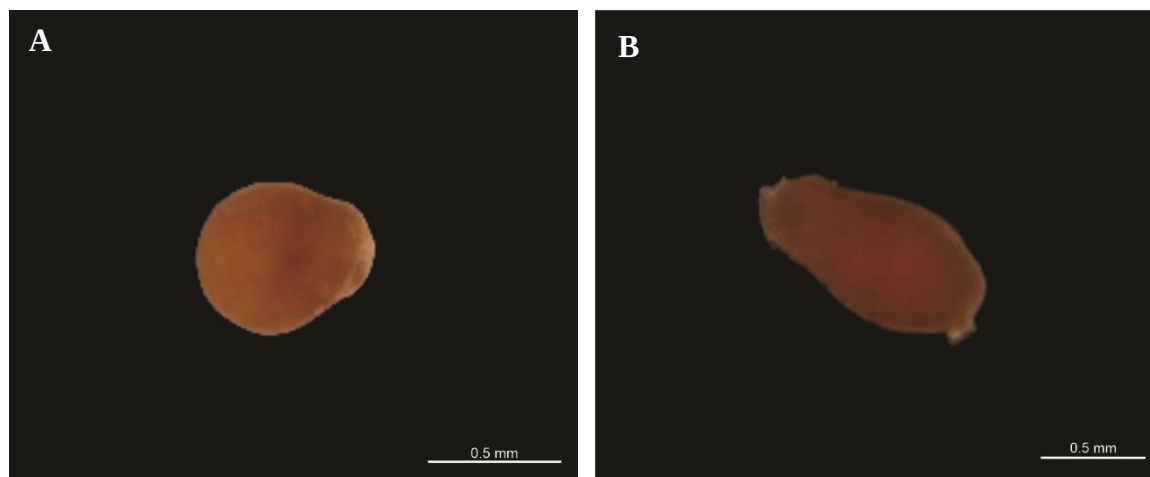
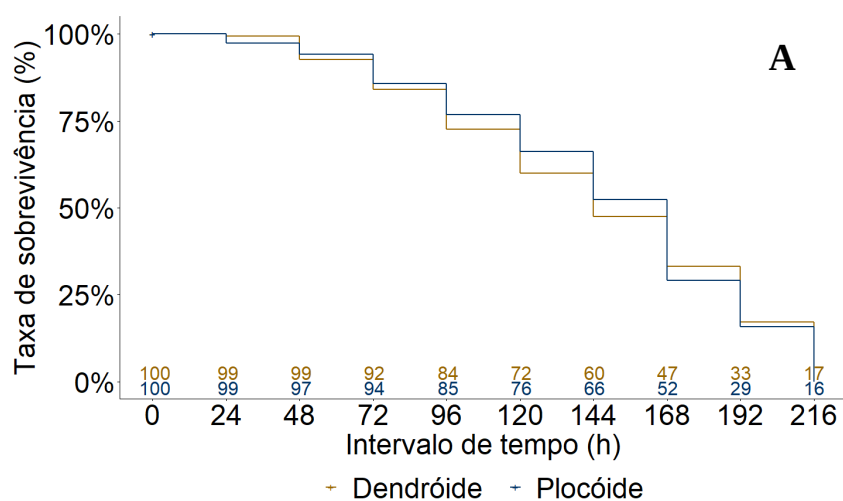


Figura 22 – A= Larva que assentou; B= Larva degradando (concentração 100 µg) após 72h.
Fonte: LABIMAR/UFBA

Quando a série III é comparada aos bioensaios anteriores (5.3.1 e 5.3.2), pode-se observar que a taxa de sobrevivência foi decrescendo mais rapidamente ao longo do tempo no experimento no qual foi utilizado extratos de colônias dendróides, principalmente nas maiores concentrações (**Fig. 23**).



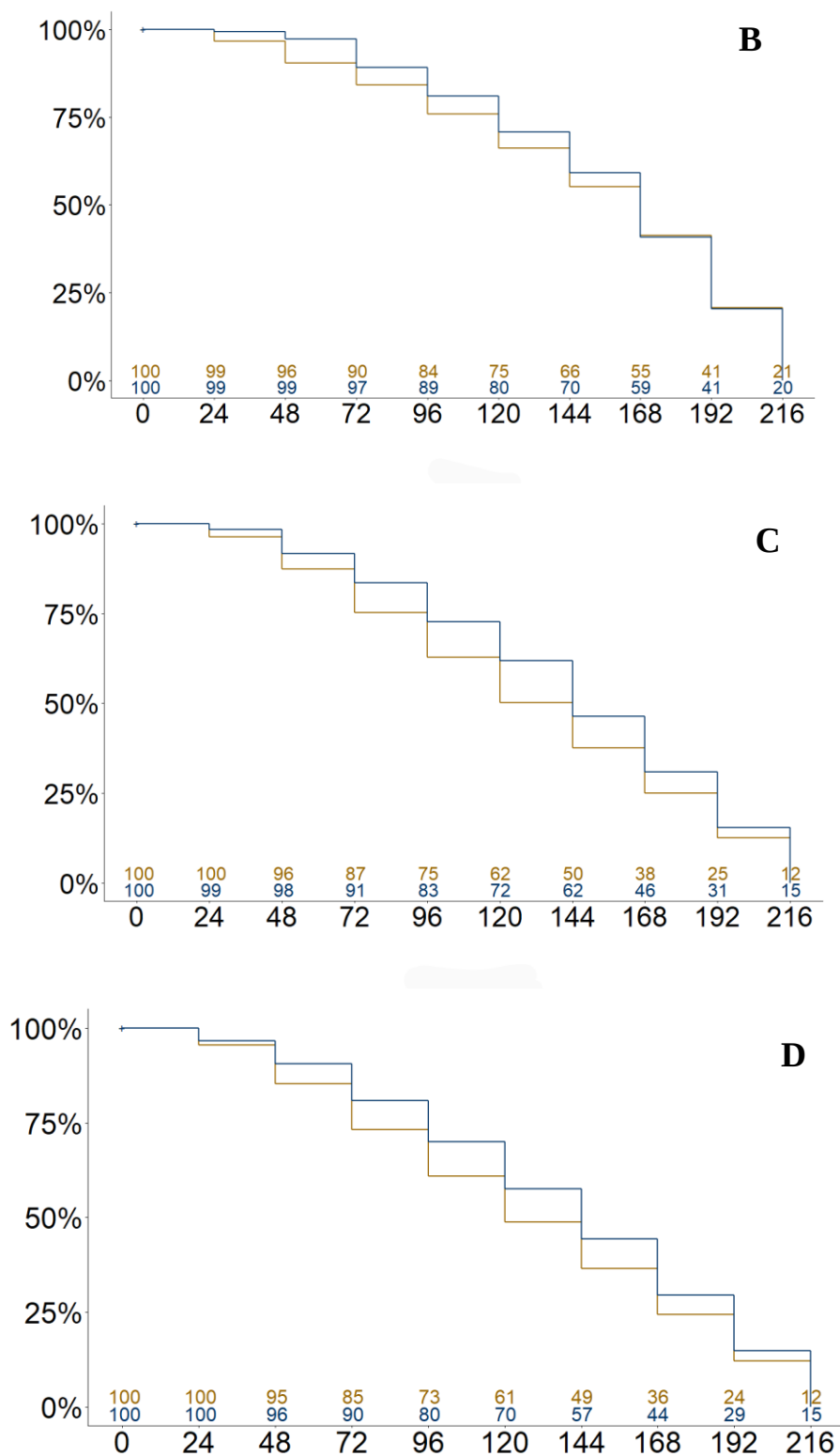


Figura 23 – Taxa de mortalidade larval na série III. A= 10 µg/ml; B= 100 µg/ml; C= 500 µg/ml; D= 1000 µg/ml). Linha laranja= dendróide, linha azul= plocóide.

6. DISCUSSÃO

Os compostos químicos presentes em espécies exóticas oferecem vantagens que podem facilitar a colonização e a sua expansão no local que foi introduzida (PEREIRA, 2004). Mesmo com os avanços nas pesquisas envolvendo a caracterização dos metabólitos secundários dos invertebrados marinhos, ainda existem poucos estudos experimentais demonstrando as funções ecológicas e biológicas desses compostos químicos (BLUNTE *et al.*, 2007).

Resultados recentemente obtidos por Correia (2022) sugerem a presença de esteroides e alcaloides indólicos, de possível ação alelopática, nas amostras de coral-sol da Baía de Todos-os-Santos. Importante ressaltar que, a aplisinopsina (isolada pela primeira vez em uma esponja por Kazlauskas *et al.* em 1977), tem sido identificada em *Tubastraea* (in SARDA *et al.*, 2020) e faz parte desta classe de metabólitos secundários.

Assume-se, portanto, que a aplisinopsina é um componente bioativo de destaque do repertório químico do coral-sol, particularmente, devido aos efeitos citotóxicos – o que pode favorecer a ocupação do ambiente e superioridade nas relações competitivas (MEYER *et al.*, 2009).

De fato, aspectos químicos dos corais dendrofilídeos seguem em análise – linha prevista da Etapa III do Projeto ‘Avaliação e Pesquisa do Coral-Sol na Baía de Todos-os-Santos (coord. E Neves & R. Johnsson), com dados inéditos sobre química ecológica dos corais nativos e não-nativos no setor.

Em etapa mais avançada dos estudos de Correia (pers. comm., dados não publicados) tem se observado uma forte produção de moléculas orgânicas derivadas do metabolismo proteico, enquanto os compostos produzidos por corais nativos (e.g, *Siderastrea*, *Favia*) são predominantemente derivados do metabolismo lipídico. Tal contraste pode ter consequências na atuação química dos corais exóticos junto às comunidades bentônicas na BTS, inclusive, considerando aspectos da comunicação/sinalização entre congêneres.

As larvas, de fato, podem ter sido expostas a concentrações elevadas de extrato químico – o qual, no ambiente natural pode ser rapidamente dissolvido. Por outro lado, pareceram susceptíveis à absorção de carotenoides presentes nos extratos. A literatura aponta para concentração de carotenoides nos tecidos dos coral-sol (SARDA *et al.*, 2020).

Carotenoides são biomoléculas lipofílicas não sintetizadas pelos animais, sendo obtidas através da alimentação (BHOSALE & BERNSTEIN 2007). Além de proverem pigmentação aos tecidos são reconhecidos como antioxidantes, podendo formar ligações com proteínas, lipoproteínas e glicoproteínas, resultando em compostos mais complexos,

geralmente encontrados em exoesqueletos de invertebrados e células reprodutivas (ovários, ovócitos e óvulos). Carotenoproteínas podem atuar como coloração protetora, na fotossensibilidade, no transporte de elétrons, na atividade enzimática, bem como desempenhar algum papel no desenvolvimento (CHEESMAN *et al.*, 1967). Além disso, coral-sol são caracterizados como ‘azooxantelados’, os pigmentos e demais produtos fotossintéticos presentes nos corais com microalgas (formas ‘zooxanteladas’) não estão disponíveis no grupo.

Muitas questões podem ser levantadas com os resultados alcançados nas três séries de experimentos. Na série II as larvas aparentemente absorveram os carotenoides disponíveis do extrato plocóide e tornaram-se mais robustas e bem coradas. Entretanto, o processo não se reproduziu nos demais testes. O que pode levar a pelo menos duas considerações: sensibilidade variável entre as espécies (apenas na série III as larvas tiveram a identidade assegurada), composição e/ou concentração química diferenciadas entre extratos plocóides e dendróides (isso considerando que carotenoides presentes no extrato plocóide da série II podem ter sido utilizados pelas larvas).

Assim como a diferença de tolerância e sensibilidade das diferentes espécies de larvas aos extratos, aparentemente a absorção dos carotenoides também pode variar de acordo com a espécie. No grupo controle e nos demais tratamentos, as larvas na série II absorveram os carotenoides e os utilizaram como fonte alimentar, mas como observado na série III, aparentemente as larvas do grupo controle não utilizaram os carotenoides disponíveis no meio como fonte alimentar, o que pode explicar a crescente taxa de mortalidade no grupo iniciando a partir das primeiras 24 hrs do experimento. Pode-se observar também que a letalidade dos metabólitos secundários para as espécies das larvas na série III (nas maiores concentrações) dos experimentos foi maior quando comparados com a série II.

Correia (2022) aponta para variação não apenas na composição, mas na concentração dos compostos químicos entre as espécies de coral-sol na BTS, o que pode ter efeitos diversos sobre as larvas congêneres e não-congêneres. A abordagem apresentada no presente estudo revela, portanto, que a sinalização química pode influenciar a manutenção das densidades populacionais do coral-sol junto às comunidades bentônicas, sendo um fator sensível às interações competitivas com a fauna nativa, mas também entre as espécies do próprio grupo.

Assim, tendo em vista as condições controladas em todos os experimentos, os resultados aparentemente indicam uma diferença na ação química dos extratos de colônias

dendróides e plocóides – visto que, além dos efeitos observados na série II, na série III as larvas tiveram uma sobrevivência maior. Sugestivamente, e particularmente na BTS, os metabólitos secundários presentes nas colônias dendróides podem conferir um potencial alelopático superior às espécies. Mas muitas variáveis devem ser avaliadas, como a composição de espécies em cada comunidade e aspectos abióticos (por exemplo, variação entre estações chuvosas e não chuvosas).

De fato, dados referentes à caracterização química e influência desses compostos sobre aspectos ecológicos e biológicos, incluindo sobrevivência e desenvolvimento primário das larvas, são escassos na literatura, o que restringe comparações entre áreas geográficas hoje amplamente ocupadas pelo coral-sol.

Considerando os poucos trabalhos disponíveis com larvas, os testes desenvolvidos por Oliveira (2016), com extrato em concentrações variando entre 10 a 300 µg/ml de *Tubastraea tagusensis* (dendróide) coletadas em Santa Catarina, afetaram a sobrevivência das larvas do coral *Porites astreoides* após 12 horas de exposição. Na Grande Barreira de Corais (Australia), Koh (2000) utilizou extratos de *Tubastraea faulkneri* (plocóide) (concentrações entre 31 a 500 µg/ml) sobre larvas de 11 espécies de corais (*Platygyra sinensis*, *P. daedalea*, *Goniastrea aspera*, *Oxypora lacera*, *Montipora digitata*, *Acropora millepora*, *A. tenuis*, *A. formosa*, *A. pulchra*, *Fungia fungites*, e *Favia pallida*). As larvas de todas as espécies apresentaram mortalidade significativa em todas as concentrações do extrato. Os resultados nesses dois artigos sugerem que os metabólitos secundários (tanto do morfotipo plocóide quanto dendróide) podem, efetivamente, apresentar efeito de toxicidade sobre as larvas de corais.

No Recife de Cascos, um dos substratos naturais com ocorrência de coral-sol na BTS, registra-se maior cobertura de colônias dendróides que plocóides (MIRANDA *et al.*, 2016). Por outro lado, nos substratos artificiais monitorados pelo projeto (*op. cit.*), considerando as interações competitivas interespecíficas envolvendo coral-sol, geralmente são registradas colônias plocóides sobre colônias dendróides (*vide* NEVES *et al.*, 2016).

Em desenvolvimento, análises histológicas revelam que os tecidos das congêneres plocóides e dendróides, quando em contato, não degradam (Núcleo de Histologia LABIMAR/IBIO/UFBA) (**Fig. 24**). Mas, em contato com esponjas (e.g., *Desmapsamma anchorata*) ou ascídias (e.g., *Phallusia nigra*) – áreas extensas dos pólipos do coral-sol podem perder seus tecidos (DA SILVA *et al.* 2022, Neves pers. comm.). Ou seja, o perfil químico das colônias adultas pode ser diferente das larvas ou as larvas podem ser mais sensíveis à exposição aos concentrados de metabólitos secundários. Certamente, testes

comparando respostas em larvas e colônias adultas devem trazer respostas mais robustas sobre a questão.

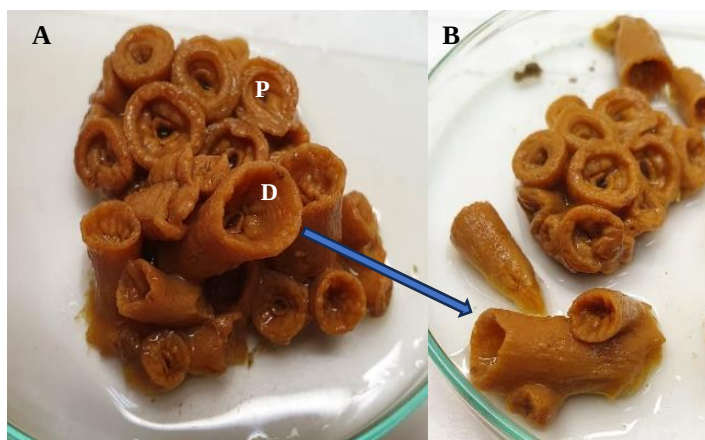


Figura 24 – A= Colônias em interação competitiva, descalcificadas. Observa-se prevalência do morfotipo plocóide (P) sobre dendróide (D) (seta). B= Pólipos já individualizados para histologia. Amostra da população do TTNB.

Fonte: LABIMAR/UFBA.

Diversos estudos têm sustentado a influência da alelopatia de *Tubastraea* sobre colônias adultas de corais nativos. Santos (2013) abordou experimentalmente aspectos da competição entre *Tubastraea* e *Mussismilia*, sugerindo a superioridade do coral-sol e registrando a degradação e necrose em colônias de *Mussismilia*. Segundo Miranda *et al.* (2016), o coral-sol tem preferência por substratos verticais e nas áreas invadidas possui as maiores abundâncias. Segundo os autores, a cobertura de *Mussismilia hispida* e *Madracis decactis* foi significativamente menor quando comparada à de *Tubastraea*. Além disso, constataram degradação tecidual e mortalidade parcial nas colônias de *Siderastrea stellata*, *Mussismilia hispida* e *Madracis decactis* quando em contato com o coral-sol. Em contraste, Freitas *et al.* (2023) sugerem uma interação diferenciada entre coral-sol e colônias de *Palythoa caribaeorum*, zoantídeo que costuma alcançar ampla cobertura sobre substratos consolidados ao longo do litoral. Os autores não documentaram necrose nos tecidos de *Palythoa*, gênero com elevadas concentrações de paliotoxina, uma potente toxina não proteica composta por longa cadeia de carbono (SCHEUER & MOORE 1971). Considerando as condições ambientais, particularmente a biodiversidade marinha na BTS, é possível que colônias de coral-sol enfrentem competidores químicos superiores (a exemplo de esponjas, ascídias e zoantídeos), os quais terão relevante papel no controle das densidades

populacionais destes organismos. Adicionalmente, assumindo que os metabólitos secundários têm amplo caráter adaptativo, é provável que em áreas onde as interações se tornem mais efetivas e estressantes, o repertório químico do coral-sol seja mais vasto (variando, portanto, entre os setores ocupados) (SILVA *et al.* 2020 – ver livro).

Por fim, importante mencionar que, o tempo máximo de sobrevivência das larvas no presente estudo foi de 312 horas (13 dias). Esses dados diferem do tempo de sobrevivência das larvas quando não são expostas aos concentrados de metabólitos secundários. Luz *et al.* (2020) avaliaram a sucessão de estágios de desenvolvimento e competência larval de *Tubastraea coccinea* (plocóide). As larvas foram mantidas em aquário por 91 dias, sendo que os autores ressaltaram que a sobrevivência das larvas poderia ser superior ao do experimento conduzido. De fato, no período, as larvas de *T. coccinea* assentaram e sofreram sucessivas metamorfoses até o estágio de póipo fundador. Novamente, temos a sugestão do efeito dos extratos sobre a sobrevivência das larvas.

Não se pode ignorar que, a produção de metabólitos secundários pelos corais dendrofilídeos introduzidos no Atlântico Sul-Occidental é um mecanismo que auxilia na expansão, distribuição e ocupação de nichos vagos. Interações químicas ocorrem vastamente junto às comunidades bentônicas, mas o coral-sol precisa ser investigado para definição e compreensão do leque de desdobramentos ecológicos e possíveis efeitos deletérios sobre a biodiversidade da BTS - cenário ainda não plenamente consolidado, apesar do histórico de quatro décadas da sua introdução no litoral brasileiro.

7. CONCLUSÃO

É possível concluir que os metabólitos secundários presentes no coral-sol têm efeito de toxicidade sobre larvas congêneres.

A pesquisa foi capaz de verificar como as diferentes concentrações de extrato bruto de *Tubastraea* podem influenciar a sobrevivência, o comportamento e o desenvolvimento larval ao longo do tempo.

Particularmente na BTS (e no presente experimento), apesar dos extratos de colônias plocóides e dendróides afetarem a sobrevivência e a competência larval, é sugestiva a diferença química e do potencial alelopático entre os diferentes morfotipos: o extrato dendróide aparentemente é mais ‘agressivo’ que o plocóide.

Resultados também propõem a absorção de carotenoides presentes nos extratos pelas larvas.

O presente estudo é inédito e serve de base para pesquisas futuras, visando entender como os compostos químicos presentes no coral-sol podem afetar os estágios do desenvolvimento primário, nas relações intraespecíficas e interespecíficas, considerando a diversidade tanto dos corais exóticos quanto nativos nas comunidades bentônicas da BTS.

REFERÊNCIAS

À TARDE. ONG Promar remove coral invasor da Baía de Todos os Santos. Postado em: 27 mar 2014. Disponível em: <http://atarde.uol.com.br/bahia/salvador/noticias/ong-promar-remove-coral-invasor-da-baia-de-todos-os-santos-1578739>.

ALAM, M. SANDUJA, R.; WELLINGTON, G. M. Tubastraine: isolation and structure of a novel alkaloid from the stony coral *Tubastraea micranta*. **Heterocycles**, v. 27, n. 3, p. 719-723, 1988.

ALMEIDA, A. *et al.* The non-indigenous bryozoan Triphyllozoon (Cheilostomata: Phidoloporidae) in the Atlantic: morphology and dispersion on the Brazilian coast. **Zoologia** (Curitiba), v. 32, p. 476-484, 2015.

AN, M. I. R. J.; JOHNSON, I. R.; LOVETT, J. V. Mathematical modeling of allelopathy: biological response to allelochemicals and its interpretation. **Journal of Chemical Ecology**, v. 19, n. 10, p. 2379-2388, 1993.

ANDRADE, J. B.; HATJE, V. Baía de Todos os Santos: aspectos oceanográficos. **Edufba**, 2009.

ANDRYUKOV, B.; MIKHAILOV, V.; BESEDNOVA, N. The biotechnological potential of secondary metabolites from marine bacteria. **Journal of Marine Science and Engineering**, v. 7, n. 6, p. 176, 2019.

AVILA, C. Chemical war in marine animal forests: Natural products and chemical interactions. **Perspectives on the Marine Animal Forests of the World**, p. 239-307, 2020.

BARROS, F. C. R. *et al.* Espécies marinhas exóticas e invasoras na Baía de Todos os Santos. Baía de Todos os Santos: avanços nos estudos de longo prazo. **Salvador: EDUFBA**, p. 129-154, 2018.

BARTOLOTTA, S. A. *et al.* Evaluation of genotoxic biomarkers in extracts of marine sponges from Argentina and South Sea. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 369, p. 144-147, 2009.

BASTOS, N. *et al.* Western Atlantic invasion of sun corals: incongruence between morphology and genetic delimitation among morphotypes in the genus *Tubastraea*. **Bulletin of Marine Science**, v. 98, n. 2, p. 187-210, 2022.

BAX, N. *et al.* Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. **Marine policy**, v. 27, n. 4, p. 313-323, 2003.

BHOSALE, P.; BERNSTEIN, P. S. Vertebrate and invertebrate carotenoid-binding proteins. **Archives of biochemistry and biophysics**, v. 458, n. 2, p. 121-127, 2007.

BIALONSKA, D.; ZJAWIONY, J. K. Aplysins-marine indole alkaloids: Chemistry, bioactivity and ecological significance. **Marine Drugs**, v. 7, n. 2, p. 166-183, 2009.

BILLS, G. F.; GLOER, J. B. Biologically active secondary metabolites from the fungi. **The fungal kingdom**, p. 1087-1119, 2017.

BISHOP, M. J. *et al.* Effects of ocean sprawl on ecological connectivity: impacts and solutions. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 492, p. 7-30, 2017.

BLUNT, J. W. *et al.* Marine Natural Products. **Natural Product Reports**, v. 34, n. 3, p. 235-294, 2017.

BLUNT, J. W. *et al.* Marine Natural Products. **Natural Product Reports**, v. 35, n. 1, p. 8-53, 2018.

BRITO, M. F. Produtos naturais marinhos na produção de fármacos. Universidade Federal Fluminense, 2021.

BUMBEER, J.; ROCHA, R. M. Invading the natural marine substrates: a case study with invertebrates in South Brazil. **Zoologia** (curitiba), v. 33, 2016.

CAIRNS, S. D. A revision of the shallow-water azooxanthellate Scleractinia of the Western Atlantic. **Studies on the Fauna of Curacao and other Caribbean Islands**, 2000.

CALDERON, E. N.; CASTRO, C. B.; PIRES, D. O. Natação, assentamento e metamorfose de plânulas do coral *Favia gravida* Verrill, 1868 (Cnidaria, Scleractinia). **Museu Nacional**, 2000.

CAPEL, K. C. C. *et al.* Another tool towards invasion? Polyp “bail-out” in *Tubastraea coccinea*. **Coral Reefs**, v. 33, n. 4, p. 1165-1165, 2014.

CAPEL, K. C. C. *et al.* Clone wars: asexual reproduction dominates in the invasive range of *Tubastraea* spp. (Anthozoa: Scleractinia) in the South-Atlantic Ocean. **PeerJ**, v. 5, p. e3873, 2017.

CARITON, J. T.; GELLER, J. B. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. **Science**, v. 261, n. 5117, p. 78-82, 1993.

CARPES, R. M. *et al.* Avaliação do potencial farmacológico dos corais invasores *Tubastraea coccinea* e *Tubastraea tagusensis* (Scleractinia, Cnidaria). 2018.

CARPES, R. M. *et al.*, Anti-inflammatory potential of invasive sun corals (Scleractinia: *Tubastraea* spp.) from Brazil: alternative use for management? **Journal of Pharmacy and Pharmacology**, v. 72, n. 4, p. 633–647, 2020.

CARQUEIJA, C. R. G.; E. P. GOUVÊA. A ocorrência, costa brasileira, de um Portunidae (Crustácea, Decapoda), originário do IndoPacífico e Mediterrâneo. **Nauplius** 4: 105-112. 1996.

CARROLL, A. R. *et al.* Marine natural products. **Natural product reports**, v. 36, n. 1, p. 122-173, 2020.

CASTRO, C. B.; PIRES, D.O. Brazilian coral reefs: what we already know and what is still missing. **Bulletin of Marine Science**, v. 69, n. 2, p. 357-371, 2001.

CAVALLI, A. *et al.* Performance of III–V Solar Cells Grown on Reformed Mesoporous Ge Templates. **IEEE Journal of Photovoltaics**, v. 12, n. 1, p. 337-343, 2021.

CHAGAS, C.; BARROS, F.; CAVALCANTI, F. F. Temporal variation in the recruitment of calcareous sponges (Porifera, Calcarea) in Todos os Santos Bay, tropical Brazilian coast. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 100, n. 7, p. 1063-1070, 2020.

CHEESMAN, D. F.; LEE, W. L.; ZAGALSKY, P. F. Carotenoproteins in invertebrates. **Biological Reviews**, v. 42, n. 1, p. 131-160, 1967.

CHENG, D. *et al.* Symbiotic microbiota may reflect host adaptation by resident to invasive ant species. **PLoS pathogens**, v. 15, n. 7, p. e1007942, 2019.

CIRANO, M.; LESSA, G. C. Oceanographic characteristics of Baía de Todos os Santos, Brazil. **Revista brasileira de geofísica**, v. 25, p. 363-387, 2007.

CORREIA, M. C. C. Avaliação da variabilidade química de espécies de coral-sol coletadas na Baía De Todos-os-Santos. 2022.

COSTA, T. J. F. *et al.* Expansion of an invasive coral species over Abrolhos Bank, Southwestern Atlantic. **Marine Pollution Bulletin**, v. 85, n. 1, p. 252-253, 2014.

COSTANZA, R. *et al.* The value of the world's ecosystem services and natural capital. **Nature**, (387)6630: p.253–260, 1997.

COWEN, R. K. and Sponaugle, S. Larval dispersal and marine population connectivity. **Ann. Rev. Marine Science** 1, 443–466. 2009.

CREED, J. C. *et al.* The invasion of the azooxanthellate coral *Tubastraea* (Scleractinia: Dendrophylliidae) throughout the world: history, pathways and vectors. **Biological Invasions**, v. 19, n. 1, p. 283-305, 2017.

CREED, J. C. Two invasive alien azooxanthellate corals, *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis*, dominate the native zooxanthellate *Mussismilia hispida* in Brazil. **Coral Reefs**, v. 25, n. 3, p. 350-350, 2006.

CRIVELLARO, M. S. *et al.* Fighting on the edge: reproductive effort and population structure of the invasive coral *Tubastraea coccinea* in its southern Atlantic limit of distribution following control activities. **Biological Invasions**, v. 23, p. 811-823, 2021.

CRUZ, I. C. S.; KIKUCHI, R.K.P.; LEÃO, Z. M. A. N. Caracterização dos Recifes de Corais da Área de Preservação. Revista de Gestão Costeira Integrada. **Journal of Integrated Coastal Zone Management**, v. 9, n. 3, p. 3-23, 2009.

DA SILVA, A. G. *et al.* Living with an enemy: Invasive sun-coral (*Tubastraea* spp.) competing against sponges *Desmapsamma anchorata* in southeastern Brazil. **Marine Environmental Research**, v. 174, p. 105559, 2022.

DE PAULA, A. F. Biologia reprodutiva, crescimento e competição dos corais invasores *Tubastraea coccinea* e *Tubastraea tagusensis* (Scleractinia: Dendrophylliidae) com espécies nativas. Rio de Janeiro, 2007.

DE PAULA, A. F.; CREED, Joel Christopher. Two species of the coral *Tubastraea* (Cnidaria, Scleractinia) in Brazil: a case of accidental introduction. **Bulletin of Marine Science**, v. 74, n. 1, p. 175-183, 2004.

DE PAULA, A. F.; DE OLIVEIRA PIRES, D.; CREED, J. C. Reproductive strategies of two invasive sun corals (*Tubastraea* spp.) in the southwestern Atlantic. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 94, n. 3, p. 481-492, 2014.

DOMANESCHI, O.; MARTINS, C. M. *Isognomon bicolor* (CB Adams) (Bivalvia, Isognomonidae): primeiro registro para o Brasil, redescritção da espécie e considerações sobre a ocorrência e distribuição de *Isognomon* na costa brasileira. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 19, p. 611-627, 2002.

DOS SANTOS, L. A. H.; RIBEIRO, F. V.; CREED, J. C. Antagonism between invasive pest corals *Tubastraea* spp. and the native reef-builder *Mussismilia hispida* in the southwest Atlantic. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 449, p. 69-76, 2013.

DUTRA, L. X. C.; KIKUCHI, R. K. P.; LEÃO, Z. M. A. N. Todos os Santos Bay coral reefs, Eastern Brazil, revisited after 40 years. **10th International Coral Reef Symposium**, 1090–1095. 2006.

EAKIN, C. M. *et al.* Caribbean Corals in Crisis: Record Thermal Stress, Bleaching, And Mortality In 2005. **Plos One**, vol. (5), n. 11: p. 13969, 2010.

ECKMAN, J. E. Closing the larval loop: linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 200, n. 1-2, p. 207-237, 1996.

EDMONDSON, C. H. Behavior of coral planulae under altered saline and thermal conditions. **Bernice P. Bishop Museum**, 1946.

EDMUNDS, P. J.; CUMBO, V. R.; FAN, T. Metabolic costs of larval settlement and metamorphosis in the coral *Seriatopora caliendrum* under ambient and elevated pCO₂. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 443, p. 33-38, 2013.

ELLIOTT, M. Biological pollutants and biological pollution—an increasing cause for concern. **Marine Pollution Bulletin**, v. 46, n. 3, p. 275-280, 2003.

ERB, M.; KLIEBENSTEIN, D. J. Plant secondary metabolites as defenses, regulators, and primary metabolites: the blurred functional trichotomy. **Plant physiology**, v. 184, n. 1, p. 39-52, 2020.

FADLALLAH, Y. H. Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinian corals. **Coral reefs**, v. 2, n. 3, p. 129-150, 1983.

FAN T. *et al.* Diel patterns of larval release by five brooding scleractinian corals. **Marine Ecology Progress Series**, 321: 133–142. 2006.

FEARON, R. J.; CAMERON, A. M. Larvotoxic extracts of the hard coral *Goniopora tenuidens*: allelochemicals that limit settlement of potential competitors? **Toxicon**, v. 34, n. 3, p. 361-367, 1996.

FELÍCIO, R.; OLIVEIRA, A. L. L.; DEBONSI, H. M. Bioprospecção a partir dos oceanos: conectando a descoberta de novos fármacos aos produtos naturais marinhos. **Ciência e Cultura**, v. 64, n. 3, p. 39-42, 2012.

FENNER, D.; BANKS, K. Orange cup coral *Tubastraea coccinea* invades Florida and the Flower Garden Banks, northwestern Gulf of Mexico. **Coral Reefs**, v. 23, n. 4, p. 505-507, 2004.

FERREIRA, C. E. L. *et al.* First record of invasive lionfish (*Pterois volitans*) for the Brazilian coast. **PloS one**, v. 10, n. 4, p. e0123002, 2015.

FERREIRA, C. E. L. *et al.* Marine bioinvasions in the Brazilian coast: brief report on history of events, vectors, ecology, impacts and management of non-indigenous species. **Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives**, p. 459-477, 2009.

FERREIRA, C. E. L.; GONÇALVES, J. E. A.; COUTINHO, R. Ship hulls and oil platforms as potential vectors to marine species introduction. **Journal of Coastal Research**, p. 1340-1345, 2006.

FORD, A. T. *et al.* The role of behavioral ecotoxicology in environmental protection. **Environmental science & technology**, v. 55, n. 9, p. 5620-5628, 2021.

FORETICH, M. A. *et al.* Dimethyl sulfide is a chemical attractant for reef fish larvae. **Scientific reports**, v. 7, n. 1, p. 2498, 2017.

FREITAS, N. *et al.* Effect of interspecific competitive relationships involving *Tubastraea* spp. (Scleractinia, Dendrophyllidae) and *Palythoa caribbaeorum* (Zoantharia, Sphenopidae). **Pan-American Journal of Aquatics Sciences**. 2023.

FUMAGALI, E. *et al.* Produção de metabólitos secundários em cultura de células e tecidos de plantas: O exemplo dos gêneros *Tabernaemontana* e *Aspidosperma*. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v. 18, n. 4, p. 627-641, 2008.

FUSETANI, N. *et al.* Bioactive marine metabolites—XV. Isolation of aplysinopsin from the scleractinian coral *Tubastrea aurea* as an inhibitor of development of fertilized sea urchin eggs. **Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry**, v. 85, n. 4, p. 845-846, 1986.

GLEASON, D. F.; HOFMANN, D. K. Coral larvae: from gametes to recruits. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 408, n. 1-2, p. 42-57, 2011.

GLYNN, P. W. *et al.* Coral reproduction in the Eastern Pacific. Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and loss in a dynamic environment, p. 435-476, 2017.

GLYNN, P. W. *et al.* Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá, and Galápagos Islands (Ecuador). II. Poritidae. **Marine Biology**, v. 118, p. 191-208, 1994.

GLYNN, P. W. *et al.* Reproductive ecology of the azooxanthellate coral *Tubastraea coccinea* in the Equatorial Eastern Pacific: Part V. Dendrophylliidae. **Marine Biology**, v. 153, n. 4, p. 529-544, 2008.

GLYNN, P. W.; MANZELLO, D. P.; ENOCHS, I. C. (Ed.). Coral reefs of the eastern tropical Pacific: Persistence and loss in a dynamic environment. **Springer**, 2016.

GRAHAM, E. M. *et al.* Rapid declines in metabolism explain extended coral larval longevity. **Coral Reefs**, v. 32, n. 2, p. 539-549, 2013.

GRAHAM, E. M.; BAIRD, A. H.; CONNOLLY, S. R. Survival dynamics of scleractinian coral larvae and implications for dispersal. **Coral reefs**, v. 27, n. 3, p. 529-539, 2008.

GUELLA, G. *et al.* Novel Aplysinopsin-Type Alkaloids from Scleractinian Corals of the Family Dendrophylliidae of the Mediterranean and the Philippines. Configurational-assignment criteria, stereospecific synthesis, and photoisomerization. **Helvetica chimica acta**, v. 71, n. 4, p. 773-782, 1988.

HARPER, M. K. *et al.* Introduction to the chemical ecology of marine natural products. In: McClintock JB, Baker BJ, **Marine chemical ecology**. p. 267– 300, 2001.

HARRISON, P. L. Sexual characteristics of scleractinian corals: systematic and evolutionary implications. In: Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress: volume 4: Symposia and Seminars. **Antenne Museum-EPHE**, p. 337-342. 1985.

HARRISON, P. L. Sexual reproduction of scleractinian corals. In: Coral reefs: an ecosystem in transition. **Springer**, Dordrecht. p. 59-85. 2011.

HARRISON, P. Land; WALLACE, C. C. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. **Ecosystems of the world**, v. 25, p. 133-207, 1990.

HARVELL, D. *et al.* Coral disease, environmental drivers, and the balance between coral and microbial associates. **Oceanography**, v. (20): p.172–195, 2007.

HAY, M. E. Marine chemical ecology: Chemical signals and cues structure marine populations, communities, and ecosystems. **Annual Review of Marine Science**, 1, 193–212, 2009.

HAY, M. E.; FENICAL, W. Chemical Ecology and marine biodiversity: Insights and products from the sea. **Oceanography**, v. 9, p. 10-20, 1996.

HOEGH-GULDBERG, O. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. **Marine and Freshwater Research**, 50(8): p.839, 1999.

HOEGH-GULDBERG, O. *et al.* Securing a long-term future for coral reefs. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 33, n. 12, p. 936-944, 2018.

HUTCHINGS, P.; KINGSFORD, M.; HOEGH-GULDBERG, O. The Great Barrier Reef: biology, environment and management. **Csiro publishing**, 2019.

IWAGAWA, T. *et al.*, 2008 aplysinopsin dimers from a stony coral. *Tubastraea aurea*. **Heterocycles**, v. 75, n. 8, p. 2023-2028, 2008.

JACKSON, J. B. C. Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies. **The American Naturalist**, v. 111, n. 980, p. 743-767, 1977.

JACKSON, J. B. C.; BUSS, L. E. O. Alleopathy and spatial competition among coral reef invertebrates. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 72, n. 12, p. 5160-5163, 1975.

JOKIEL, P. L. Long distance dispersal of reef corals by rafting. **Coral reefs**, v. 3, p. 113-116, 1984.

KAZLAUSKAS, R. *et al.* Aplysinopsin, a new tryptophan derivative from a sponge. **Tetrahedron Letters**, v. 18, n. 1, p. 61-64, 1977.

KHADEM, S.; MARLES, R. J. Chromone and flavonoid alkaloids: Occurrence and bioactivity. **Molecules**, v. 17, n. 1, p. 191-206, 2011.

KIJJOA, A.; SAWANGWONG, P. Drugs and cosmetics from the sea. **Marine Drugs**, v. 2, n. 2, p. 73-82, 2004.

KIKUCHI, R. K. P.; Z. M. A. N. LEGO. 1997. Rocas (Southwestern Equatorial Atlantic, Brazil): An atoll built primarily by coralline algae. Proc. 8 th Int. **Coral Reef Symp.**, Panarng 1" 731-736.

KOH, E. G. L.; SWEATMAN, H. Chemical warfare among scleractinians: bioactive natural products from *Tubastraea faulkneri* Wells kill larvae of potential competitors. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 251, n. 2, p. 141-160, 2000.

KRISHNAKUMAR, K. *et al.* When pets become pests—exotic aquarium fishes and biological invasions in Kerala, India. **Current science**, v. 97, n. 4, p. 474-476, 2009.

LABOREL J. Madreporaires et hydrocorallieres recifaux des côtes brésiliennes. Systematique, écologie, répartition verticale et géographique. In: XXXVI Campagnes de la Calypso au large des côtes Atlantiques de l'Amerique du Sud (1961-1962). **Résul scient campag "Calypso"**, fasc IX: (229). 1969b

LABOREL, J. Madreporaires et hydrocoralliaires recifaux des cotes Bresiliennes. Systematique, ecologie. repartition verticale et géographique. **Results Scientifique du Campagne de Calypso**, v. 9, n. 25, p. 171-229, 1969.

LAGES, B. G. *et al.* Chemical composition and release in situ due to injury of the invasive coral *Tubastraea* (Cnidaria, Scleractinia). **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 58, n. spe4, p. 47-56, 2010.

LAGES, B. G. *et al.* Chemical defense of an exotic coral as invasion strategy. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 328, n. 1, p. 127-135, 2006.

LAGES, B. G.; FLEURY, B. G.; CREED, J. C. A Review of the Ecological Role of Chemical Defenses in Facilitating Biological Invasion by Marine Benthic Organisms. **Studies in Natural Products Chemistry**, v. 46, p. 1-26, 2015.

LANG, J. Interspecific aggression by scleractinian corals. 1. The rediscovery of *Scolymia cubensis* (Milne Edwards & Haime). **Bulletin of Marine Science**, v. 21, n. 4, p. 952-959, 1971.

LEÃO, Z. M. A. N. *et al.* Brazilian coral reefs in a period of global change: A synthesis. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 64, p. 97-116, 2016.

LEÃO, Z. M. A. N. *et al.* Impact of tourism development on the coral reefs of the Abrolhos area, Brazil. **Biological Conservation**, v. 2, n. 76, p. 215-216, 1996.

LEÃO, Z. M. A. N. Os recifes de coral do Estado da Bahia e sua relação com os problemas ambientais da zona costeira. I Simpósio sobre Processos Sedimentares e Problemas Ambientais na Zona Costeira do Nordeste do Brasil. **Recife**, p. 97-100, 1997.

LEÃO, Z. M. A. N.; KIKUCHI, R. K. P.; OLIVEIRA, M. D. M.; VASCONCELLOS, V. Status of Eastern Brazilian coral reefs in time of climate changes. Panam. J. **Aquat. Sci.**, v. (5), n. 2: p. 224-235, 2010.

LEON, L. L. *et al.* Poluição dos ecossistemas marinhos brasileiros: uma breve revisão sobre as principais fontes de impacto e a importância do monitoramento ambiental. **Unisanta BioScience**, v. 9, n. 3, p. 166-173, 2020.

LI, Y. *et al.* Using the marine rotifer *Brachionus plicatilis* as an endpoint to evaluate whether ROS-dependent hemolytic toxicity is involved in the allelopathy induced by *Karenia mikimotoi*. **Toxins**, v. 10, n. 11, p. 439, 2018.

LUZ, B. L. P. *et al.* A polyp from nothing: The extreme regeneration capacity of the Atlantic invasive sun corals *Tubastraea coccinea* and *T. tagusensis* (Anthozoa, Scleractinia). **Journal of experimental marine biology and ecology**, v. 503, p. 60-65, 2018.

LUZ, B. L. P. *et al.* Life-history traits of *Tubastraea coccinea*: Reproduction, development, and larval competence. **Ecology and Evolution**, v. 10, n. 13, p. 6223-6238, 2020.

MADARIAGA-MAZÓN, A. *et al.* Toxicity of secondary metabolites. **Physical Sciences Reviews**, v. 4, n. 12, 2019.

MAIDA, M.; SAMMARCO, P. W.; COLL, J. Effects of soft corals on scleractinian coral recruitment. I: Directional allelopathy and inhibition of settlement. **Marine Ecology Progress Series**, v. 121, 191 – 202, 1995.

MAIRE, E. *et al.* How accessible are coral reefs to people? A global assessment based on travel time. **Ecology letters**, v. 19, n. 4, p. 351-360, 2016.

MANGELLI, T. S.; CREED, J. C. Análise comparativa da abundância do coral invasor *Tubastraea* spp:(Cnidaria, Anthozoa) em substratos naturais e artificiais na Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia*, v. 102, p. 122-130, 2012.

MARTIN, V. J.; KOSS, R. Phylum cnidaria. **Atlas of marine invertebrate larvae**, p. 51-108, 2002.

MASCHEK, J. A.; BAKER, B. J. The Chemistry of Algal Secondary Metabolism. Capítulo I. In: **Algal Chemical Ecology**, 2008.

MCGEACH, M.; JETZ, W. Measure and reduce the harm caused by biological invasions. **One Earth**, v. 1, n. 2, p. 171-174, 2019.

MENEZES, N. M. *et al.* New non-native ornamental octocorals threatening a South-west Atlantic reef. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 101, n. 6, p. 911-917, 2021.

MEYER, M. *et al.* An antiplasmodial new (bis) indole alkaloid from the hard coral *Tubastraea* sp. **Natural Product Research**, v. 23, n. 2, p. 178-182, 2009.

MIRANDA, R. J.; CRUZ, I. C. S.; BARROS, F. Effects of the alien coral *Tubastraea tagusensis* on native coral assemblages in a southwestern Atlantic coral reef. **Marine biology**, v. 163, p. 1-12, 2016.

MIZRAHI, D. Influência da temperatura e luminosidade na distribuição da espécie invasora *Tubastraea coccinea* na região de ressurgência de Arraial do Cabo–RJ. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2008.

MIZRAHI, D.; NAVARRETE, S. A.; FLORES, A. Uneven abundance of the invasive sun coral over habitat patches of different orientation: An outcome of larval or later benthic processes? **Journal of experimental marine biology and ecology**, v. 452, p. 22-30, 2014.

MONTANO, S. The extraordinary importance of coral-associated fauna. **Diversity**, v. 12, n. 9, p. 357, 2020.

MOORE, R. E.; SCHEUER, P. J. Palytoxin: a new marine toxin from a coelenterate. **Science**, v. 172, n. 3982, p. 495-498, 1971.

MURAMATSU, D.; SILVEIRA, F. L. Gametogenesis in *Madracis decactis* Lyman, 1859 (Cnidaria, Scleractinia) from Ilha Grande Bay (Rio de Janeiro), southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 56, p. 297-305, 2008.

MUSCATINE, L. Endosymbiosis of cnidarians and algae. **Coelenterate biology: reviews and new perspectives**, p. 359-395, 1974.

NEVES, E. G. *et al.* Genetic variation and population structuring in two brooding coral species (*Siderastrea stellata* and *Siderastrea radians*) from Brazil. **Genetica**, v. 132, p. 243-254, 2008.

NEVES, E. G. *et al.* The occurrence of *Scolymia cubensis* in Brazil: revising the problem of the Caribbean solitary mussels. **Zootaxa**, v. 1366, n. 1, p. 45–54–45–54, 2006.

NEVES, E. G. *et al.* Visual report of competition among *Tubastraea* species on a decommissioned oil platform in the todos-os-santos bay (Bahia State). Congresso Brasileiro de Oceanografia. **Associação Brasileira de Oceanografia**. 2016.

NEVES, E. G. Histological analysis of reproductive trends of three *Porites* species from Kane'ohe Bay, Hawai'I, 2000.

NEVES, E. G.; DA SILVEIRA, F. L. Release of planula larvae, settlement and development of *Siderastrea stellata* Verrill, 1868 (Anthozoa, Scleractinia). **Hydrobiologia**, v. 501, p. 139-147, 2003.

NEVES, E. G.; SILVEIRA, F. L.; SOLFERINI, V. N. Complexo *Siderastrea*: espécies distintas? Significado da variabilidade do gênero *Siderastrea* de Blainville, 1830 (Anthozoa, Scleractinia) no Brasil, 2004.

NEVES, E.; PIRES, D. Sexual reproduction of Brazilian coral *Mussismilia hispida* (Verrill, 1902). **Coral Reefs**, v. 21, p. 161-168, 2002.

NEWMAN, D. J.; CRAGG, G. M. Natural products as sources of new drugs over the 30 years from 1981 to 2010. **Journal of Natural Products**, v. 75, n. 3, p. 311-335, 2012.

OJAVEER, H. *et al.* Historical baselines in marine bioinvasions: Implications for policy and management. **PloS one**, v. 13, n. 8, p. e0202383, 2018.

OKUDA, R. K. *et al.* Marine natural products: the past twenty years and beyond. **Pure and Applied Chemistry**, v. 54, n. 10, p. 1907-1914, 1982.

OLIVEIRA, D. N. Impacto ecológico, comportamental e fisiológico da bioinvasão sobre populações nativas: o caso do siri invasor *Charybdis hellerii*. 2016.

OTANI, M. Important vectors for marine organisms unintentionally introduced to Japanese waters. **Assessment and control of biological invasion risks**, v. 92, 2006.

PAULA, A. F.; CREED, J. C. Spatial distribution and abundance of nonindigenous coral genus *Tubastraea* (Cnidaria, Scleractinia) around Ilha Grande, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 65, p. 661-673, 2005.

PAZ-GARCÍA, D. A. *et al.* Larval release from *Tubastraea coccinea* in the Gulf of California, Mexico. **Coral Reefs**, v. 26, p. 433-433, 2007.

PEREIRA, R. C.; DE OLIVEIRA, A. S.; SUDATTI, D. B. Ecologia química marinha: origem, evolução e perspectivas no Brasil. **Oecologia Australis**, v. 15, n. 2, p. 412-435, 2011.

PEREIRA, R. C.; GAMA, B. A. P. da. Macroalgal Chemical Defenses and Their Roles in Structuring Tropical Marine Communities. **Algal Chemical Ecology**, p. 25- 55, 2008.

PERMATA, W. D.; KINZIE III, R. A.; HIDAKA, M. Histological studies on the origin of planulae of the coral *Pocillopora damicornis*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 200, p. 191-200, 2000.

PIRES, D. O.; CAPARELLI, A. C. Biologia reprodutiva de *Porites astreoides* Lamarck, 1816 (Cnidaria, Scleractinia): do complexo recifal dos Abrolhos BA, Brasil. **Oficina Gráfica da Univ. do Brasil**, 2002.

PIRES, D. O.; CASTRO, C. B.; RATTO, C. C. Reef coral reproduction in the Abrolhos Reef Complex, Brazil: the endemic genus *Mussismilia*. **Marine Biology**, v. 135, p. 463-471, 1999.

PIRES, D. O.; CASTRO, C. B.; RATTO, C. C. Reproduction of the solitary coral *Scolymia wellsi* Laborel (Cnidaria, Scleractinia) from the Abrolhos reef complex, Brazil. In: **INT. CORAL REEF SYMP.** p. 381-384, 2000.

RAINA, J. *et al.* Chemotaxis shapes the microscale organization of the ocean's microbiome. **Nature**, v. 605, n. 7908, p. 132-138, 2022.

RAMPELOTTO, P. H. A química da vida como nós não conhecemos. **Química Nova**, v. 35, n. 8, p. 1619-1627, 2012.

RAPUANO, H. *et al.* Reproductive strategies of the coral *Turbinaria reniformis* in the northern Gulf of Aqaba (Red Sea). **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 1-13, 2017.

RASHID, M. A. *et al.* Mycalolides D and E, new cytotoxic macrolides from a collection of the stony coral *Tubastrea faulkneri*. **Journal of natural products**, v. 58, n. 7, p. 1120-1125, 1995.

RICHMOND, R. H. Energetics, competency, and long-distance dispersal of planula larvae of the coral *Pocillopora damicornis*. **Marine Biology**, v. 93, n. 4, p. 527-533, 1987.

RICHMOND, R. H. Reproduction and recruitment in corals: critical links in the persistence of reefs. **Life and death of coral reefs**. Chapman & Hall, New York, p. 175-197, 1997.

RICHMOND, R. H.; HUNTER, C. L. Reproduction and recruitment of corals: comparisons among the Caribbean, the tropical Pacific, and the Red Sea. Marine ecology progress series. **Oldendorf**, v. 60, n. 1, p. 185-203, 1990.

RINKEVICH, B.; LOYA, Y. The reproduction of the Red Sea coral *Stylophora pistillata*. I. Gonads and planulae. **Marine Ecology Progress Series**, p. 133-144, 1979.

RIVERO, N. K. *et al.* Environmental and ecological changes associated with a marina. **Biofouling**, v. 29, n. 7, p. 803-815, 2013.

ROCHA, J. *et al.* Cnidarians as a source of new marine bioactive compounds - An overview of the last decade and future steps for bioprospecting. **Marine Drugs**, v. 9, p. 1860-1886, 2011.

ROFF G.; MUMBY P. J. Global Disparity in The Resilience Of Coral Reefs. **Trends Ecol**, v, 27: 404–13, 2012.

ROMANELLI, M. M. *et al.* Mitochondrial Imbalance of *Trypanosoma cruzi* Induced by the Marine Alkaloid 6-Bromo-2'-de-N-Methylaplysinopsin. **ACS omega**, v. 7, n. 32, p. 28561-28570, 2022.

SAKAI R.; HIGA T. Tubastrine, a New Guanidinostyrene from the Coral *Tubastrea aurea*. **Chem Lett**, 16: 127–128, 1987.

SAMMARCO, P. W. Echinoid grazing as a structuring force in coral communities: whole reef manipulations. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 61, n. 1, p. 31-55, 1982.

SAMMARCO, P. W. *et al.* A new coral species introduced into the Atlantic Ocean *Tubastraea micranthus* (Ehrenberg 1834) (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia): an invasive threat? **Aquatic Invasions**, 5:131140. doi: 10.3391/ai.2010.5.2.02, 2010.

SAMMARCO, P. W. *et al.* Competitive strategies of soft corals (Coelenterata: Octocorallia): allelopathic effects on selected scleractinian corals. **Coral reefs**, v. 1, p. 173-178, 1983.

SAMMARCO, P. W. *et al.* Success in competition for space in two invasive coral species in the western Atlantic—*Tubastraea micranthus* and *T. coccinea*. **PloS one**, v. 10, n. 12, p. e0144581, 2015.

SAMMARCO, P. W.; COLL, J. C. The Chemical Ecology of Alcyonarian Corals: Coelenterata: Octocorallia. In: Bioorganic marine chemistry. **Springer Berlin Heidelberg**, p. 87-116, 1988.

SAMPAIO, C. L. S. *et al.* New occurrences of the nonindigenous orange cup corals *Tubastraea coccinea* and *T. tagusensis* (Scleractinia: Dendrophylliidae) in Southwestern Atlantic. **Check List**, v. 8, n. 3, p. 528-530, 2012.

SARDÁ, F. N. *et al.* Investigação química e biológica do coral-sol (*Tubastraea coccinea* L.). 2020.

SEWELL, M. A. Utilization of lipids during early development of the sea urchin *Evechinus chloroticus*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 304, p. 133-142, 2005.

SHARMA, N. *et al.* Recent Advances in Fungal Secondary Metabolites and Their Applications. **Fungal Resources for Sustainable Economy: Current Status and Future Perspectives**, p. 411-432, 2023.

SHEPPARD, C. R. C. Interspecific aggression between reef corals with reference to their distribution. **Marine Ecology Progress Series**, p. 237-247, 1979.

SHERMAN, C. D. H.; AYRE, DAVID J.; MILLER, K. J. Asexual reproduction does not produce clonal populations of the brooding coral *Pocillopora damicornis* on the Great Barrier Reef, Australia. **Coral Reefs**, v. 25, n. 1, p. 7-18, 2006.

SILVA, E. C.; BARROS, F. Macrofauna introduzida no Brasil: Lista de espécies marinhas e dulcícolas e distribuição atual. **Oecologia Australis**, v. 15, n. 2, p. 326-344, 2011.

SOARES, M. O. *et al.* Blue Carbon Ecosystems in Brazil: overview and an urgent call for conservation and restoration. **Frontiers in Marine Science**, p. 446, 2022.

SOREK, M.; LEVY, O. Coral spawning behavior and timing In Numata H., & Helm B. (Eds.), Annual, lunar, and tidal clocks: Patterns and mechanisms of nature's enigmatic rhythms (pp. 81–98), 2014.

SOUTER, D.W. & LINDÉN. O. The Health and Future of Coral Reef Systems. **Ocean Coastal Manag**, 43: 657-688, 2000.

STOCKER, R.; SEYMOUR, J. R. Ecology and physics of bacterial chemotaxis in the ocean. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, v. 76, n. 4, p. 792-812, 2012.

STRADER, M. E.; AGLYAMOVA, G. V.; MATZ, M. V. Molecular characterization of larval development from fertilization to metamorphosis in a reef-building coral. **BMC genomics**, v. 19, n. 1, p. 1-17, 2018.

TEIXEIRA, V. L. Caracterização do estado da arte em biotecnologia marinha no Brasil. **Ministério da Saúde**, 2010.

TEXEIRA, V. L. Produtos naturais marinhos. **Livro: Biologia Marinha**. 2ª Edição. Ed. Interciência, cap. 12, 2009.

THIRUMURUGAN, D. *et al.* An introductory chapter: secondary metabolites. **Second metab—sources Appl**, p. 1-21, 2018.

THOMPSON, F.; THOMPSON, C. *Biotecnologia Marinha*. Rio Grande: Ed. FURG, 2020. 855 pg. Cap. 4.

TSOUKATOU, M. *et al.* Evaluation of the Activity of the Sponge Metabolites Avarol and Avarone and their Synthetic Derivatives Against Fouling Micro- and Macroorganisms. **Molecules**, v. 12, p. 1022-1034, 2007.

TYRRELL, M. C.; BYERS, J. E. Do artificial substrates favor nonindigenous fouling species over native species?. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 342, n. 1, p. 54-60, 2007.

URIZ, M. J. *et al.* An approach to the ecological significance of chemically mediated bioactivity in Mediterranean benthic communities. **Marine Ecology Progress**, 1991.

VASCONCELOS, B. C. F. *et al.* Análises histológicas do branqueamento em colônias de corais *Siderastrea stellata* (Scleractinia) em recifes de Piedade, Jaboatão dos Guararapes-PE. **Brazilian Journal of Animal and Environmental Research**, v. 3, n. 3, p. 2235-2240, 2020.

VERMEIJ, M. J. A. *et al.* The reproductive biology of closely related coral species: gametogenesis in *Madracis* from the southern Caribbean. **Coral Reefs**, v. 23, n. 2, p. 206-214, 2004.

VERON, J. E. N. Corals in space and time: the biogeography and evolution of the Scleractinia. **Cornell University Press**, 1995.

VIVO, Rede de Pesquisas Coral. Conhecendo os Recifes Brasileiros. 2016.

VON BLOEDAU, A. B. C. O branqueamento da Grande Barreira de Corais. 2022.

WOODHEAD, A. J. *et al.* Coral reef ecosystem services in the Anthropocene. **Funct. Ecol.**, 33, pp. 1023-1034. 2019.

WORMS – WORLD REGISTER OF MARINE SPECIES (2018). Statistics. Disponível em: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=stats>. Acesso em: 20/12/2022.

XIONG, Y. L. Relações estrutura-função das proteínas musculares. In: Proteínas alimentares e suas aplicações. **CRC Press**. p. 341-392, 2017.

ZÁVORKA, L. *et al.* Importance of harvest-driven trait changes for the management of invasive species. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 16, n. 6, p. 317-318, 2018.

