

UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS DO MAR – LABOMAR
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS MARINHAS TROPICAIS

**DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E INTERAÇÕES
COMPETITIVAS EM ZOANTÍDEOS (CNIDARIA:
ZOANTHIDAE) EM UM AMBIENTE DE
RECIFES DE ARENITO NO NORDESTE DO
BRASIL**

EMANUELLE FONTENELE RABELO

Dissertação apresentada ao Mestrado em
Ciências Marinhas Tropicais do Instituto de
Ciências do Mar da Universidade Federal
do Ceará, como requisito parcial à obtenção
do título de MESTRE.

ORIENTADORA: PROF^a. DR^a. HELENA MATTHEWS CASCON

FORTALEZA/CE
MARÇO/2007

Ao mar, que tanto nos inspira em nossas pesquisas.

Agradecimentos

Agradeço primeiramente aos zoantídeos por sua garra de chegar até aqui depois de milhões de anos de evolução para que eu pudesse entender um pouco de suas vidas extraordinárias;

À natureza, por ter construído A praia de Paracuru e seus recifes de arenito, pelos quais sou perdidamente apaixonada;

À força da lua, que proporcionou as marés necessárias para a realização desse trabalho;

Aos pescadores que entendiam, pelo menos eu acho, o que eu estava tentando fazer e não arrancavam minhas marcações nas pedras;

À moqueca de arraia do Sapuriu, que tanto era esperada depois de cada coleta;

Ao céu azul que via de meu jardim, que me inspirava nos fins de tarde depois de horas na frente do computador;

Agradeço também, claro, as pessoas que tiveram grande importância na realização desta dissertação, em especial:

À Dr^a. Helena Matthews-Cascon, pela orientação, confiança e exemplo de dedicação em tudo o que faz;

Aos sempre incontáveis colegas de Laboratório de Invertebrados Marinhos pela amizade e pelas conversas descontraídas sobre os mais absurdos temas;

Um agradecimento especial ao grande amigo Marcelo Soares, pela ajuda nas análises estatísticas, pelas sugestões e acima de tudo pela sua amizade.

À Dr^a. Cristina Rocha por ajudar a enriquecer esse trabalho com suas sugestões;

À Dr^a. Leila Longo por ter me recebido de braços abertos em seu laboratório em um momento que precisava clarear as idéias;

À Dr^a. Ana Cecília Menezes Fortes-Xavier pela identificação das macroalgas.

Ao biólogo Helton Alexandre pelo desenho de zonação e ao geólogo Paulo Henrique pela realização dos perfis;

Aos meus pais, pela garra e por me terem me proporcionado a vida;

Às minhas irmãs Danielle e Aline pelas conversas descontraídas e por todos os momentos em que passamos juntas;

À Luna e ao Bono, pelo carinho nas horas solitárias;

E, claro, não poderia me esquecer de agradecer mais uma vez ao homem azul, por cuidar de nosso laboratório, nossa segunda casa, bagunçada, mas nossa casa.

“O que sabemos é uma gota, o que ignoramos é um oceano”.

Isaac Newton

ÍNDICE

Lista de Figuras.....	viii
Lista de Tabelas.....	xiii
INTRODUÇÃO GERAL.....	1
1. Ambientes Recifais Tropicais.....	2
2. Características do Filo Cnidaria.....	4
2.1 Ecologia.....	4
2.2 Taxonomia Sistemática.....	6
CAPÍTULO I: Distribuição Espacial de Zoantídeos (Cnidaria: Zoanthidae) em um Ambiente de Recifes de Arenito no Nordeste do Brasil.....	13
Resumo.....	14
Abstract.....	15
1. INTRODUÇÃO.....	16
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	19
2.1 Área de Estudo.....	19
2.2 Coleta de Dados.....	21
2.3 Análise dos Dados.....	25
3. RESULTADOS.....	26
3.1 Fatores Abióticos.....	29
3.1.1 Relevo x Exposição à dessecação.....	29
3.1.2 Tipo de Substrato.....	32
3.1.3 Temperatura e Salinidade.....	35
3.2 Fatores Bióticos.....	36
3.3 Definição das Zonas de Distribuição dos Zoantídeos.....	37
4. DISCUSSÃO.....	42
4.1 Fatores Abióticos.....	43
4.1.1 Relevo x Exposição à Dessecação.....	43

4.1.2 Tipo de Substrato.....	45
4.1.2 Temperatura e Salinidade.....	48
4.2 Fatores Bióticos.....	50
4.3 Definição das Zonas de Distribuição dos Zoantídeos.....	48
5. CONCLUSÕES.....	55

**CAPÍTULO II: Interações Competitivas em Zoantídeos (Cnidaria:Zoanthidae)
em um Ambiente de Recifes de Arenito no Nordeste do Brasil.....56**

Resumo.....	57
Abstract.....	58
1. INTRODUÇÃO.....	59
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	63
2.1 Taxa de crescimento.....	63
2.2 Interações Competitivas entre Zoantídeos.....	63
2.3 Interações com Outros Organismos.....	64
2.4 Análise dos Dados.....	66
3. RESULTADOS.....	67
3.1 Taxa de Crescimento.....	67
3.1.1 <i>Palythoa caribaeorum</i>	68
3.1.2 <i>Protopalythoa variabilis</i>	68
3.1.3 <i>Zoanthus sociatus</i>	68
3.2 Interações Competitivas entre Zoantídeos.....	74
3.3 Interações com Outros Organismos.....	77
4. DISCUSSÃO.....	80
4.1 Taxa de Crescimento.....	80
4.2 Interações Competitivas entre Zoantídeos.....	82
4.3 Interações com Outros Organismos.....	88
5. CONCLUSÕES.....	92
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	93
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	94

Lista de Figuras

Introdução Geral

Figura 1: Classificação filogenética da ordem Zoanthidea com separação entre as subordens Macrocnemina e Brachycnemina. Adaptado de Burnett *et al.* (1997) baseado na característica morfológica dos septos.....07

Figura 2: Fotografia mostrando o aspecto geral das colônias de Zoantídeos em habitat natural (Praia de Paracuru – Ce), durante a maré baixa. A: *Palythoa caribaeorum*, B: *Protopalythoa variabilis* e C: *Zoanthus sociatus*.....11

Figura 3: Fotografia mostrando o detalhe das colônias das três espécies de zoantídeos em habitat natural (Praia de Paracuru – Ce) durante a maré baixa. (A) *Palythoa caribaeorum*; (B): *Protopalythoa variabilis*; (C): *Zoanthus sociatus*. Escala: 2 cm.....12

Capítulo I

Figura 1.1: Imagem de satélite da localização da costa do Ceará na região Nordeste do Brasil. O círculo amarelo representa o local de estudo (Praia de Paracuru). Fonte: Programa Google Earth v. 2007.....20

Figura 1.2: Imagem de satélite da área de coleta de dados na praia de Paracuru-Ce. Os recifes encontram-se submersos devido à maré alta. Os círculos amarelos representam os pontos de cada transecto. Fonte: Programa Google Earth v. 2007.
.....23

Figura 1.3 Fotografia do local de estudo evidenciando os afloramentos rochosos que formam o recife de arenito da praia de Paracuru-Ce. As setas amarelas mostram as poças de maré que se formam durante a maré baixa.....23

- Figura 1.4: Metodologia usada para medir o perfil horizontal de cada transecto na Praia de Paracuru-Ce. Segundo Emery (1961) e Muehe (2002). À direita, o aparelho usado para verificação da heterogeneidade do relevo de cada transecto.....25
- Figura 1.5: Representação esquemática da distribuição das três espécies de zoantídeos ao longo do mesolitoral da Praia de Paracuru-Ce. MS: Mesolitoral superior; MM: Mesolitoral Médio; MI: Mesolitoral Inferior.....27
- Figura 1.6: Abundância relativa das três espécies de zoantídeos nas zonas de mesolitoral: MS: Mesolitoral Superior; MM: mesolitoral Médio; MI: Mesolitoral Inferior.....28
- Figura 1.7: Abundância relativa (em porcentagem de cobertura) das espécies *Palythoa caribaeorum*, *Protopalythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus* em cada transecto nos recifes de arenito da Praia de Paracuru-Ce.....28
- Figura 1.8: Freqüência das espécies *Palythoa caribaeorum*, *Protopalythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus* em cada transecto nos recifes de arenito da Praia de Paracuru-Ce.....29
- Figura 1.9: Perfis horizontais de cada transecto na Praia de Paracuru-Ce. A ordenada indica a altura em relação ao nível do mar e a abscissa refere-se a distância desde o começo da área rochosa até o final do mesolitoral inferior, onde a faixa rochosa termina.....31
- Figura 1.10: Abundância relativa (em % de cobertura) de *Palythoa caribaeorum* nos substratos rochoso da Praia de Paracuru-Ce. Essa espécie não foi encontrada colonizando substrato arenoso. A barra de erros representa o erro padrão.....32
- Figura 1.11: Abundância relativa (em % de cobertura) de *Protopalythoa variabilis* no substratos rochoso e arenoso da Praia de Paracuru-Ce. A barra de erros representa o erro padrão.....33

- Figura 1.12: Abundância relativa (em % de cobertura) de *Zoanthus sociatus* nos substratos rochoso e arenoso da Praia de Paracuru-Ce. A barra de erros representa o erro padrão.....33
- Figura 1.13: A: Freqüência de *Protopalythoa variabilis* (A) e *Zoanthus sociatus* (B) nos substratos rochoso e arenoso na Praia de Paracuru-Ce.....34
- Figura 1.14: Freqüências de *Palythoa caribaeorum* (A); *Protopalythoa variabilis* (B) e *Zoanthus sociatus* (C) nos substratos rochoso, arenoso e com predominância de macroalgas na Praia de Paracuru-Ce.....35
- Figura 1.15: Freqüência total dos zoantídeos nos substratos rochoso, arenoso e com predominância de macroalgas na Praia de Paracuru-Ce.....35
- Figura 1.16: Temperatura e salinidade médias ao longo dos transectos da faixa entremarés da Praia de Paracuru - Ce. 0-20m: Mesolitoral Superior; 0-80m: Mesolitoral Médio; 80-100m: Mesolitoral Inferior.....36
- Figura 1.17: Desenho esquemático da zonação das três espécies de zoantídeos ao longo do mesolitoral com a delimitação das quatro zonas de distribuição.....39
- Figura 1.18: Fotografia representando a Zona de *Zoanthus* Superior na praia de Paracuru - Ce.....40
- Figura 1.19: Fotografia representando a Zona de *Protopalythoa* na praia de Paracuru - Ce.....40
- Figura 1.20: Fotografia representando a Zona de Interação na praia de Paracuru - Ce.....41
- Figura 1.21: Foto representando a Zona de *Zoanthus* Inferior na praia de Paracuru - Ce.....41

Capítulo II

- Figura 2.1: Fotografia de uma interação entre (A) *Palythoa caribaeorum* e (B) *Zoanthus sociatus* na Zona de Interação da Praia de Paracuru - Ce. As setas vermelhas indicam a margem de contato entre as espécies.....65
- Figura 2.2: Metodologia aplicada para avaliar a competição entre duas espécies. A: *P. caribaeorum*; B: *Z. sociatus*. A mesma metodologia foi aplicada para as interações entre *P. caribaeorum* e *P. variabilis* e entre *P. variabilis* e *Z. sociatus*.....65
- Figura 2.3: Crescimento total de *Palythoa caribaeorum*, *Protopalythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus* após 250 dias de experimento. A linha dentro dos quadrados representa a média e as barras representam o desvio padrão.....67
- Figura 2.4: Taxa de crescimento ao longo do tempo para *Palythoa caribaeorum* na Praia de Paracuru-Ce. A linha pontilhada representa o intervalo de confiança.....69
- Figura 2.5: Taxa de crescimento ao longo do tempo para *Protopalythoa variabilis* na Praia de Paracuru-Ce. A linha pontilhada representa o intervalo de confiança.....69
- Figura 2.6: Taxa de crescimento ao longo do tempo para *Zoanthus sociatus* na Praia de Paracuru-Ce. A linha pontilhada representa o intervalo de confiança.....70
- Figura 2.7: Fotografias retiradas em diferentes intervalos de tempo durante o experimento de crescimento de *Palythoa caribaeorum* na Praia de Paracuru – Ce. Escala: 5 cm.....71

Figura 2.8: Fotografias retiradas em diferentes intervalos de tempo durante o experimento de crescimento de *Protopalythoa variabilis* na Praia de Paracuru – Ce. Escala: 5 cm.....71

Figura 2.9: Fotografias retiradas em diferentes intervalos de tempo durante o experimento de crescimento *Zoanthus sociatus* na Praia de Paracuru – Ce. Escala: 5 cm.....72

Figura 2.10: A: *P. caribaeorum* crescendo entre os espaços dos pólipos de *P. variabilis*; B: *P. caribaeorum* crescendo em volta de uma colônia de *P. variabilis*; C: *Z. sociatus* crescendo entre os espaços de *P. variabilis*; D: *Z. sociatus* crescendo em volta de uma colônia de *P. variabilis* na Praia de Paracuru – Ce.....76

Figura 2.11: Correlação entre a cobertura algal e a cobertura de zoantídeos (em porcentagem de cobertura) na Praia de Paracuru-Ce. Os dados referem-se à média de todos os transectos.....78

2.12: Fotografia de algumas espécies de algas que competem por espaço com zoantídeos na área de estudo. A: *Caulerpa racemosa*; B: *Caulerpa sertularioides*; C: *Codium isthmocladium*; D: *Gelidiella acerosa*; E: *Ulva lactuca*; F: *Hypnea musciformis*.....79

Lista de Tabelas

Capítulo I

Tabela 1.1: Matriz de correlação das espécies estudadas em relação aos fatores temperatura e salinidade. * $P > 0,05$ (Não significante).....36

Capítulo II

Tabela 2.1: Comparação entre a taxa de crescimento entre as três espécies de zoantídeos em relação à área (em cm^2) e ao número de pólipos por mês. * : valores estatisticamente semelhantes.....73

Tabela 2.2: Taxa de crescimento de *Palythoa caribaeorum*, *Protopalythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus* em diferentes intervalos de tempo durante o experimento. ns* crescimento não significante ($p > 0,05$), *** diferença significante ($p < 0,001$).....74

Tabela: 2.3 Espécies de algas encontradas competindo com zoantídeos na área de estudo.....77

INTRODUÇÃO GERAL

1. Ambientes Recifais Tropicais

Os habitats costeiros bentônicos estão entre os ambientes marinhos mais produtivos do planeta sendo a base da sobrevivência de inúmeras populações costeiras, além disso, estes ecossistemas apresentam grande biomassa e elevada produção primária por receberem grande quantidade de nutrientes provenientes dos sistemas terrestres (Coutinho, 2002).

O litoral tropical é caracterizado por duas comunidades principais: estuários e recifes (Mokyevesky, 1960). Os ambientes recifais correspondem a cerca de 15% do fundo marinho entre 0 e 30 metros de profundidade, distribuídos por todo o planeta, entre a isoterma de 20 °C do hemisfério norte e a isoterma de 20 °C do hemisfério sul (Villaça, 2002).

Pode-se destacar a importância dos recifes sob aspecto físico – fornecendo proteção às regiões costeiras da ação do mar em diversas áreas do litoral brasileiro; biológico – devido à grande riqueza e abundância de organismos associados em teia alimentar de grande complexidade; e bioquímico – fornecendo matéria-prima para pesquisas na área farmacológica (MMA, 2003). Além disso, ambientes marinhos consolidados, como os recifais, são geralmente caracterizados por uma alta complexidade de substratos, importante principalmente para organismos fitais e sésseis (Denovaro & Frascetti, 2002).

Dentre os ecossistemas recifais tropicais, podemos destacar alguns tipos principais, dependendo das características geológicas e de relevo: recifes de coral, recifes de arenito e costões rochosos.

Ecossistemas formados por recifes de coral são diferenciados de outros ambientes marinhos por características como: 1) Eles são limitados por ambientes litorâneos rasos onde a temperatura da água não cai abaixo de 21 °C; 2) A comunidade bentônica é dominada por uma biota sésil contendo grande quantidade de carbonatos; 3) Ótimas condições de acréscimo de minerais ocorrem na zona eutrófica onde, paradoxalmente, as forças de erosão mecânica estão também no máximo (Goreau & Goreau, 1973).

Os recifes de coral brasileiros estão limitados à região Nordeste, com extensão de 3000 km, do Maranhão até o sul da Bahia, (Laborel, 1969; Leão 1986), sendo as formações do litoral sul do estado da Bahia as maiores e mais ricas do

Brasil e de todo o Atlântico Sul Ocidental (Leão, 1994). Contudo, nos estados do Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, e Alagoas também há bancos recifais de formatos e dimensões variadas que podem estar associados a recifes de arenito (Leão & Dominguez, 2000).

Dentre os ecossistemas recifais costeiros brasileiros, destacam-se àqueles formados por afloramentos rochosos ou recifes de arenito, constituindo praias de aspecto rochoso que abrigam uma diversidade considerável de invertebrados marinhos. Esses recifes, presentes no nordeste do Brasil, são originalmente um processo de calcificação de sedimentos *in situ*, na parte inferior das praias, podendo o sedimento ser calcário ou silicoso. A rocha formada tem uma estratificação típica de sedimentos de praia e uma inclinação característica para o mar, sendo freqüentemente localizada num contato entre a água do mar em uma massa de água salobra. Essas formações se apresentam sob forma de bandas paralelas correspondentes a uma variação no nível do mar ou a um deslocamento da linha de praia. Esses recifes desempenham um papel de fundação, sobre os quais podem se desenvolver um recife coralino no caso da elevação do nível do mar. No Brasil aparecem principalmente na região entre o Cabo de São Roque e a desembocadura do Rio São Francisco, com algumas formações nos litorais do Ceará, Bahia e do Espírito Santo (Villaça, 2002).

A região costeira cearense é composta por amplas formações de recifes de arenito que interrompem a faixa arenosa, formadas por esses afloramentos rochosos que ocorrem predominantemente na região entre a preamar e a baixamar, possuindo formato tabular, ligeiramente inclinado em direção ao mar e são formados por areia cimentada por carbonato de cálcio e óxido de ferro (Morais, 1967). A fauna dessas formações, mais conhecidas como recifes de arenito, é atualmente fonte de muitos estudos realizados por pesquisadores cearenses.

As áreas com substrato rochoso geralmente abrigam uma fauna mais rica do que praias arenosas, assim, muitos animais da faixa entremarés podem tolerar a subida e descida da água e hidrodinamismo das ondas, quando conseguem fixar-se firmemente a um substrato estável. O ambiente de recifes de arenito é caracterizado pelo aparecimento de poças de maré. Estas poças são um microcosmo da vida marinha encontrado na faixa entremarés e facilmente acessíveis quando a maré está baixa (Matthews-Cascon & Lotufo, 2006).

Os costões rochosos são caracterizados pela grande inclinação do substrato, onde os organismos apresentam um zonação típica, com adaptações à constante subida e descida da maré. A grande variedade de organismos e o fácil acesso tornaram os costões rochosos uns dos mais populares e bem estudados ecossistemas marinhos (Coutinho, 2002).

2. Características do Filo Cnidaria

2.1 Ecologia

Dentre os diversos organismos encontrados nos recifes de arenito estão os cnidários. O filo Cnidaria é um conjunto bastante diverso que inclui as águas-vivas, anêmonas-do-mar, corais, hidrozoários e gorgônias compreendendo cerca de 10.000 espécies existentes separadas em quatro classes: Hydrozoa, com 3.200 espécies; Anthozoa, com cerca de 6.225 espécies; Scyphozoa, com 200 espécies e Cubozoa, com 20 espécies (Brusca & Brusca, 2007). Apesar dessa diversidade, eles são animais relativamente simples caracterizados por possuírem nematocistos, muito provavelmente resultado de um ancestral comum (Collins, 2002; Marques & Collins, 2004). São animais diploblásticos, com apenas dois epitélios (epiderme e gastroderme) separados por uma camada denominada mesogléia. Possuem apenas uma cavidade corpórea denominada cavidade gastrovascular com apenas uma abertura para o ambiente, a boca. Os cnidários são em sua grande maioria marinhos, com exceção das hidras e de alguns poucos hidrozoários dulcícolas. A maioria habita águas rasas, e as formas sésseis são abundantes nas costas rochosas ou nas formações coralinas nas águas tropicais (Ruppert, *et al.*, 2004).

Os ciclos de vida dos cnidários comumente incluem alternância de gerações, com um estágio bentônico denominado pólipo e uma fase pelágica livre natante denominado medusa, onde se observa diferentes graus de dominância ou redução de uma das fases do ciclo (Arai, 1997; Mianzan & Cornelius, 1999; Brusca & Brusca, 2007). A presença de cnidas é característica exclusiva do Filo Cnidaria sendo tais estruturas secretadas em células especializadas denominadas cnidócitos que apresentam diferentes funções de acordo com o tipo de cnida (espirocistos, nematocistos e pticocistos), sendo os nematocistos o tipo mais conhecido devido sua ação urticante.

Os cnidócitos têm diferentes funções de acordo com a morfologia; muitos possuem potentes toxinas (neurotoxinas ou hemolíticas) que são injetadas na presa ou no agressor através de filamentos ejetáveis depois de um estímulo químico ou mecânico (Haddad Jr. *et al.*, 2002).

Os cnidários bentônicos são de grande importância ecológica nos ambientes recifais por apresentarem associações com uma variedade de invertebrados, além disso, os ambientes de substratos consolidados provêm maior estabilidade e proteção a esses animais, apresentando muitas vezes uma grande diversidade de espécies (Bayer, 1961).

Os corais (Filo Cnidaria, Classe Anthozoa) prosperam em águas tropicais claras e pobres em nutrientes normalmente sendo abundantes na costa leste das Américas, África e Austrália, sendo menos comuns próximos ao litoral oeste desses continentes (Leão, 1986). A temperatura da água deve ser na faixa entre 16° e 36°C, sendo o ótimo entre 23° e 25°C, além disso, a turbidez deve ser baixa devido à necessidade de luz para a fotossíntese das zooxantelas, organismos simbiotes necessários à vida da maioria dos corais e que participam ativamente na formação dos recifes (Smith, 1971; Coutinho, 1995; Pech *et al.*, 2004). As zooxantelas simbiotes promovem aos seus hospedeiros várias ordens de magnitude energética do que normalmente esses hospedeiros possuem como organismos heterotróficos (Stanley Jr., 2003) tendo uma grande influência na taxa de deposição de carbonato de cálcio bem como na ocorrência e distribuição dos recifes de coral (Franklin-Júnior, 1992; Villaça, 2002).

A alta turbidez da água é o principal fator limitante da ocorrência de recifes de coral no litoral cearense, devido à taxa de deposição de sedimento de origem continental ao longo do litoral. Assim a presença de espécies de corais construtores de recifes na costa cearense é pouco significativa, ocorrendo como colônias isoladas ou agregadas, formando manchas ou sítios. Apesar disso, o seu papel no ecossistema local é bastante semelhante ao que desempenham quando formam recifes, pelo menos ao atuarem como “produtores primários”, devido às zooxantelas, como fonte de alimento para animais especializados na sua predação ou como substrato e abrigo para uma fauna de comensais, perfurantes e oportunistas dos mais variados grupos de organismos (Miner, 1950; Kaplan, 1988; Franklin-Júnior, 1992).

Na costa cearense predominam os corais zooxantelados não construtores conhecidos como corais moles. Esses organismos têm essa denominação devido ao fato de não apresentarem deposição de carbonato de cálcio. Corais moles ou zoantídeos são invertebrados comumente encontrados em todos os oceanos do mundo, geralmente formando grandes colônias incrustadas sobre as formações recifais da faixa intertidal.

2.2 Taxonomia e Sistemática

No estado do Ceará são encontradas três espécies de zoantídeos, que seguem a seguinte classificação taxonômica:

Cnidaria Verrill, 1865

Anthozoa Ehrenberg, 1833

Hexacorallia

Zoanthidea (Hyman 1940)

Brachycnemina Haddon & Shackleton, 1891

Zoanthidae Gray, 1840

Palythoa Lamouroux, 1816

Palythoa caribaeorum (Duchassaing & Michelotti, 1860)

Protopalythoa Verrill, 1900

Protopalythoa variabilis (Duerden, 1898);

Zoanthus Lamarck, 1801

Zoanthus sociatus Ellis, 1767

A ordem Zoanthidea (também reconhecida como Zoantharia por alguns autores) é a terceira maior ordem de Hexacorallia, e é caracterizada por formas coloniais com duas coroas de tentáculos e um sifonoglifo (Sinniger *et al.*, 2005). A ordem Zoanthidea é caracterizada por uma tendência a formar colônias de pólipos e um arranjo distinto de septos radiais internos. Os septos são pareados, cada par geralmente com um septo perfeito ou completo e um imperfeito ou incompleto (Ryland & Lancaster, 2003).

A sistemática corrente da ordem Zoanthidea é baseada na organização dos septos e segue a divisão do grupo em duas subordens: Brachycnemina e

Macrocnemina, cada uma formada por muitos gêneros e espécies pobremente definidos. Essas subordens diferem pelo quinto par de septos qual é completo em Macrocnemina e incompleto em Brachycnemina. Essa separação entre duas subordens também tem sido sustentada por características da reprodução sexuada. Brachycnemina produz larvas planctônicas, enquanto que larvas não planctônicas têm sido observadas em indivíduos da subordem Macrocnemina. Brachycnemina são zooxantelados e têm, assim como corais hermatípicos escleractínios, uma distribuição essencialmente tropical e em zona sublitoral rasas de recifes de coral. Macrocnemina tende a ocorrer em regiões fundas e comumente com ausência de zooxantelas (Ryland & Lancaster, 2003). Segundo Sinniger *et al.* (2005), Brachycnemina parece ser um grupo monofilético, enquanto Macrocnemina aparece como grupo parafilético (Figura 01).

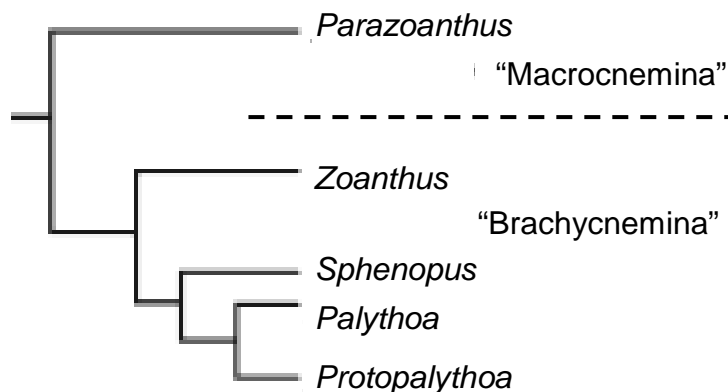


Figura 01: Classificação filogenética da ordem Zoanthidea com separação entre as subordens Macrocnemina e Brachycnemina. Adaptado de Burnett *et al.* (1997) baseado na característica morfológica dos septos.

A Família Zoanthidae corresponde a um grupo de organismos sésseis abundantes nas regiões tropicais, particularmente em formações recifais. Esses organismos ficam sujeitos à subida e a decida da maré podendo permanecer por muitas horas emersos (Muirhead & Ryland, 1985). Os cnidários pertencentes a esta família são componentes bastante difundidos e geralmente abundantes em comunidades marinhas de ecossistemas tropicais, mas, apesar de sua importância, seu conhecimento ainda permanece restrito (Babcock & Ryland, 1990).

A identificação de espécies de zoantídeos tem mostrado algumas dificuldades devido a diferentes critérios taxonômicos usado pelos autores. Muirhead & Ryland (1985) e Ryland & Lancaster (2003) propõem o uso dos nematocistos para a identificação das espécies. Já Sinninger *et al.* (2005) cita que alguns guias de campo propõem o uso de fatores ecológicos, tais como uma associação entre Zoanthidea e seu substrato, como um critério alternativo para a identificação taxonômica, embora essa especificidade para os diferentes tipos de substrato não tenham sido investigados para muitas espécies. Nos últimos anos, houve certa confusão no que se diz respeito aos gêneros *Palythoa* e *Protopalythoa* os quais eram unidos em um só gênero: *Palythoa*. Entretanto a taxonomia corrente, baseada em trabalhos genéticos (Longo, comunicação pessoal; Reimer 2006) e de características dos nematocistos (Ryland & Lancaster, 2003) confirmaram que *Palythoa* e *Protopalythoa* constituem clados separados.

Segue uma breve diagnose das três espécies encontradas na costa cearense (segundo Sebens, 1982 e Rohlfs & Belém, 1994) as quais são objeto do presente trabalho:

***Palythoa caribaeorum* (Duchassaing & Michelotti, 1860)**

Apresentam pólipos marrom-claro externamente e verde-brilhante na face interna do disco oral. *P. caribaeorum* desenvolve colônias com as paredes dos pólipos unidas por um cenênquima comum ao longo do seu comprimento, formando uma cobertura contínua sobre o substrato. As colônias podem ser removidas do substrato como pedaços intactos. A espessura da colônia é variável (entre 5-30 mm ou mais) assim como o diâmetro do pólipos (6-10mm na região do disco oral). O tamanho do pólipos é geralmente uma característica da colônia e pode ser relacionada ao habitat. *P. caribaeorum* é comum na zona entremarés rasa e na região sublitoral. *P. caribaeorum* alimenta-se ativamente de zooplâncton, primariamente na escuridão quando há a expansão da cavidade pré-oral. Zooxantelas contribuem substancialmente na nutrição dessa espécie.

A identificação de espécies incrustantes de *Palythoa* é difícil e o grupo não tem sido revisado usando métodos modernos de taxonomia. É possível que *P. caribaeorum* seja sinonímia de *Palythoa mamillosa*.

***Protopalythoa variabilis* (Duerden, 1898)**

Apresentam pólipos largos (8-14mm de diâmetro oral, 15-40mm ou mais de comprimento) com extensa abertura do disco oral. A coluna estreita em direção à base e as junções entre os pólipos são estolões filamentosos dos quais os pólipos são facilmente separados. A longa coluna permite a essa espécie viver enterrada na areia geralmente até a base do disco oral, com a base da coluna ligada à rocha abaixo da camada de areia. *P. variabilis* é comumente encontrada formando grupos ou com pólipos separados. Alimenta-se de zooplâncton embora também dependa da nutrição autotrófica.

***Zoanthus sociatus* Ellis, 1767**

Apresentam pólipos verde-brilhante azulados com diâmetro do disco oral de aproximadamente 5mm. Apresenta altura do pólipo entre 3 e 30mm. Ocorre do médio ao infralitoral. As colônias grandes se fixam a substratos bastante variáveis; blocos rochosos, pedras soltas, conchas de moluscos, esqueletos de madreporários e *Millepora* spp. Colônia de pólipos alongados, freqüentemente afilados no sentido da base pela qual se encadeiam, formando colônias com algumas centenas de indivíduos, interligados por estolões entrelaçados. Tentáculos filiformes, em número de 48 a 57. Mesentérios estreitos variando de 42 a 57. Os pólipos são expandidos quando submergidos. Zooxantelas simbiotes parecem ser muito importantes na nutrição de *Z. sociatus*.

Apesar de sua grande importância ecológica, características da fauna e da ecologia de zoantídeos do Nordeste do Brasil, particularmente do Estado do Ceará é escassamente documentada. Por isso, estudos realizados sobre esses organismos são fundamentais, gerando subsídios para futuros projetos de monitoramento e gestão de ambientes marinhos locais.

Diante do exposto, o presente trabalho foi realizado com três espécies de zoantídeos: *Zoanthus sociatus*, *Palythoa caribaeorum* e *Protopalythoa variabilis* (Figuras 2 e 3) e abrange dois capítulos. O primeiro capítulo trata da distribuição espacial destas espécies em um ambiente de recifes de arenito na Praia de Paracuru-Ce, com o objetivo de se conhecer a susceptibilidade delas aos diferentes

fatores ambientais, bem como a relação entre sua distribuição e características ambientais, enquanto que o segundo capítulo abrange as interações competitivas entre os zoantídeos averiguando as estratégias competitivas de cada espécie para definição do grau de dominância entre elas além de suas relações com outros organismos.



Figura 02: Fotografia mostrando o aspecto geral das colônias de Zoantídeos em habitat natural (Praia de Paracuru – Ce), durante a maré baixa. A: *Palythoa caribaeorum*, B: *Protopalythoa variabilis* e C: *Zoanthus sociatus*.

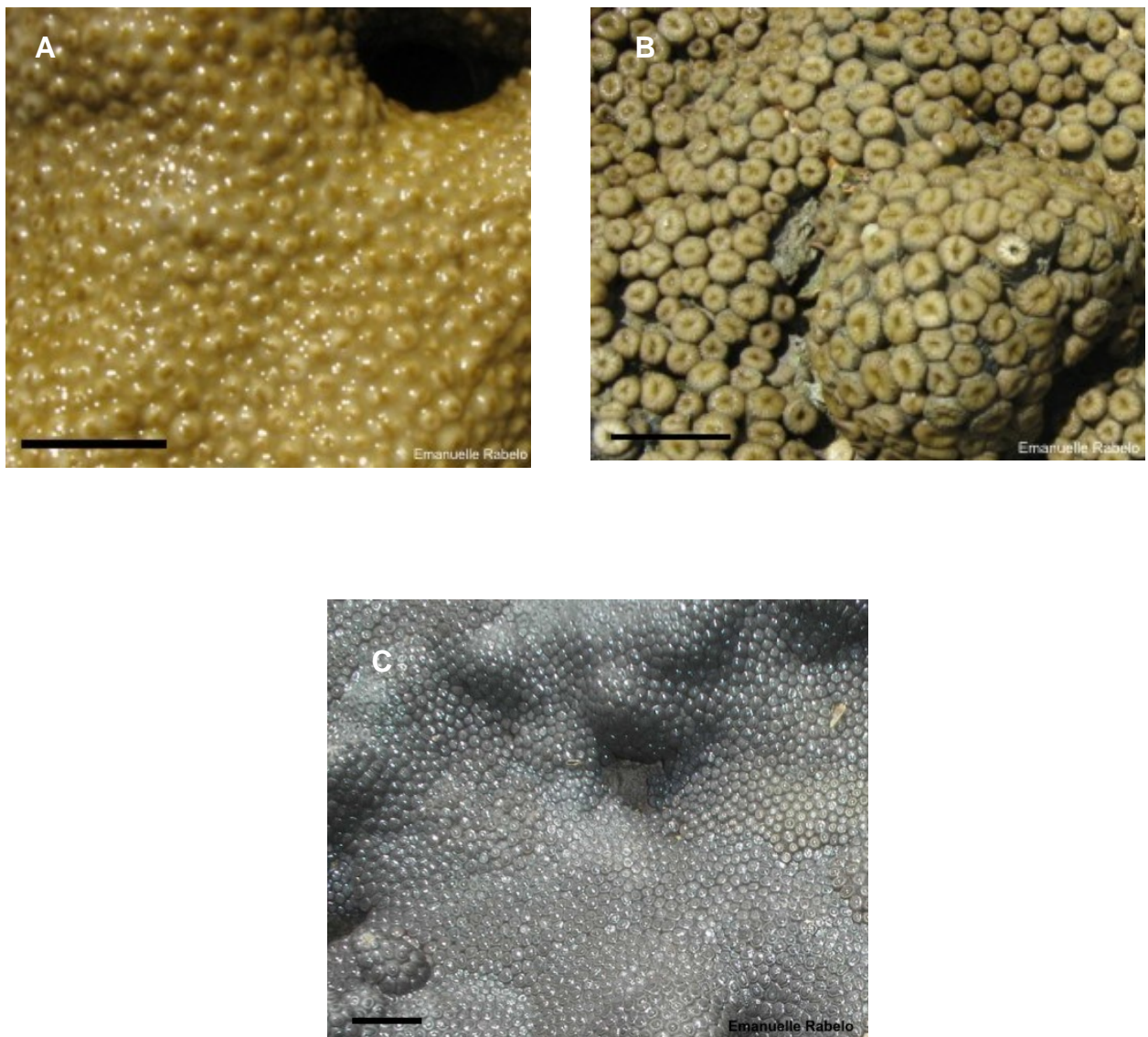


Figura 03: Fotografia mostrando o detalhe das colônias das três espécies de zoantídeos em habitat natural (Praia de Paracuru – Ce) durante a maré baixa. (A) *Palythoa caribaeorum*; (B): *Protopalythoa variabilis*; (C): *Zoanthus sociatus*. Escala: 2 cm.

**CAPÍTULO I - Distribuição Espacial de Zoantídeos (Cnidaria:Zoanthidae)
em um Ambiente de Recifes de Arenito no Nordeste do Brasil.**

Distribuição Espacial de Zoantídeos (Cnidaria:Zoanthidae) em um Ambiente de Recife de Arenito no Nordeste do Brasil.

Ambientes marinhos consolidados permitem uma grande diversidade de espécies bentônicas, cada uma distribuída de acordo com sua capacidade de adaptação a fatores ambientais adversos como salinidade elevada e dessecação. Este trabalho trata da distribuição espacial de três espécies de zoantídeos (*Palythoa caribaeorum*, *Protopalythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus*) ao longo de um ambiente formado por recifes de arenito no litoral do Estado do Ceará, Nordeste do Brasil. Os zoantídeos apresentaram uma nítida zonação horizontal ao longo dos recifes de arenito, com espécies menos tolerantes que outras às variações ambientais geradas pela subida e descida da maré. A distribuição das espécies de zoantídeos parece ser diretamente afetada pela dessecação, tipo de substrato e pela competição interespecífica. Há uma tendência para que essas espécies colonizem as regiões de mesolitoral médio e inferior, onde ocorre menor dessecação. *Z. sociatus* aparentemente apresenta maior resistência à dessecação, *P. caribaeorum* representa a espécie menos tolerante. A maior abundância e frequência foram verificadas para *P. variabilis* que ocorreu preferencialmente no mesolitoral médio colonizando áreas com grandes deposições de sedimento inconsolidado. A dessecação foi o fator limitante da distribuição espacial dessas espécies, entretanto, o tipo de substrato e a competição com macroalgas também se mostraram como fatores limitantes.

Palavras-chaves: Zoanthidea, zonação, adaptação, recife de arenito, costa do Ceará.

Spatial Distribution of Zoanths (Cnidaria: Zoanthidae) in one Arenitic Reef Environment From Northeast of Brazil.

Consolidated coastal environments support a great diversity of benthic species, each arrayed according to its fitness for adverse environmental factors like high salinity and desiccation. This paper deals with the spatial distribution of three species of zoanths (*Palythoa caribaeorum*, *Protopalythoa variabilis* and *Zoanthus sociatus*) along an environment consisting of beach rocks in one beach from Northeast of Brazil. Zoanths showed a nitid horizontal zonation along the beach rocks, with some species less tolerant than others to the enviromental variations due to the tidal highs and lows. The distribution of zoanthid species seems directly affected by desiccation, kind of substrato and interespecific competition. These species showed a tendency towards colonizing the middle tide zone and the low tide zone, where less desiccation occurs. *Z. sociatus* apparently shows higher resistance to desiccation, *P. caribaeorum* being the species less tolerant to desiccation. The highest abundance and frequency were shown by *P. variabilis*, which occurred on the whole middle tide zone, colonizing areas that showed high depositions of unconsolidated sediment. Desiccation was the limiting factor of distribution for these species; however, the kind of substrate and competition with macro algae were also a limiting factors.

Key words: Zoanthidea, zonation, adaptation, beach rocks, Northeast Brazilian coast.

1. INTRODUÇÃO

Durante os últimos anos, uma grande quantidade de pesquisas têm examinado os fatores ambientais que influenciam a composição e distribuição de comunidades bentônicas marinhas, principalmente aquelas formadas em ambientes consolidados, como costões rochosos e recifes de coral. Os ecólogos marinhos têm reconhecido a existência de uma zonation das espécies desde o começo do século XIX (Coutinho, 2002).

A faixa litorânea apresenta um dos mais difíceis habitats que os organismos podem encontrar, já que a maioria de seus habitantes enfrenta condições de ambiente terrestre e ambiente aquático duas vezes a cada 24 horas, constituindo uma verdadeira área de transição, onde os animais estão sujeitos a variações de temperatura, dessecação, hidrodinamismo além de competição e predação (Matthews-Cascon & Lotufo, 2006).

Em ambientes entremarés, quanto mais próximo ao supralitoral mais seca torna-se a zona. A dessecação, porém, não é um fator limitante para organismos da endofauna os quais estão protegidos pelo sedimento no qual vivem, já para os organismos da epifauna, a dessecação tem importante influência na composição e distribuição dos organismos (Soares-Gomes, *et al.*, 2002).

Assim como muitos ambientes intermareais, o ecossistema recifal pode ser idealizado como um ecossistema onde atuam vários componentes bióticos e abióticos, assim como a interação entre eles (Bradbury & Young, 1981; Sheppard, 1982; Chadwick, 1991; Morosko & Rocha, 1999). Da mesma forma, a estrutura da comunidade e a distribuição dos organismos em substratos rochosos dependem de fatores abióticos e das relações intra e interespecíficas que atuam como controladores do equilíbrio local (Menge, 1976; Vincent & Clarke, 1995; Tkachenko & Zhirmunsky, 2002).

O ambiente físico influencia na estrutura espacial e na composição de espécies de comunidades sésseis por formar certa combinação de fatores abióticos que condicionam o assentamento larval e promovem a sobrevivência dos organismos (Glynn, 1976; Tkachenko & Zhirmunsky, 2002).

Dentre os fatores físicos, a natureza do substrato é um recurso importante para animais sésseis e um dos maiores controladores de sua biogeografia, sendo o espaço disponível um fator limitante na distribuição e abundância das espécies

sésseis. Entretanto, fatores abióticos como variações na energia da onda, intensidade luminosa, salinidade e temperatura também influenciam nas escalas de distribuição na faixa entre marés (Dayton, 1971; Cox, 1986; Costa-Júnior, *et al.*, 2002).

Paralelamente, processos biológicos como competição, predação, bioturbação e mutualismo assumem uma influência crescente na comunidade. (Glynn, 1976). A predação e a competição por espaço são alguns dos principais fatores de controle da densidade e distribuição em substratos consolidados marinhos (Tanner, 1997; Purves, 2002).

A distribuição dos organismos nas zonas entre marés também é fortemente influenciada por perturbações antrópicas, que se constituem um dos fatores que impedem que uma ou poucas espécies dominem este espaço (Morosko & Rocha, 1999).

Devido à esses fatores, a sobrevivência de organismos em praias rochosas é determinada por estratégias adaptativas diversas.

Dentre as diversas adaptações que organismos de ambientes rochosos apresentam, destacam-se aquelas relacionadas ao estresse causado pela ação das ondas. Como consequência, a principal dificuldade que os organismos possuem, nesses ambientes, refere-se à fixação. Alguns organismos sésseis possuem estruturas de fixação permanentes ou temporárias. Os organismos vágeis, que não possuem nenhuma estrutura de fixação, apresentam adaptações morfológicas como, por exemplo, conchas mais achatadas nos pateliformes, ou pé mais largo e com grande força de adesão em alguns gastrópodes, além das estratégias de refúgio em fendas ou reentrâncias para se protegerem das ondas (Coutinho, 2002). A formação de colônias, onde os animais encontram-se agregados, também constitui uma estratégia de sobrevivência (Karlson, 1988a).

A zonação é uma das características marcantes de uma praia rochosa e cada espécie tem um limite de distribuição ao longo de um gradiente (Raffaelli & Hawkins, 1997). Muitos dos trabalhos recentes sobre as causas da zonação demonstram que espécies em diferentes níveis da faixa entremarés têm diferentes habilidades para sobreviver fora da água: espécies de supralitoral, próximas ao ambiente terrestre, têm morfologia, fisiologia e comportamento apropriados para permiti-los sobreviver por longos períodos sem serem submersos pela água do mar, enquanto espécies de zonas de infralitoral, permanentemente úmidas, são essencialmente marinhas e

podem enfrentar somente breves períodos de emersão. Assim há uma correlação entre o grau de tolerância a fatores físicos e a distribuição da maioria das espécies que vivem em regiões entremarés.

A zonação em costões rochosos, ambientes tipicamente verticais, é particularmente nítida e espacialmente condensada (Coutinho, 1995; Vincent & Clarke, 1995). Já em recifes de arenito, ambientes geralmente horizontais, a zonação não é tão evidente devido, principalmente, a intromissão de nível tidal gerada pela presença de poças de maré que criam microambientes distintos ao longo da faixa entremarés.

De qualquer maneira, em substratos duros, as diferentes faixas correspondentes à distribuição de cada espécie são facilmente observáveis logo à primeira vista. Nas praias arenosas, ao contrário, não há organismos visíveis na superfície. A quase totalidade da fauna encontra-se abrigada no interior do sedimento (Gianuca, 1987).

Diversos autores contribuíram com o conhecimento sobre algum aspecto da distribuição espacial de organismos marinhos, particularmente os cnidários, destacando-se: Goreau (1959), Mokievsky (1960), Pressick (1970), Kinzie (1973), Lang (1974), Glynn (1976), Sheppard (1980; 1982), Sebens (1982), Gili *et al.* (1989), Chadwick (1991), Steiner (1999), Tkachenko & Zhirmunsky (2002).

No Brasil, trabalhos envolvendo a zonação de organismos sésseis incluindo cnidários foram realizados em costões rochosos no litoral do Rio de Janeiro: Paula, (1987); Castro *et al.* (1995); Coutinho (1995); Aragão & Pitombo (1999); Oigman-Pszczol *et al.* (2004) e de São Paulo: Guerrazi (1987) e Magalhães (2000).

O conhecimento atual sobre a zonação e ecologia de organismos bentônicos, particularmente zoantídeos, está baseado em trabalhos realizados em costões rochosos que apresentam características ambientais diferentes daquelas dos recifes de arenito, além disso, muitos trabalhos relacionam-se a climas temperados havendo, portanto, uma carência de trabalhos sobre a zonação e ecologia desses organismos em recifes de arenito na região tropical. Assim, esse capítulo tem como objetivo o levantamento de dados acerca da distribuição espacial de zoantídeos em um ambiente de recife de arenito, relacionando os resultados a diferentes parâmetros ambientais.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo:

A região costeira cearense é composta por praias arenosas e rochosas, as últimas constituídas por imensos afloramentos rochosos que interrompem a faixa arenosa, ocorrendo predominantemente na região entre marés. Devido à sua localização geográfica, a costa cearense é caracterizada pela estabilidade ambiental, com temperatura e salinidade da água sem variações sazonais consideráveis (Matthews-Cascon & Lotufo, 2006).

A praia de Paracuru situa-se no litoral oeste do Estado do Ceará a 90 km da Capital Fortaleza (03°23'53,0"E, 39°00'38,8"W) (Figura 1.1), compreendendo uma faixa extensa de recifes de arenito com cerca de 3 km de extensão. Os recifes de arenito da região só são acessíveis durante a maré baixa. Existem bancos de areia interrompendo a continuidade dos recifes, onde se pode verificar a presença de muitas espécies de algas.

Segundo dados levantados pelo PROBIO - Projeto de Conservação e Utilização Sustentável da Diversidade Biológica Brasileira, a praia de Paracuru apresenta maior diversidade de espécies de invertebrados marinhos, comparada com outras praias da costa oeste do litoral cearense (Matthews-Cascon & Lotufo, 2006).

A área de estudo é caracterizada pela pouca ocupação urbana, sendo freqüentada, principalmente, por moradores locais. Os recifes de arenito do local servem como fonte de alimento e renda para pescadores através da coleta de peixes e de invertebrados como polvos, que ficam presos nas poças de maré durante a maré baixa. Além disso, a área apresenta vários currais de pesca construídos pelos pescadores para a captura de peixes comercialmente importantes. A região é pouco explorada pelo turismo, com escassos estabelecimentos à beira-mar.

O estudo foi feito na região de mesolitoral – região compreendida por substrato rochoso, que fica entre a faixa de areia e a zona de batimento das ondas. Essa faixa rochosa tem aproximadamente 100m de comprimento.

Para este estudo foram consideradas três subdivisões do mesolitoral, perpendiculares a linha de costa, levando-se em consideração o tempo de exposição do recife durante a maré baixa: uma zona chamada de Mesolitoral

Superior, na borda externa, compreendendo uma faixa de 20m de comprimento; uma zona intermediária, chamada Mesolitoral Médio, com 60 m de comprimento e uma zona chamada Mesolitoral Inferior, próxima ao infralitoral, com 20m de comprimento. Essa classificação arbitrária foi feita para facilitar as análises posteriores, pois os limites entre uma zona e outra não são nítidos.



Figura 1.1: Imagem de satélite da localização da costa do Ceará na região Nordeste do Brasil. O círculo amarelo representa o local de estudo (Praia de Paracuru). Fonte: Programa Google Earth v. 2007.

2.2 Coleta de dados:

As três espécies estudadas foram: *Palythoa caribaeorum*, (Duchassaing & Michelotti, 1860); *Protopalythoa variabilis* (Duerden, 1898); e *Zoanthus sociatus* Ellis, 1767. Essas espécies foram escolhidas para a realização do trabalho de campo por se tratarem de espécies bastante comuns na área estudada. Outro zoantídeo encontrado na área é *Isaurus tuberculatus*, porém, essa espécie apresenta baixa abundância comparada as outras espécies e por isso não foi empregada nesse estudo.

A coleta de dados foi realizada entre março e agosto de 2005 na faixa de mesolitoral durante as marés diurnas de sizígia. As marés variaram entre -0,1 e 0,2.

Foram realizados seis transectos perpendiculares à linha da praia em direção ao infralitoral. Realizou-se esse número de transectos por ser um número amostral satisfatório para caracterizar a área de formação do recife de arenito. Foram escolhidos sistematicamente na área da formação dos recifes três pontos com uma distância de aproximadamente 400m entre si. Os pontos foram escolhidos devido à proximidade à currais de pesca que facilitaram a localização de cada ponto. Em cada ponto foram realizados dois transectos com uma distância de cerca de 100m entre si (Figura 1.2). Cada transecto mediu cerca de 100m de comprimento. Os transectos foram realizados somente na área rochosa, caracterizada pela presença de poças de maré bastante conspícuas (Figura 1.3).

Para avaliar a distribuição espacial, usou-se como parâmetro a abundância relativa de cada uma das espécies de zoantídeos ao longo dos transectos através da porcentagem de cobertura das mesmas. A porcentagem de cobertura foi estimada através de quadrados de 50x50cm subdivididos em 100 quadrados menores de 5cm² analisados ininterruptamente ao longo dos transectos. Foram considerados os quadrados menores preenchidos com mais da metade da área preenchida com as espécies em estudo. Em cada quadrado foi observada a presença de cada uma das três espécies e computadas suas respectivas áreas de cobertura.

Foi feita uma comparação entre a abundância relativa das três espécies em todos os transectos a fim de se determinar a espécie mais abundante na área de estudo. Além disso, foi também determinada a frequência com que cada espécie de zoantídeo aparece ao longo dos transectos.

Foram analisados os seguintes parâmetros para explicar a distribuição dos zoantídeos: exposição à dessecação, tipo de substrato, variação de temperatura e salinidade além da presença de competidores ao longo dos transectos.

Para tal, foram analisados fatores bióticos e abióticos do local. Dentre os fatores bióticos, verificou-se a presença de organismos competidores como algas. Como fatores abióticos foram coletados dados sobre o tipo de substrato, temperatura e salinidade.



Figura 1.2: Imagem de satélite da área de coleta de dados na praia de Paracuru-Ce. Os recifes encontram-se submersos devido à maré alta. Os círculos amarelos representam os pontos de cada transecto. Fonte: Programa Google Earth v. 2007.



Figura 1.3 Fotografia do local de estudo evidenciando os afloramentos rochosos que formam o recife de arenito da praia de Paracuru-Ce. As setas amarelas mostram as poças de maré que se formam durante a maré baixa.

A exposição à dessecação foi analisada em relação à localização de cada espécie de zoantídeo no mesolitoral, levando-se em consideração que, quanto mais próxima do mesolitoral superior, maior a exposição à dessecação. A exposição à dessecação foi analisada também em relação ao perfil topográfico de cada transecto, ou seja o nível de irregularidade do substrato de cada ponto amostrado. Assim, foram realizados os perfis horizontais de cada transecto a fim de se observar diferenças em relação à inclinação de cada ponto. Para tal usou-se a metodologia de Emery (1961) e Muehe (2002) (Figura 1.4). Os perfis foram realizados somente na faixa rochosa. Os dados acerca do relevo foram coletados desde o início do aparecimento das rochas até onde a faixa rochosa termina, ou seja, no final do mesolitoral inferior.

O tipo de substrato foi analisado em cada quadrado juntamente com a porcentagem de cobertura das espécies de zoantídeos, sendo considerados dois tipos: Substrato consolidado (rocha), substrato inconsolidado (areia). O substrato areia foi caracterizado por depósitos de sedimento inconsolidados entre os afloramentos rochosos. Algumas áreas do recife apresentavam bancs de areia onde não havia substrato rochoso, já em outras áreas, a rocha era coberta por uma camada de cerca de 10cm de areia. O substrato rochoso constituiu de rocha de superfície irregular com muitas fendas e reentrâncias, algumas vezes cobertas por algas filamentosas e abrigadas por organismos perfuradores e crustáceos. Para a análise da abundância de cada espécie de zoantídeo nos diferentes tipos de substrato, foram excluídos os quadrados com interações entre as espécies estudadas bem como onde havia interação com macroalgas, uma vez que esses fatores poderiam influenciar nos resultados da porcentagem de cobertura de cada zoantídeo em relação ao substrato analisado. Assim, foram considerados somente os quadrados onde não havia contato entre as espécies.

Em uma investigação adicional, verificou-se a frequência de cada espécie de zoantídeo em relação ao substrato rochoso e arenoso. Além disso, foi calculada a frequência dos zoantídeos no substrato rochoso, arenoso e substrato com predominância de macroalgas. Nas análises de frequência, também foram excluídos os quadrados com interações entre os zoantídeos, porém considerados aqueles onde havia macroalgas.

Parâmetros como temperatura e salinidade foram computados a cada 20 metros ao longo dos transectos. A temperatura e a salinidade foram medidas na

água retida nas fendas das rochas e em pequenas poças ao longo dos transectos. Para mensurar a temperatura e salinidade usou-se termômetro de mercúrio e refratômetro, respectivamente.



Figura 1.4: Metodologia usada para medir o perfil horizontal de cada transecto na Praia de Paracuru-Ce. Segundo Emery (1961) e Muehe (2002). À direita, o aparelho usado para verificação da heterogeneidade do relevo de cada transecto.

2.3 Análise dos Dados

Para a análise da distribuição espacial foram construídos gráficos assimétricos usando o programa Excel v. 2006. A abundância relativa foi plotada em relação a sua posição no transecto. Os gráficos assimétricos foram construídos com a média geral da abundância nos transectos. A análise da abundância relativa dos zoantídeos em relação ao substrato foi realizada através programa GraphPad *Instat* 3.01 e os gráficos construídos no programa Excel v. 2006. Devido à grande heterogeneidade das amostras (causada pela diferença nas abundâncias dos zoantídeos em diferentes áreas do mesolitoral), a abundância dos zoantídeos em relação aos tipos de substrato foi descrita através dos parâmetros estatísticos: média aritmética e erro padrão.

A análise da freqüência total dos zoantídeos e sua freqüência nos diferentes tipos de substrato foram realizadas para as três espécies considerando sua ocorrência nos quadrados amostrados.

Para verificação da influência dos fatores abióticos (temperatura e salinidade) nos zoantídeos foi realizado a análise de correlação de Pearson. A significância do coeficiente de correlação foi analisada.

3. RESULTADOS

Os resultados revelaram uma distribuição evidente dos zoantídeos com relação à sua área de abrangência, com as espécies ocorrendo preferencialmente nas zonas de mesolitoral médio e inferior, entretanto, cada uma das três espécies distribuiu-se de forma distinta ao longo dessas regiões.

Palythoa caribaeorum teve sua maior abundância no mesolitoral inferior (Figuras 1.5 e 1.6), com 1,5 % de cobertura e (Figura 1.7). Nessa área *P. caribaeorum* forma densas colônias de cobertura contínua sobre o substrato. A espécie foi bastante abundante em áreas protegidas e sombreadas, como nas paredes laterais de rochas, onde compete com outros organismos, principalmente a alga verde *Caulerpa racemosa*. *P. caribaeorum* foi a espécie de menor abundância em todos os transectos com 0,54 % de cobertura (Figura 1.7).

Protopalythoa variabilis tem ampla distribuição no mesolitoral, sendo mais abundante no mesolitoral médio com 16,6% de cobertura (Figuras 1.5 e 1.6). *P. variabilis* foi a única espécie encontrada colonizando substratos com grande depósito de sedimentos inconsolidados, tendo a capacidade de formar grandes agregados nos bancos de areia. *P. variabilis* foi a espécie mais abundante na párea de estudo com 5,3% de cobertura (Figura 1.7)

Zoanthus sociatus colonizou principalmente as regiões de mesolitoral superior e inferior onde foram encontradas as maiores abundâncias da espécie (Figuras 1.5 e 1.6) , com 1,5% e 5,76% de cobertura, respectivamente (Figura 1.7).

No mesolitoral inferior, *Z. sociatus* colonizou ambientes característicos de mesolitoral superior devido à intromissão de nível tidal ocorrente nessa área. No mesolitoral inferior, a espécie ocorreu em rochas elevadas expostas onde não há a ocorrência de outros animais.

As três espécies ocorreram juntas no limite entre o mesolitoral médio e inferior, onde se observou uma intensa competição por espaço.

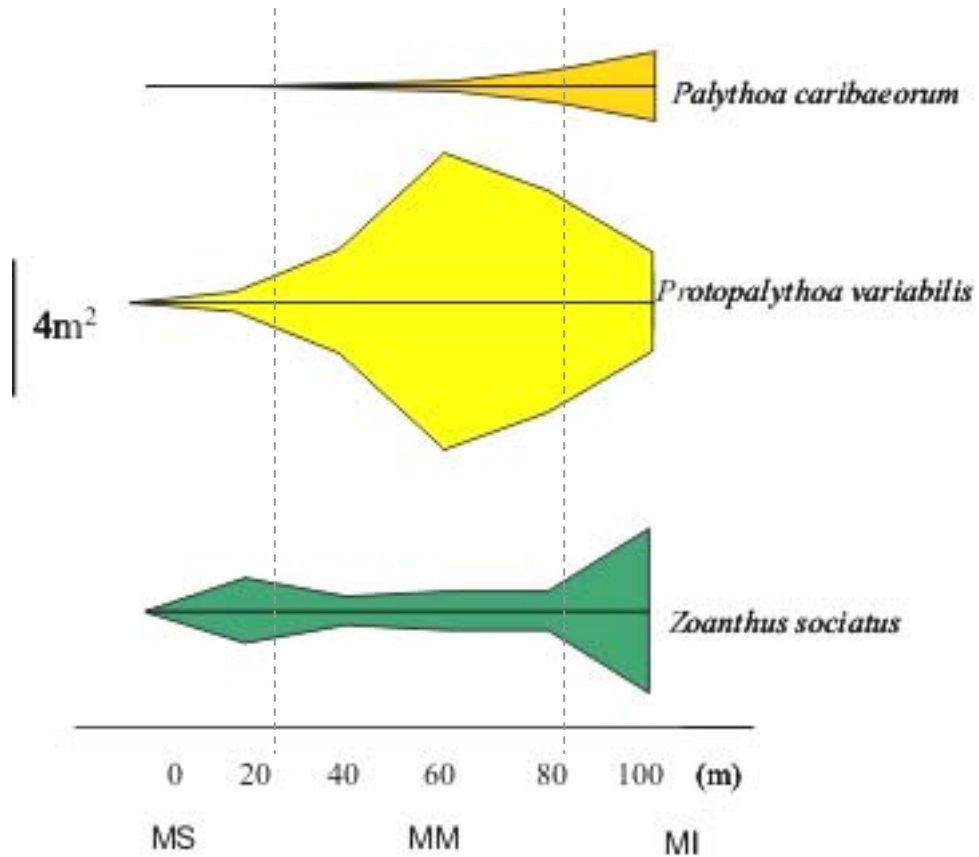


Figura 1.5: Representação esquemática da distribuição das três espécies de zoantídeos ao longo do mesolitoral da Praia de Paracuru-Ce. MS: Mesolitoral superior; MM: Mesolitoral Médio; MI: Mesolitoral Inferior.

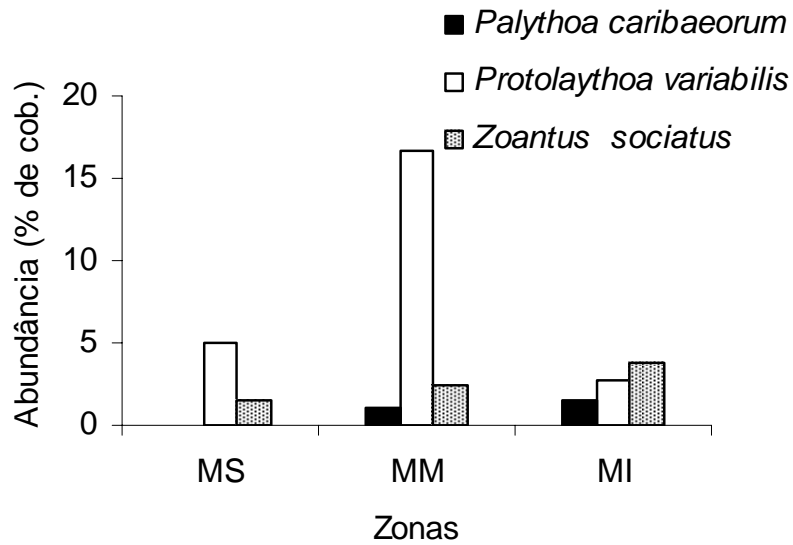


Figura 1.6: Abundância relativa das três espécies de zoantídeos nas zonas de mesolitoral: MS: Mesolitoral Superior; MM: mesolitoral Médio; MI: Mesolitoral Inferior.

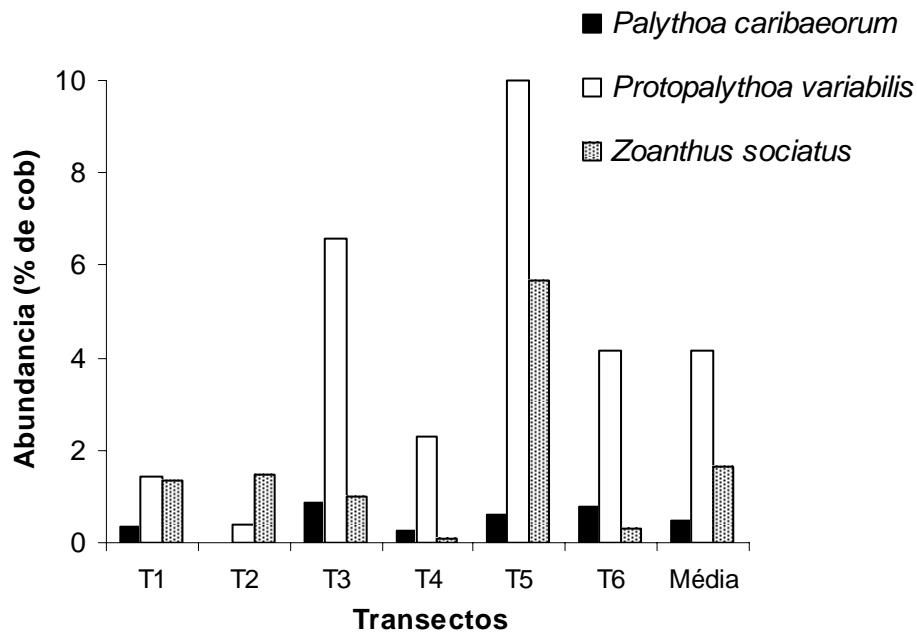


Figura 1.7: Abundância relativa (em porcentagem de cobertura) das espécies *Palythoa caribaeorum*, *Protopalythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus* em cada transecto nos recifes de arenito da Praia de Paracuru-Ce.

Em relação à frequência de ocorrência na área, *P. variabilis* foi a espécie de zoantídeo mais freqüente em todos os transectos e *P. caribaeorum* a menos freqüente, coincidindo com os dados de abundância (Figura 1.8).

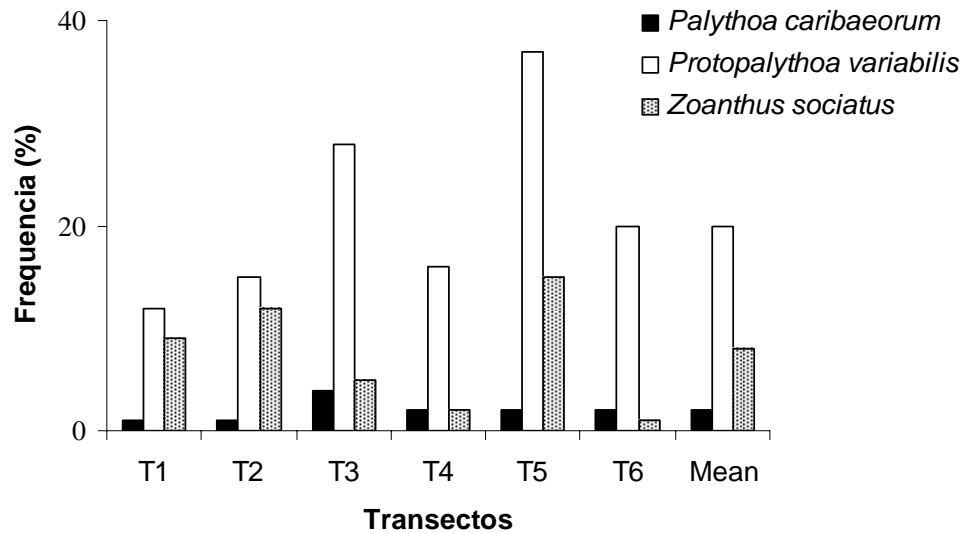


Figura 1.8: Frequência das espécies *Palythoa caribaeorum*, *Protopalythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus* em cada transecto nos recifes de arenito da Praia de Paracuru-Ce.

3.1 Fatores Abióticos

3.1.1 Relevo x Exposição à Dessecação

O perfil topográfico, o qual reflete a irregularidade do substrato é um fator determinante do grau de exposição à dessecação das espécies de zoantídeos. A figura 1.9 revela que a área de estudo é composta por intromissões de nível tidal no mesolitoral inferior. A variação no perfil de cada transecto pode explicar a diferença na abundância e na frequência de cada espécie de zoantídeo. Os transectos 1 e 2, que apresentam as menores abundâncias das três espécies, têm relevo mais regular. Já os transectos 3, 4, 5 e 6, transectos com maior abundância e frequências de zoantídeos, apresentam relevo irregular o que, provavelmente, cria mais microhabitats disponíveis para a colonização por zoantídeos do que um relevo de superfície regular.

O relevo também é importante na distribuição dos zoantídeos. Rochas elevadas e expostas formando um ambiente exposto à dessecação, favorecem a colonização por *Zoanthus sociatus*. Já rochas mais baixas e protegidas favorecem *Palythoa caribaeorum* e *Protopalythoa variabilis*, espécies menos resistentes. O relevo mais irregular, como nos transectos 3, 4, 5 e 6 favorece a colonização por *P. variabilis* pode utilizar áreas irregulares com depósitos de sedimento, onde há ausência de zoantídeos competidores.

Assim, os dados dos perfis revelam que a topografia do transecto influencia na abundância, frequência e distribuição dos zoantídeos na área estudada.

Palythoa caribaeorum ocorreu em áreas com baixo grau de dessecação, formando densas colônias que permanecem pouco tempo emersas. Essa espécie aparentemente apresentou baixa resistência à dessecação, devido a sua ausência do mesolitoral superior e médio.

Protopalythoa variabilis ocorreu em áreas expostas à dessecação, no mesolitoral médio, formando colônias densas expostas à radiação solar e com poucas poças de maré. Essa espécie ocorreu também em áreas com baixo grau de dessecação, no mesolitoral inferior, embora sua maior densidade tenha sido encontrada no mesolitoral médio.

Zoanthus sociatus ocorreu nas áreas com maior grau de dessecação e exposição ao sol, no mesolitoral superior e inferior, onde a radiação solar é intensa e onde há escassez de água por mais tempo durante a maré baixa. Essa característica atípica no mesolitoral inferior é devido à presença de intromissão de nível tidal nessa região, onde há rochas elevadas e expostas. No mesolitoral superior, *Z. sociatus* ocorre em colônias pequenas e esparsas, enquanto que no mesolitoral inferior, onde há rochas elevadas e expostas, as colônias são densas, formando uma grande cobertura. No mesolitoral inferior, *Z. sociatus* parece ser favorecido pela ausência de competidores, uma vez que é uma das poucas espécies encontradas colonizando esse ambiente.

Perfis Topográficos

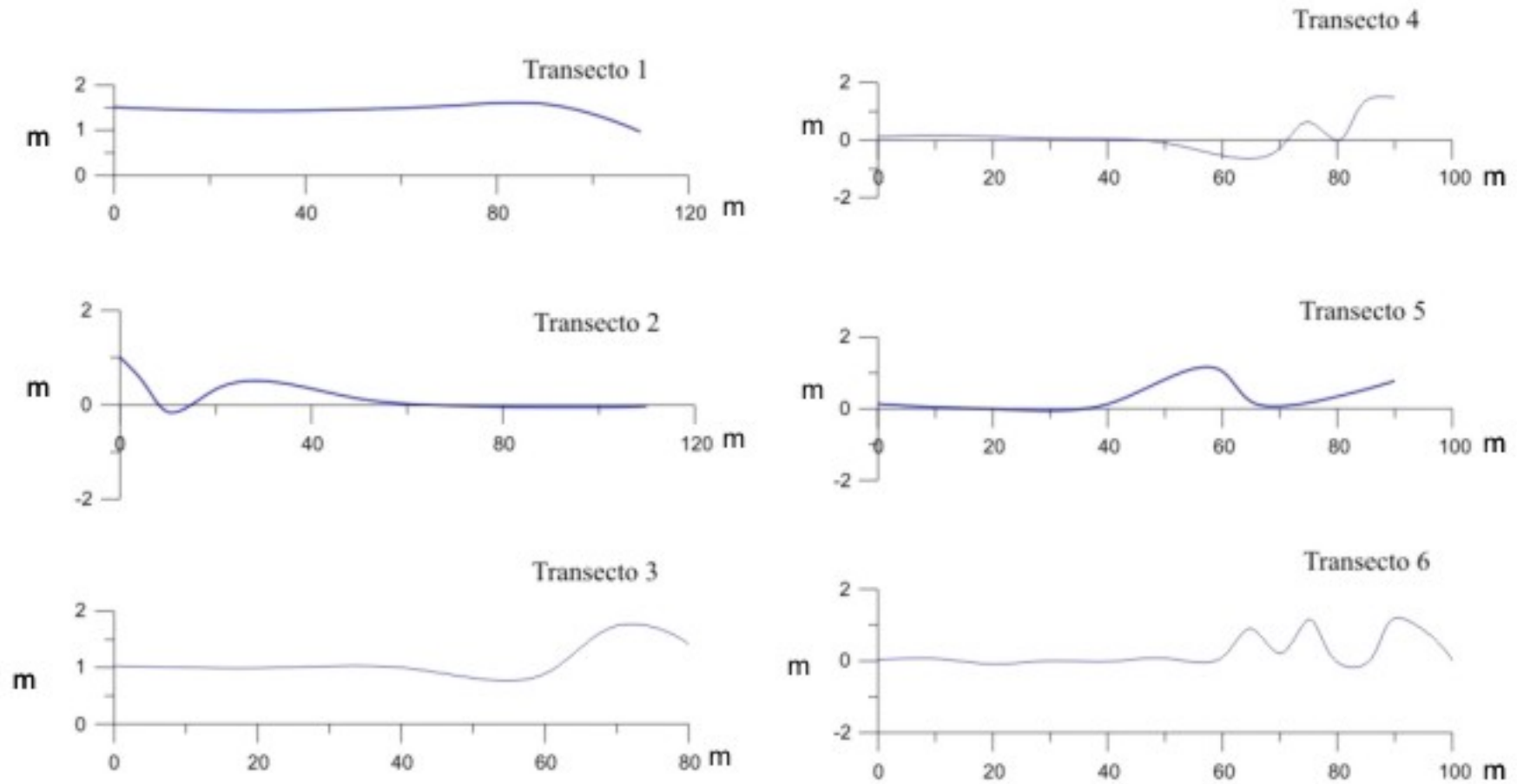


Figura 1.9: Perfis horizontais de cada transecto na Praia de Paracuru-Ce. A ordenada indica a altura em relação ao nível do mar e a abscissa refere-se a distância desde o começo da área rochosa até o final do mesolitoral inferior, onde a faixa rochosa termina

3.1.2 Tipo de Substrato

O dois tipos de substrato (rocha e areia) apareceram nas três zonas do mesolitoral, embora haja a predominância de bancos arenosos no mesolitoral médio. Assim, cada tipo de substrato disponível para a colonização na área de estudo estava presente em todo o mesolitoral.

P. caribaeorum apresentou maior abundância no substrato rochoso não sendo encontrado em substrato arenoso (Figura 1.10). *P. variabilis* apresentou maior abundância no substrato rochoso embora tenha também colonizado substrato arenoso (Figura 1.11). Já *Z. sociatus* apresentou uma abundância considerável somente no substrato rochoso em comparação ao arenoso (Figura 1.12).

De maneira geral, o substrato rochoso foi o mais bem representado, com todas as espécies ocorrendo. A presença significativa em substrato inconsolidado foi verificada somente para *P. variabilis*.

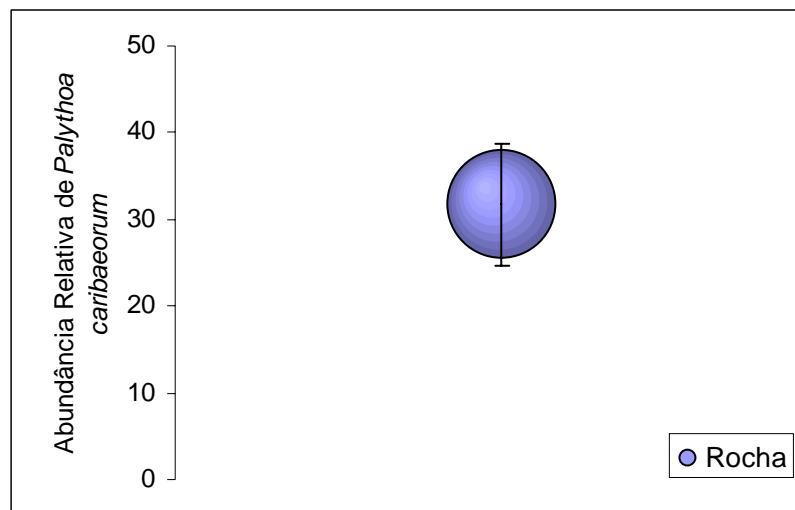


Figura 1.10: Abundância relativa (em % de cobertura) de *Palythoa caribaeorum* nos substratos rochoso da Praia de Paracuru-Ce. Essa espécie não foi encontrada colonizando substrato arenoso. A barra de erros representa o erro padrão.

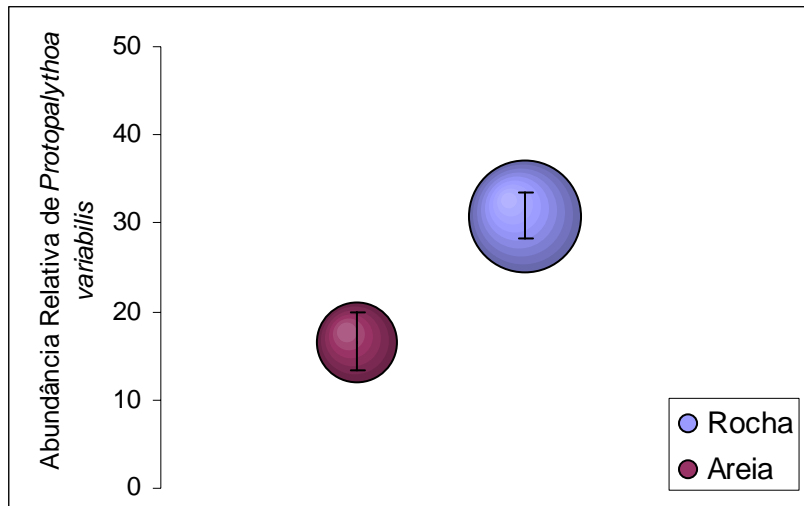


Figura 1.11: Abundância relativa (em % de cobertura) de *Protopalythoa variabilis* no substratos rochoso e arenoso da Praia de Paracuru-Ce. A barra de erros representa o erro padrão.

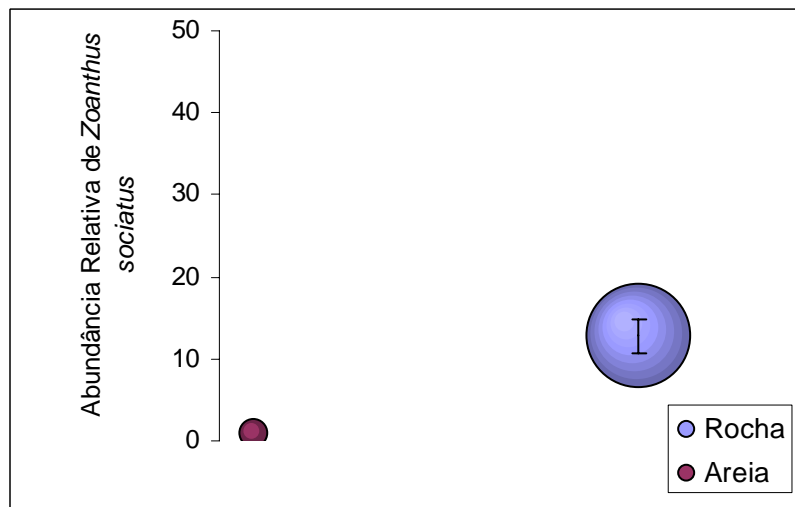


Figura 1.12: Abundância relativa (em % de cobertura) de *Zoanthus sociatus* nos substratos rochoso e arenoso da Praia de Paracuru-Ce. A barra de erros representa o erro padrão.

A freqüência dos zoantídeos nos dois tipos de substrato coincide com a abundância. *P. caribaeorum* teve 100% de freqüência no substrato consolidado. *P. variabilis* e *Z. sociatus* tiveram 79% e 98% de ocorrência no substrato rochoso,

respectivamente (Figura 1.13A e B). Com relação ao substrato inconsolidado, somente *P. variabilis* teve freqüência considerável.

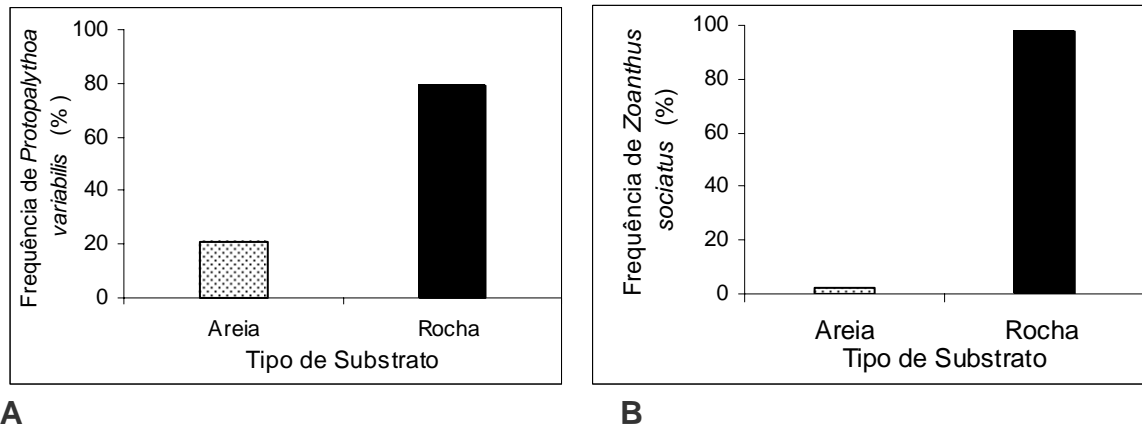
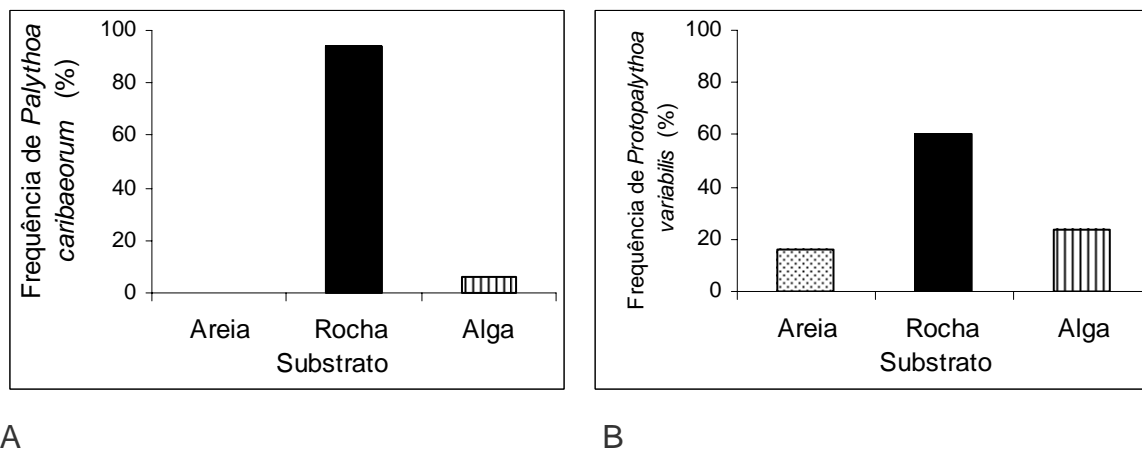


Figura 1.13: A: Freqüência de *Protopalychtha variabilis* (A) e *Zoanthus sociatus* (B) nos substratos rochoso e arenoso na Praia de Paracuru-Ce.

Levando-se em consideração a presença de macroalgas, a freqüência de zoantídeos colonizando substrato com predominância de macroalgas foi também analisada. Assim levou-se em consideração três tipos de ambientes: substrato rochoso (Rocha), arenoso (Areia) e substrato com predominância de macroalgas (Algas).

As três espécies foram encontradas colonizando substrato com predominância de algas, o que demonstra a competição entre esses organismos. *P. variabilis* foi a espécie de maior freqüência colonizando substratos com grande predominância de macroalgas (Figura 1.14B), enquanto que *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* tiveram menor freqüência nesse substrato (Figura 1.14 A e C). De qualquer modo o substrato rochoso foi o de maior freqüência (Figura 1.15).



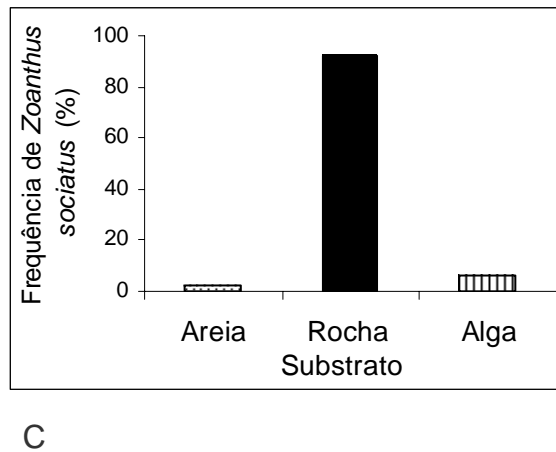


Figura 1.14: Frequências de *Palythoa caribaeorum* (A); *Protopalythoa variabilis* (B) e *Zoanthus sociatus* (C) nos substratos rochoso, arenoso e com predominância de macroalgas na Praia de Paracuru-Ce.

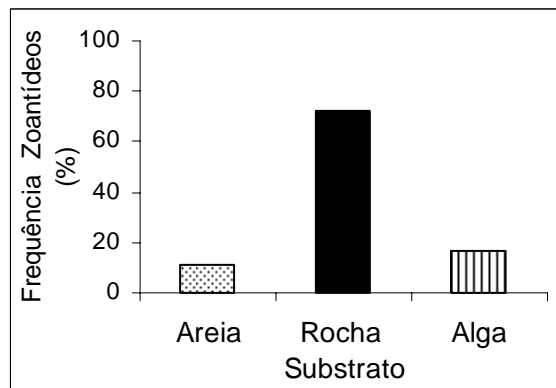


Figura 1.15: Frequência total dos zoantídeos nos substratos rochoso, arenoso e com predominância de macroalgas na Praia de Paracuru-Ce.

3.1.3 Temperatura e Salinidade

A temperatura e a salinidade médias permaneceram pouco variáveis ao longo de todos os transectos (Figura 1.16) sendo que essa variação foi estatisticamente insignificante ($P > 0,05$) em relação à abundância das espécies (Tabela 1.1).

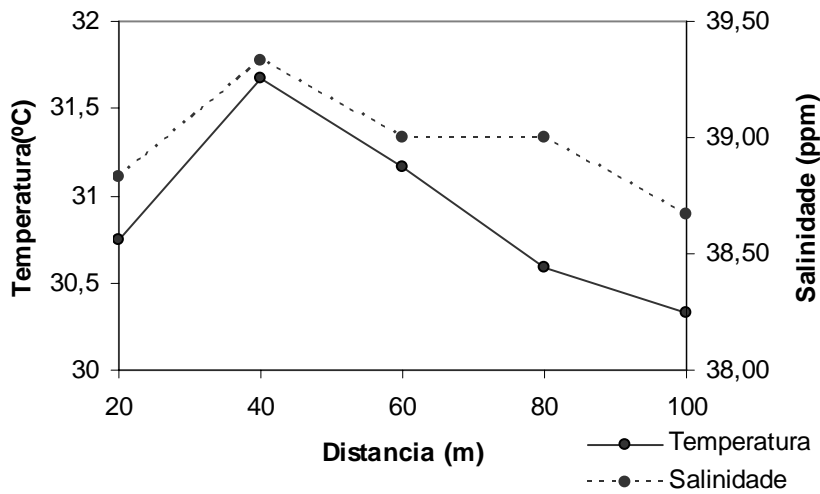


Figura 1.16: Temperatura e salinidade médias ao longo dos transectos da faixa entremarés da Praia de Paracuru - Ce. 0-20m: Mesolitoral Superior; 0-80m: Mesolitoral Médio; 80-100m: Mesolitoral Inferior.

Tabela 1.1: Matriz de correlação das espécies estudadas em relação aos fatores temperatura e salinidade. * $P > 0,05$ (Não significativa)

	<i>P. caribaeorum</i>	<i>Z. Sociatus</i>	<i>P. variabilis</i>
Temperatura	-0,74 *	-0,74*	0,05*
Salinidade	-0,55*	-0,79*	0,00*

3.2 Fatores Bióticos

O fator biótico analisado que parece ter atuado na distribuição dos zoantídeos no local estudado foi a competição interespecífica. Com relação à competição com outros organismos, os principais competidores por espaço com zoantídeos foram algas pardas e verdes, embora tenha sido observada também a presença de algas vermelhas.

As macroalgas ocorreram em todo o mesolitoral, embora sua maior abundância seja no mesolitoral médio, onde também há a maior abundância de *Protopalythoa variabilis*. As três espécies foram encontradas colonizando substrato

com predominância de algas, e, provavelmente competindo entre si. *P. variabilis* foi a espécie de maior abundância colonizando substratos com grande predominância de macroalgas, enquanto que *Palythoa caribaeorum* e *Zoanthus sociatus* tiveram menor abundância em ambientes colonizados por algas.

Embora a predação também possa ter influenciado na distribuição dos zoantídeos, dados a respeito dessa interação não foram levantados.

3.3 Definição de Zonas de Distribuição dos Zoantídeos

De acordo com os resultados obtidos e de verificações no campo, distinguiu-se quatro zonas principais para a praia de Paracuru, levando-se em consideração a distribuição de zoantídeos e o grau de dominância entre as espécies. A figura 1.17 representa um esquema de zonação para os zoantídeos e a delimitação das quatro zonas propostas:

Zona de *Zoanthus* Superior: dominada por *Zoanthus sociatus* no mesolitoral superior; uma zona intermediária ou **Zona de *Protopalythoa*** dominada por *Protopalythoa variabilis*, onde predomina o sedimento não consolidado e grande densidade de algas; uma **Zona de Interação** onde as três espécies ocorrem competindo por espaço com predominância de *Palythoa caribaeorum* e, por último, uma segunda zona de *Zoanthus*, a **Zona de *Zoanthus* Inferior** no mesolitoral inferior, caracterizada por um ambiente muito exposto à dessecação devido à intromissão de nível gerado pela presença de rochas elevadas.

Os perfis horizontais revelam a presença de pequenas variações topográficas ao longo dos transectos, exceto no mesolitoral inferior (aqui definida como Zona de *Zoanthus* inferior), demonstrando a intromissão de nível tidal que ocorre nessa região, com exceção dos transectos 1 e 2 (Figura 1.9).

A zona de *Zoanthus* superior é caracterizada por ocupação por cracas, ostras e algas. Há a presença de pequenos bancos de areia colonizados por algas. As colônias de *Z. sociatus* são pequenas e formam manchas no substrato rochoso (Figura 1.18).

A Zona de *Protopalythoa*, mais extensa, coincide com a zona onde há a predominância de bancos de areia e maior abundância de macroalgas. Considerando-se a presença de macroalgas, e de bancos de sedimento não consolidado, verifica-se que *Protopalythoa variabilis* consegue co-existir com

macroalgas e com os pólipos parcialmente enterrados. Essa região, como citado anteriormente, apresenta bancos de areia interrompendo a continuidade do recife, que parece restringir a presença das outras espécies de zoantídeos (Figura 1.19).

A Zona de interação apresenta as três espécies de zoantídeos onde há intensa competição por espaço. É uma zona caracterizada pelo pouco tempo de exposição, uma vez que permanece pouco tempo exposta durante a maré baixa. Nossa zona *P. caribaeorum* é a espécie de zoantídeo mais abundante (Figura 1.20).

A zona de *Zoanthus* inferior é uma área de intensa exposição à dessecação. Somente *Z. sociatus* e algumas espécies de algas filamentosas colonizam esse ambiente. As colônias de *Z. sociatus* são grandes, formando imensos tapetes que recebem somente respingos de água oriundo do batimento das ondas durante a maré baixa (Figura 1.21)

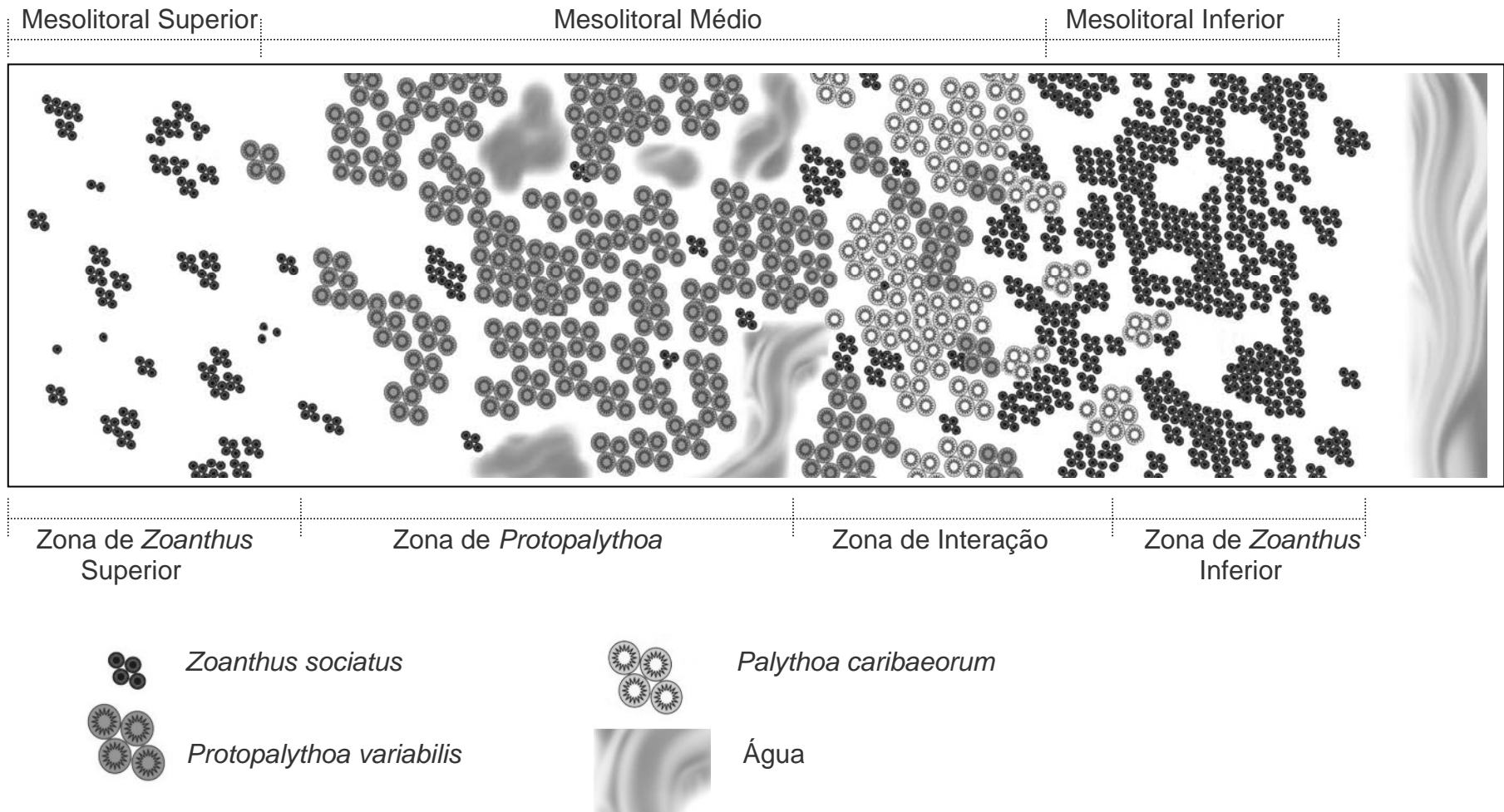


Figura 1.17: Desenho esquemático da zonação das três espécies de zoantídeos ao longo do mesolitoral com a delimitação das quatro zonas de distribuição.



Figura 1.18: Fotografia representando a Zona de *Zoanthus* Superior na praia de Paracuru - Ce.



Figura 1.19: Fotografia representando a Zona de *Protopalychoa* na praia de Paracuru - Ce.



Figura 1.20: Fotografia representando a Zona de Interação na praia de Paracuru - Ce.



Figura 1.21: Foto representando a Zona de *Zoanthus* Inferior na praia de Paracuru - Ce.

4. DISCUSSÃO

Muito do nosso conhecimento atual sobre a dinâmica de bentos e colonização de substratos consolidados pôde ser atribuído a extensos trabalhos conduzidos em ambientes rochosos entremarés (Karlson, 1983), porém, há uma insuficiência de trabalhos que reportam a zonação de cnidários bentônicos, principalmente para a região tropical.

De acordo com Dayton (1971) e Connell (1972), os limites de zonação devem-se basicamente a fatores físicos como dessecação, altas temperaturas e forte radiação solar. Por outro lado, os limites inferiores são fortemente influenciados por fatores como competição e predação.

Os resultados sugerem uma variedade de adaptações a estresses ambientais o que culminou com o sucesso evolutivo dos zoantídeos em substratos consolidados. As espécies tenderam a colonizar ambientes com maior estabilidade ambiental como o mesolitoral médio e inferior, onde aparentemente há menor estresse físico-químico.

A distribuição espacial das três espécies de zoantídeos na praia de Paracuru parece ser afetada diretamente pela dessecação e pela competição interespecífica onde a tolerância à dessecação difere marcadamente entre as três espécies. O tipo de substrato teve também um papel importante na distribuição desses organismos.

A abundância diferiu entre as espécies, sendo *Protopalythoa variabilis* a mais abundante e mais freqüente e *Palythoa caribaeorum* a menos abundante e menos freqüente. Essa diferença reflete na capacidade de colonização de substrato livre ou a capacidade de colonização em ambientes adversos à seus competidores. *P. variabilis* domina em substrato arenoso o qual parece restringir a presença de *P. caribaeorum* e *Zoanthus sociatus*. Além do tipo de substrato, a diferença na abundância entre as zonas também é função das condições ambientais locais. Na zona de *Zoanthus* superior as condições são mais adversas, com depósitos de sedimento inconsolidado, algas e alto nível de dessecação. Esses seriam fatores de exclusão de *P. caribaeorum* e *P. variabilis*. Já na zona de *Zoanthus* inferior, embora também sujeita a forte dessecação devido à intromissão de nível, não apresenta bancos de areia e algas, facilitando a colonização por zoantídeos adaptados àquela região. Entretanto, essa região restringe a presença de *P. caribaeorum* e *P. variabilis*, e favorece a colonização por *Z. sociatus*. A maior freqüência e abundância

de *P. variabilis* pode ser explicada pela sua capacidade exclusiva dentre os zoantídeos estudados de colonizar substratos inconsolidados. Essa adaptação faz com que a espécie possa colonizar mais substrato livre, onde outros zoantídeos não são capazes de viver.

A diferença na abundância entre os transectos pode ser devido a diferenças nas condições ambientais em cada ponto amostrado. O transecto 5 é caracterizado pela quase ausência de poças de maré e com muitos bancos de areia sem predominância de macroalgas, o que provavelmente facilita a colonização por *P. variabilis*, espécie mais abundante nesse transecto. As características dos demais transectos são similares no que se refere a quantidade de macroalgas e bancos de areia.

4.1 Fatores Abióticos

4.1.1 Relevo x Exposição à Dessecação

O relevo de cada transecto foi de grande importância na determinação da distribuição dos zoantídeos na praia de Paracuru. A presença de rochas elevadas, e conseqüentemente mais expostas, determina a presença de espécies adaptadas à essas condições, enquanto rochas mais baixas, emersas por maior período de tempo e protegidas, abrigam espécies menos resistentes à dessecação.

Segundo Herberts (1972), o grau de emersão é aparentemente o fator determinante da distribuição de zoantídeos entremarés. Assim, o tempo de exposição à dessecação apresenta-se como fator limitante da distribuição desses organismos.

O fator umidade é determinado pela extensão de maré ou mais exatamente pela interação da extensão da maré, condições de arrebentação e mudanças sazonais e esporádicas do nível do mar (Mokyevisky, 1960).

Na área estudada, não há variações sazonais consideráveis da extensão da maré, entretanto, durante as marés de sizígia, o recife permanece mais tempo emerso e sujeito à dessecação por um maior período de tempo comparado às marés de quadratura. Esse fator, poderia também ser responsável pela distribuição típica dos zoantídeos na área.

Devido a sua ocorrência restrita ao mesolitoral inferior, *Palythoa caribaeorum* oferece pouca adaptação a fatores adversos e, embora seja um forte competidor frente a outros invertebrados coloniais (Suchanek & Green, 1981), apresenta pouca resistência à dessecação e exposições ao sol por longos períodos de tempo (Larson & Larson, 1982). Bastidas & Bone (1996), verificaram que a maior abundância dessa espécie é na zona mais protegida do recife. Sebens (1982) verificou que essa espécie está apta a sobreviver somente durante poucas horas de exposição ao sol devido a sua incapacidade de reter água no celêntero.

Protopalythoa variabilis, ao contrário, apresenta, provavelmente, uma maior resistência à dessecação, fato esse comprovado pela sua ampla distribuição ao longo de todo mesolitoral, principalmente no mesolitoral médio. Sua capacidade de colonizar substratos com grande depósito de sedimento revela-se como uma adaptação às condições adversas. Segundo Raffaelli & Hawkins (1997), muitos dos trabalhos recentes sobre as causas da zonação demonstraram que as espécies têm diferentes habilidades para sobreviverem expostos durante a maré baixa, tais estratégias incluem especializações morfológicas, fisiológicas e comportamentais que permitem a sobrevivência por longos períodos sem serem submersos. Há uma carência de trabalhos reportando a ecologia de *P. variabilis*, entretanto, fica claro com os dados levantados nesse trabalho que a espécie tolera ambientes com elevada dessecação, além de ser capaz de sobreviver em locais com alto grau de sedimentação, onde geralmente permanece enterrado.

Os resultados sugerem que *Zoanthus sociatus* é a espécie mais resistente à dessecação, ocorrendo em regiões altamente expostas como o mesolitoral superior e em rochas elevadas e sujeitas a maior dessecação no mesolitoral inferior. Esse dado corrobora com os resultados de Sebens (1982), onde experimentos no Panamá mostraram que *Z. sociatus* parece ser a espécie mais tolerante, ocorrendo em regiões mais expostas do recife. Bastidas & Bone (1996) verificaram que *Z. sociatus* domina em termos de abundância em regiões da borda externa do recife, onde há maior estresse físico-químico. Larson & Larson (1982) viram que *Z. sociatus* tolera um alto grau de dessecação por contrair a coluna, fechar o disco oral e retraindo os tentáculos, além da produção de muco protetor.

Em um experimento para testar a tolerância de *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* à dessecação, Sebens (1982) submeteu essas duas espécies a exposição prolongada ao sol e percebeu que *P. caribaeorum* sobrevive menos tempo que *Z. sociatus*.

Transplantes feitos com essas espécies mostraram que elas não resistem fora de suas áreas originais, por exclusão por predadores, sedimentação ou intolerância à dessecação.

Karlson (1988b) verificou que *Z. sociatus* comumente apresenta grande distribuição vertical que pode representar um refúgio espacial de predadores. Esse autor comenta que *Z. sociatus* é mais resistente à dessecação que seu congênero *Zoanthus solanderi*.

Karlson (1983) mostrou que *Z. sociatus* é uma espécie que apresenta alta capacidade regenerativa em resposta a um distúrbio no substrato, revelando sua capacidade de sobrevivência a fatores adversos, no entanto, Bastidas & Bone (1996) verificaram que *Z. sociatus* é um fraco competidor, o que explicaria o fato da espécie ser encontrada em grandes colônias isoladas, promovidas pela ausência de competidores. Porém, outras espécies de cnidários também utilizam essa estratégia de refúgio. Porter (1974) verificou que o coral *Porites furcata* é tolerante a baixas salinidades e grande dessecação permitindo que essa espécie ocupe refúgios espaciais evitando interações competitivas. Segundo Connel (1972), a razão mais provável porque espécies de mesolitoral vivem em uma região fisiologicamente pouco satisfatória, onde o efeito da dessecação é grande, se deve ao fato de serem competitivamente inferiores às outras espécies que ocupam níveis mais baixos como o mesolitoral inferior, além da ação de predadores e competidores presentes nessas áreas.

4.1.2 Tipo de Substrato

Tem sido reportado que o tipo de substrato é um dos fatores responsáveis pela distribuição espacial de espécies de macrobentos em ambientes entremarés e estuarinos (Nanami *et al.*, 2005).

Gili *et al.* (1987,1989) comentaram que cnidários bentônicos não são restritos a um dado substrato ou habitat, pelo contrário, eles mostram uma extraordinária adaptabilidade a diferentes tipos de substratos e condições ambientais. Essa habilidade leva a uma grande diversidade morfológica e de ciclos de vida. Segundo esse autor, é para ser esperado, portanto, que a presença e a distribuição de cnidários bentônicos em uma dada área refletirão as condições físicas como

natureza do substrato, hidrodinamismo e iluminação, tão bem como condições sazonais e biológicas tais como competição intra e interespecífica.

Dentre as diversas adaptações que organismos de ambientes rochosos apresentam, destacam-se aquelas relacionadas ao estresse causado pela ação das ondas. Como consequência, a principal dificuldade que os organismos possuem, nesses ambientes, refere-se à fixação (Coutinho, 2002). Assim, a maior correlação entre as três espécies estudadas com o substrato rochoso revela a necessidade de fixação em um substrato consolidado como estratégia para se protegerem da ação das ondas. Menge (1976) discutiu que a ação das ondas é um dos fatores que influencia na estrutura da comunidade, atuando na colonização e distribuição de organismos sésseis. Assim, os organismos bentônicos sésseis, como os zoantídeos desenvolveram estratégias de fixação em substratos rochosos que os permitiram sobreviver à ação das ondas. Além disso, Carleton & Sammarco (1987), verificaram que há uma correlação positiva entre a irregularidade do substrato e a colonização de corais, principalmente com relação ao assentamento larval. Um substrato irregular, como recifes de arenito parecem ser, pois, ambientes ideais para o assentamento larval e colonização uma vez que as rochas apresentam-se irregulares e com muitas fendas.

Kinzie (1973), em um estudo sobre a zonação das gorgônias em um recife em Discovery Bay, Jamaica, indicaram que o fator que limita a distribuição das gorgônias é a disponibilidade de substrato adequado para a fixação. Outros fatores foram o movimento da água e a luz, esse último sendo importante para as zooxantelas simbióticas. Assim, um substrato adequado para fixação é um fator limitante importante para espécies de gorgônias onde a diversidade desses organismos depende da diversidade de substratos. O mesmo autor observou que a área coberta por areia é um fator limitante para as gorgônias sendo correlacionado com o decréscimo na sua densidade. Esse autor verificou que esse limite também é válido para zoantídeos como *Zoanthus sociatus*, que também teve decréscimo da densidade na área arenosa, provavelmente devido à incapacidade de fixação nesse substrato.

Depois de uma exaustiva revisão bibliográfica, verificou-se a ausência de trabalhos sobre características ecológicas e fisiológicas de *Protopalythoa variabilis*. Entretanto, supõe-se que sua capacidade exclusiva dentre os zoantídeos de colonizar bancos de areia deve-se a maior retenção de grãos de areia nos seus

tecidos, evitando maiores danos gerados por esse tipo de substrato. Outro dado curioso seria o fato de *P. variabilis* colonizar locais dominados por macroalgas e, sua maior frequência nessa área, comparado às outras duas espécies, poderá ser explicada por futuros estudos sobre sua relação com macroalgas. Provavelmente, essa espécie tem maior capacidade de coexistência com macroalgas comparado a *Z. sociatus* e *P. caribaeorum*.

De qualquer modo, a preferência por determinado substrato depende da estratégia adaptativa de cada espécie a fatores ambientais diversos. Por exemplo, Cooke (1976) mostrou que a alta produção assexuada de *Palythoa versithus* oferece algumas vantagens dentro de sua habilidade para colonizar os bancos de areia e manter altas populações nesse ambiente. *P. versithus* tem uma alta taxa de reprodução assexuada, que o permite se dispersar e colonizar novas áreas em volta das colônias na areia. Gili *et al.* (1987), em seu estudo sobre a relação entre o tipo de fundo e a cnidofauna, encontraram algumas espécies de zoantídeos como *Epizoanthus* colonizando fundos arenosos e de cascalho. Esse autor verificou que sua área de estudo é caracterizada pela estabilidade ambiental e pouca declividade, fato que confirma a preferência de cnidários bentônicos por superfícies horizontais onde os cnidários apresentam alto grau de especialização para determinados tipos de substrato.

Devido ao fato de somente *P. variabilis* colonizar áreas com substrato inconsolidado, impactos de origem antrópica como soterramento dos recifes de arenito da Praia de Paracuru, como ocorreu nos recifes de arenito da praia do Pecém-Ce para a construção de um terminal portuário, poderia ocasionar a extinção local de *Z. sociatus* e *P. caribaeorum* uma vez que, estas espécies, não têm capacidade de colonizar bancos de areia em um possível processo de sucessão secundária. Provavelmente, dentre os zoantídeos, somente *P. variabilis* teria a capacidade de colonizar esse novo ambiente.

Os recifes de arenito de Paracuru tendem a gerar um certo grau de heterogeneidade ambiental gerada pela presença de bancos de areia, algas e rochas com irregularidades, promovendo refúgios espaciais aumentando, conseqüentemente, a complexidade desse ambiente e sua diversidade.

4.1.3 Temperatura e Salinidade

A variação de salinidade e temperatura são os fatores físicos mais importantes que limitam a distribuição de animais e plantas de comunidades marinhas (Guerrazzi, 1987). Arai (1997) e Schmidt-Nielsen (2002) comentam que comumente os invertebrados mantêm uma condição de isomolaridade em relação ao meio, embora as espécies diferenciem no grau de tolerância a diferentes níveis de salinidade.

De acordo com os resultados de Guerrazi (1987), a riqueza de espécies aumenta em condições mais estáveis de salinidade. Segundo o mesmo autor, de forma análoga à dessecação, a qual determina os limites de distribuição dos organismos marinhos de acordo com um gradiente, a variação da salinidade é de extrema importância na definição da distribuição, onde a distribuição de organismos ao longo de um gradiente de salinidade, resulta de seus níveis de tolerância a fatores físicos e biológicos. Entretanto, na área estudada, a pouca variação desses parâmetros revela que a temperatura e a salinidade não influenciam na distribuição dos zoantídeos.

De qualquer modo, resultados de Cooke (1976) mostraram que variações na salinidade têm diferentes efeitos sobre as populações de *Zoanthus* e *Palythoa*. No local estudado por esse autor, as populações estão sujeitas às mesmas variações na temperatura da água, luz e disponibilidade de alimento. Segundo dados de Cooke (1976), a chuva teve influência nos níveis de salinidade. Durante o período das chuvas a salinidade superficial e intersticial em volta das colônias de *Palythoa* geralmente torna-se significativamente reduzida, algumas vezes causando mortalidade em massa em casos extremos de muitas chuvas além de impedir a produção normal das gônadas. Evidências sugerem que quando *Palythoa* é exposto a significativa redução de salinidade em chuvas de inverno, provavelmente tem gametogênese dificultada. *Zoanthus* é possivelmente menos afetado pelas chuvas de inverno apresentando maior resistência às baixas salinidades (Cooke, 1976).

Fenômenos climáticos consideráveis que poderiam influenciar nas características físico-químicas da área estudada são ausentes, devido a estabilidade climática da região como um todo. Entretanto, resultados de Soares & Souza (submetido), em um trabalho experimental com *Protopalythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus* coletados na praia de Paracuru verificaram modificações comportamentais

e fisiológicas nessas espécies frente a diferentes salinidades. Esses autores submetem esses zoantídeos à diferentes níveis de salinidade e observaram que com a variação de salinidade nos diferentes tratamentos *P. variabilis* fechou a cavidade pré-oral provavelmente para diminuir as trocas de água e sais com o meio adverso. Além disso, *P. variabilis* apresentou inchamento da coluna em salinidades mais baixas e murchamento em salinidades mais altas, revelando o estresse causado pela mudança de salinidade. A espécie *P. variabilis* apresenta comportamento osmorregulatório sendo um hiperregulador na faixa de salinidade de 0 a 20, e um hiporregulador na faixa de 30 a 50. Em *Z. sociatus* a variação da salinidade não influenciou na abertura da cavidade pré-oral, nem na entrada ou saída de água na coluna o que sugere que essa espécie se comporta como osmoconformador e, provavelmente mais resistente a variações elevadas de salinidade. Corroborando com os dados de Soares e Souza (dados não publicados), Muthiga & Szmant (1987) comentam que os zoantídeos podem fechar a cavidade pré-oral para reduzir o estresse osmótico. Miner (1950) e Kaplan (1988) comentam que as estratégias osmoconformadoras e osmorreguladoras são comuns nos zoantídeos embora Muthiga & Szmant (1987) e Arai (1997) comentem que mecanismos osmorregulatórios são pouco conhecidos em corais havendo pouco conhecimento sobre os limites de sobrevivência em estágios da história de vida dos cnidários (Arai, 1997).

Dados de Soares & Souza (submetido) revelam que provavelmente *Z. sociatus* é mais resistente a salinidades elevadas o que confirma os dados levantados aqui de que essa espécie é a mais resistente a fatores ambientais adversos, como no mesolitoral superior e inferior.

Com relação à temperatura, resultados de Hissa *et al.* (2007) em um trabalho experimental onde *P. caribaeorum*, *Z. sociatus* e *Siderastrea stellata* foram submetidas a altas temperaturas sugerem que *Z. sociatus* é a espécie mais resistente à altas temperaturas, permanecendo vivo por mais tempo a altas temperaturas comparado às outras duas espécies. Os resultados de Hissa *et al.* (2007), mostraram que o coral *Siderastrea stellata* e *P. caribaeorum* são menos resistentes.

4.2 Fatores Bióticos

Como discutido no capítulo dois em mais detalhes, a competição interespecífica é um fator importante na estrutura da comunidade de zoantídeos interferindo na sua abundância e distribuição ao longo do mesolitoral.

A distribuição dos zoantídeos ao longo do mesolitoral parece ser influenciada pela presença de macroalgas. As macroalgas ocorrem em todo o mesolitoral, embora sua maior abundância seja no mesolitoral médio, onde também há a maior abundância de *Protopalythoa variabilis* e depósitos de sedimento inconsolidado.

A maior densidade de macroalgas no mesolitoral médio, poderia ser um fator de exclusão de *Palythoa caribaeorum* e *Zoanthus sociatus*, uma vez que somente *P. variabilis* consegue coexistir em maior abundância com as algas. Entretanto a ausência de *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* em bancos de macroalgas em várias regiões do mesolitoral superior e inferior também reflete na capacidade de exclusão das macroalgas sobre essas espécies. A ausência de macroalgas em áreas do mesolitoral inferior (onde há intromissão de nível tidal dando a essa área características de mesolitoral superior), provavelmente favorece a colonização de *Z. sociatus*. Segundo Glynn (1976), processos competitivos limitam algumas espécies por exclusão ou as confinam em refúgios espaciais onde a competição é reduzida. De fato, na praia de Paracuru, *Z. sociatus* e *P. caribaeorum* aparecem em grandes colônias em locais com ausência de macroalgas.

O suprimento de nutrientes favorece o crescimento de macroalgas (Jompa & McCook, 2003), sendo assim, futuros impactos antrópicos como escoamento de efluentes domésticos e industriais na região estudada causaria um aumento do crescimento de algas o que levaria a uma diminuição da abundância de zoantídeos. Porém, para avaliar os efeitos dos impactos humanos é primeiro necessário conhecer os processos naturais.

A competição entre as três espécies de zoantídeos também é um fator determinante na distribuição desses organismos na região estudada. Como será discutido no capítulo dois, *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* são competidores mais fortes tendendo a excluir *P. variabilis* de algumas áreas do recife. *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* crescem por entre os espaços dos pólipos de *P. variabilis* matando a colônia, enquanto que nenhum mecanismo agressivo foi verificado entre *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* quando em contato, o que sugere que a exclusão

competitiva atua na área, tendendo a concentrar as colônias de *P. variabilis* no mesolitoral médio, onde há baixa abundância de *P. caribaeorum* e *Z. sociatus*. Ou seja, colônias de *P. variabilis* são favorecidas em locais onde há ausência ou baixa abundância de *P. caribaeorum* e *Z. sociatus*, enquanto que *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* co-existem sem qualquer mecanismo agressivo entre si.

Espécies dominantes podem excluir as subordinadas, dominando certas áreas. Estudos sobre essa hierarquia competitiva podem elucidar a razão pela qual as espécies de zoantídeos dominam em determinadas áreas (ver capítulo 02). De qualquer forma mecanismos de exclusão competitiva provavelmente atuam na área.

Segundo Cornell & Karlson (2000), a competição por espaço é um dos responsáveis pela distribuição espacial de muitos organismos. As interações interespecíficas são um dos fatores que podem afetar as taxas de adição e remoção de espécies Bastidas & Bone (1996) comentaram que a coexistência de espécies assume um modelo de hierarquia onde uma espécie geralmente se beneficia em detrimento de outra.

A predação pode ter um efeito adicional removendo competidores dominantes e, conseqüentemente, permitindo a presença de competidores inferiores (Dayton, 1971; Menge, 1976).

Chadwick (1991) avaliou se a competição exerce influência na abundância e distribuição de três espécies de antozoários e percebeu que a zonação vertical de antozoários em águas rasas parece ser controlada em parte por gradientes físicos e em parte por competição e outras interações entre as espécies.

Esse autor verificou que o fator limitante para a distribuição dos corais *Corynactis californica* e *Balanophyllia elegans* foi a competição entre elas. Seus experimentos revelaram que os mecanismos competitivos atuam via interação larva-adulto e afetam na fecundidade impedindo a fixação das larvas ou reduzindo a sobrevivência após a fixação. Assim uma espécie dominante pode impedir o crescimento de uma subordinada por competição por espaço.

Sheppard (1979) também realizou um trabalho de competição entre espécies de corais e verificou que a competição interespecífica atuou na distribuição desses organismos em determinadas zonas do recife, com as espécies competitivamente superiores excluindo as subordinadas e dominando em determinadas áreas.

A zona de interação parece ser uma área de intensa competição interespecífica, porém estudos de longo prazo podem ajudar a verificar se existe exclusão competitiva nessa área, já que as três espécies de zoantídeos ocorrem lá.

Dados acerca da competição entre os zoantídeos e sua hierarquia competitiva serão discutidos no capítulo 02. Embora a competição com outros invertebrados possa ter efeito adicional na distribuição dos zoantídeos, não foram levantados dados a respeito. Trabalhos envolvendo exclusão de espécies dominantes em uma determinada área poderiam revelar se há mecanismos de exclusão competitiva em zoantídeos, confirmando a hipótese da distribuição dependente de competição.

4.3 Definição de Zonas de distribuição dos zoantídeos

Nesse estudo foram propostas quatro zonas levando-se em consideração a distribuição dos zoantídeos na praia de Paracuru-Ce.

Zonas podem ser definidas por uma única espécie ou por um grupo de espécies visivelmente mais dominante (Goreau & Goreau, 1973; Sheppard, 1980).

Vários esquemas foram criados para representar a distribuição de organismos em zonas. Um dos trabalhos pioneiros foi realizado por Doty (1946), sobre a distribuição de algas e invertebrados na costa do Pacífico. Posteriormente Stephenson & Stephenson (1949, *apud* Raffaelli & Hawkins, 1997) propuseram um esquema de zonação universal para praias rochosas, dividindo-a em três grande zonas: Uma zona chamada Franja Supralitoral, caracterizada pela encrustação de líquens, cianobactérias e pequenos gastrópodes; uma ampla zona intermediária, chamada Zona Mediolitoral, dominada por cracas comedoras de suspensão, bivalves e ostras e, por fim, uma zona estreita, chamada Franja Infralitoral, dominada por algas e animais filtradores.

Coutinho (1995) sugeriu uma terminologia para caracterizar as diferentes zonas em costões rochosos da costa brasileira usando termos como supralitoral (=orla litorânea), médiolitoral (=região eulitorânea) e infralitoral (=região sublitorânea). Esse autor definiu as zonas de acordo com a distribuição dos organismos em um costão rochoso na região de Cabo Frio, com o supralitoral caracterizado pelo limite superior de distribuição do crustáceo cerrípede *Chthamalus bisinuatus*, e o limite inferior pelo ouriço *Echinometra lucunter* e pela anêmona *Bunodosoma caissarum* além de algumas espécies de algas.

Doty, (1946) definiu zonas de distribuição de algas levando em consideração a extensão das marés e suas variações sazonais.

Kinzie (1973) determinou o padrão de zonação para gorgônias em Discovery Bay, Jamaica e delimitou dez zonas principais levando em consideração a profundidade e a presença de espécies dominantes dentro de cada zona. Já Grosberg (1982) propôs um esquema de zonação de algas e invertebrados considerando o nível de maré e o tempo de exposição desses organismos.

Goreau (1959) definiu uma zona chamada de Zona de *Zoanthus*, dominada por essa espécie na costa da Jamaica.

Vários outros autores propuseram esquemas de diferentes zonas, baseando-se em diversos critérios, dentre esses autores podemos citar: Mokyevisky (1960), Pressick (1970), Lang (1974), Glynn (1976) e Sheppard (1980).

Esses esquemas levam em consideração a posição relativa da comunidade observada em um gradiente vertical e a dominância entre as espécies em cada área. Assim, os esquemas propostos variam de região para região dependendo das características locais e dos critérios de cada autor.

O esquema proposto aqui leva em consideração a dominância de espécies de zoantídeos durante a maré baixa, sendo a Zona de *Zoanthus* Superior a zona de maior tempo de exposição à dessecação e a Zona de *Zoanthus* Inferior a de menor tempo de exposição. Esse critério se adequou à região estudada, uma vez que os zoantídeos da área, comparado a outros organismos sésseis, são bastante conspícuos e, como citado anteriormente, apresentam uma distribuição específica.

O presente capítulo identificou alguns fatores físicos e biológicos responsáveis pela distribuição de zoantídeos em um recife de arenito tropical do nordeste brasileiro. A distribuição na zona de *Zoanthus* superior e Inferior parece ser influenciada por fatores físicos, como dessecação, enquanto que a distribuição na zona de *Protopalythoa* e Zona de Interação, por fatores físicos e pela competição interespecífica.

A exposição à dessecação parece ser uma das razões para a distribuição específica dos zoantídeos na área de estudo, já que durante a maré baixa esses animais permanecem emersos, logo, o tempo de exposição determina a área de abrangência dessas espécies com indivíduos menos tolerantes que outros. O tipo de sedimento teve papel crucial na distribuição dos zoantídeos, limitando a presença

de algumas espécies e favorecendo a colonização de outra. A competição com macroalgas e o tipo de sedimento tiveram também efeito considerável, e, embora não tenha sido determinada, a predação também possa ter efeito adicional.

5. CONCLUSÕES

1. Os zoantídeos, ocorrem preferencialmente nas zonas de mesolitoral médio e inferior na Praia de Paracurú, Ce.

2. As espécies se distribuíram de maneira distinta ao longo do mesolitoral, com espécies mais tolerantes que outras a fatores adversos.

3. *Palythoa caribaeorum* parece ser a espécie mais sensível à dessecação, ocorrendo somente no mesolitoral inferior.

4. *Protopalythoa variabilis* é a espécie mais abundante e freqüente na área estudada;

5. *Protopalythoa variabilis* é a espécie mais abundante em locais com alto grau de sedimentação;

6. *Zoanthus sociatus* parece ser a espécie mais resistente à dessecação, colonizando áreas mais expostas sujeitas a forte radiação solar.

7. O tipo de substrato foi um fator importante na distribuição dos zoantídeos. Esses organismos têm forte preferência por substrato consolidado.

8. A presença de macroalgas restringe a colonização por *P. caribaeorum* e *Z. sociatus*, enquanto *P. variabilis* tem capacidade de coexistir com esses organismos.

9. A competição entre os zoantídeos é um dos fatores que determinam a distribuição desses organismos.

10. A definição de zonas no mesolitoral levando-se em consideração as espécies de zoantídeos da área mostrou-se eficiente, uma vez que essas espécies ocorrem em abundância além de serem de fácil observação.

Capítulo II: Interações Competitivas em Zoantídeos (Cnidaria:Zoanthidae) em um Ambiente de Recife de Arenito no Nordeste do Brasil

Interações Competitivas em Zoantídeos (Cnidaria:Zoanthidae) em um ambiente de Recife de Arenito no Nordeste do Brasil

Organismos sésseis tendem a competir por espaço onde geralmente uma espécie ganha a competição em detrimento de outra. Muitas estratégias são usadas por animais marinhos na competição por espaço, algumas vezes causando agressão e danos ao oponente. As interações competitivas e processos de recolonização entre três espécies de zoantídeos (*Palythoa caribaeorum*, *Protopalythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus*) foram estudadas no campo. Suas habilidades competitivas foram avaliadas por observações periódicas das margens de contato naturais. A taxa de crescimento e recolonização foram avaliadas experimentalmente através de raspagens de 10cm² de cada espécie. As margens de contato entre as espécies de zoantídeos permaneceram inalteradas ao longo do tempo, sugerindo que “stand-off” foi a estratégia utilizada por esses organismos. *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* crescem por entre os espaços dos pólipos de *P. variabilis*, muitas vezes matando a colônia. Não foi observado nenhum tipo de agressão entre *P. caribaeorum* e *Z. variabilis*. *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* apresentaram taxa de crescimento semelhante, ambas as espécies cresceram duas vezes mais rápido que *P. variabilis*. A estratégia de recolonização parece diferente entre espécies. A competição com macroalgas mostrou-se significativa, com uma correlação negativa entre a presença de macroalgas e a de zoantídeos.

Palavras-chave: Zoantídeos, competição, taxa de crescimento, recolonização.

Competitive interactions in Zoanths (Cnidaria:Zoanthidae) in one Arenitic Reef Environment From Northeast of Brazil.

Sessile organisms tend to compete for space, a species usually winning it in detriment of another. Many strategy are employed by these marine animals on competitions for space, usually causing damage to their opponents. The competitive interactions and recolonization process among three species of zoanths (*Palythoa caribaeorum*, *Protopalythoa variabilis* and *Zoanthus sociatus*) were studied in the field. Their competitive abilities were evaluated by periodical observations of natural contact margins. The growth rate and recolonization process were evaluated experimentally by clearings of 10cm² each species. The borders between the species colonies keep unchanging over time, suggesting that stand-off was the strategy employed by these organisms. *P. caribaeorum* and *Z. sociatus* grow among the spaces between *P. variabilis* polyps, usually killing the colony. No kind of aggression among *P. caribaeorum* and *Z. variabilis* was observed. *P. caribaeorum* and *Z. sociatus* show a similar growth rate, but both higher than *P. variabilis*, growing twice as fast. Recolonization strategy seems different between these species. Competition with macroalgae was significant, with a negative correlation between the presence of macroalgae and zoanths.

Keywords: Zoanths, competition, growth rate, recolonization.

1. INTRODUÇÃO

Ricklefs (1993) define competição como o uso ou defesa de um recurso por um indivíduo que reduz a disponibilidade daquele recurso para outros indivíduos, não importando se pertencem a mesma espécie ou a espécies diferentes. A competição entre indivíduos de espécies diferentes causa um efeito mutuamente depressor nas populações de ambos onde cada espécie contribui para a regulação da população da outra, assim como para a sua própria. Desse modo a competição é um fator importante na determinação de quais espécies podem coexistir em um habitat.

Organismos sésseis, tais como plantas e invertebrados marinhos, geralmente ocorrem em assembléias na qual todas as espécies têm requerimentos por recursos similares. Como resultado do crescimento e competição por recursos, esses organismos podem vir a entrar em contato com outro ao contrário de organismos vageis, os quais se deslocam para ambientes mais favoráveis.

A competição interespecífica em invertebrados coloniais sedentários é um importante fator na construção de comunidades e tem sido estudada em detalhes em muitos ecossistemas marinhos. Entretanto, comunidades marinhas de ambientes rochosos estão entre os menos estudados de toda a biota marinha, especialmente com respeito a aspectos ecológicos (Fraschetti *et al.*, 2001).

As interações interespecíficas são um dos fatores que podem afetar a adição e remoção de espécies sendo a predação e a competição por espaço alguns dos principais agentes de controle da densidade e distribuição em substratos marinhos consolidados (Tanner, 1997; Purves, 2002).

Dentre os invertebrados marinhos, aqueles que formam colônias, como os cnidários, tendem de competir por espaço, para estabelecimento e crescimento da colônia. Os animais do Filo Cnidaria estão entre os menos complexos morfologicamente e o estilo de vida sésil e a forma de crescimento de muitos membros deste filo promovem contato dos tecidos de colônias vizinhas gerando respostas diversas (Rinkevich, 2004).

Vários mecanismos são usados por muitas espécies de cnidários coloniais na competição por espaço. Colônias vizinhas de diferentes espécies podem afetar uma a outra através de uma variedade de estratégias competitivas (Rinkevich & Sakai, 2001).

Van Veghel *et al.* (1996) definiram algumas categorias de interações competitivas de acordo com o grau de contato entre os competidores: 1) Encontros Diretos – quando há um contato físico entre os competidores, o que gera lesão dos tecidos dos oponentes, crescimento sobre a superfície do competidor, abrasão mecânica, fusão ou interrupção do crescimento; 2) Encontros Indiretos: quando não há o contato físico entre os organismos, mas com competição pelo mesmo recurso como competição pela luz e sombreamento. Esse mesmo autor pôde através disso saber o status competitivo de muitas espécies de corais, ou seja, o grau de dominância e subordinação entre elas.

O contato direto entre colônias de cnidários algumas vezes resultam em respostas agressivas que resultam em parada do crescimento de ambos os competidores e coexistência competitiva (Cornell & Karlson, 2000).

Algumas espécies de corais moles são conhecidas por ter efeito deletério em outros corais, usando diversas estratégias competitivas (Sammarco, 1985; Langmead & Sheppard, 2004). Corais moles são conhecidos por possuírem uma habilidade especial de manter seu espaço livre por realizar alelopatia, ou seja, a inibição direta de uma espécie por outra usando substâncias químicas tóxicas, onde a eficácia dessas toxinas é altamente espécie-específica (Sammarco, 1985).

Outros exemplos de competição entre esses animais incluem: secreções defensivas, movimento da colônia, interrupção do crescimento nas margens de contato ou simplesmente crescimento por cima do oponente. Alguns corais moles parecem reter suas toxinas enquanto outros os liberam na água, implicando em uma combinação de papéis anti-predatório e anti-competidor. Espécies que tendem a reter suas toxinas podem ser mais fortemente adaptadas para uma estratégia anti-predador. Já as espécies que liberam as toxinas provavelmente tem capacidade anti-competidor (Sammarco, 1985).

Em uma comunidade onde há competição por determinado recurso, a coexistência entre espécies assume um modelo de hierarquia nas habilidades competitivas das espécies onde uma espécie normalmente ganha a competição (Connell, 1978).

Substratos consolidados disponíveis para estabelecimento e crescimento é um recurso limitado para invertebrados sésseis como os corais, os quais são conhecidos competir por espaço durante seu crescimento (Sheppard, 1985). Durante essas interações, vários processos competitivos, alguns dos quais são pobremente

conhecidos, ocorrem em níveis morfológicos, celulares e bioquímicos, por exemplo: descarga de nematocistos, desenvolvimento de filamentos mesentéricos e tentáculos varredores, interações alelopáticas e crescimento por cima do oponente, o último sendo um dos mais comuns e bem documentados mecanismos de competição (Frank *et al.*, 1995; Connell *et al.*, 2004).

Muitos autores têm estudado os processos de competição entre espécies de cnidários, dentre eles: Lang (1973); Jackson & Buss (1975); Karlson (1980); Sammarco *et al.* (1985); Sheppard (1985); Dai (1990); Romano (1990); Chadwick (1991); Alino *et al.* (1992); Frank *et al.* (1995); Maida *et al.* (1995); Bastidas & Bone (1996); Rossi (2001); Connell *et al.* (2004) e Rinkevich (2004).

Dentre os trabalhos envolvendo hierarquia competitiva entre corais podemos citar: Sheppard (1979); Van Veghel *et al.* (1996); Abelson & Loya (1999) e Rinkevich & Sakay (2001).

Além da competição entre as espécies de cnidários, interações entre estes e outros organismos, como predadores, simbiontes, comensais e parasitos são de extrema importância na determinação da estrutura da comunidade. Os corais vivos criam uma série rica de habitats para um grande número de espécies fornecendo substrato para organismos sedentários e alimento ou abrigo para organismos móveis (Díaz-Castañeda & Almeda-Jauregui, 1999; Reed & Mikkelsen, 1987). Nestes corais, podem ser encontrados simbiontes obrigatórios (Mokady & Brickner, 2001) ou simbiontes facultativos, que utilizam os corais somente como uma alternativa ou habitat temporário (Castro, 1976).

As interações ecológicas observadas entre corais e organismos associados são difíceis de serem estabelecidas, devido, principalmente, a ausência de estudos e a dificuldade de observação dos organismos vivos (Garcia, 2006).

A capacidade competitiva dos zoantídeos parece estar relacionada à produção de substâncias químicas usadas contra seus oponentes. Alguns autores sugerem que a produção e o acúmulo de metabólitos secundários por invertebrados marinhos estão relacionados à mecanismos de defesa química contra predação (De Vries & Beart, 1995). Os cnidários produzem uma grande quantidade de substâncias estruturalmente interessantes e biologicamente ativas. Por serem animais delicados e relativamente vulneráveis à predação, as funções endógenas desses metabólitos devem estar realmente relacionadas à mecanismos de defesa (Harper *et al.*, 2001). Os representantes quimicamente mais prolíficos desse grupo são aqueles sésseis e

de corpo mole, como corais, gorgônias e zoantídeos (Harper *et al.*, 2001). Diterpenos, principalmente, mas também sesquiterpenos são os grupos químicos mais encontrados dentre os compostos derivados do metabolismo secundário de corais moles. Inclusive, os terpenos estão relacionados ao sucesso evolutivo desses organismos, primeiramente por constituir uma barreira química – os corais liberam substâncias químicas na água circundante para repelir predadores, parasitas e competidores e por assumirem um papel importante em processos reprodutivos como liberação de ovos e quimiotaxia (Coll *et al.*, 1982, 1989; Garson, 2001).

Trabalhos envolvendo competição interespecífica entre zoantídeos são escassos. Os únicos dados encontrados na pesquisa bibliográfica realizada são de Sebens (1982) e Bastidas & Bone (1996) que estudaram a competição entre zoantídeos no Panamá e Venezuela, respectivamente. Assim, estudos sobre a hierarquia competitiva e a capacidade de colonização de espécies zoantídeos no Brasil, principalmente no Nordeste são inexistentes. O objetivo deste capítulo foi, pois, verificar a estratégia competitiva entre três espécies de zoantídeos (*Palythoa caribaeorum*; *Protopalythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus*) na Praia de Paracuru - Cedefinindo o grau de dominância entre eles, além de verificar a existência de interações desses zoantídeos com outros organismos como macroalgas.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

Foram analisadas a taxa de crescimento e as interações entre as três espécies de zoantídeos. A análise da taxa de crescimento foi feita com o objetivo de se comparar a capacidade de recolonização de um substrato livre e checar a taxa de crescimento sem a interferência de um zoantídeo competidor, comparando com os dados sobre o crescimento frente a um competidor. As interações entre os zoantídeos foram verificadas para se conhecer o grau de dominância de uma espécie sobre outra ou se há a ausência de qualquer resposta frente ao contato entre colônias de espécies diferentes. As análises foram realizadas entre os meses de novembro de 2005 a janeiro de 2007.

2.1 Taxa de crescimento

A taxa de crescimento de *Palythoa caribaeorum*; *Protopalythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus* foi medida através da raspagem de dez amostras de cada espécie. Cada raspagem mediu 100cm². O crescimento foi acompanhado mensalmente através da observação da área colonizada. Para tal usou-se um quadrado de 10x10cm subdivididos em 100 quadrados menores, cada um com 1cm². Foram considerados os quadrados menores completamente preenchidos pelo zoantídeo em crescimento. Para a análise do crescimento levou-se em consideração a área recolonizada (em cm²) e o número aproximado de pólipos nessa área. O tamanho médio dos pólipos de cada espécie foi mensurado. O local de cada amostra foi marcado usando arames envoltos por cordões de nylon amarrados às rochas. O ponto exato de cada raspagem foi marcado com pregos fincados nas rochas. As raspagens foram feitas na zona de interação onde há a ocorrência das três espécies de zoantídeos as quais estão sujeitas às mesmas condições ambientais.

2.2 Interações Competitivas entre zoantídeos

Para a análise das interações entre as três espécies de zoantídeos, foram observadas as margens de contato entre as espécies (Figura 2.1). Foram analisados os encontros entre os zoantídeos: *Palythoa caribaeorum* x *Protopalythoa variabilis*

(N=10); *Palythoa caribaeorum* x *Zoanthus sociatus* (N=10) e *Protopalythoa variabilis* x *Zoanthus sociatus* (N=10). Os locais de cada interação foram escolhidos aleatoriamente e marcados como no experimento de raspagem, com arames envoltos por cordões de nylon que foram amarrados às rochas. Foram observadas, mensalmente, as margens de contato entre as espécies com o objetivo de se verificar a capacidade competitiva de cada zoantídeo. Para tal, foi usado um quadrado de 10x10cm subdividido em 400 quadrados menores de 0,25cm² (Figura 2.2). Cada amostra contendo as margens de contato entre as espécies competidoras foi fotografada mensalmente durante 10 meses. O ponto exato de cada interação foi marcado com pregos que foram usados como referência para a o encaixe do quadrado. Assim, durante o tempo de experimento, o quadrado foi posicionado em cada interação exatamente na mesma posição. Esse experimento também foi realizado na zona de interação.

Para análise da competição a malha do quadrado foi menor que a usada para a análise do crescimento para melhor precisão na medida da evolução da competição.

2.3 Interações com outros organismos

Através de observações no campo, verificou-se também se existiam interações entre zoantídeos e outros animais sésseis e vágeis. A verificação das interações com outros invertebrados foi analisada visualmente na área de estudo.

A competição com algas foi analisada através da zonação desses organismos e sua abundância relativa. Amostras de algas que apareceram coexistindo e, provavelmente competindo por espaço com zoantídeos, foram coletadas, levadas ao laboratório, fixadas em formol 10% e posteriormente identificadas com auxílio de especialista.

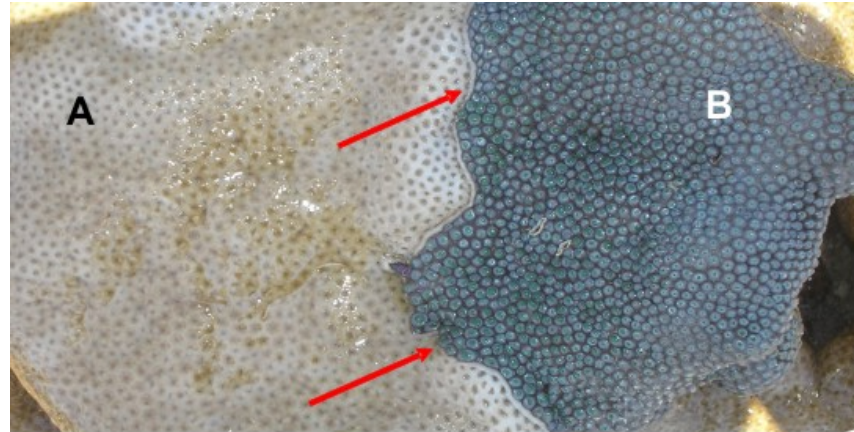


Figura 2.1: Fotografia de uma interação entre (A) *Palythoa caribaeorum* e (B) *Zoanthus sociatus* na Zona de Interação da Praia de Paracuru - Ce. As setas vermelhas indicam a margem de contato entre as espécies.

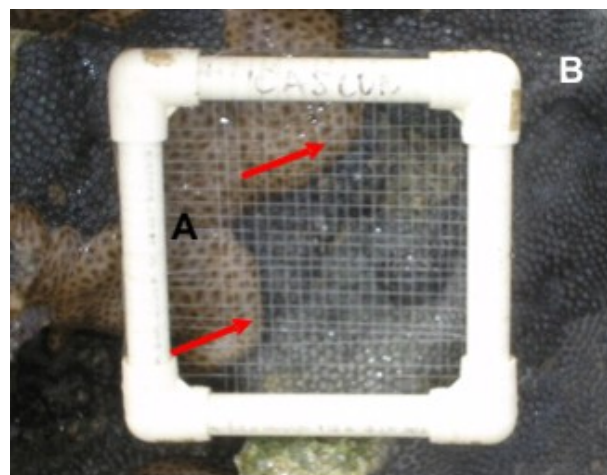


Figura 2.2: Metodologia aplicada para avaliar a competição entre duas espécies. A: *P. caribaeorum*; B: *Z. sociatus*. A mesma metodologia foi aplicada para as interações entre *P. caribaeorum* e *P. variabilis* e entre *P. variabilis* e *Z. sociatus*.

2.4 Análise dos Dados

Os dados da taxa de crescimento foram inseridos em planilhas eletrônicas no *software* Graphpad Prism v. 4 onde foram gerados o gráfico de *Box Whisker* com os devidos parâmetros estatísticos (média, amplitude e desvio padrão). A velocidade média de crescimento dos zoantídeos foi calculada para cada espécie em dois parâmetros: centímetros quadrados por mês e número de pólipos por mês. Os dados de crescimento foram plotados em relação ao tempo para realizar a análise de regressão e o adequado ajuste exponencial ou linear para cada espécie. Os gráficos de crescimento para cada espécie foram também construídos com o programa Graphpad Prism v. 4

Análise de variância (ANOVA), seguido de Teste de Tukey, foi realizado para comparação entre a taxa de crescimento entre as três espécies de zoantídeos em relação à área a ao número de pólipos por mês.

A relação entre a abundância de macroalgas bentônicas e de zoantídeos foi analisada através de análise de regressão. Foi obtido o coeficiente de correlação de Pearson (r) para evidenciar a intensidade da relação entre as variáveis: abundância dos zoantídeos e abundância das macroalgas.

3. RESULTADOS

3.1 Taxa de Crescimento

Os resultados sobre a taxa de crescimento refletiram diferentes estratégias de colonização e estabelecimento em substrato livre. Embora não tenha sido analisada em detalhes, aqui a recolonização parece ter sido através de reprodução assexuada por brotamento, onde os pólipos formaram clones de crescimento mais rápido, para melhor ocupação do espaço, e não colonização através de assentamento larval com posterior crescimento dos indivíduos. As três espécies responderam rapidamente a raspagem experimental com crescimento a partir das margens do local raspado. Após 250 dias de experimento, *Palythoa caribaeorum* e *Zoanthus sociatus* haviam crescido $92,1 \pm 6,1 \text{ cm}^2$ e $88,2 \pm 9,9 \text{ cm}^2$ respectivamente, recolonizando quase que totalmente a área experimental. *Protopalythoa variabilis* atingiu somente 47% da cobertura nesse tempo com $47,7 \pm 6,4 \text{ cm}^2$ (Figura 2.3).

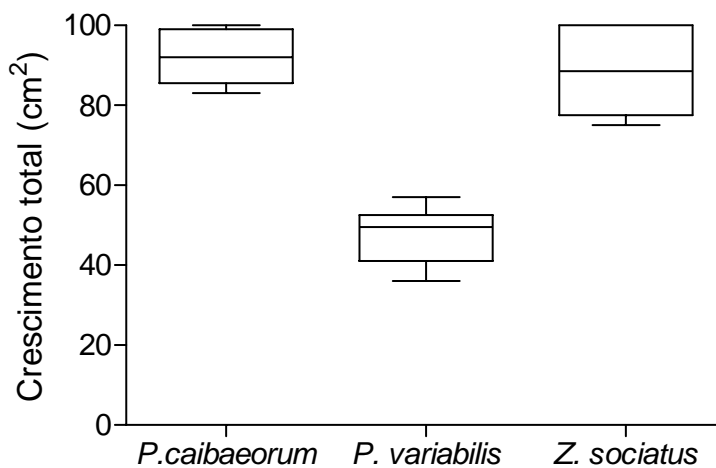


Figura 2.3: Crescimento total de *Palythoa caribaeorum*, *Protopalythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus* após 250 dias de experimento. A linha dentro dos quadrados representa a média e as barras representam o desvio padrão.

As velocidades de crescimento de *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* foram semelhantes, mas diferiram da velocidade de crescimento de *P. variabilis*.

3.1.1 *Palythoa caribaeorum*

Palythoa caribaeorum cresceu a uma velocidade média de 11,9 cm²/mês. *P. caribaeorum* parece ter crescimento inicial maior (exponencial) tendendo a estabilizar a velocidade de crescimento ao longo do tempo (Figura 2.4).

Algumas amostras em áreas do recife mais expostas, sujeitas à maior radiação solar tiveram crescimento mais lento, já em áreas que eram submetidas à sombreamento ou nas paredes laterais mais protegidas das rochas o crescimento foi mais rápido.

3.1.2 *Protopalythoa variabilis*

Protopalythoa variabilis cresceu a uma velocidade média de 5,74 cm²/mês. *P. variabilis* teve crescimento linear, com velocidade menor que *P. caribaeorum*. Essa espécie foi a que apresentou crescimento mais lento (Figura 2.5). O crescimento de *P. variabilis* foi retardado em amostras onde havia crescimento da alga verde *Caulerpa racemosa*, evidenciando a capacidade competitiva dessa espécie de alga e de sua capacidade de exclusão desse zoantídeo. Não foi encontrada a interferência dessa alga no crescimento de *P. caribaeorum* e *Z. sociatus*.

3.1.3 *Zoanthus sociatus*

Zoanthus sociatus cresceu a uma velocidade média de 10,62 cm²/mês. *Z. sociatus* apresentou crescimento linear com velocidade semelhante a *Palythoa caribaeorum*. Porém seu crescimento assemelhou-se à *P. variabilis* no que se refere ao modo de crescimento contínuo (Figura 2.6). As figuras 2.6, 2.7 e 2.8 mostram o crescimento das três espécies durante o experimento.

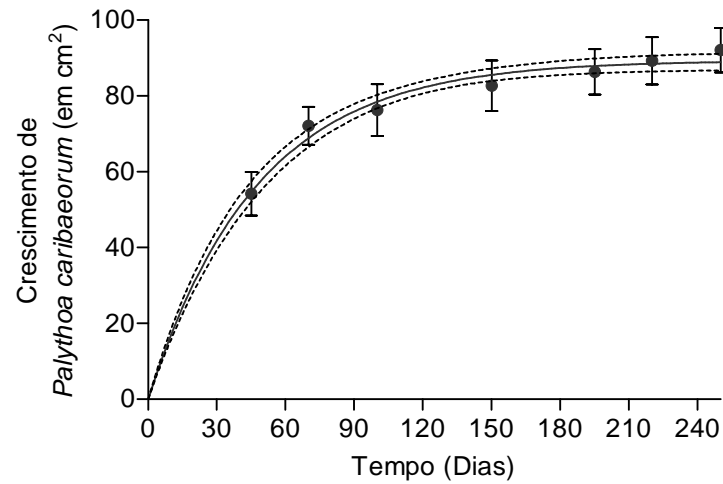


Figura 2.4: Taxa de crescimento ao longo do tempo para *Palythoa caribaeorum* na Praia de Paracuru-Ce. A linha pontilhada representa o intervalo de confiança.

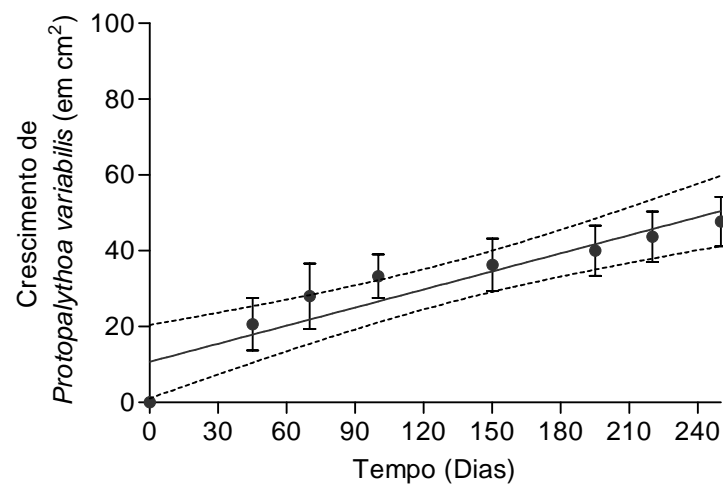


Figura 2.5: Taxa de crescimento ao longo do tempo para *Protopalythoa variabilis* na Praia de Paracuru-Ce. A linha pontilhada representa o intervalo de confiança.

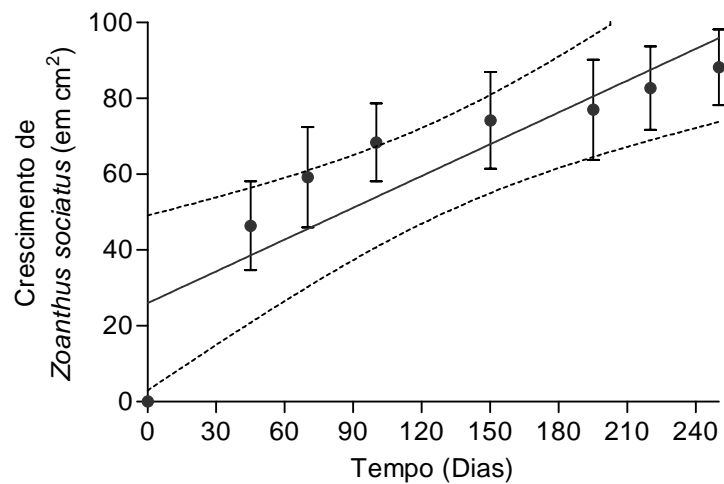


Figura 2.6: Taxa de crescimento ao longo do tempo para *Zoanthus sociatus* na Praia de Paracuru-Ce. A linha pontilhada representa o intervalo de confiança.

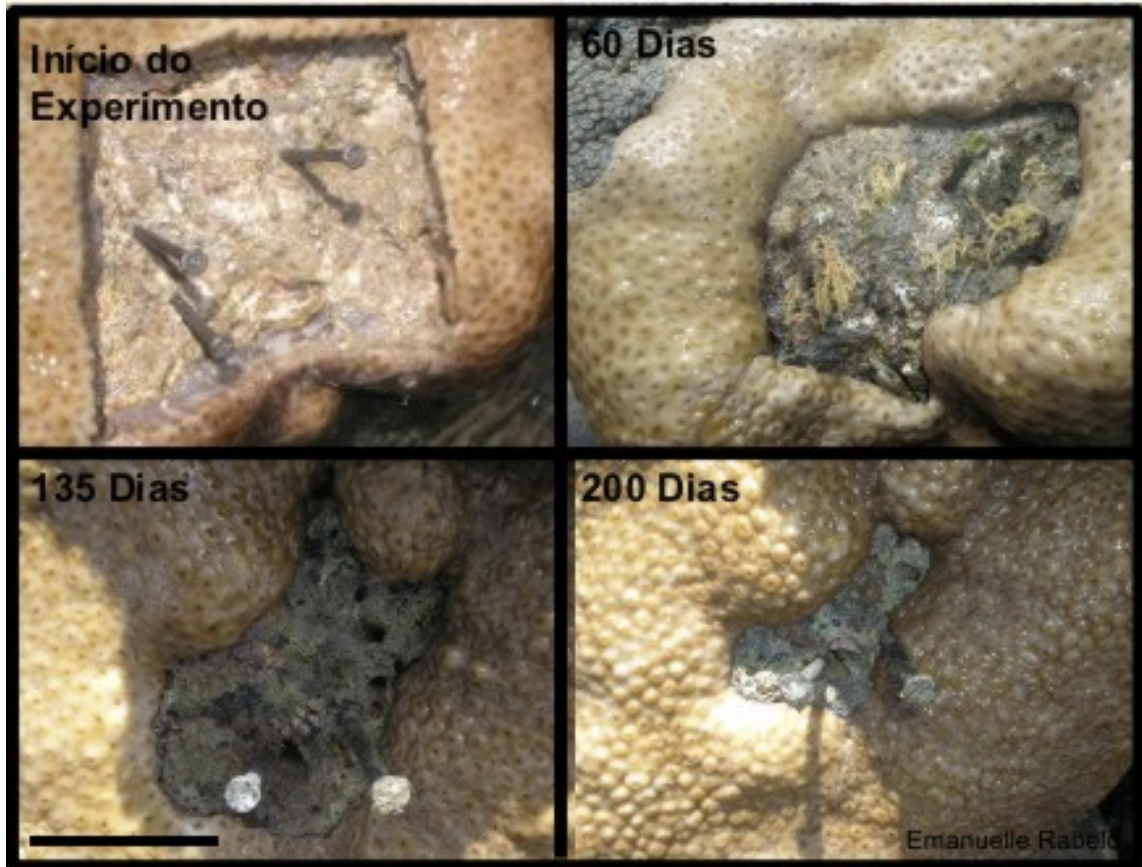


Figura 2.7: Fotografias retiradas em diferentes intervalos de tempo durante o experimento de crescimento de *Palythoa caribaeorum* na Praia de Paracuru – Ce. Escala: 5 cm.

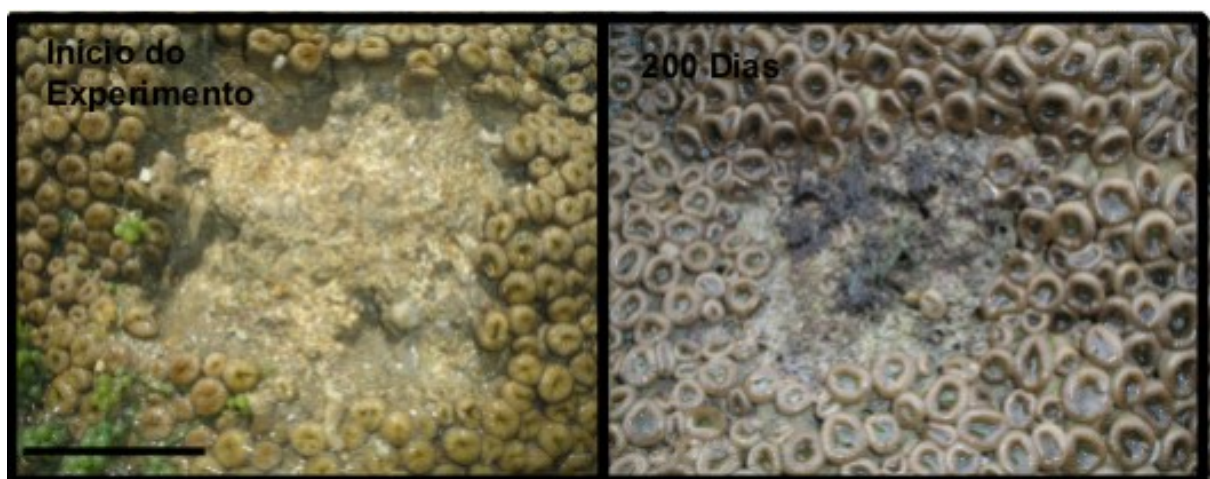


Figura 2.8: Fotografias retiradas em diferentes intervalos de tempo durante o experimento de crescimento de *Protopalythoa variabilis* na Praia de Paracuru – Ce. Escala: 5 cm.

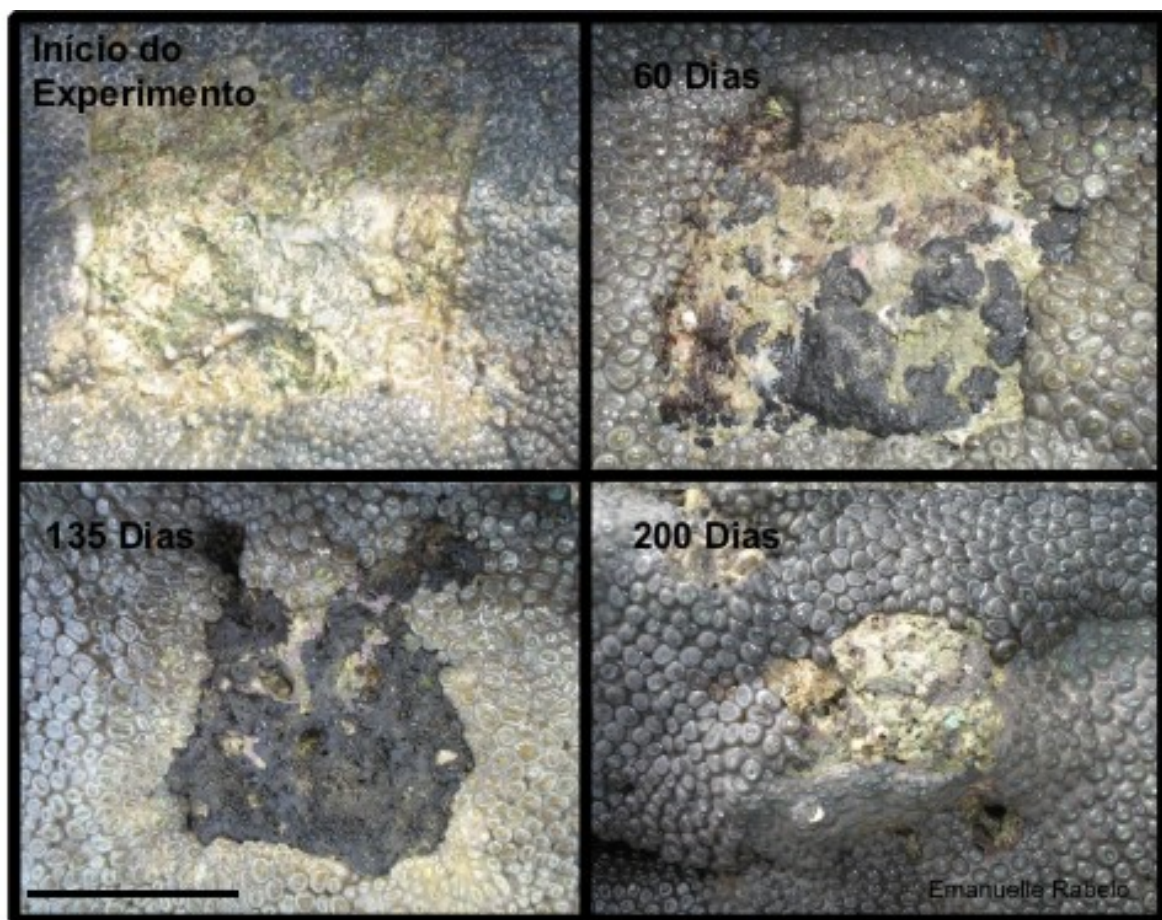


Figura 2.9: Fotografias retiradas em diferentes intervalos de tempo durante o experimento de crescimento *Zoanthus sociatus* na Praia de Paracuru – Ce. Escala: 5 cm.

P. variabilis teve crescimento mais lento que *P. caribaeorum* e *Z. sociatus*. Não houve diferença estatisticamente significativa entre a velocidade de crescimento de *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* ($P > 0,05$), porém houve diferença significativa entre a velocidade de crescimento dessas duas espécies em relação à *P. variabilis* ($P < 0,001$). A tabela 2.1 mostra a comparação entre a velocidade de crescimento mensal das três espécies em relação a área ocupada bem como em relação ao número de pólipos por mês.

Tabela 2.1: Comparação entre a taxa de crescimento entre as três espécies de zoantídeos em relação à área (em cm^2) e ao número de pólipos por mês. * : valores estatisticamente semelhantes.

Taxa de Crescimento	<i>P. caribaeorum</i>	<i>P. variabilis</i>	<i>Z. sociatus</i>
$\text{cm}^2/\text{mês}$	$11,05 \pm 0,74^*$	$5,94 \pm 0,77$	$10,65 \pm 1,2^*$
nº. pólipos/mês	$52,8 \pm 3,5^*$	$28,4 \pm 3,7$	$50,7 \pm 5,7^*$

Houve diferença significativa entre as amostragens iniciais do crescimento de *P. caribaeorum* (0-45 e 45-70 dias). A partir de 70 dias de crescimento, a taxa de ocupação do espaço permaneceu sem mudanças significativas indicando o crescimento exponencial dessa espécie no início do crescimento depois do distúrbio. *Z. sociatus* e *P. variabilis* não apresentaram diferença significativa entre os intervalos de amostragem, mostrando que o crescimento foi contínuo e constante ao longo do tempo (Tabela 2.2). Houve diferença entre o tempo inicial e final nas três espécies ($p < 0,001$) confirmando a evolução do crescimento.

Tabela 2.2: Taxa de crescimento de *Palythoa caribaeorum*, *Protopalythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus* em diferentes intervalos de tempo durante o experimento. ns* crescimento não significativo ($p > 0,05$), *** diferença significativa ($p < 0,001$).

Intervalo de Tempo (dias)	<i>P. caribaeorum</i>	<i>P. variabilis</i>	<i>Z. sociatus</i>
0-45	***	ns*	ns*
45-70	***	ns*	ns*
70-100	ns*	ns*	ns*
100-150	ns*	ns*	ns*
150-195	ns*	ns*	ns*
195-220	ns*	ns*	ns*
220-250	ns*	ns*	ns*

Com relação ao tamanho do pólipo das três espécies, os resultados mostraram que os diâmetros são diferentes, com *P. caribaeorum* ($0,32\text{cm} \pm 0,09$); *P. variabilis* ($0,80\text{cm} \pm 0,14$) e *Z. sociatus* ($0,21\text{cm} \pm 0,07$). O tamanho do pólipo de *P. variabilis* diferiu estatisticamente do tamanho do pólipo de *P. caribaeorum* e *Z. sociatus*, sendo significativamente maior. Mesmo assim, sua capacidade de ocupação do espaço foi menor que as outras duas espécies.

3.2 Interação Competitiva entre zoantídeos

As margens de contato entre *Zoanthus sociatus* e *Palythoa caribaeorum* permaneceram inalteradas ao longo do tempo, sugerindo que as espécies param seu crescimento quando entram em contato uma com a outra. *Z. sociatus* e *P. caribaeorum* crescem por entre os espaços dos pólipos de *Protopalythoa variabilis* sugerindo que essa espécie é uma fraca competidora, além disso, a morfologia da colônia de *P. variabilis* permite a invasão por *Z. sociatus* e por *P. caribaeorum* devido aos espaços entre os pólipos.

Não foi possível mensurar a velocidade de crescimento de *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* quando essas duas espécies estavam em contato com *P. variabilis* uma vez que o crescimento de *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* foi bastante irregular devido

à limitação de espaço gerado pela presença de *P. variabilis*. De qualquer modo, foi observado que *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* sufocam pólipos de *P. variabilis*, muitas vezes matando-os e ocupando o espaço livre (Figura 2.10). Não foi observado o crescimento de *P. caribaeorum* ou *Z. sociatus* por cima das colônias de *P. variabilis* em nenhuma amostragem, indicando que essas espécies param seu crescimento no ponto de encontro, entretanto, como *P. variabilis* apresenta pólipos geralmente espaçados, permite o crescimento das outras espécies de zoantídeos entre seus pólipos, muitas vezes causando danos à população dessa espécie.

Com relação às interações intraespecíficas, colônias da mesma espécie de zoantídeo, ao se encontrarem, formam uma linha de encontro não parecendo ter qualquer tipo de agressão, como dano aos tecidos, entre as colônias de mesma espécie. Para *P. variabilis*, foi difícil verificar o encontro entre duas colônias, uma vez que os pólipos não formam uma cobertura contínua sobre o substrato, apresentando, ao contrário, pólipos espaçados com ausência de um cenênquima comum. Foi observado muitas vezes *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* crescendo em volta de pequenas colônias de *P. variabilis* limitando seu crescimento.

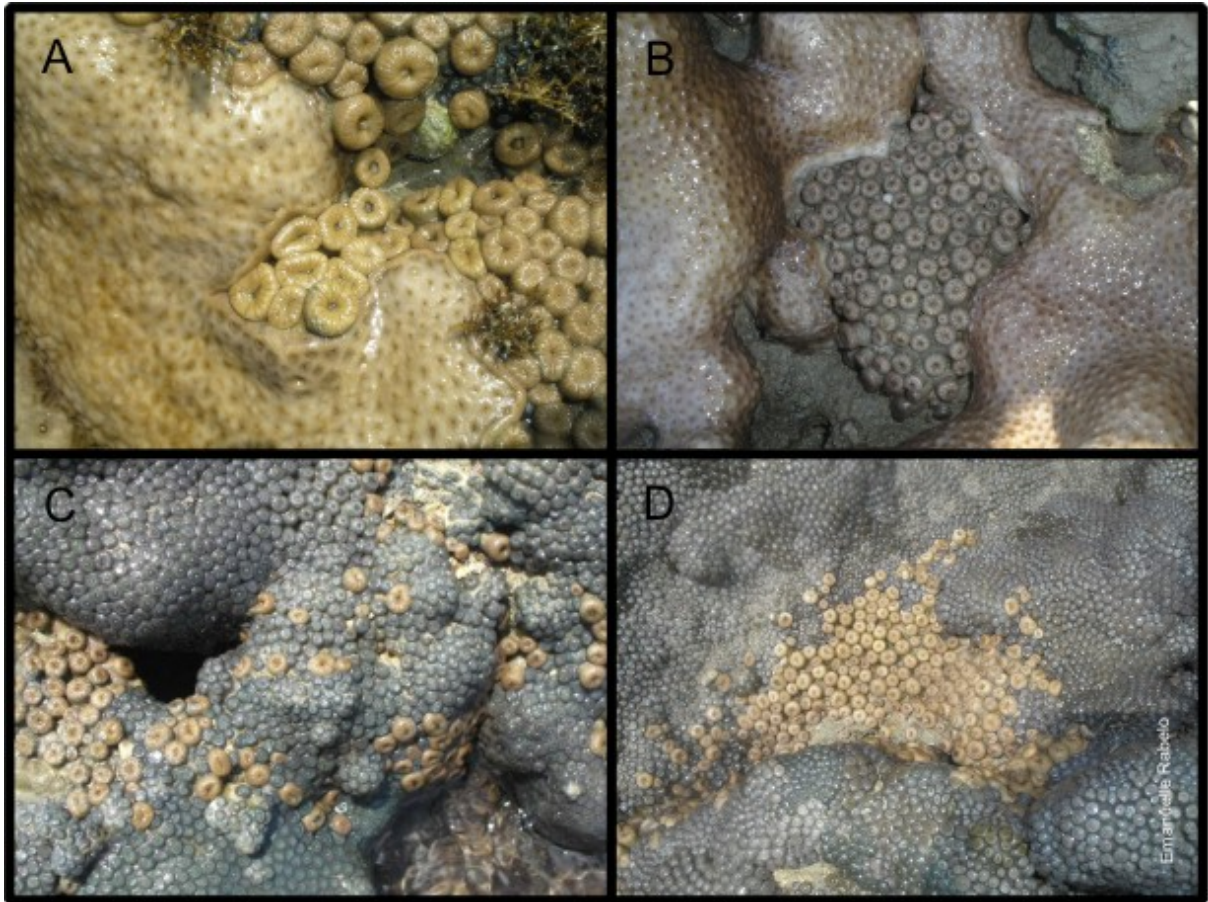


Figura 2.10: A: *P. caribaeorum* crescendo entre os espaços dos pólipos de *P. variabilis*; B: *P. caribaeorum* crescendo em volta de uma colônia de *P. variabilis*; C: *Z. sociatus* crescendo entre os espaços de *P. variabilis*; D: *Z. sociatus* crescendo em volta de uma colônia de *P. variabilis* na Praia de Paracuru – Ce.

3.3 Interações com outros organismos

Verificou-se a competição por espaço entre *Protopalythoa variabilis* e outro zoantídeo: *Isaurus tuberculatus*, um antozoário sésil. Essas duas espécies ocorreram juntas em alguns pontos da zona de *Protopalythoa*. Foi verificada também predação pelo caranguejo *Pachygrapsus transversus* sobre as três espécies de zoantídeos, além da competição por espaço com a esponja *Cynachyrella* sp.

Com relação à competição com macroalgas, foram encontradas 13 espécies de algas coexistindo com zoantídeos (Tabela 2.3)

Tabela: 2.3 Espécies de algas encontradas competindo com zoantídeos na área de estudo.

Táxon	Espécie
Chlorophyceae	<i>Ulva lactuca</i>
	<i>Codium isthmocladium</i>
	<i>Caulerpa prolifera</i>
	<i>Caulerpa racemosa</i>
	<i>Caulerpa sertularioides</i> ,
Phaeophyceae	<i>Sargassum filipendula</i>
	<i>Hypnea musciformis</i>
	<i>Dichyota</i> sp
	<i>Dichyopteris delicatula</i>
Rhodophyceae	<i>Gelidiella acerosa</i>
	<i>Amansia mutifida</i>
	<i>Hydropuntia cornea</i>
	<i>Digenea simplex</i>

Embora os zoantídeos tenham sido encontrados em substrato com predominância de macroalgas, de modo geral, houve uma correlação negativa entre a cobertura por algas e zoantídeos ($r = -0,76$) (Figura 2.11), mostrando que as algas são fortes competidoras por espaço tendendo a excluir os zoantídeos de sua área

de abrangência. Em vários quadrados foram encontradas algas e zoantídeos competindo por espaço (Figura 2.12)

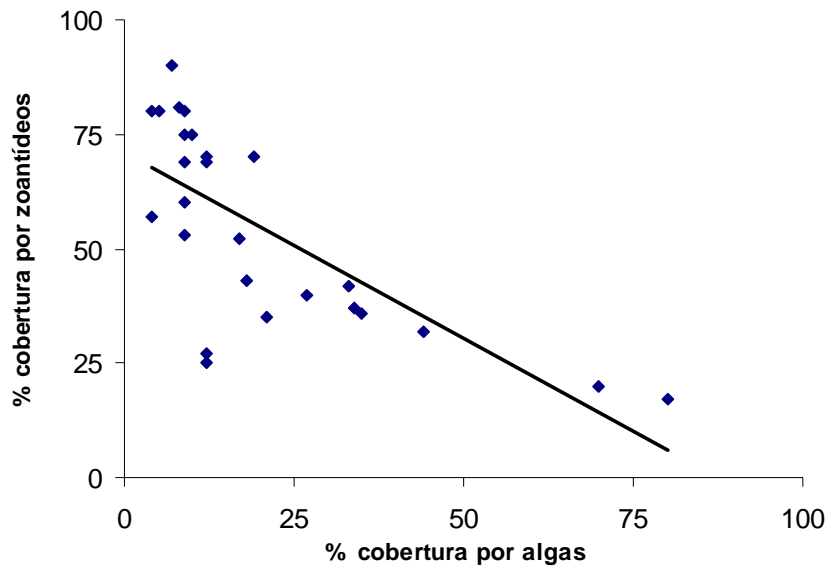


Figura 2.11: Correlação entre a cobertura algal e a cobertura de zoantídeos (em porcentagem de cobertura) na Praia de Paracuru-Ce. Os dados referem-se à média de todos os transectos.



2.12: Fotografia de algumas espécies de algas que competem por espaço com zoantídeos na área de estudo. A: *Caulerpa racemosa*; B: *Caulerpa sertularioides*; C: *Codium isthmocladium*; D: *Gelidiella acerosa*; E: *Ulva lactuca*; F: *Hypnea musciformis*.

4. DISCUSSÃO

4.1 Taxa de Crescimento

Altas taxas de fragmentação com conseqüente formação de densas agregações parece ser o principal tipo de reprodução de espécies de zoantídeos na área estudada. O assentamento larval provavelmente não é o maior colaborador para a formação das densas agregações de zoantídeos na área de estudo devido às altas taxas de crescimento a partir das margens raspadas. Essa estratégia de reprodução por fragmentação parece vantajosa. De fato, Karlson, *et al.* (1996) comentou que densas agregações representam um significativo benefício para a população devido a baixa mortalidade da colônia e, embora a mobilidade em organismos sésseis seja geralmente confinada a fase larval, muitos animais e plantas têm uma considerável capacidade para se dispersar através de rápido crescimento direcional pela produção de propágulos assexuais por fragmentação.

Palythoa caribaeorum apresentou crescimento mais rápido que *Protopalythoa variabilis* e crescimento semelhante a *Zoanthus sociatus*. Esses dados corroboram com os resultados de Bastidas & Bone (1996), que realizaram um experimento de recolonização por *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* em substrato rochoso. Esses autores viram que *P. caribaeorum* apresenta uma taxa de crescimento um pouco maior que *Z. sociatus*.

Suchanek & Green (1981) verificaram que o crescimento de *P. caribaeorum* representa uma das mais altas taxas de crescimento para antozoários com dados semelhantes ao presente trabalho. Para *Z. sociatus*, a taxa de crescimento foi semelhante à encontrada por Sebens (1982) e Karlson (1988).

Segundo Karlson (1988), *Z. sociatus* tem uma alta capacidade regenerativa em resposta a um distúrbio no substrato, sombreamento, transplantação e predação. *Z. sociatus* exhibe mudanças no tamanho do pólipo, crescimento fototrófico e capacidade de regeneração da colônia em microhabitats desfavoráveis. Ainda de acordo com esse autor, a plasticidade dos pólipos e as características regenerativas das colônias de zoantídeos sugere que distúrbios tem sido um importante agente seletivo na história evolutiva desses organismos.

Não foram encontrados dados na literatura que reportem a taxa de crescimento para *P. variabilis* com ausência de trabalhos sobre sua capacidade de

recolonização de um substrato livre. De qualquer maneira, *P. caribaeorum* parece ter maior capacidade de ocupação de substrato livre e *P. variabilis* parece ser a espécie com menor capacidade de reocupação. A menor taxa de crescimento de *P. variabilis* onde houve crescimento de *Caulerpa racemosa* no local raspado, deve-se, provavelmente, à liberação de toxinas por essa alga ou sombreamento dos pólipos, retardando o crescimento desse zoantídeo. *P. variabilis*, como citado no capítulo 1 tem a capacidade de coexistir com várias espécies de algas e dados sobre as características competitivas da espécie *C. racemosa* necessitam ser levantados para se averiguar seus efeitos negativos sobre outras espécies. Dados a respeito das interações entre *C. racemosa* e zoantídeos, e seus efeitos negativos não foram encontrados na literatura

Bak (1973) citou que a variação na taxa de crescimento entre colônias da mesma espécie não é constante ao longo do tempo. Assim, uma verificação a longo prazo do crescimento de *P. variabilis* e *Z. sociatus* poderia revelar se há mudança no padrão constante de crescimento no decorrer do tempo.

Existe uma variabilidade de estratégias na utilização do espaço em invertebrados coloniais (Sheppard, 1982). Espécies podem evitar o alto custo energético da reprodução sexuada ou fragmentos pequenos de baixa sobrevivência investindo sua energia na reprodução assexuada produzindo grandes fragmentos com alta sobrevivência, ocupando um espaço perturbado (Highsmith, 1982).

Fragmentação em corais com alta taxa de crescimento resulta em sua dominância em certas zonas do recife, rápido crescimento dos recifes nos quais esses corais são abundantes e rápida cobertura de áreas perturbadas. A reprodução assexuada por fragmentação é um importante fator na história de vida de cnidários sésseis. Corais que são adaptados à reprodução por fragmentação utilizam mais energia para o crescimento da colônia e menos energia para a formação de gametas que corais menos dependentes de fragmentação ou que não a realizam. O papel de fragmentos será ganhar espaços perturbados, colonizar substrato livre ou espaços ocupados por competidores, capacidade que larvas não apresentam. A fragmentação pode ser o modo predominante de reprodução de muitos corais e característicos das espécies mais importantes ecologicamente em termos de abundância e habilidade competitiva (Highsmith, 1982).

Mesmo *P. variabilis* tendo o tamanho do pólipo maior comparado às outras duas espécies, sua capacidade de ocupação do espaço foi menor que *P.*

caribaeorum e *Z. sociatus*, as quais tiveram velocidade de crescimento semelhante. Seria esperado que, normalmente, zoantídeos com pólipos maiores tivessem uma maior capacidade de ocupação de um espaço livre através de brotamento. Haja vista o pólipo maior ocupar mais espaço. Entretanto, para *P. variabilis* isso não ocorreu, confirmando sua baixa taxa de crescimento comparado às outras duas espécies. A baixa velocidade de recolonização dessa espécie pode ser devido ao alto custo energético para o crescimento de pólipos maiores, levando a um crescimento mais lento.

4.2 Interação Competitiva entre zoantídeos

As espécies são classificadas em uma hierarquia de acordo com a frequência de sucesso *versus* falhas nos encontros no qual cada espécie é envolvida (Abelson & Loya, 1999). Um dos primeiros trabalhos envolvendo hierarquia competitiva entre corais foi o de Lang (1973). Posteriormente, Sheppard (1979) fez sua contribuição verificando a influência da competição na distribuição de corais.

Nesse estudo foi verificada uma aparente ausência de mecanismos agressivos entre as espécies de zoantídeos, como extrusão de filamentos mesenteriais ou crescimento por cima do oponente, como vários autores verificaram para muitas espécies de corais. O mecanismo observado entre as espécies de zoantídeos aqui estudadas foi a parada de seu crescimento na margem de contato entre as colônias de *Palythoa caribaeorum* e *Zoanthus sociatus*, sem grau de dominância competitiva entre elas. *Protopalythoa variabilis* parece ser um competidor mais fraco frente às outras duas espécies, não oferecendo resistência ao crescimento de *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* entre os espaços de seus pólipos, muitas vezes causando morte da colônia.

O fato de as margens de contato entre *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* não sofrerem alteração no decorrer do tempo de observação, sem desenvolver qualquer estratégia para ganhar o espaço ocupado pelo oponente, corrobora com resultados de Bastidas & Bone (1996) em um experimento semelhante. Esses autores verificaram que as margens de contato entre *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* permaneceram inalteradas ao longo do tempo, sugerindo que a inibição do crescimento foi a estratégia de coexistência usada por essas espécies.

A parada do crescimento nas margens de contato, ou “stand-off”, é um mecanismo comum entre corais. Dai (1990) verificou que 15,8% de todas as interações foram “stand-offs”, ou seja, as espécies pararam seu crescimento ao entrarem em contato direto, embora a maior parte (45,6%) foram encontros diretos com danos na margem de contato de um dos oponentes. Bak *et al.* (1982) verificaram que somente 11% das interações foram “stand-offs” e a maioria dos encontros resultou em clara dominância de um coral sobre o outro. Já Karlson (1980) encontrou 42,5% das espécies de corais crescendo sobre outras e 35,6 % delas realizando “stand off”.

Lang (1973) também encontrou espécies que ao ficarem em contato pararam seu crescimento nessa região da colônia.

Observações de Romano (1990) mostraram que 84% das competições entre corais resultaram de uma clara dominância de uma espécie sobre outra, demonstrando que esse é tipo mais comum de estratégia competitiva, embora outras estratégias como “stand-off” sejam comuns entre corais. Romano (1990) verificou que uma colônia tem maior taxa de crescimento quando sozinha, ou seja, sem contato com outra espécie. Essa autora constatou que o coral *Cyphastrea ocellina* tem diminuição da taxa de crescimento se em contato com outra espécie de coral: *Pocillopora damicornis* e a margem da colônia que estava mais afastada da zona de contato cresce mais rápido do que a mais próximos à zona de contato.

Essas interações por “stand-off” entre espécies coloniais são possivelmente indicativos de estratégias defensivas, por meio do qual os organismos incrustantes protegem as bordas de sua colônia (Karlson 1978, 1980).

Porém, essa estratégia competitiva não é exclusiva para cnidários coloniais sésseis. Harais & Irons (1982) comentam que muitas espécies de invertebrados marinhos realizam parada do crescimento no ponto de contato com espécies competidoras. Em suas observações, esse autor verificou que a maioria dos encontros para espécies incrustantes como esponjas, tunicados, briozoários e cirripédios foi “stand-off”. A característica da superfície da colônia ou do corpo do indivíduo pode ter um papel na determinação do resultado do encontro. Espécies moles (como esponjas, zoantídeos e tunicados) as quais têm uma cobertura de tecido exposta, podem ganhar a competição quando encontram espécies de superfície dura, e, na maioria das vezes, param seu crescimento quando encontram outra espécie também de superfície mole. Animais com superfície dura (como alguns

corais escleractínios, hidróides calcáreos, cracas e bivalves sésseis) parecem parar seu crescimento quando em contato com outro de mesma característica. Ou seja, espécies que têm as mesmas características com relação à sua superfície da colônia apresentam "stand-off", enquanto que espécie com diferentes características com relação à sua superfície podem, além disso, ter comportamento competitivo com uma espécie dominante e outra subordinada.

De fato, Sammarco *et al.* (1985) e Alino *et al.* (1992) verificaram que uma espécie de octocoral, um coral mole, causam necrose nos tecidos de corais escleractínios.

Maida *et al.* (1995) verificaram uma redução do recrutamento de corais nas proximidades de octocorais, o que indica que corais moles são certamente capazes de inibir o selecionamento de corais escleractínios em substratos próximos. No presente estudo, não foi observado o efeito das espécies de zoantídeo sobre outros invertebrados embora a literatura traga alguns casos desse fenômeno.

Alguns autores relacionam a capacidade competitiva com a taxa de crescimento e abundância de espécies de coral. Por exemplo, Sheppard (1979) encontrou que as espécies mais agressivas são as de crescimento rápido. Dai (1990) verificou que as espécies mais agressivas geralmente têm a melhor habilidade para crescer sobre outras espécies e assim constituem os maiores componentes de corais no indo-pacífico. Connell *et al.* (2004) verificou que o crescimento de colônias de coral é afetado pela competição. Segundo esse autor espécies competitivamente superiores tendem a crescer mais rápido que espécies inferiores ou aquelas que não interagem, além disso, tendem a viver mais tempo.

Resultados levantados nesse trabalho sugerem que *P. caribaeorum*, aparentemente um competidor superior, tem a maior taxa de crescimento e *P. variabilis*, que apresenta a menor taxa de crescimento, foi o competidor aparentemente mais fraco, corroborando a hipótese desses autores.

Entretanto, alguns autores como Villaça (2002) defendem que, geralmente, espécies de crescimento lento são mais agressivas que as de crescimento rápido. Lang (1973) verificou que as espécies mais agressivas encontradas na costa da Jamaica apresentam baixa taxa de crescimento. Para explicar essa hipótese, Connell *et al.* (2004), comenta que algumas espécies de crescimento lento mobilizam sua energia para a competição. A competição reduz o crescimento devido ao fato de os processos competitivos usarem energia que poderia contribuir para o

crescimento, levando a um declínio na taxa de crescimento. A menor capacidade competitiva de *P. variabilis* vai de encontro à hipótese desses autores de que as espécies de crescimento lento são as mais agressivas.

Alguns autores também citam que a abundância de espécies de corais não tem influência na capacidade competitiva. Connell *et al.* (2004) verificou que independente de sua abundância, as espécies podem diferir na capacidade de ganhar a competição com colônias vizinhas. Lang (1973) verificou que as espécies mais agressivas são as mais raras na costa da Jamaica. Abelson & Loya (1999) verificaram que as espécies mais agressivas podem ser altamente abundantes ou extremamente raras e as subordinadas também podem apresentar alta abundância ou serem raras. Esse fato foi confirmado nesse trabalho, uma vez que *P. variabilis*, a espécie mais abundante (capítulo 1), parece ser a espécie subordinada e *P. caribaeorum* e *Z. sociatus*, as menos abundantes são as mais agressivas.

Outro parâmetro analisado para se explicar a capacidade competitiva entre cnidários é o tamanho do pólipo. Segundo Van Veghel *et al.* (1996), diferenças nas características morfológicas entre as espécies são sugeridas como tendo um importante papel em interações competitivas. Abelson & Loya (1999) encontraram correlação positiva entre o diâmetro de disco oral e o capacidade de agressão, sugerindo que o tamanho do pólipo tem alguma influencia na habilidade competitiva. Esse fato não foi confirmado para as espécies aqui estudadas, uma vez que o maior diâmetro do pólipo foi encontrado em *P. variabilis*, a espécie competitivamente inferior.

Embora *P. caribaeorum*, *P. variabilis* e *Z. sociatus* aparentemente não tenham provocado danos uma a outra quando em contato direto, essas espécies podem ter efeito deletério em outras espécies.

De acordo com Kinzie (1973), colônias de *Zoanthus* afetam a abundância de gorgônias. Segundo resultados desse autor, aparentemente *Zoanthus* previne a colonização de plânulas de gorgônias. Além disso, os resultados desse trabalho mostraram que *Zoanthus* cresce por cima de gorgônias menores, matando-as. Connell *et al.* (2004) viram que *Z. vietnamensis* invade espaço gradualmente dominando a cobertura crescendo sobre pequenas colônias de escleractínios.

Suchanek & Green (1981) e Sebens (1982) constataram que *P. caribaeorum* cresce sobre um grande número de outros antozoários como *Agaricia agaricites*, *Siderastrea siderea*, *Montastrea annularis*, *Montastrea cavernosa*, *Porites porites*,

Eeusmilia fastigata, *Millepora complanata*, *Diploria clivosa*, *Zoanthus solanderi*, *Zoanthus sociatus*, gorgônias e muitos outros organismos.

Karlson (1980) verificou que *Palythoa* sp. foi a segunda espécie mais agressiva, crescendo sobre muitas espécies de corais matando-os. *P. caribaeorum* é uma espécie de zoantídeo que domina espaço por matar ou impedir o crescimento de seus competidores de maneira física ou quimicamente. Fisicamente essa espécie pode crescer diretamente sobre os tecidos de corais próximos ou outros invertebrados. Já de maneira química a espécie o faz através de substâncias químicas conhecidas como palitoxinas que atuam como um aleloquímico e o permite adquirir espaço. Além disso, *P. caribaeorum* apresenta incrustações de areia nos tecidos, desencorajando a predação (Suchanek & Green, 1981).

Membros do grupo *Palythoa* são conhecidos por produzirem toxinas químicas, conhecidas como palitoxinas as quais são de considerável interesse por suas propriedades fisiológicas e farmacológicas.

Lima-Filho (2004), em seu estudo sobre a toxicidade de *Palythoa* sp. e *Protopalythoa* sp., verificou que extratos de ambas as espécies causaram mortalidade em *Artemia* sp., porém, com atividade consideravelmente maior para *Palythoa* sp. A atividade maior de *Palythoa* também foi verificada para experimentos com desenvolvimento embrionário de ovos de ouriço-do-mar, com alterações na divisão celular causada pelo extrato dessa espécie. Esse autor verificou também o efeito dos extratos de *Palythoa* e *Protopalythoa* sobre a hemólise de hemácias de sangue de camundongos, e verificou que o extrato de *Palythoa* sp. apresenta grande atividade hemolítica, enquanto que *Protopalythoa* não lisou as hemácias nesse experimento, o que leva a crer que o mecanismo de ação de *Protopalythoa* sp. não é por lise celular. Aparentemente, *Palythoa* sp. apresenta citolisinas na composição de sua substância de defesa o que confere maior capacidade competitiva que *Protopalythoa*.

Embora *P. variabilis* tenha atividade citotóxica como sugerido por Lima-Filho (2004), essa espécie não apresentou resistência ao crescimento de *P. caribaeorum* e *Z. sociatus*. Essas duas espécies cresceram nos espaços entre os pólipos de *P. variabilis*, muitas vezes sufocando suas colônias e matando os indivíduos. Aparentemente *P. variabilis* não apresenta nenhuma substância de defesa contra *P. caribaeorum* e *Z. sociatus*, embora possa ter grande capacidade competitiva frente a outras espécies.

Embora não tenha sido observado no presente trabalho, Villaça (2002) citou que espécies de crescimento lento (nesse caso *P. variabilis*) podem externar os filamentos dos mesentérios e agredir a colônia vizinha causando necrose dos tecidos da mesma, além de realizar varredura ativa executada por tentáculos e também a produção de aleloquímicos.

Experimentos de Chadwick (1991) demonstraram que espécies de corais podem excluir competitivamente outras espécies de determinada área. Em seu experimento com transplante de colônias, esse autor demonstrou que pólipos da espécie competidora mais fraca são mortos quando em contato com a espécie dominante, enquanto que, se isolada do contato, os pólipos podem sobreviver. Dados desse autor suportam a hipótese que a abundância de espécies que são fracas competidoras é reduzida em áreas do recife onde existe a espécie competitivamente dominante. As espécies estudadas por esse autor diferiram também quanto a habilidade de explorar espaço livre pela diferença do número de novos pólipos por replicação. Essa diferença na taxa de replicação em adição com o comportamento de dominância competitiva pode permitir à espécies clones de dominantes monopolizar espaço e excluir colônias competitivamente inferiores.

A menor taxa de crescimento de *P. variabilis* e sua fraca capacidade competitiva frente aos outros zoantídeos confirmam a hipótese de exclusão competitiva dessa espécie por *Z. sociatus* e *P. caribaeorum* em áreas dominadas pelas últimas. *P. variabilis* ocorre na região de mesolitoral médio (aqui chamada de Zona de *Protopalythoa*), onde há pouca abundância das outras duas espécies. Essa zona apresenta grande densidade algal e bancos de areia, não favorecendo o crescimento de colônias de *P. caribaeorum* e *Z. sociatus*. Assim, embora *P. variabilis* seja um fraco competidor frente às outras duas espécies de zoantídeos, apresenta grande capacidade de colonização em ambientes desfavoráveis para *P. caribaeorum* e *Z. sociatus*. Já na zona onde há maior abundância de *P. caribaeorum* e *Z. sociatus*, essa espécie ocorre em baixa abundância. Esses dados sustentam a hipótese de que exclusão competitiva também é um fator que afeta na distribuição espacial das espécies de zoantídeos na área de estudo. Se colônias da Zona de interação forem transplantadas para outra zona, provavelmente as interações seriam afetadas.

Alino *et al.* (1992) verificou que as relações competitivas entre espécies de corais podem ser modificadas por fatores ambientais. Esse autor transplantou

colônias de espécies competidoras para outros locais do recife os quais tinham características diferentes do local de origem e viu que o comportamento competitivo dessas espécies mudou, com espécies dominantes tornando-se subordinadas e vice-versa. Assim, padrões ambientais parecem influenciar no comportamento competitivo e sobrevivência de espécies de corais.

A ausência de competição intraespecífica revela que essas espécies têm a capacidade de reconhecer membros da mesma espécie, sem agredí-las para ganhar espaço. Segundo Osman (1977) espécies podem não somente competir por espaço com outros indivíduos ou colônias de outras espécies, mas também com a mesma espécie, porém, organismos coloniais, os quais normalmente crescem sobre outras espécies, têm uma variedade de mecanismos que previnem a sobreposição de uma colônia da mesma espécie, embora facilmente consigam crescer sobre outras.

Existem controvérsias acerca dos impactos do comportamento competitivo na estrutura da comunidade de coral (Connell, 1978). Além disso há dificuldades para a quantificação das respostas geradas por encontros entre organismos dominantes e a identificação do mecanismo usado para agir contra seu efeito deletério (Rossi & Snyder, 2001). Somente estudos a longo prazo podem ajudar a explicar o comportamento competitivo e suas conseqüências na estrutura da comunidade.

Resultados sobre competição nem sempre são visíveis e mesmo quando eles estão visíveis, eles podem depender da combinação de fatores como espécies competindo e meio ambiente (Rinkevich & Sakai, 2001).

4.3 Interações com outros organismos

As macroalgas são fortes competidoras com zoantídeos, fato esse comprovado pela correlação negativa entre a abundância de macroalgas e a abundância de zoantídeos. Estudos sobre as interações entre zoantídeos e algas são inexistentes.

Segundo Tanner (1995), as macroalgas são um dos maiores componentes de muitas comunidades recifais e são potenciais competidoras com corais. A correlação negativa entre a cobertura algal e a cobertura de zoantídeos revela que as algas têm maior potencial competitivo, inibindo o crescimento desses cnidários sésseis.

Birrell (2005) mostrou que a cobertura de espécies de corais pode ser retardada em locais dominados por algas, através da redução e mesmo inibição da colonização e estabelecimento de corais. Kinzie (1973) mostrou que o crescimento algal pode ser um fator limitante na distribuição de gorgônias.

Bastidas & Bone (1996) verificaram uma mortalidade das colônias de *Palythoa caribaeorum* devido a presença das algas *Caulerpa racemosa* e *Halimeda opuntia*. Enquanto Karlson (1983) viu que *Zoanthus sociatus* crescia onde não havia a presença de macroalgas.

River & Edmunds (2001) verificaram o crescimento mais lento de corais expostos a *Sargassum* com 80% da redução do crescimento.

Nugues *et al.* (2004b) constataram que o contato físico entre algas e corais podem desencadear uma doença virulenta em corais o que causa mortalidade dos mesmos. As algas podem funcionar como um reservatório de patógenos que podem causar doenças em corais.

Embora não se tenha observado no presente trabalho, Jompa & McCook (2002) verificaram que algas podem não somente bloquear a luz nos corais mais também crescer sobre eles causando mortalidade ou inibindo seu crescimento.

Embora não tenha sido observado para zoantídeos, Nugues *et al.* (2004a) comenta que os corais também se defendem contra o efeito de algas por uma série de mecanismos, e encontrou que alguns corais realizam extrusão de seus filamentos mesenteriais sobre a alga *Halimeda opuntia*. Observações no campo desse autor sugerem que corais comumente usam esse mecanismo para causar danos em macroalgas.

Embora as algas sejam conhecidas por inibir e matar várias espécies de corais Diaz-Pulido & McCook (2004) mostraram que algumas espécies de corais impedem a colonização por algas por evitar a fixação de propágulos de *Sargassum* spp. e *Lobophora variegata*.

Uma outra explicação para a exclusão de alguns zoantídeos em áreas com grande densidade algal estaria relacionada à dependência que os zoantídeos têm das zooxantelas, organismos fotossintetizantes que vivem em simbiose em seus tecidos. Assim, o sombreamento gerado pela cobertura algal diminuiria a luminosidade nas colônias afetando a taxa de fotossíntese das zooxantelas e conseqüentemente impedindo o crescimento e reprodução desses cnidários.

Possivelmente *P. variabilis* é menos dependente da luz solar que *Z. sociatus* e *P. caribaeorum*, provavelmente dependendo primeiramente de nutrição heterotrófica. Reimer (1971), estudando o comportamento alimentar de zoantídeos em laboratório, verificou que *Palythoa psammophilia* captura ativamente presas como *Artemia*, enquanto *Zoanthus pacificus* não responde na presença de alimento, revelando que há diferentes necessidades nutricionais entre os zoantídeos e diferentes níveis de dependência de nutrição autotrófica. Outro fator que promoveria a sobrevivência de *P. variabilis* em locais com grande densidade algal, seria o fato de essa espécie apresentar o pólipó alongado comparado à *P. caribaeorum* e *Z. sociatus*, o que facilita o acesso à luz. *P. caribaeorum* e *Z. sociatus*, portanto, tornam-se espécies mais debilitadas e menos competitivas.

O aumento na cobertura algal pode levar a um decréscimo da abundância de espécies de coral por alterar o balanço competitivo entre corais e algas, de qualquer modo, há poucas evidências experimentais diretas de que algas podem competir, diretamente ou indiretamente, além disso, é geralmente assumido que as interações competitivas entre corais e algas são relativamente uniformes, com as algas sendo geralmente os competidores superiores (Jompa & McCook, 2003). Evidências sugerem que diferentes tipos de algas podem ter diferentes efeitos em corais, e muitas dessas variações podem ser relatadas como propriedades de cada alga, incluindo física (tamanho, estrutura, forma de crescimento), biológica (mecanismos sexual ou vegetativo) e mesmo química (metabólitos secundários ou alelopáticos) (Jompa & McCook, 2003).

Com relação à competição com outros organismos no local de estudo, poucos dados foram levantados à respeito. Entretanto, é comum a relação entre corais e outros organismos. Por exemplo, Cox (1986) verificou que a predação por peixes diminui o crescimento de corais, embora Miller & Hay (1998) tenham demonstrado que alguns peixes podem beneficiar corais, consumindo algas competidoras. Outros autores verificaram relações entre zoantídeos e alguns invertebrados como planárias (Suchanek & Green, 1981), peixes e ouriços (Sebens, 1982), além da fauna associada à colônias de zoantídeos (Perez *et al.*, 2005). A evidência da competição com outros animais requer uma manipulação experimental entre os organismos para demonstrar que a abundância de um competidor é diretamente inibida pelo outro competidor.

Esse capítulo revelou algumas estratégias competitivas entre zoantídeos e entre eles e macroalgas. Entretanto, essa relação entre zoantídeos e outros organismos, ainda é pouco conhecida. As conseqüências de tais interações necessitam ser melhor estudadas.

5. CONCLUSÕES

1. A taxa de crescimento foi diferente para as três espécies de zoantídeos;
2. *Palythoa caribaeorum* e *Zoanthus sociatus* apresentaram taxa de crescimento maior que *Protopalythoa variabilis* ;
3. *Protopalythoa variabilis* teve a menor taxa de crescimento dentre os zoantídeos;
4. *P. caribaeorum* usou uma estratégia de recolonização diferente das demais espécies, com crescimento inicial mais rápido; enquanto *P. variabilis* e *Z. sociatus* apresentaram crescimento linear ao longo do tempo.
5. As margens de contato entre as espécies permaneceram inalteradas ao longo do tempo, com parada do crescimento;
6. *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* não apresentaram qualquer comportamento agressivo quando em contato;
7. *P. variabilis* não apresentou resistência ao crescimento de *P. caribaeorum* e *Z. sociatus* entre os espaços dos pólipos muitas vezes matando-os;
8. A taxa de crescimento, a abundância e o tamanho do pólipos não tiveram influência na capacidade competitiva das espécies de zoantídeos;
9. As algas são fortes competidoras por espaço com zoantídeos e tendem a excluí-los zoantídeos de sua área de abrangência.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A distribuição de zoantídeos parece ser afetada por fatores ambientais diversos e sua capacidade de colonizar determinados tipos de ambientes demonstra a plasticidade de estratégias que esses animais desenvolveram ao longo de sua história evolutiva.

A coexistência entre os zoantídeos revela a capacidade de sobrevivência frente à competição por recursos limitados, levando as espécies a um sucesso na colonização e estabelecimento em ambientes entremarés. A estratégia usada pelas espécies de zoantídeos permite a coexistência entre elas de maneira a manter o equilíbrio na utilização de espaço. Interações com outras espécies também são importantes na estrutura da comunidade.

O conhecimento sobre a ecologia de zoantídeos ainda é restrito a poucas espécies, sendo necessários estudos posteriores para o entendimento da dinâmica e do comportamento competitivo desses animais.

O conhecimento sobre esses animais torna-se promissor para futuros projetos de monitoramento e preservação de ambientes entremarés.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abelson A.; Loya, Y. Interspecific aggression among stony corals in Eilat, Red Sea: a hierarchy source. *Bull. Mar. Sci*, n. 3, v. 65, p. 851-860, 1999.
- Alino, P. M.; Sammarco, P. W.; Coll, J. C. Competitive strategies on soft corals (Coelenterata, Octocorallia). IV. Environmentally induced reversals in competitive superiority. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, n. 81, p. 129-145, 1992.
- Aragão, V. A.; Pitombo, F. B. Padrão de distribuição do macrobentos em dois costões rochosos da ilha da Marambaia (23°04' S e 43°53' O), RJ – Brasil. In VII Congresso Latino Americano sobre Ciências del Mar, Trujillo: Nuevo Norte S. A., v. 01, p. 492-493, 1999.
- Arai, M.N. *A Functional Biology of Scyphozoa*. Chapman and Hall, 316p., New York., 1997.
- Babcock, R. C.; Ryland, J. S. Larval development of a tropical Zoanthid (*Palythoa* sp.). *Inv. Rep.. Develop.*, n. 17, v. 3, p. 229-236, 1990.
- Bak, R. P. M. Coral weight increment *in situ*. A new method to determine coral growth. *Mar. Biol.* n. 20, p. 45-49. 1973.
- Bak, R. P. M.; Termaat, R. M.; Dekker, R. Complexity of coral interactions: Influence of time, location of interaction and epifauna. *Mar. Biol.*, n. 69, p. 215-222, 1982.
- Bastidas, C.; Bone, D. Competitive strategies between *Palythoa caribaeorum* and *Zoanthus sociatus* (Cnidaria:Anthozoa) at a reef flat environment in Venezuela. *Bull. Mar. Sci.*, n. 59, v. 3, p. 543-555, 1996.
- Bayer, F.M. *The Shallow-Water Octocorallia of the West Indian Region*. Martinus Nejhoff, 400p., The Hague, 1961.
- Birrell, C.L.; McCook, J.; Willis, B.L. Effects of algal turfs and sedimentation on coral settlement. *Mar. Pollut. Bull.*, v. 51, p. 408-414, 2005.
- Bradbury, R. H.; Young, P. C. The effects of a major forcing function, wave energy, on a coral reef ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 5, p. 229-241, 1981.
- Brusca, R. C. & Brusca, G. J. *Invertebrados*. Guanabara Koogan, 968p., Rio de Janeiro, 2007.
- Burnett, W. J; Benzie J. A. H.; Beardmore J. A.; Ryland J. S.. Zoanthids (Anthozoa, Hexacorallia) from the Great Barrier Reef and Torres Strait, Australia: systematics, evolution and a key to species. *Coral Reefs*, v. 16, p.55–68, 1997.

- Carleton, J. H.; Sammarco, P. W. Effects of substratum irregularity on success of coral settlement: quantification by comparative geomorphological techniques. *Bull. Mar. Sci.*, n. 40, v. 1, p. 85-98, 1987.
- Castro, C. B.; Echeverría, C. A.; Pires, D. O.; Mascarenhas, B. J. A.; Freitas, S. G. Distribuição de Cnidaria e Echinodermata no infralitoral de costões rochosos de Arraial do Cabo, Rio de Janeiro, Brasil. *Rev. Bras. Biol.*, v. 55, n. 3, p. 471-480, 1995.
- Castro, P. Brachyuran crabs symbiotic with scleractinian corals: A review of their Biology. *Micronesia*, v. 12, p. 99-110, 1976.
- Chadwick, N. E. Spatial distribution and the effects of competition on some temperate Scleractinia and corallimorpharia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 70, p. 39-48, 1991.
- Coll, J. C.; Bowden, B. T.; Tapiolas, D. M.; Dunlap, D. W. *In situ* isolation of allelochemicals released from soft corals (Coelenterata:Octocorallia): A totally-submersible sampling approach. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, n. 60, p. 293-305, 1982.
- Coll, J. C.; Brondon, B. F.; Alino, P. M.; Heaton, A.; Köning, G. M. Chemical mediated interactions between marine organisms. *Chem. Scripta*, n. 29, p. 283, 1989.
- Connell, J. H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, v. 199, p. 1302-1310, 1978.
- Connell, J. H.; Hughes, T. P.; Wallace, C. C.; Tanner, J. E.; Harms, K. E.; Kerr, A. M. A long-term study of competition and diversity of corals. *Ecol. Mon.*, n. 74, v. 2, p. 179-210, 2004.
- Connell, J. H. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* n. 3, p. 169-192, 1972.
- Collins, A. G. Phylogeny of medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles. *Jour. Evol. Biol.*, v.15, p. 418-432, 2002.
- Cooke, W. Reproduction, growth, and some tolerances of *Zoanthus pacificus* and *Palythoa vestitus* in Kaneohe, Hawaii. In: Mackie G. O. (ed.): *Coelenterate Ecol. Behav.*, Plenum Press, p. 281-288, Canada, 1976.
- Cornell, H. V.; Karlson, R. H. Coral species richness: ecological versus biogeographical influences. *Coral Reefs*, v. 19, p. 37-49, 2000.

- Costa-Junior, O. S.; Attrill, M. J.; Pedrini, A. J.; De-Paula, J. C. Spatial and seasonal distribution of seaweeds on Coral Reefs from Southern Bahia, Brazil. *Bot. Mar.*, v. 45, p. 346-355, 2002.
- Coutinho, R. Avaliação crítica das causas da zonação dos organismos bentônicos em costões rochosos. *Oecol. Brasil*, v.1, p. 259-271, 1995.
- Coutinho, R. Bentos de Costões Rochosos. In: Pereira, R.C.; Soares-Gomes, A. (eds.). *Biologia Marinha*, Interciência, p. 147-157, Rio de Janeiro, 2002.
- Cox, E. F. The effects of a selective corallivore on growth rates and competition for space between two species of Hawaiian corals. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* v. 101, p. 161-174, 1986.
- Dai, C. Interspecific competition in Taiwanese corals with special reference to interactions between alcyonaceans and scleratinians. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 60, p. 291-297, 1990.
- Dayton, P. K. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Mon.*, n. 4, v. 41, p. 351-389, 1971.
- De Vries, D. J.; Beart, P. M. Fishing for drugs from the sea: status and strategies. *Trends in Pharm. Sci.*, n. 16, p. 275-279, 1995.
- Díaz-Castañeda, V.; Almeda-Jauregui, C. Early benthic organism colonization on a Caribbean coral reef (Barbados, West Indies): a plate experimental approach. *Mar. Ecol.*, v. 20, n. 3-4, p. 197-220, 1999.
- Díaz-Pulido, G.; McCook, L. J. Effects of live coral, epilithic algal communities and substrate type on algal recruitment. *Coral reefs*, v. 23, p. 225-233, 2004.
- Denovaro, R.; Frascchetti, S. Meiofaunal vertical zonation on hard-bottoms: comparison with soft-bottom meiofauna. *Mar. Ecol. –Prog. Ser.*, v. 230, p. 159-169, 2002.
- Doty, M. S. Critical tide factors that are correlated with the vertical distribution of marine algae and other organisms along the Pacific coast. *Ecology*, n. 27, v. 4, p.315-328, 1946.
- Emery, K. O. A simple method of measuring beach profiles. *Limnol. Oceanogr.*, v.6, n.1, p. 90-93, 1961.
- Frank, U.; Brickner, I.; Rinkevich, B.; Loya, Y.; Bak, R. P. M.; Aчитuv, Y.; Ilan, M. Allogeneic and xenogeneic interaction in reef-building corals may induce tissue growth without calcification. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 124, p. 181-188, 1995.

- Franklin-Junior, W.,. Análise da malacofauna associada ao coral hermatípico *Siderastrea stellata* Verrill, 1901 (Cnidaria: Scleractinia) em duas localidades no litoral cearense. Monografia de Graduação. Universidade Federal do Ceará, 70p., 1992.
- Fraschetti, S.; Bianchi, C. N.; Terlizzi, A.; Fanelli, G.; Morri, C.; Boero, F. Spatial variability and human disturbance in shallow subtidal hard bottom assemblages: a regional approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 212, p. 1-12, 2001.
- Garcia, T. M. Macrofauna associada a *Millepora alcicornis* Linnaeus, 1758 (Cnidaria:Hydrozoa) em áreas sob diferentes influências do turismo subaquático na área de proteção ambiental estadual dos recifes de coral (RN). Dissertação de Mestrado. Fortaleza, Universidade Federal do Ceará, 110p., 2006.
- Garson, M. J. Ecological perspective on marine natural product. In: McClintock, J. B.; Baker, B. S. (eds.). *Marine Chemical Ecology*, CRS Press, p. 71-102, 2001.
- Gianuca, N. M. Zonação e produção nas praias arenosas do litoral sul e sudeste de Brasil: Síntese dos conhecimentos. In: I Simpósio de Ecossistemas da costa sul e sudeste brasileiras, v. 01, p. 313-332, 1987.
- Gili, J. M.; Murillo, J.; Ros, J. The distribution pattern of benthic cnidarians in the Western Mediterranean. *Sci. Mar.*, n. 53, v. 1, p. 19-35, 1989.
- Gili, J. M.; Ros, J. D. ; Pagès, F. Types of bottoms and benthic cnidaria from the trawling grounds (Littoral and Bathyal) off Catalonia (NE Spain). *Vie Millieu*, n. 37, v. 2, p. 85-98, 1987.
- Glynn, P. W. Some physical and biological determinants of coral community structure in the Eastern Pacific. *Ecol. Mon.*, n. 46, p. 431-456, 1976.
- Goreau, T. F. The ecology of Jamaican coral reefs I. species composition and zonation. *Ecology*, n. 1, v. 40, p. 67-90, 1959.
- Goreau, T. F.; Goreau, N. I. The ecology of Jamaican coral reefs. II. Goemorphology, zonation, and sedimentary phases. *Bull. of Mar. Sci.*, n. 23, v. 2, p. 399-464, 1973.
- Grosberg, R. K. Intertidal zonation of barnacles: The influence of planktonic zonation of larvae on vertical distribution of adults. *Ecology*, n. 4, v. 63, p. 894-899, 1982.
- Guerrazi, M. C. Estudos Preliminares sobre a estrutura de uma comunidade de costão rochoso, em mesolitoral, num gradiente de salinidade. Anais, I simpósio de Ecossistemas da costa Sul e Sudeste Brasileiras. v. 02, p. 221-232, 1987.

- Haddad Jr., V. F. L.; da Silveira, J. L. C.; Morandini, A.C. A report of 49 cases of cnidarian envenoming from southeastern Brazilian coastal waters. *Toxicon* v. 40, n.10, p. 1445-1450. 2002.
- Harais, L. G.; Irons, K. P. Substrate angle and predation. In: Carnis, J. (ed.). *Artificial Substrates*. Ann. Arbor. Sci., p. 156-161, Michigan, 1982.
- Harper, M. K.; Bugui, T. S.; Copp, B. R.; James, R. B.; Lindsay, B. S.; Richardson, A. D. Introduction to the chemical ecology of marine natural. In: McClintock, J. B.; Baker, B. S. (eds.). *Marine Chemical Ecology*, CRS Press, p. 3-69, 2001.
- Herberts, C. Contribution à l'étude écologique de quelques zoanthaires tempérés et tropicaux. *Mar. Biol.*, v. 13, n. 2, p. 127-136, 1972.
- Higsmith, R. C. Reproduction by fragmentation in corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 7, p. 207-226, 1982.
- Hissa, D. C.; Sombra, R.; Campos, T. M.; Viana, D; Rabelo, E. F. Efeito da temperatura do branqueamento de corais: Avaliação de potenciais bioindicadores do aquecimento global. In: XII Congresso Latino-americano de Ciências do Mar Florianópolis, SC, Livro de resumos, p. 253, 2007.
- Jackson, J. B. C.; Buss, L. Allelopathy and spatial competition among coral reef invertebrates. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, n. 12, v. 72, p. 5160-5163, 1975.
- Jompa, J.; McCook, L. J. Effects of competition and herbivory on interactions between a hard coral and a brown alga. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 271, p. 25-39, 2002.
- Jompa, J.; McCook, L. J. Coral-algal competition: macroalgae with different properties have different effects on corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 258, p. 87-95, 2003.
- Kaplan, R. H. *Southeastern and Caribbean Seashores*. Houghton Mifflin Company, 480p., Boston, 1988.
- Karlson, R. H. Predation and space utilization patterns in a marine epifaunal community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 31, p. 225-239, 1978.
- Karlson, R. H. Alternative competitive strategies in a periodically disturbed habitat. *Bull. Mar. Sci*, n. 30, v. 4, p. 894-900, 1980.
- Karlson, R. H. Disturbance and monopolization of a spatial resource by *Zoanthus sociatus* (Coelenterata, Anthozoa). *Bull. Mar. Sci*, n. 33, v. 1, p. 118-131, 1983
- Karlson, R. H. (a) Growth and survivor of clonal fragments in *Zoanthus solanderi* Lesueur. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 123, p. 31-39, 1988.

- Karlson, R. H. (b) Size-dependent growth in two zoanths species: a contrast in clonal strategies. *Ecology*, n. 69, v. 4, p. 1219-1232, 1988.
- Karlson, R. H.; Hugues, T. P.; Karlson, S. R. Density-dependent dynamics of soft coral aggregations: the significance of clonal growth and form. *Ecology*, v. 77, n. 5, p. 1592-1599, 1996.
- Kinzie, R. A. The zonation of West Indian gorgonians. *Bull. Mar. Sci.*, n. 23, v. 1, p. 93-155, 1973.
- Laborel, J. Les peuplements de madréporaires des cotes tropicales du Brésil. *Annls. Uni. Abidjan*, Ser. E. vol. 2, n. 3, p. 1-261, 1969.
- Lang, J. Interspecific aggression by scleractinian corals. 2. Why the races not only to the swift. *Coral Reefs*, n. 23, v. 2, p. 260-279, 1973.
- Lang, J. C. Biological Zonation at the base of a reef. *Am. Sci.*, n. 62, v.3, p. 272-281, 1974.
- Langmead, O.; Sheppard, C. Coral Reef Community Dynamics and Distrurbance: a simulation model. *Ecol. Mod.*, v. 175, p. 271-290, 2004.
- Larson, K. S.; Larson, R. On the ecology of *Isaurus duchassaingi* (Andres) (Cnidaria:Zoanthidea from South Water cay, Belize. *Smith. Contr. Mar. Sci.*, n. 12, p. 475-488, 1982.
- Leão, Z. M. A. N. Guia para identificação dos corais do Brasil. Univ. Fed. Bahia, Salvador, 57p. 1986.
- Leão, Z. A. M. N. The Coral Reefs of southern Bahia. In: Hetzel, B., Castro, C. B. (eds.). *Corals of southern Bahia*. Nova Fronteira, p. 151-159, Rio de Janeiro, 1994.
- Leão, Z. A. M. N.; Dominguez, J. M. L. Tropical cost of Brasil. *Mar Poll. Bull.*, v. 41, n. 1-6, p. 112-122, 2000.
- Lima-Filho, M. M. Estudo do potencial citotóxico e antimicrobiano de dois antozoários (Cnidaria) dos gêneros *Palythoa* e *Protopalythoa*. Monografia de Graduação, Fortaleza, Universidade Federal do Ceará, 89p., 2004.
- Magalhães, C. A. Partilha de recursos em guilda de gastrópodes predadores em costões rochosos de São Sebastião, SP. Tese de Doutorado, Universidade de Campinas, São Paulo, 142p., 2000.
- Maida, M.; Sammarco, P.W.; Coll, J. C. Effects of soft corals on scleractinian coral recruitment. I. Directional allelopathy and inhibition of settlement. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 121, p. 191-202, 1995.

- Marques, A. C.; Collins, A. G. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Inv. Biol.* v.123, p. 23-42. 2004.
- Matthews-Cascon, H., Lotufo, T. M. C. *Biota Marinha da Costa Oeste do Ceará*. Ministério do Meio Ambiente, 248p., Brasília, 2006.
- Menge, B. A. Specie diversity gradients: sinthesis of the role of predaction, competition and temporal heterogeneity. *Am. Nat.*, n. 110, v. 973, p. 351-369, 1976.
- Mianzan, H. W.; Cornelius, P. F. S. *Cubomedusae and Scyphomedusae of South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden, p. 513-559. 1999.
- Miller, M. W.; Hay, M. E. Effects of fish predation and serweed copetition on the survival and growth of corals. *Oecologia*, v. 113, p. 231-238, 1998.
- Miner, R.W. *Field Book of Seashore Life*, New York: Van Rees Press. 1950.
- MMA (Ministério do Meio Ambiente). *Atlas dos recifes de coral nas unidades de conservação brasileiras*. Prates, A. P. L. (ed.) Dupligráfica, 180p., Brasília, 2003.
- Mokady, O.; Brickner, I. Host-associated speciation in a coral-inhabiting barnacle. *Mol. Biol. Evol.*, v. 18, n. 16, p. 975-981, 2001.
- Mokyeovsky, O. B. Geographical zonation of marine littoral types. *Limnol. Oceanogr.* v. 5, n. 4, p. 389-396, 1960.
- Morais, J. O. Contribuição ao estudo dos “beach rocks” do Nordeste do Brasil. *Trabs. Oceanog. Univ. Fed. Pe.*, v. 9, n. 11, p. 79-94, 1967.
- Morosko, E. M.; Rocha, R. M. Tamanho de clareiras e tempo de recolonização no mediolitoral rochoso. In VII Congresso Latino Americano sobre Ciências del Mar, Trujillo: Nuevo Norte S. A., v. 01, p. 498-499, 1999.
- Muehe, D. Geomorfologia Costeira In: Cunha S. B., Guerra, A. J. T. (eds.). *Geomorfologia: Exercícios, Técnicas e Aplicações*. Bertrand Brasil, 348p., Rio de Janeiro, 2002.
- Muirhead, A.; Ryland, J. S. A review of the genus *Isaurus* Gray, 1828 (Zoanthidea), including new records from Fiji. *J. Nat. Hist.*, v. 19, p. 323-335, 1985.
- Muthiga, N.A.; Szmant, A.M. The effects of salinity stress on the rate of aerobic respiration and photosynthesis in the hermatipic coral *Siderastrea siderea*. *Biol. Bull.*, v. 173, p. 539-551, 1987.
- Nanami, A.; Saito, H.; Akita, T.; Motomatsu, K.; Kuwahara, H. Spatial distribution and assemblages structure of macrobenthic invertebrates in a brackish lake in relation to environmental variables. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, n. 63, p. 167-176, 2005.

- Nugues, M. M. (a); Delvoye, L.; Bak, R. P. M. Coral defense against macroalgae: differential effects of mesenterial filaments on the green alga *Halimeda opuntia*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 278, p. 103-114, 2004.
- Nugues, M. M. (b); Smith, G. W.; Van Hoodonk, R. J.; Seabra, M. I.; Bak, R. P. M. Algal contact as a trigger for coral disease. *Ecol. letters*, v. 7, p. 919-923, 2004.
- Oigman-Pszczol, S. S.; Figueiredo, M. A. de O.; Creed, J. C. Distribution of Benthic Communities on the Tropical Rocky Subtidal of Armacão dos Búzios, Southeastern Brazil. *Mar. Ecol.*, n. 25, v. 3, p. 173-190, 2004.
- Osman, R. W. The establishment and development of a marine epifaunal community. *Ecol. Mon.*, v. 47, p. 37-63, 1977.
- Paula, E. J. Zonação nos costões rochosos: região entremarés. In: Simpósio sobre ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira: síntese dos conhecimentos. Cananéia. São Paulo, Anais...v. 1, p. 266-288, 1987.
- Pech, D.; Condal, A. R.; Bourget, E.; Ardisson, P.L. Abundance estimation of rocky shore Invertebrates at small space scale by high-resolution digital photography and digital image analysis. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol.* v. 299, p.185- 199, 2004.
- Pérez, C. D.; Vila-Nova, D. A.; Santos, A. M. Associated community with the zoanthis *Palythoa caribaeorum* (Duchassaing & Michelotti, 1860) (Cnidaria, Anthozoa) from litoral of Pernambuco, Brazil. *Hydrobiologia*, n. 548, p. 207-215, 2005.
- Porter J. W. Community structure of coral reefs on opposite sides of Panama. *Science*, v. 186, n. 4163, p. 543-545, 1974.
- Pressick, M, L. Zonation of Stony coral of a fringe reef Southeast of Caicos Island, Puerto Rico. *Caribbean J. Sci.*, n. 10, v. 3-4, p. 137-139, 1970.
- Pruves, W. K. *Vida: A ciência da biologia*. Artmed, 1125p., Porto Alegre, 2002.
- Raffaelli, D.; Hawkins, S. *Intertidal Ecology*. Chapman & Hall, 356p., Oxford, 1997.
- Reed, J. K., Mikkelsen, P. M. The molluscan community associated with scleractinian coral *Oculina varicose*. *Bull. Mar. Sci.*, v. 40, n. 1, p. 99-131, 1987.
- Reimer, A. A. Chemical control of feeding behavior and role of glycine in the nutrition of *Zoanthus* (Coelenterata, Zoanthidea). *Comp. Biochem. Physiol.*, v. 39a, p. 743-759, 1971.
- Ricklefs, R. E. *Economia da Natureza*. Guanabara Koogan, 470p., Rio de Janeiro, 1993.

- Rinkevich, B.; Sakai, K. Interspecific interactions among species of the coral genus *Porites* from Okinawa, Japan. *Zoology*, v. 104, p. 91-97, 2001.
- Rinkevich, B. Allorecognition and xenorecognition in reef corals: a decade of interactions. *Hydrobiologia*, v. 530-531, p. 443-450, 2004.
- River, G. F.; Edmunds, P. J. Mechanisms of interaction between macroalgae and scleractinians on a coral reef in Jamaica. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 261, p. 159-172, 2001.
- Romano, S. L. Long-term effects of interspecific aggression on growth of the reef-building corals *Cyphastrea ocellina* (Dana) and *Pocillopora damicornis* (Linnaeus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, vol. 140, p. 135-146, 1990.
- Rossi, S.; Snyder, M. Competition for space among sessile marine invertebrates: change in HSP70 expression in two pacific cnidarians. *Biol. Bull.*, v. 201, p. 385-393, 2001.
- Rohlf, C.; Belém, M. J. C. O gênero *Zoanthus* no Brasil. I. Caracterização e revisão anatômica de *Zoanthus sociatus* (Cnidaria, Zoanthinaria, Zoanthidae). *Iheringia*, n. 177, p. 135-144, 1994.
- Ruppert, E.E, Fox, R.S; Barnes, R. D., *Invertebrate Zoology: A functional evolutionary approach*. Thomson, 963 p., Belmont, 2004.
- Ryland, J. S.; Lancaster, J. E. Revision of methods for separating species of *Protospalythoa* (Hexacorallia:Zoanthidea) in the tropical West Pacific. *Inv. Syst.* v. 17, p. 407-428, 2003.
- Sammarco, P. W.; Coll J. C.; Barre, S. L. Competitive strategies of soft corals (Coelenterate:Octocorallia). II. Variable defensive responses and susceptibility to Scleractinian corals. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.*, v. 91, p. 199-215, 1985.
- Schmidt-Nilsen, K. *Fisiologia Animal: Adaptação e meio Ambiente*. Santos Livraria Editora, 611p., São Paulo, 2002.
- Sebens, K. P. Intertidal distribution of Zoanthids on the Caribbean Coast of Panama: Effects of predation and desiccation. *Bull. Mar. Sci.*, n. 32, v. 1, p. 316-335, 1982.
- Sheppard, C. R. C. Interspecific aggression between reef corals with reference to their distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 1, p. 237-247, 1979.
- Sheppard, C. R. C. Coral cover, zonation and diversity on reef slopes of Chaos Atolls, and population structure of the major species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 2, p. 193-205, 1980.

- Sheppard, C. R. C. Coral populations on reef slopes and their major controls. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 7, p. 83-115, 1982
- Sheppard, C. R. C. Unoccupied substrate in the central Great Barrier Reef: role of coral interactions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 25, p. 259-268, 1985.
- Sinniger, F.; Montoya-Burgos, J. I.; Chevaldonne, P.; Pawlowski, J. Phylogeny of the order Zoantharia (Anthozoa, Hexacorallia) based on the mitochondrial ribosomal genes. *Mar. Biol.*, n. 147, p. 1121–1128, 2005.
- Smith, F. G.W. Atlantic Reef Corals. University of Miami Press, 164 p., Florida, 1971
- Stanley Jr., G.D.. Evolution of modern corals and their early history. *Earth Sci. Rev.*, v. 60, p. 195-225, 2003.
- Suchanek, T. H.; Green, D. J. Inter-specific competition between *Palythoa caribaeorum* and other sessile invertebrates on St. Croix Reefs, U.S. Virgin Islands. *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp.*, v. 2, p. 680-684, 1981
- Soares-Gomes, A.; Paiva, P. C.; Sumida, P. Y. G. Bentos de Sedimentos Não-Consolidados. In: Pereira, R.C.; Soares-Gomes, A. (eds.). *Biologia Marinha, Interciência*, p. 127-146, Rio de Janeiro, 2002.
- Steiner, S. C. C. Species presence and distribution of Scleractinia (Cnidaria:Anthozoa) from South Caicos, Turks and Caicos Islands. *Bull. Mar. Sci.*, n. 3, v. 65, p. 861-867, 1999.
- Suchanek, T. H.; Green, D. J. Inter-specific competition between *Palythoa caribaeorum* and other sessile invertebrates on St. Croix Reefs, U.S. Virgin Islands. *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp.*, v. 2, p. 680-684, 1981
- Tanner, J. E. Competition between scleractinian corals and macroalgae: An experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 190, p. 151-168, 1995.
- Tanner, J. E. The effects of density on the zoanthid *Palythoa caesia*. *J. Anim. Ecol.*, v. 66, p. 793-810, 1997.
- Tkachenko, K. S.; Zhirmunsky, A. V. Distribution of sessile invertebrates in a rocky sublittoral community off Rimsky-Korsakov Islands (Sea of Japan). *Marine Ecology*, v. 23, n. 3, p. 253-267, 2002.
- Van Veghel, M. L. J.; Cleary, D. F. R.; Bak, R. P. M. Intra-specific interactions and competitive ability of the reef-building coral *Montastrea annularis*. *Mar. Sci.*, v. 58, n. 3, p. 792-803, 1996.

Villaça, R. Recifes Biológicos. In: Pereira, R.C.; Soares-Gomes, A.: *Biologia Marinha*, Interciência, p. 229-248, Rio de Janeiro, 2002.

Vincent, A.; Clarke, A. Diversity in the marine environment. *Trends Ecol. Evol.*, v.10, p. 55-56, 1995.