



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Amanda Guilherme da Silva

**Vivendo com o inimigo: competição entre os corais invasores
Tubastraea spp. e a esponja *Desmapsamma anchorata* na Baía de
Ilha Grande, RJ.**

Rio de Janeiro
2014

Amanda Guilherme da Silva

**Vivendo com o inimigo: competição entre os corais invasores *Tubastraea* spp.
e a esponja *Desmapsamma anchorata* na Baía de Ilha Grande, RJ.**



Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientadora: Prof.^a Dra. Beatriz Grosso Fleury

Rio de Janeiro

2014

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

S586

Silva, Amanda Guilherme.

Vivendo com o inimigo: competição entre os corais invasores *Tubastraea spp.* e a esponja *Desmapsamma anchorata* na Baía de Ilha Grande, RJ / Amanda Guilherme Silva. – 2014.
107f. : il.

Orientadora: Beatriz Grosso Fleury.
Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro.
Inclui bibliografia.

1. Corais - Ilha Grande, Baía da (RJ) - Teses. 2. Bioinvasão - Teses.
I. Fleury, Beatriz Grosso. II. Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. III. Título.

CDU 593.6(815.3)

Autorizo para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta dissertação, desde que citada a fonte.

Assinatura

Data

Amanda Guilherme da Silva

Vivendo com o inimigo: competição entre os corais invasores *Tubastraea* spp. e a esponja *Desmapsamma anchorata* na Baía de Ilha Grande, RJ.

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 25 de fevereiro de 2014.

Orientadora:

Prof.^a Dra. Beatriz Grosso Fleury
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Banca Examinadora

Prof.^a Dra. Gisele Lôbo Hajdu
Universidade do Estado do Rio de Janeiro - UERJ

Prof.^a Dra. Andrea de Oliveira Ribeiro Junqueira
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof.^a Dra. Lenize Fernandes Maia
Universidade Federal de Juiz de Fora

Rio de Janeiro

2014

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho ao meu querido e amado pai, Luiz, sei que está muito orgulhoso de mim esteja onde estiver.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer primeiramente a Deus, por ter me dado forças e sempre iluminar meus caminhos, eles não foram nada fáceis.

Agradeço ao meu pai Luiz, por ter estado ao meu lado esses 26 anos, me estimular e sempre confiar na minha capacidade. Saudades eternas.

À minha mãe Cristina, por me dar força, pela amizade, amor, cuidado e carinho.

Ao meu namorado Victor, meu engenheiro biólogo, por acreditar e estar sempre comigo em todos os momentos, obrigada pela paciência, pela compreensão e amor.

À todos da minha família, pela força e amor, mesmo não entendendo o que eu faço.

À minha orientadora, Prof.^a Dra. Beatriz Fleury obrigada pela compreensão, paciência, você foi como uma mãe em muitos momentos. Obrigada também pelo conhecimento transmitido e orientação.

Ao Prof. Dr. Joel Creed, pela colaboração, infraestrutura cedida, sugestões, conselhos e por aceitar ser suplente da banca deste trabalho.

Às minhas amigas de laboratório e pseudo-laboratório, Fabi, Fabrine, Fernanda, Giselle, Juju, Lari Akiko, Lari Marques, Mari, Thaise, Yoyo, obrigada pelo carinho e companheirismo, parceria, pela força, ajudas no campo, revisões, apoio nos momentos difíceis, risadas em momentos felizes... enfim, obrigada por estarem ao meu lado sempre!

Ao Humberto, Marcelo e Piatã, obrigada pela parceria, ajuda, mergulhos, trocas de conhecimento.

Ao Lélis, Igor e Cristiano, pela ajuda nos campos, parceria de trabalhos e ensinamentos e ajuda na estatística.

Ao Dr. Bruno Lages, pelo ensinamento, pela grande força nos campos, ajuda nas implantações e conselhos.

À Prof.^a Dra. Gisele Lobo-Hajdu, por aceitar ser revisora e da banca desta dissertação, pelos conselhos, orientações, ajuda no campo, identificação das esponjas e carinho.

Ao Prof. Eduardo Hajdu e Diana Ugalde, pela ajuda na identificação das esponjas e no campo.

Ao Prof. Timothy Moulton, por auxiliar nos testes de taxa metabólica e ceder os aparelhos utilizados.

Ao Prof. Bruno Rosado, por ajuda e dicas com o programa R.

À Dra. Lenize Maia, por aceitar ser da minha banca examinadora e ajuda nas análises químicas.

À Dra. Andrea Junqueira, por aceitar ser da minha banca examinadora.

À Dra. Joana Mara e seus alunos, pela colaboração e infraestrutura cedida nos estudos químicos.

À Dr^a Simone Oigman por aceitar ser suplente da banca deste trabalho, pelas dicas e conselhos.

Ao Caio, barqueiro, pela ajuda no campo, mergulhos e risadas.

Ao Projeto Coral-Sol e seus funcionários, pela infraestrutura e acolhimento.

A todos os alunos e professores do PPGEE, pelos ensinamentos e troca de conhecimentos.

Ao Henrique e Soninha, da secretaria da pós, pela paciência e ajuda com burocracias.

À CAPES/Ciências do Mar 1137/2010, pelo financiamento deste projeto.

E a todos, que de alguma forma participaram e me ajudaram nessa jornada.

Obrigada por tudo!

A cura para tudo é sempre água salgada: O suor, as lágrimas ou o mar.

Isak Dinesen

RESUMO

SILVA, Amanda Guilherme. *Vivendo com o inimigo: Competição entre os corais invasores *Tubastraea* spp. e a esponja *Desmapsamma anchorata* na Baía de Ilha Grande, RJ. 2014. 107f.: il. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2014.*

Espécies invasoras têm transformado muitos ecossistemas através de mudanças na estrutura das comunidades, cadeia trófica, ciclagem de nutrientes e sedimentação. A competição interespecífica ocorre frequentemente entre espécies nativas e introduzidas, e constitui um processo determinante na eficiência da invasão. Essa competição pode acarretar em alterações no papel das espécies dentro da comunidade e alterar os processos ecossistêmicos. Os corais *Tubastraea coccinea* e *T. tagusensis* invadiram o Brasil na década de 80, e são favorecidos pela carência de predadores na biota local, sendo a esponja *Desmapsamma anchorata* o único organismo identificado como inibidor do crescimento e desenvolvimento desses corais. O presente estudo tem como objetivo: 1) Quantificar e classificar em cinco categorias de interação: sobrecrecimento, contorno, contato periférico, encontro com até cinco cm de distância e encontro de cinco até dez cm de distância entre as esponjas e *Tubastraea* spp. na Baía de Ilha Grande, temporalmente; 2) Descrever os mecanismos utilizados na competição entre a esponja *D. anchorata* e os corais *Tubastraea* (físicos ou químicos?); 3) Descrever a dinâmica do crescimento da esponja *D. anchorata* com relação a fatores abióticos. Foram encontradas 37 espécies de esponjas interagindo com *Tubastraea* spp, sendo que apenas 12 dessas espécies interagiram mais de 10 % no total de interações. O contato periférico e a interação de até 5 cm de distância foram os tipos de interação mais encontrados. *D. anchorata* foi a esponja que mais teve o contato de sobreposição. Não foi observado efeitos significativos dos extratos de *Tubastraea* spp. sobre *D. anchorata* e nem dos extratos de *D. anchorata* sobre o metabolismo dos corais. A sobreposição foi a principal ferramenta utilizada na defesa contra o competidor, enquanto que os corais *Tubastraea* spp. utilizaram defesa física e provavelmente química. *D. anchorata* não apresentou relação entre seu crescimento e os fatores abióticos medidos e mostrou crescimento em taxas diferentes durante os meses analisados, com um pico no mês de setembro diminuindo até a sua morte, no mês de dezembro. No caso da competição entre os invasores *Tubastraea* spp. e a esponja *D. anchorata*, a hipótese de controle biótico não pode ser levada em consideração, já que os corais *Tubastraea* spp. têm demonstrado capacidade de se expandir e colonizar novos locais muito rapidamente. Porém, como observado no presente estudo, e em outros trabalhos, pontualmente a esponja vence na competição com os corais invasores.

Palavras-chave: Competição. Bioinvasão. *Tubastraea* spp. *Desmapsamma anchorata*.

ABSTRACT

SILVA, Amanda Guilherme. *Living with the enemy: Competition between corals invaders *Tubastraea* spp. and sponge *Desmapsamma anchorata* in Ilha Grande Bay.* 2014. 107f.: il. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Evolução – Instituto de Biologia Roberto Acantara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2014.

Invasive species have transformed many ecosystems through changes in community structure, food chain, nutrient cycling and sedimentation. The interspecific competition often occurs between native and introduced species, and is a key process in the efficiency of invasion. This competition may result in changes in the role of species within the community and change ecosystem processes. The corals *Tubastraea tagusensis* and *Tubastraea coccinea* invaded Brazil in the 80s, and are favored by the lack of predators in the local biota, with a sponge *Desmapsamma anchorata* the only organism identified as an inhibitor of the growth and development of these corals. The objectives of this study is: 1) quantify and classify five categories of interaction: overgrowth, contour, peripheral contact, interactions with up to 5cm, and 5 to 10cm distance between sponges and *Tubastraea* spp. in the Ilha Grande Bay, 2) Describe the mechanisms used in the competition between the sponge *D. anchorata* and *Tubastraea* corals (physical or chemical?) 3) Describe the dynamic growth of the sponge *D. anchorata* in relation to abiotic factors. Were found 37 sponge species interacting with *Tubastraea* spp., and only 12 of those species interact more than 10% of the total interactions were observed. The peripheral contact and interaction of up to 5 cm were the most commonly found types of interaction. *D. anchorata* was a sponge that had more overlap contact. It was not observed significant effects of *Tubastraea* spp. extracts on *D. anchorata* and also not in extracts of *D. anchorata* on the metabolism of corals. The overlap was the main mechanism used in defense against the invasive coral, while *Tubastraea* spp. used physical and probably chemical defense. *D. anchorata* showed no relationship between growth and abiotic factors and showed growth at different rates during different months, with a peak in September decreasing until his death in December. In the case of competition between invasive *Tubastraea* spp. and the sponge *D. anchorata*, the hypothesis of biotic control cannot be taken into consideration, because the corals *Tubastraea* spp. have demonstrated ability to expand and colonize new sites very quickly. However, as observed in this study and other studies, the sponge wins the competition with the invaders corals.

Keywords: Competition. Bioinvasion. *Tubastraea* spp. *Desmapsamma anchorata*.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	Os corais invasores <i>Tubastraea</i> spp. Lesson, 1829.....	18
Figura 2 –	A esponja <i>Desmapsamma anchorata</i> Carter, 1882.....	20
Figura 3 –	Mapa da área de estudo.....	23
Figura 4 –	Placa do experimento de crescimento com <i>Desmapsamma anchorata</i> , Carter, 1882.....	28
Figura 5 –	Bloco do experimento com armadilha de sedimento.....	28
Figura 6 –	Área da esponja <i>Desmapsamma anchorata</i> Carter, 1882 calculada pelo programa CPCe 4.0.....	29
Figura 7 –	Crescimento em volume de <i>Desmapsamma anchorata</i> Carter, 1882 (\pm erro padrão).....	31
Figura 8 –	Taxa de crescimento de <i>Desmapsamma anchorata</i> Carter, 1882.....	32
Figura 9 –	Cinco categorias de interação entre espécies de esponjas e <i>Tubastraea</i> spp. Lesson, 1829.....	41
Figura 10 –	Número de espécies para cada tipo de interação espécies de <i>Tubastraea</i> spp. Lesson, 1829 no verão e inverno.....	44
Figura 11 –	Percentual de interações entre os poríferos e <i>Tubastraea</i> spp... ..	46
Figura 12 –	Placa experimento de alelopatia com os géis de controle e tratamento (extrato de <i>Tubastraea</i> spp. Lesson, 1829).....	60
Figura 13 –	Exemplo de placa com grade de 100 subquadrados para cálculo da área da esponja <i>Desmapsamma anchorata</i> Carter,1882.....	61
Figura 14 –	Réplicas do bioensaio de taxa metabólica de <i>Tubastraea tagusensis</i> Wells, 1982.....	62
Figura 15 –	Crescimento em porcentagem de <i>Desmapsamma anchorata</i> Carter, 1882.....	65
Figura 16 –	Taxa metabólica nos diferentes tratamentos (extrato de <i>Tubastraea</i> spp. Lesson, 1829, controle de artefato e controle) em mg/h/g.....	66
Figura 17 –	Placas do experimento de interação biológica.....	73

Figura 18 – Exemplo de placa tratamento com as medidas da área parcial de <i>Desmapsamma anchorata</i> Carter, 1882 com o auxílio do software <i>Coral Point Count</i> com extensão Excel.....	74
Figura 19 – Detalhe de um aquário mostrando <i>Desmapsamma anchorata</i> Carter, 1882 em interação com <i>Tubastraea coccinea</i> Lesson, 1829.....	75
Figura 20 – Análise circular do crescimento de <i>Desmapsamma anchorata</i> Carter, 1882 em diferentes ângulos, quando em contato com <i>Tubastraea coccinea</i> Lesson, 1829.....	77
Figura 21 – Análise circular do crescimento de <i>Desmapsamma anchorata</i> Carter, 1882 em diferentes ângulos, quando em contato com <i>Tubastraea tagusensis</i> Wells, 1982.....	77
Figura 22 – Corte transversal dos corais <i>Tubastraea</i> spp. Lesson, 1829 sobrepostos pela esponja <i>Desmapsamma anchorata</i> Carter, 1882.....	78
Figura 23 – Detalhe das respostas de <i>Tubastraea</i> spp. Lesson, 1829 ao competidor <i>Desmapsamma anchorata</i> Carter, 1882.....	79
Figura 24 – Resposta da esponja <i>Desmapsamma anchorata</i> Carter, 1882 ao competidor <i>Tubastraea coccinea</i> Lesson, 1829 projetando parte do tecido.....	79

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Dados abióticos observados ao longo dos sete meses de estudo no Abraãozinho.....	32
Tabela 2 – Lista de espécies de esponjas que tiveram um número de interações maior que 10% do total.....	43

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO GERAL.....	13
1	DINÂMICA DE CRESCIMENTO DA ESPONJA <i>DESMAPSAMMA ANCHORATA</i> CARTER, 1882, NA ILHA GRANDE, RJ.....	24
1.1	Introdução.....	24
1.2	Objetivo.....	26
1.3	Hipótese.....	27
1.4	Material e métodos.....	27
1.4.1	<u>Análise dos dados</u>.....	29
1.4.1.1	Volume.....	29
1.4.1.2	Taxa de crescimento.....	29
1.4.1.3	Sedimentação.....	30
1.4.1.4	Volume x Fatores abióticos.....	30
1.5	Resultados.....	31
1.6	Discussão.....	33
1.7	Conclusão.....	36
2	COMPETIÇÃO ESPACIAL ENTRE OS CORAIS INVASORES <i>TUBASTRAEA</i> SPP. E PORIFERAS NA REGIÃO DA BAÍA DE ILHA GRANDE.....	37
2.1	Introdução.....	37
2.2	Objetivo.....	38
2.3	Hipóteses.....	39
2.4	Material e métodos.....	39
2.4.1	<u>Análise dos dados</u>.....	42
2.5	Resultados.....	42
2.6	Discussão.....	52
2.7	Conclusão.....	55
3	AVALIAÇÃO DO USO DE DEFESAS QUÍMICAS NA COMPETIÇÃO ENTRE OS CORAIS INVASORES <i>TUBASTRAEA</i> SPP. E A ESPONJA <i>DESMAPSAMMA ANCHORATA</i>.....	56
3.1	Introdução.....	56
3.2	Objetivo.....	58

3.3	Hipótese	58
3.4	Material e métodos	58
3.4.1	<u>Coleta do material e extração</u>	58
3.4.2	<u>Bioensaio de alelopatia</u>	59
3.4.3	<u>Análise dos dados</u>	61
3.4.4	<u>Bioensaio de variação da taxa metabólica</u>	61
3.4.5	<u>Análise dos dados</u>	63
3.5	Resultados	64
3.5.1	<u>Bioensaio de alelopatia</u>	64
3.5.2	<u>Bioensaio de variação da taxa metabólica</u>	65
3.6	Discussão	66
3.7	Conclusão	69
4	AVALIAÇÃO EXPERIMENTAL DA COMPETIÇÃO ENTRE OS CORAIS TUBASTREA SPP. E A ESPONJA DESMAPSAMMA ANCHORATA	70
4.1	Introdução	70
4.2	Objetivo	72
4.3	Hipótese	72
4.4	Material e Métodos	72
4.4.1	<u>Experimento de interação biológica <i>in situ</i></u>	72
4.4.2	<u>Ensaio em microcosmo</u>	74
4.4.3	<u>Análise dos dados do experimento de interação</u>	75
4.5	Resultados	76
4.6	Discussão	80
4.7	Conclusão	83
	CONSIDERAÇÕES FINAIS	84
	REFERÊNCIAS	88
	ANEXO A - Resultados dos testes estatísticos do monitoramento da competição espacial entre os corais invasores e poríferas na região da Baía de Ilha Grande	105

INTRODUÇÃO GERAL

Bioinvasão

Uma invasão biológica consiste na chegada de espécies em um novo local onde não existiam historicamente (Vitousek et al. 1997). Essas invasões são reconhecidas como um elemento importante de mudança global, após a observação do sucesso cada vez maior de espécies exóticas em diversas regiões do mundo (Occhipinti-Ambrogi 2007). As mudanças climáticas e outros componentes das mudanças globais, tais como o aumento do depósito de nitrogênio e poluentes, e perturbações do habitat por atividades humanas, podem afetar a distribuição de espécies e a dinâmica de recursos tanto nos ecossistemas terrestres quanto aquáticos e conseqüentemente, pode interagir com as invasões biológicas (Dukes e Mooney 1999; Vitousek et al. 1997).

Espécies invasoras têm transformado muitos ecossistemas através de mudanças nas estruturas das comunidades, nas cadeias tróficas, na ciclagem de nutrientes e sedimentação (Grosholz 2002; Molnar et al. 2008). Além de causar ou contribuir para a extinção de muitas espécies nativas, como no caso de ratos e gatos introduzidos em ilhas, que provocaram a extinção de algumas aves (Blackburn et al. 2004). Além disso, pode causar danos anuais de milhões de dólares, como exemplificado, pela introdução de ervas daninhas que reduzem o rendimento de culturas agrícolas, bem como a introdução de mexilhão zebra em turbinas de hidrelétricas que entope máquinas subaquáticas, entre outros. (Pimentel et al. 2005).

No ambiente marinho, as invasões biológicas podem ocorrer através da água de lastro de navios ou via incrustação em plataformas de petróleo/gás, ou em cascos de embarcações (Carlton 1996). Alguns estudos têm considerado as invasões a partir de diversos pontos de vista, incluindo as características dos invasores (Kolar e Lodge 2001), características da comunidade invadida (Lonsdale 1999), os recursos (Sher e Hyatt 1999) e os inimigos naturais (Keane e Crawley 2002).

A chegada de uma espécie invasora em uma nova região depende de um conjunto de fatores, que incluem a associação inicial do organismo com um vetor de

transporte, sua tolerância às condições ambientais encontradas durante o trânsito, sua sobrevivência ao entrar no novo ecossistema (Ruiz e Carlton 2003), e após a chegada, sua expansão e impacto na região. Shea e Chesson (2002) sugerem que uma das causas do sucesso das espécies invasoras é a ausência de um predador especialista, pois essa espécie não evoluiu em conjunto com as nativas, como sugere a hipótese de inimigos naturais (Hokkanen e Pimentel 1989; Maron e Vilà 2001; Collautti et al. 2004). Outra explicação para tal sucesso foi proposta por Levinton (1995) e Carlton (1996), onde as espécies invasoras, sendo generalistas, podem utilizar todos os recursos disponíveis, enquanto que um especialista terá dificuldade em achar seus recursos.

O uso de defesas químicas também constitui uma característica relevante adicional no sucesso da invasão. Um exemplo são os estudos sobre o octocoral *Chromonephtea brasiliensis*, originário do Indo-Pacífico, que invadiu a região de Arraial do Cabo, e possui substâncias capazes de evitar a predação por peixes generalistas (Fleury et al. 2008). Além disso, também foi detectada necrose no corpo da gorgônia endêmica do Brasil, *Phyllogorgia dilatata*, quando em contato com o octocoral, uma consequência direta de componentes químicos presentes neste alcionáceo (Lages et al. 2006).

Estudos demonstraram que a competição interespecífica ocorre frequentemente entre espécies nativas e introduzidas constitui um processo determinante na eficiência da invasão (Blanchet et al. 2007). Essa competição pode acarretar em alterações do papel das espécies dentro da comunidade e alterar os processos ecossistêmicos (Vitousek 1990), uma vez que algumas espécies invasoras podem provocar a extinção de espécies nativas, e o aumento das introduções pode levar inevitavelmente a novas reduções da biodiversidade global (Lodge 1993). A irrupção recente de peixe-leão (*Pterois volitans*) sobre os recifes de corais do Caribe e Atlântico pode vir a ser uma das invasões marinhas mais prejudiciais já conhecidas. Esses peixes estão atingindo densidades muito mais elevadas do que as relatadas para a sua área nativa, além de terem forte efeito negativo sobre o recrutamento e abundância de uma ampla diversidade de peixes recifais nativos (Albins 2013). Desde o início de 2000, essa espécie tem se expandido rapidamente por todo Atlântico Ocidental, na região tropical e subtropical, e no mar do Caribe (Schofield 2009, 2010).

Estudos recentes sobre espécies marinhas invasoras têm destacado a utilidade de usar essas espécies como organismo modelo (Sax et al. 2007), e, por conseguinte, descrever conceitos que unem os mecanismos da diversificação evolutiva (Vellend et al. 2007). A ausência da coevolução de inimigos especialistas e o consumo preferencial de espécies nativas por generalistas nativos, de forma geral, dão as espécies invasoras uma vantagem competitiva (Keane e Crawley 2002; Shea e Chesson 2002; Siemann e Rogers 2003). Porém, o oposto também já foi observado em alguns casos no Mediterrâneo, por exemplo, o ouriço pastador *Paracentrotus lividus* reduziu a abundância da alga marrom invasora *Sargassum muticum* (Ribera e Boudouresque 1995). Neste caso é possível observar o que prediz a hipótese de resistência biótica, pois as interações com espécies nativas dificultam a sua disseminação (Usher 1988; Ribera e Boudouresque 1995; Maron e Vilà 2001). Outro exemplo é a introdução dos corais invasores *Tubastraea coccinea* e *T. tagusensis* no Brasil, que é favorecida pela carência de predadores na biota local, sendo a esponja *Desmapsamma anchorata* o único organismo identificado como inibidor do crescimento e desenvolvimento desses corais (De Paula 2007; Meurer et al. 2010; Lages et al. 2012; Silva et al. 2013).

Interações competitivas

É bem conhecido que o padrão espacial do uso de recursos afeta criticamente a dinâmica populacional de organismos sésseis, tanto em ambientes terrestres quanto aquáticos (Sandin e McNamara 2012). O espaço em substrato consolidado marinho é um recurso limitante para inúmeros organismos (Jackson 1977; Connell 1978) e é um fator importante que afeta a biodiversidade nestes habitats (Sandin e McNamara 2012). A estrutura da comunidade de organismos sésseis é em grande parte controlada pelo resultado direto da competição por espaço. Fatores que definem os resultados competitivos entre vizinhos são, portanto, fundamentais para previsão de mudanças em larga escala, e alterações na funcionalidade dentro dos ambientes marinhos (Sandin e McNamara 2012).

Para os organismos marinhos bentônicos, a competição por espaço é geralmente muito intensa e a produção de substâncias alelopáticas é um mecanismo

no qual espécies de crescimento lento utilizam para persistir ou deter o assentamento e/ou distribuição de larvas planctônicas de outros organismos (Jackson e Buss 1975; Maida et al. 1995). A alelopatia é uma estratégia competitiva onde há inibição direta de uma espécie por outra usando substâncias tóxicas (Whittaker e Feeny 1971). Desde 1983, Sammarco e colaboradores relataram o uso de defesa química de corais moles (*Lobophytum pauciflorum*, *Sinularia pavida* e *Xenia* sp. aff. *danae*) contra corais duros (*Pavona cactus* e *Porites andrewsi*), apresentando uma mortalidade significativa dos corais duros até em situações sem contato, mostrando a eficiência do mecanismo de defesa química. Vários outros trabalhos demonstraram que substâncias alelopáticas podem atuar como agentes contra os organismos vizinhos (Sammarco et al. 1983, 1985; Coll 1992). Outro exemplo de defesa química foi relatado a partir de alguns experimentos envolvendo espécies de alcionáceos da família Nephtheidae (*Nephthea brassica* e *Capnella lacertiliensis*), em competição com alguns corais escleractínios, onde foi constatada uma liberação de toxinas na água do mar por essas espécies (Sammarco et al. 1985).

Diversos modelos vêm sendo elaborados na tentativa de explicar o padrão de variação e abundância dos metabólitos secundários. Tais modelos buscam fundamentos nas relações ecológicas, nos mecanismos fisiológicos ou ainda em razões evolutivas para explicar esta variabilidade (Cronin 2001; Van Alstyne et al. 2001). O modelo de defesa ótima prediz que as defesas são produzidas de forma proporcional ao risco, e são custosas, assim existe uma relação custo-benefício em produzi-las, em detrimento, por exemplo, de outras atividades como crescimento e reprodução (Rhoades 1979).

Interações muitas vezes envolvem o crescimento excessivo, onde geralmente um organismo cresce sobre outro indivíduo (Stebbing 1973). O sobrecrescimento em geral promove a morte do organismo coberto, embora a recuperação possa ocorrer em alguns casos (Buss e Jackson 1979; Russ 1982). Mecanismos de sobrecrescimento incluem taxas de crescimento diferencial e aleloquímicos (Buss e Jackson 1979). Essa forma de interação competitiva foi observada em briozoários crescendo sobre algas coralíneas (Buss 1980), e também em tunicados sobre briozoários (Edwards e Schreiber 2011) em sistemas de costão rochoso.

Jackson e Buss (1975), Suchanek et al. (1983) e Aerts e van Soest (1997) sugerem que estes mecanismos são geralmente bem desenvolvidos em esponjas

que lhes permitem superar corais competindo por espaço. Outras interações incluem situações de impasse (Aerts 2000), onde o crescimento de ambos os organismos cessa no limite de contato, e o crescimento entrelaçado que pode beneficiar ambas as espécies, aumentando o apoio e a defesa contra predadores (por exemplo, Wulff 1997; Calcinaï et al. 2004). Wulff (1997) estudou três espécies de esponjas que utilizam o crescimento entrelaçado (*Iotrochota birotulata*, *Amphimedon rubens*, e *Aplysina fulva*), o que permite a elas aumentar sua sobrevivência aos perigos diferentemente de quando estão crescendo sozinhas.

Corais frequentemente entram em contato com esponjas (Aerts e van Soest 1997). Em comunidades marinhas, as esponjas desempenham um papel importante na competição por espaço (Suchanek et al. 1983; Bell 2008), pois esponjas não possuem órgãos especiais competitivos como filamentos mesentéricos e comportamento associado. Elas são conhecidas por usar suas substâncias tóxicas em interação com outros organismos bentônicos para ganhar ativamente na competição e manter as suas posições sobre os substratos (ex: Chaves-Fonnegra et al. 2008), ou também por utilizar estratégias de sobrecrecimento contra seus competidores (McLean e Yoshida 2008). Encontros entre esponjas e corais costumam resultar em danos ao coral (Jackson e Buss 1975; Suchanek et al. 1983; Sullivan et al. 1983), mesmo em situações de não contato (Porter e Targett 1988). Sendo assim, algumas espécies de esponjas são capazes de ocupar vastas áreas de recife à custa de corais (Vicente 1978; Rützler e Muzik 1993).

Trabalhos que enfocam interações competitivas entre esponjas e corais são melhores difundidos em ambientes recifais (Suchanek et al. 1983; Porter e Targett 1988; Vicente 1990; Aerts e van Soest 1997; Aerts 2000; De Voogd et al 2004), do que em costões rochosos (Bell e Barnes 2003). Além disso, pesquisas que relatam interações entre populações de espécies nativas e invasoras no Brasil são escassas e necessárias (Lages et al. 2011, 2012), uma vez que os resultados podem auxiliar no prognóstico dos efeitos da bioinvasão sobre a redução da biodiversidade, ajudar a entender a dinâmica entre populações, e contribuir para a aplicabilidade dos conhecimentos de estudos integrados em comunidades marinhas de sistemas tropicais.

Corais *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829 e *Tubastraea tagusensis* Wells, 1982

Tubastraea coccinea e *T. tagusensis* (Figura 1a, b) são cnidários antozoários da família Dendrophyllidae, e são os primeiros corais escleractíneos a invadir o Atlântico Sul (De Paula 2002). Foram introduzidas no Brasil provavelmente na década de 1980, quando as primeiras observações foram feitas em uma plataforma de petróleo *offshore* em operação na Bacia de Campos, região norte do Estado do Rio de Janeiro (Castro e Pires 2001). Desde a década de 1990, as mesmas espécies foram observadas nos costões rochosos da Baía da Ilha Grande (De Paula e Creed 2004, 2005) e sua expansão vem sendo relatada em diferentes regiões do Brasil (Silva et al. *aceito*). *Tubastraea coccinea* foi encontrado nos costões rochosos de Arraial do Cabo, (RJ) (Ferreira 2003), juntamente com *T. tagusensis* em monobóias depositadas no Porto de Arraial do Cabo (Mizrahi 2008). Além desses locais, ainda no Estado do Rio de Janeiro, os corais foram encontrados no Arquipélago de Cagarras (*T. tagusensis*, De Paula 2002; De Paula 2007) e em Armação de Búzios (*T. coccinea*, Mantelatto 2012). No litoral brasileiro foram encontrados, no naufrágio Victory, no Espírito Santo (*T. coccinea*); na Baía de Todos os Santos e no naufrágio Cavo Artemidi, na Bahia (*T. tagusensis*, Menezes 2010) (Silva et al. 2011); e no Estado de São Paulo, onde as duas espécies foram encontradas concomitantemente, em 2008, em costões rochosos de Ilhabela (Mantelatto et al. 2011) e no Arquipélago de Alcatrazes (Mantelatto 2012; Silva 2012).

Figura 1 - Os corais invasores *Tubastraea* spp. Lesson, 1829



Legenda: (a) - *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829; (b) - *Tubastraea tagusensis* Wells, 1982.
Foto: Larissa Marques, 2013.

Tubastraea coccinea é considerada uma espécie cosmopolita sendo encontrada nos oceanos Pacífico, Atlântico e Índico (Silva 2012). Essa espécie tem sido relatada como invasora desde 1943 em Porto Rico. (De Paula e Creed 2004; Sammarco et al. 2010; Silva et al. 2011). Já *T. tagusensis* é encontrada no Arquipélago de Galápagos, Palau e Kuwait (De Paula 2007) sendo registrado como espécie exótica apenas na costa brasileira (De Paula e Creed 2004). As principais diferenças entre as duas espécies estão na coloração do cenossarco, onde em *T. coccinea* é vermelho-alaranjado e em *T. tagusensis* é amarelado; e nos coralitos, que são mais espaçados e projetados no *T. tagusensis* (cerca de 5-35 mm sobre o cenósteo) do que em *T. coccinea* (cerca de 2-13 mm sobre o cenósteo) (De Paula 2007).

Os corais *Tubastraea* caracterizam-se por serem azooxantelados e ahermatípicos, já que não possuem associação com microalgas simbiotes, e não são considerados construtores de recifes. Por essa razão esses corais podem ser encontrados com frequência em locais sombreados como grutas, cavernas e embaixo de matações (De Paula e Creed 2005). Além disso, ambas as espécies se mostraram amplamente tolerantes à temperatura e dessecação, favorecendo-os no recrutamento e sobrevivência em águas rasas (De Paula e Creed 2005).

Esses organismos não possuem seletividade forte por substratos específicos (Creed e De Paula 2007), são espécies engenheiras e apresentam características de organismos oportunistas, como a elevada produção de ovócitos, pequena idade reprodutiva, curto tempo de incubação dos embriões e hermafroditismo (De Paula 2007). Por isso, depois de estabelecidas podem tornar-se os organismos bentônicos dominantes (Creed e De Paula 2007), sobrepujando espécies nativas e alterando toda a dinâmica do ecossistema local (Lages et al. 2011). Santos e colaboradores (2013) relatam que essas espécies podem causar sérios danos ao coral nativo *Mussismilia hispida* utilizando de mecanismos físicos, como filamentos mesentéricos, causando morte e necrose dos seus tecidos.

Estas espécies são capazes de evitar predadores (Moreira e Creed 2012), através da produção de defesas químicas contra de peixes nativos, e causando mudanças nos padrões de assentamento e colonização de organismos nativos (Lages et al. 2010, 2011). Estudos realizados no oceano Pacífico têm encontrado metabólitos bioativos produzidos por espécies de *Tubastraea* (*T. aurea*, *T. coccinea* e *T. faulkneri*) com ação citotóxica (Guella et al. 1988), na antipredação (Fusetani et

al. 1986) e na competição por espaço (Koh e Sweatman 2000). Modelos de previsão da distribuição de *Tubastraea* spp. na costa brasileira sugerem que as condições ambientais adequadas para os corais invasores ocorrerem na maior parte do nosso litoral, onde estão incluídas a maioria de áreas marinhas protegidas do Brasil (Riul et al. 2013). Silva e colaboradores (2011) já demonstraram que os invasores *Tubastraea* invadiram a região da Estação Ecológica de Tamoios (Área de Proteção Marinha) situada no sul do estado do Rio de Janeiro e estão expandindo sua abundância e invadindo novas áreas no local.

Esponja *Desmapsamma anchorata* Carter, 1882

Desmapsamma anchorata Carter, 1882 (Figura 2) é uma esponja pertencente à família Desmacididae. O gênero compreende três espécies no mundo, sendo que apenas *D. anchorata* ocorre no Brasil (Hajdu et al. 2011). Essa espécie é restrita principalmente às áreas tropicais e subtropicais do Atlântico (McLean 2006), incluindo Golfo do México, Caribe, Brasil (Hajdu et al. 2011) e África (McLean 2006). Existem também vários registros para os Oceanos Índico e Pacífico, porém carecem de confirmações sobre a sua coespecificidade (Hajdu et al. 2011). No Brasil esta espécie é registrada desde o Rio Grande do Norte até o Rio de Janeiro, incluindo Pernambuco e Bahia (Salvador, Itaparica, Vera Cruz) (Hajdu et al. 2011).

Figura 2 - A esponja *Desmapsamma anchorata* Carter, 1882



Foto: A autora, 2013.

Desmapsamma anchorata tem sido relatada como introduzida no Pacífico Sul em associação com o octocoral *Carijoa riisei*, influenciando o padrão de crescimento do coral, com relação ao comprimento dos pólipos, densidade e arranjo (Calcinai et al. 2004). Estas evidências sugerem uma associação simbiótica, onde um parceiro dá apoio ao outro, dando origem a uma estrutura mais rígida: a esponja cresce verticalmente, evitando a concorrência por espaço. (Calcinai et al. 2004). Essa associação também é observada na região da Baía de Ilha Grande.

A coloração da esponja *D. anchorata* é rosa pálido no exterior e vermelho alaranjado em seu interior, com pequenas variações sazonais que podem ser atribuídas a mudanças na química da água (Zea 1987). Esta espécie pode ter uma forma ramosa com ramos cilíndricos irregulares (até 6x3 cm) ou ser maciça em cristas (até 40x40 cm), sendo as primeiras características observadas em locais abrigados, enquanto as últimas se observam em ambientes com maior hidrodinamismo (Hajdu et al. 2011). *D. anchorata* ocorre numa ampla variedade de ambientes (baía, lagoas, raízes de mangue, etc), além de ambientes oceânicos (Zea 1987; Vicente 1989). As características ambientais nestes habitats variam de águas superficiais a profundas, e ambientes protegidos a altamente expostos às ondas (McLean 2006).

Desmapsamma anchorata já foi descrita recobrando seus vizinhos através de crescimento excessivo, sendo uma das principais espécies de esponjas epibiontes, inclusive de outras esponjas (Aerts e van Soest 1997). Diaz e Rützler (2001) observaram que o frequente sobrecrescimento de esponja em corais foram maiores para *D. anchorata* em comparação com a esponja ramosa *Aplysina cauliformis* e a esponja em forma de vaso *Callyspongia armigera*. McLean e Yoshika (2007) também observaram a competição de *D. anchorata* sobre *Pseudopterogorgia* spp. (octocoral) por sobrecrescimento direto. Por outro lado, em outra interação, a descoloração observada no tecido do octocoral *Gorgonia ventalina*, adjacente à extremidade crescente dessa mesma esponja indicou a presença de substâncias alelopáticas.

Diversos metabólitos secundários são encontrados em *D. anchorata* e estes possuem uma ampla gama de ações, entre eles substâncias com atividade larvicida (Carballeira e Maldonado 1988), atividades farmacológicas (Atta et al. 1990), toxinas anti-predação (Uriz et al. 1996; Pawlik et al. 2002) e agentes antibacterianos (Carballeira e Shalabi 1994; Osinga et al. 1999; Quijano et al. 1994). Bingham e

Young (1991) propuseram que as substâncias alelopáticas de *D. anchorata* também impedem o assentamento larval de outros invertebrados.

O presente estudo tem como principal objetivo entender a dinâmica da competição entre os corais *Tubastraea* spp. e a esponja *D. anchorata*, por meio de estudos químicos e ecológicos. Para isso, os corais invasores serão utilizados como modelo de estudo de interação entre espécies exóticas e nativas, a fim de prever uma possível aplicação da hipótese de resistência biótica, além de entender a dinâmica de crescimento da esponja *D. anchorata* e buscar resultados para possíveis ações de manejo e gerenciamento ambiental.

Área de estudo

A Baía de Ilha Grande está localizada no sul do Estado do Rio de Janeiro (22°50'-23°20'S, 44°00'-44°45'W) possui grande beleza paisagística, e uma rica fauna e flora, sendo um santuário de biodiversidade singular (*hot-spot*), que se situa entre as cidades do Rio de Janeiro e São Paulo (Creed et al. 2007). O provável enriquecimento de nutrientes pela entrada de Águas Centrais do Atlântico Sul (ACAS) no verão, reconhecida para a região sudeste, tem influência sobre a riqueza, diversidade e abundância dos organismos (Brandini et al. 1997; Pires-Vanin 1993; Soares-Gomes e Pires-Vanin 2003; Creed et al. 2007).

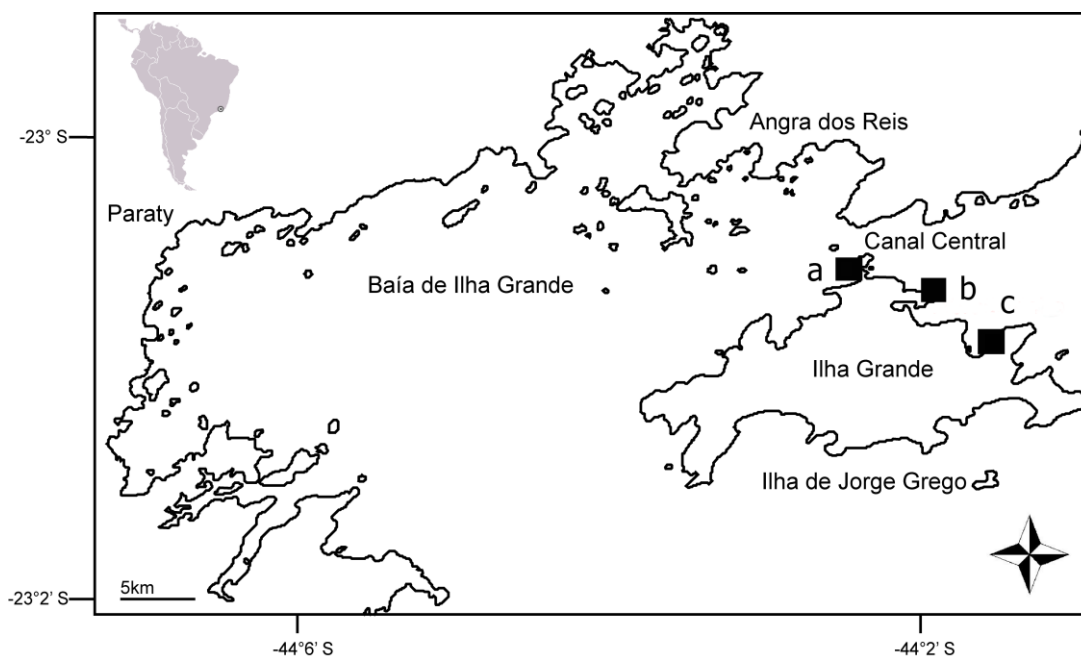
Devido à alta diversidade e riqueza de espécies marinhas, a Baía da Ilha Grande possui o maior número de unidades de conservação do Estado do Rio de Janeiro, embora a presença de um terminal petrolífero no continente, um estaleiro e um terminal de minério produzam um tráfego marítimo considerável com grande risco de impacto para os ecossistemas naturais da região (De Paula e Creed 2005).

A precipitação média é de 2500 mm com uma salinidade de 35-36%. Durante o verão o aumento da temperatura da água é decorrente da entrada de correntes quentes locais para dentro da Baía (Signorini 1980). Consequentemente, a temperatura das águas tropicais da Ilha Grande varia de 21 a 32° C ao longo do ano (De Paula e Creed 2004).

Os experimentos desenvolvidos no presente estudo foram realizados na parte interna da Ilha Grande (Figura 3), voltada para o continente. O monitoramento

referente ao capítulo dois foi realizado em três localidades: Abraãozinho ($23^{\circ}07'06''$ S, $44^{\circ}10'10''$ W); Ponta do Barreto ($23^{\circ}06'08''$ S, $44^{\circ}11'31''$ W); Lagoa Azul ($23^{\circ}05'05''$ S, $44^{\circ}14'33''$ W) e os experimentos referentes aos capítulos um, três e quatro foram realizados no Abraãozinho ($23^{\circ}07'06''$ S, $44^{\circ}10'10''$ W).

Figura 3 - Mapa da área de estudo



Legenda: (a) - Lagoa Azul; (b) – Barreto; (c) - Abraãozinho.

1 DINÂMICA DE CRESCIMENTO DA ESPONJA *DESMAPSAMMA ANCHORATA* CARTER, 1882, NA ILHA GRANDE, RJ

1.1 Introdução

As esponjas formam um grupo bem sucedido nos mares atualmente e sua história geológica é muito antiga. Ao longo de dezenas de milhões de anos, estes organismos foram os principais construtores de recifes, desempenhando papel estrutural essencial, marcadamente associado ao incremento da biodiversidade (Hajdu et al. 2011). Hoje as esponjas são componentes estruturais e funcionais eminentes nos ambientes marinhos. Podem contribuir para a organização e dinâmica da comunidade (Suchanek et al. 1983) através de calcificação, cementação e bioerosão, além de serem capazes de assimilar grãos de areia, conchas, cascas, afetando a disponibilidade de carbonato (Rützler 1970; Wulff 2001).

Esses organismos podem aumentar a biodiversidade, abrigando inúmeras espécies de invertebrados (Ribeiro et al. 2003). Também elevam a produtividade pela reciclagem de nutrientes e servem de alimento para outros organismos (Reiswig 1971; Diaz e Rützler 2001; Wulff 2001). Além de desempenharem um papel importante na competição por espaço (Suchanek et al. 1983).

Esponjas podem afetar a qualidade da água, podendo modificar um grande volume, numa base diária, através de bombeamento (Reiswig 1971). Ainda exalam substâncias bioativas que podem influenciar positiva ou negativamente o crescimento dos corais (McLean 2006). A diversidade metabólica é grande entre esponjas, muitas obtêm a sua alimentação através de fagocitose e pela digestão dos seus simbiontes microbianos (Rützler 1970; Diaz e Rützler 2001). Em geral, esponjas tropicais subsistem em uma dieta de partículas e bacterioplâncton (Reiswig 1971).

As esponjas são capazes de alterar a sua forma e estrutura interna para lidar com alterações ambientais (Garrabou e Zabala 2001). Além disso, são capazes de regenerar e reorganizar funcionalmente seus tecidos depois de dano (por exemplo, Ayling 1983; Hoppe 1988; Turon et al. 1998; Wulff 2006a). As espécies de esponjas

variam em sua capacidade de recuperar de danos, bem como de resistir a eles. Características morfológicas podem ajudar esponjas a resistir a danos ou a colaboração com organismos que têm características de resistência (por exemplo, algas e corais), e capacidade para habitar espaços críticos (Wulff 2006a). Assim, elas estão entre os organismos modulares que podem se recuperar a partir da sua mortalidade parcial (Henry e Hart 2005).

Em geral, a forma de crescimento do esqueleto e sua resistência influenciam a lesão, mas estas características podem também ser moldadas pela necessidade de crescimento sobre os organismos vizinhos, ou pela obtenção de luz para fotossíntese dos simbioses (Wulff 2006a). Da mesma forma, a taxa de crescimento rápido pode acelerar a recuperação, mas também pode ser limitada pelos gastos de energia e materiais para reprodução sexual, construção do esqueleto, e defesas químicas e físicas (Wulff 2006a).

Muitos fatores podem causar variabilidade no crescimento das esponjas tais como idade, dano, condições ambientais (Ayling 1983; Handley et al. 2003). As taxas de crescimento podem depender também de fatores intrínsecos que determinam o tamanho, bem como alocação de energia para atividades metabólicas e reprodução (Sebens 1987). Em geral, um crescimento mais rápido é vantajoso para interações de sobrecrescimento. A temperatura é um fator ambiental positivamente relacionado com o crescimento (Barthel 1986; Garrabou e Zabala 2001; Page et al. 2005; De Caralt et al. 2008), e além desta, a disponibilidade de nutrientes também pode afetar o crescimento (Duckworth e Pomponi 2005).

A dinâmica do crescimento de uma espécie de esponja é o resultado da integração de sua própria história de vida e das suas respostas às mudanças (fatores bióticos e abióticos) do ambiente, envolvendo o crescimento, encolhimento, eventos de fissão e fusão. Dados sobre a dinâmica de crescimento das esponjas são básicos em questões ecológicas e de conservação, como capacidade para colonizar novos substratos, para competir com os vizinhos por espaço, e para persistir no ambiente uma vez instalado (ex. Wulff 2005; De Caralt et al. 2008). Também podem ser interessantes no campo da cultura de esponjas para o fornecimento de biomassa, por exemplo, para produtos naturais marinhos (Faulkner 2000). Estes compostos exibem um elevado potencial farmacológico como agentes antitumorais, agentes antibióticos, agentes anti-inflamatórios, etc (Fenical 1997; Kerr e Kerr 1999).

A esponja *Desmapsamma anchorata* está restrita a áreas tropicais e subtropicais, habitando uma variedade de ambientes (baías, lagoas, raízes de mangue, etc.) (Zea 1987). No Brasil ocupa áreas desde o Rio Grande do Norte até o Rio de Janeiro (Hajdu et al. 2011). Conhecida por ser muito abundante na região da Baía de Ilha Grande (Lages et al. 2011), e de recobrir seus vizinhos competidores, como os corais. É, portanto, uma das principais esponjas epibiontes sobre outros organismos, ocupando grandes áreas com formas variadas, incrustante espessa, lobosa ou ramosa (Hajdu et al. 2011). De acordo com Wulff (2005), *D. anchorata* tem as maiores (mais de duas vezes) taxas de crescimento entre as esponjas estudadas pela autora, sendo considerada a única esponja “praga”. Porém, essa esponja é caracteristicamente uma esponja muito frágil no Caribe, e facilmente fragmentada, com o movimento da água (McLean 2006).

Como a maioria dos organismos modulares, a capacidade das esponjas em se reproduzir, competir, regenerar e sobreviver se deve ao aumento do seu tamanho (Jackson 1977). Assim, a dinâmica de crescimento, que contribui fortemente para o tamanho real das esponjas, torna-se um dos parâmetros mais importantes quando se tenta entender traços da história de vida das esponjas (Garrabou e Zabala 2001).

Pouco tem sido feito para revelar os fatores que afetam o crescimento e a distribuição das esponjas e, conseqüentemente, a importância de seus muitos papéis funcionais não são bem conhecidos (Wulff 2001). As diferentes formas de crescimento (amorfo, ramoso, ereto, ramificado, incrustante e massivo) de *D. anchorata* poderia ser atribuída a diversos fatores, dependendo das condições locais (Zea 1987).

1.2 Objetivo

- Medir o crescimento em volume da esponja *D. anchorata*;
- Avaliar a taxa de crescimento da esponja *D. anchorata*;
- Investigar se o crescimento em volume da esponja *D. anchorata* está relacionado à salinidade, temperatura, transparência da água e/ou à sedimentação.

1.3 Hipótese

- O crescimento em volume de *D. anchorata* aumenta ao longo do ano;
- A taxa de crescimento de *D. anchorata* é constante ao longo do ano;
- O crescimento da esponja *D. anchorata* é influenciado por fatores abióticos;

1.4 Material e Métodos

O experimento compreendeu na utilização de 10 blocos de concreto (10X20X40 cm) distribuídos paralelamente ao costão rochoso do Abraãozinho, na região do infralitoral, entre um e quatro metros de profundidade. Em cada bloco foram colocadas duas placas de acrílico (15x15 cm), totalizando 20 placas. Foram feitos furos nos blocos para que as placas fossem devidamente fixadas com abraçadeiras plásticas, onde se acomodavam as placas orientadas verticalmente. As placas foram perfuradas nas laterais para a sua identificação com lacres numerados e também para sua posterior fixação.

Foram coletadas 20 esponjas e essas foram presas no centro das placas com fios elásticos (Figura 4). Mensalmente, ao longo de sete meses (maio a novembro de 2012), o crescimento das esponjas foi monitorado por fotografia subaquática, através do uso de uma câmera digital Canon Power Shot SD870 is, e visualmente, através da obtenção de medidas de altura dos indivíduos no campo, com a utilização de um paquímetro (maior altura).

Figura 4 - Placa do experimento de crescimento com *Desmapsamma anchorata*, Carter, 1882.

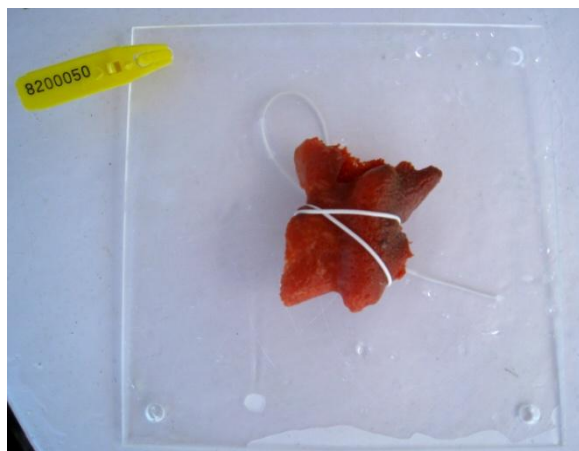


Foto: A autora, 2013.

Para analisar a taxa de sedimentação potencial, em cada bloco foram postos canos de PVC com 4 cm de diâmetro e 25 cm de comprimento tendo uma razão maior que 5, sendo esta considerada a proporção ótima para medição de fluxos verticais em fluídos horizontais com velocidade moderada (Hargrave e Burns 1979) (Figura 5). A taxa de sedimentação potencial representa o fluxo vertical de partículas em direção ao fundo, juntamente com o material vindo de outros locais. Ela é potencial, pois representa um processo em escala de tempo curto, e não implica na sedimentação efetiva, na qual as partículas sedimentares compõem o leito consolidado em escala de tempo maior (Wright e Nittrouer 1995).

Figura 5 - Bloco do experimento com armadilha de sedimento

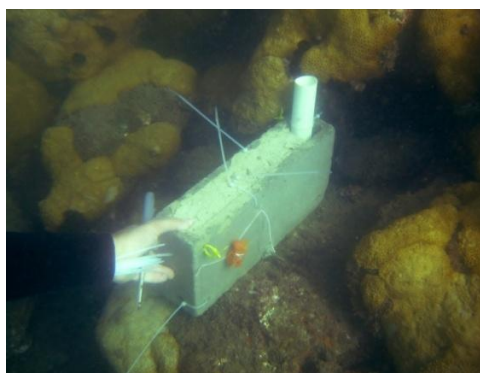


Foto: Bruno Lages, 2012.

Além da sedimentação, eram medidos os seguintes parâmetros abióticos e ambientais: salinidade, através de refratômetro para água salgada w/ATC 300011 (*Sper Scientific*), temperatura superficial da água utilizando termômetro, e

transparência da água, medida através de disco de Secchi (30 cm diâmetro), lançado próximo ao ponto de estudo, sendo aferida a distância entre a superfície da água até o desaparecimento do disco. Os dados abióticos foram coletados mensalmente em conjunto com análises das esponjas.

1.4.1 Análise dos dados

1.4.1.1 Volume

Para quantificar o volume das esponjas, primeiro obteve-se a área do organismo com o auxílio do software *Coral Point Count* com extensão Excel (CPCe 4.0) (Figura 6). Em seguida o valor obtido da área foi multiplicado pelo valor da altura do organismo obtido em campo, obtendo-se o volume aproximado.

Figura 6 - Área da esponja *Desmapsamma anchorata* Carter, 1882 calculada pelo programa CPCe 4.0.

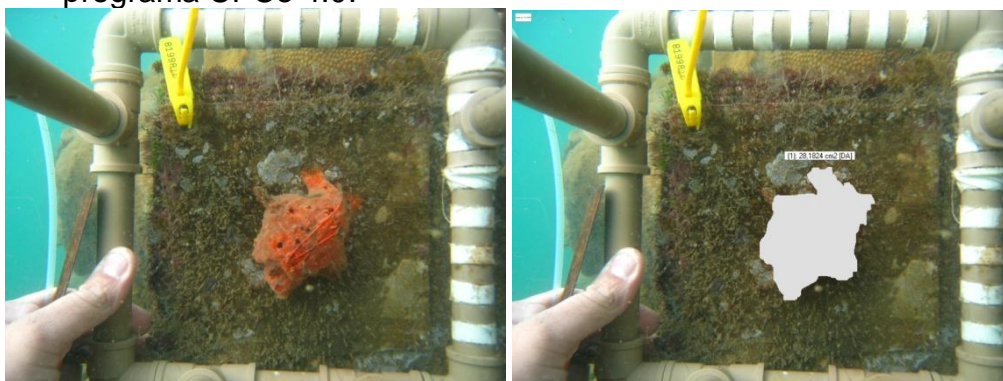


Foto: Victor Tambellini, 2012.

1.4.1.2 Taxa de crescimento

A taxa de crescimento das esponjas foi determinada usando a seguinte equação (Garrabou e Zabala 2001; Koopmans e Wijffels 2008):

$$Tx = \frac{\text{Ln}\left(\frac{V_t}{V_{t-1}}\right)}{Dt} * 30$$

Onde Tx é a taxa de crescimento no tempo t (mês de 30 dias), V_t é o volume no tempo t, V_{t-1} é o volume no tempo t-1 e dt é o número de dias entre as medições de volume entre o tempo t-1 e t.

1.4.1.3 Sedimentação

As amostras levadas para o laboratório foram filtradas em filtros de papel, e posteriormente secas em estufa a 60° C, por aproximadamente 24 horas. Depois foram pesadas em balança analítica (Ohaus AS200).

A taxa de sedimentação potencial Q_t foi então calculada por:

$$Q_t = \frac{M}{t * A}$$

Onde t é o tempo de permanência da armadilha na água em dias, A é a área da boca da armadilha e M é a massa, fornecendo o resultado em quilogramas (Kg) de material sedimentado, por metro quadrado por dia (Schettini e Carvalho 1998). Para relacionar com o volume obtido das esponjas por mês, os dados de sedimentação foram multiplicados por trinta, fornecendo resultados por mês.

1.4.1.4 Volume x Fatores abióticos

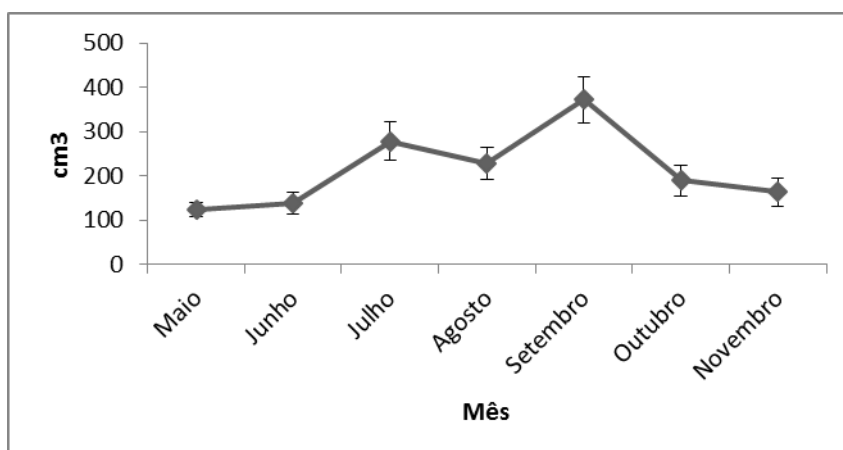
Inicialmente foi realizada uma análise de colinearidade entre os fatores abióticos, onde pode-se observar se alguns dos fatores possuíam forte correlação uma com a outra. Para que excluíssemos os dados indiretos da análise. Os dados de sedimentação então foram excluídos, pois se mostrava altamente colinear com a salinidade e a transparência da água. Então se utilizou para os testes apenas três

variáveis (salinidade, temperatura e transparência da água). O teste de normalidade Shapiro-Wilk foi realizado para avaliar se as variáveis apresentavam distribuição normal. Como as variáveis não apresentaram distribuição normal foi realizado uma correlação de Spearman.

1.5 Resultados

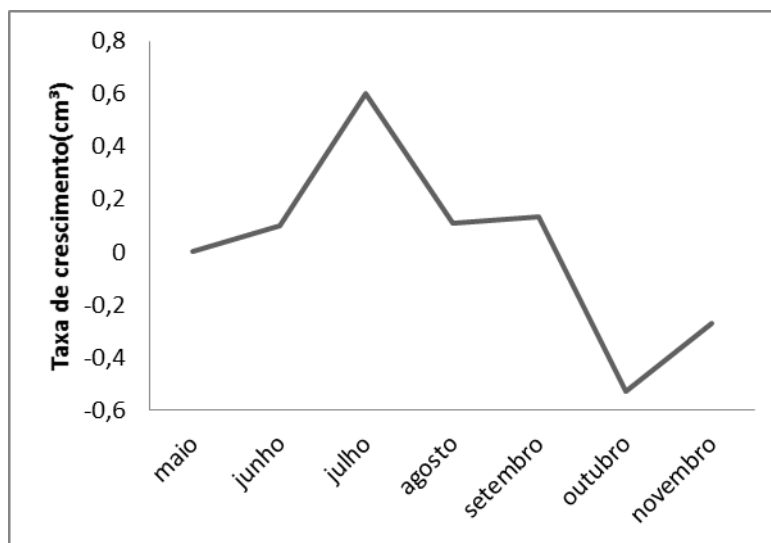
Durante os sete meses de estudo todas as amostras incluídas no experimento, mostram um aumento no volume até o mês de setembro ($321,5 \pm 63,75 \text{ cm}^3$), porém a partir desse mês o volume dos organismos foi diminuindo até ocorrer a mortalidade em massa no mês de dezembro, onde todos os indivíduos foram perdidos. Assim, o monitoramento de crescimento da porífera *D. anchorata* teve que ser interrompido (Figura 7).

Figura 7 - Crescimento em volume de *Desmapsamma anchorata* Carter, 1882 (\pm erro padrão).



A taxa de crescimento das esponjas apresentou uma variação temporal (Figura 8). Inicialmente ela aumentou até o mês de julho, tendo o seu valor mais elevado nesse mês ($0,6 \text{ cm}^3/\text{mês}$), a partir daí a taxa foi decrescendo e as esponjas começaram a diminuir de tamanho, até o mês de dezembro quando houve a perda total dos organismos. A menor taxa foi registrada no mês de outubro ($-0,5 \text{ cm}^3/\text{mês}$).

Figura 8 - Taxa de crescimento de *Desmopamma anchorata* Carter, 1882.



Com relação aos fatores abióticos registrados ao longo dos sete meses de experimento, os valores de salinidade variaram de 32 a 35, sendo os meses de junho, julho, setembro, outubro e novembro os que apresentaram maior salinidade, enquanto o mês de maio encontrou-se a menor salinidade. Já com relação à temperatura houve uma variação de 17°C a 24°C. Sendo a maior temperatura registrada no mês de junho e a menor no mês de agosto. Com relação à transparência da água foi observado uma variação de 3,5 a 8,5 m. Sendo o mês de julho o que apresentou maior transparência, enquanto o mês de agosto a menor (Tabela 1).

Não foi observada correlação significativa entre o volume de *D. anchorata* e os dados abióticos aferidos no presente estudo (volume X salinidade – $p=0,37$; volume X temperatura – $p=0,21$; volume X transparência da água – $p=0,78$).

Tabela 1 - Dados abióticos observados ao longo dos sete meses de estudo no Abraãozinho (continua)

Dados abióticos				
	Sedimentação (g/mês)	Salinidade	Temperatura (°C)	Transparência da água (m)
Maio		32	22	6,4
Junho	0,17	35	24	4,5
Julho	0,23	35	21	8,5

Agosto	0,19	34	17	3,5
Setembro	0,16	35	22	5,8
Outubro	0,20	35	22,5	6,3
Novembro	0,17	35	23,5	8,9

1.6 Discussão

D. anchorata mostrou um crescimento com variação temporal. Essa variação pode ser atribuída a diferentes fatores, como nutrientes, dinâmica de ondas ou outros fatores intrínsecos como alocação de recursos. Sebens (1987) relatou que o crescimento nas esponjas é essencialmente indeterminado e aumentam exponencialmente em tamanho com o tempo. Em geral, no entanto, o crescimento é muitas vezes limitado por vários fatores (por exemplo, competição por espaço ou alimento) que restringe o crescimento dos organismos, e o crescimento exponencial é raramente conseguida em condições naturais (Sebens 1987). Como consequência, o crescimento pode ocorrer irregularmente em toda a esponja. O crescimento nesses organismos é altamente plástico o que geralmente resulta em grande variabilidade nas taxas medidas entre membros da mesma espécie (Garrabou e Zabala 2001).

McLean (2006) sugeriu seis fatores que podem afetar a taxa de crescimento das Demospongiae: (1) diferentes formas de crescimento (ereto, ramificado e incrustante); (2) estágios e estratégias da história de vida (maduro vs imaturo, reprodução, resposta ao estresse ou predação); (3) alocação de recursos alimentares para diversos processos, tais como a reprodução e regeneração (Sebens 1983; Walters e Pawlik 2005); (4) o consumo de energia e custo de energia em relação a concentração local de recursos alimentares em suspensão (Holmes 1997), (5) a orientação espacial do organismo em relação a um competidor (McLean e Yoshioka 2008); (6) e as restrições morfológicas e genéticas.

A mortalidade em massa registrada no experimento no mês de dezembro, além de poder estar relacionada aos fatores apresentados anteriormente também pode estar associada ao aparecimento maciço de ouriços, registrado na região do Abraãozinho, na época do desaparecimento das esponjas (Silva, observação

peçoal), que poderia ser outro fator relacionado ao crescimento. Os ouriços são registrados em diversos estudos como espongiívoros (ex. *Eucidaris tribuloidese* e *Lytechinus variegatus*). Além de diferentes estudos terem demonstrado que ouriços do mar ocasionalmente reduzem a diversidade e cobertura de esponjas (Vance 1979) e assim, podem ter um efeito global sobre as populações desses organismos (Burns et al. 2003). Outros organismos também são considerados espongiívoros, como estrelas do mar (ex. *Oreaster reticulatus*, *Echinaster echinophorus*), opistobrânquios (ex. *Glossodoris pallida*, *Archidoris montereyensis*, *Peltdoris atromaculata*, *Tylodina perversa*), hermitões, tartarugas (ex. *Erethmochelys imbricata*) e diversos peixes (ex. o gênero *Pomacanthus* e *Holacanthus*) (Randall and Hartman 1968; Reiswig 1973; Meylan 1988; Wulff 1994, 1995, 2006b; Becerro e Paul 1998; Waddell e Pawlik 2000; Santos et al. 2002; Gemballa e Schermtuzki 2004).

O encolhimento pode também ter sido outra fator para a mortalidade em massa das esponjas em dezembro. Ele é comumente observado em espécies de esponjas, como indicado pelas taxas de crescimento negativas relatadas em estudos de crescimento (Barthel 1986; Turon et al. 1998; Koopmans e Wijffels 2008). No estudo realizado por Garrabou e Zabala (2001), a esponja *Crambe crambe* apresentou picos sazonais de crescimento sobre os dois anos de acompanhamento, indicando que esta espécie pode responder às mudanças sazonais significativas em termos de condições ambientais encontradas na área de estudo. O padrão de crescimento sazonal pode determinar a alocação de recursos para diferentes processos do ciclo de vida desta espécie. Não é incomum encontrar uma regressão de tamanho durante alguns meses que precede a morte do indivíduo (Turon et al. 1998). O tamanho pode agir como um refúgio contra as causas de mortalidade (Sebens 1982). Johnson (1979) relatou que os períodos de elevada taxa de mortalidade em esponjas calcárias coincidiram com a temporada de crescimento lento.

Esponjas mostram altas taxas de regeneração e continuamente se regeneram (Ayling 1983; De Caralt et al. 2008), por outro lado esses organismos podem crescer e em outras ocasiões, encolher. De Caralt et al. (2008) sugerem que as esponjas possuem elevada taxa de apoptose, bem como uma elevada taxa de mitose, resultando em uma baixa taxa de crescimento líquido.

Não foi encontrada nenhuma evidência de que os fatores físicos, temperatura, salinidade e transparência da água do local de estudo estivessem relacionados ao crescimento de *D. anchorata*. McLean (2006) sugeriu que os padrões de distribuição e crescimento de *Desmapsamma* nos habitats de águas rasas do Caribe podem ser amplamente previsto a partir do movimento da água e disponibilidade de substratos adequados para fixação. Por exemplo, a abundância de *Desmapsamma* deve ser maior em áreas costeiras protegidas do que em áreas expostas. Alternativamente, a alta densidade de *Desmapsamma* deve ocorrer em áreas com espaço no substrato mais disponível quando os níveis de movimentação da água são semelhantes.

Algumas esponjas podem apresentar correlação com fatores abióticos. Em estudos realizados com *Haliclona oculata* foi observado algumas vezes o crescimento negativo, que foi sempre relacionado à predação. Porém, no final do verão todas as esponjas morreram, o monitoramento foi interrompido, e o experimento teve que ser reiniciado (Koopmans e Wijffels 2008). Os autores sugerem que esta mortalidade pode estar relacionada à alta temperatura da água, que normalmente encontrava-se a 20°C e o verão do ano do estudo subiu para 23°C. Muitos outros estudos mostraram que o crescimento pode aumentar com o aumento da temperatura da água (Barthel 1986; Garrabou e Zabala 2001; Page et al. 2005; De Caralt et al. 2008). Além da temperatura, outros fatores podem estar relacionados ao crescimento, uma forte correlação positiva foi encontrada com teor de carbono e nitrogênio, material particulado em suspensão, e clorofila a. Isto pode ser esperado, pois quanto mais alimento disponível mais algas e bactérias estarão presentes na água (Koopmans e Wijffels 2008).

Outros resultados indicam que a ação das ondas também desempenha um papel importante no crescimento e sobrevivência de *Desmapsamma* (McLean e Yoshika 2008). A tendência de grandes colônias de diminuir o tamanho é provavelmente devido à quebra da onda relacionada a forças de atrito que aumentam com área de superfície da colônia (Cary 1914; Birkeland 1974). No entanto, a sobrevivência de grandes colônias não é afetada, pois a quebra só resulta em "mortalidade parcial" (Harvell e Suchanek 1987). Alternativamente, a perda de tecido pela ação das ondas seria mais impactante sobre colônias menores causando a "mortalidade total". Sendo assim, a sobrevivência aumenta com o tamanho (McLean e Yoshika 2008). Aerts e van Soest (1997) propuseram que fatores físicos também podem ter efeito indireto nas interações biológicas em comunidades de

recifes de coral. De forma semelhante ao contexto, a ação das ondas pode ter importante consequência sobre as interações biológicas de *D. anchorata*.

É importante notar que para a comparação entre os diferentes crescimentos em diferentes esponjas, devem ser realizadas medidas em uma forma semelhante e as taxas devem ser expressas na mesma unidade. Na literatura são utilizados modos muito diferentes para as medições, o que torna difícil comparar os resultados. Além disso, mais estudos sobre dinâmica de crescimento e outros aspectos da história de vida (por exemplo: mortalidade, recrutamento e reprodução) de *D. anchorata* e outras espécies de esponjas são necessárias, a fim de obter maior compreensão de suas estratégias para ocupar o substrato e persistirem nas comunidades.

1.7 Conclusão

- A esponja *Desmapsamma anchorata* cresceu de maio a setembro, tendo o seu maior crescimento em julho, e posteriormente regrediu o seu tamanho até o mês de dezembro quando todas as esponjas do ensaio morreram, possivelmente a pressão de predação de ouriços que aumentaram sua abundância em dezembro ou devido a fatores relacionado a sua história de vida como o crescimento sazonal, como diferentes alocações de recursos;
- Não foi observada influência dos fatores abióticos medidos (temperatura, salinidade, transparência da água e sedimentação) sobre o crescimento da esponja *D. anchorata*, sendo possível a relação de outros fatores não testados como nutrientes e ondas, como relatado em estudos anteriores.

2 COMPETIÇÃO ESPACIAL ENTRE OS CORAIS INVASORES *TUBASTRAEA* SPP. E PORIFERAS NA REGIÃO DA BAÍA DE ILHA GRANDE

2.1 Introdução

A intensa competição por recursos limitantes (ex. espaço, luz, alimentos) tem sido extensamente documentada entre os organismos bentônicos e pode desempenhar um papel importante na determinação da estrutura global de comunidades marinhas (Stachowicz 2001). Stebbing (1973), Wahle (1980), Aerts e van Soest (1997) e Santos e colaboradores (2013) observaram que as interações competitivas que ocorrem entre os organismos incrustantes são frequentemente intensas devido à sua incapacidade de mudar de local.

As interações competitivas podem ser influenciadas por vários fatores, incluindo as condições de habitat, bem como por hierarquias competitivas ou redes (Buss e Jackson 1979). Nesse contexto, estudos estão descrevendo uma variedade de mecanismos pelos quais espécies podem coexistir enquanto competem pelos mesmos recursos (Chesson 2000), porém continua a ser um desafio importante aplicar essas idéias à complexidade das comunidades naturais, onde coexistem várias espécies presumivelmente através de vários mecanismos, como físicos e químicos. (Agrawal et al. 2007).

As relações competitivas podem ser classificadas em diversos tipos. Buss e Jackson (1979), Kay e Kcough (1981) e Russ (1982) dividem as relações competitivas em dois tipos com relação à dominância das espécies: uma denominada Hierárquica, onde um competidor tem dominância clara sobre os outros, e outra denominada Rede (*network*), que é caracterizada pela dominância em *loop*, onde, por exemplo, a espécie A domina a espécie B que por consequência domina a espécie C, porém a espécie C domina a espécie A. Engel e Pawlik (2005) sugerem que existe uma hierarquia de sobrecrescimento entre as espécies de esponjas em um manguezal na Florida, as esponjas *Dysidea etheria* e *Clathrina canariensis* ocupam o nível mais alto da hierarquia. O segundo nível do crescimento excessivo na hierarquia é ocupada por *Halichondria melanodocia*, *Tedania ignis* e *Haliclona hogarthi*. Da mesma forma, *Lissodendoryx isodictyalis* e *Chondrilla nucula*,

ocupavam o terceiro nível da hierarquia. E frequentemente era observado as esponjas crescendo sobre *Geodia gibberosa* e *Halichondria* sp., que ocupavam a parte inferior da hierarquia de sobrecrecimento (Engel e Pawlik 2005).

Nas últimas duas décadas foram considerados mais três tipos de interação: vencedor (*win*), perdedor (*loss*) e impasse (*stand-off*) (Tanaka e Nandakumar 1994). A interação do tipo vencedor retrata o recobrimento parcial ou total de uma espécie sobre outra. A interação do tipo perdedor retrata o oposto, onde uma espécie é recoberta parcial ou totalmente pela outra (Tanaka e Nandakumar 1994). Já a relação do tipo impasse retrata o contato de borda sem dominância das espécies envolvidas (Aerts 2000). A esponja *Niphates olemda* pode ser considerada um competidor que utiliza a estratégia de vencedor sobre outros organismos, em estudo realizado por De Voogd e colaboradores (2004), essa esponja apresentou 95% de contato do tipo sobreposição causando necrose em corais. Já o estudo realizado por Aerts (2000) utilizando três espécies de esponjas em competição com o coral *Montastraea cavernosa* foi possível observar mudanças contínuas nas distâncias entre os competidores, retratando a competição do tipo impasse.

Corais frequentemente entram em contato com esponjas (Aerts e van Soest 1997). Quando o espaço é fator limitante e os distúrbios físicos são reduzidos, a capacidade de recobrimento de esponjas sobre corais parece favorecer espécies agressivas (Aerts e van Soest 1997; Pawlik et al. 2007). A esponja *D. anchorata* e outros representantes do Filo Porifera foram registrados recobrando colônias de *T. coccinea* e *T. tagusensis* (De Paula 2007), na Baía de Ilha Grande (RJ). Pesquisas que relatam interações entre populações de espécies locais e invasoras no Brasil são escassas e necessárias (Lages et al. 2011, 2012), uma vez que os resultados podem auxiliar no prognóstico dos efeitos da bioinvasão sobre a redução da biodiversidade.

2.2 Objetivo

- Quantificar as interações entre as esponjas e os corais invasores *Tubastraea* spp. de três localidades na Baía de Ilha Grande;

- Classificar as interações por tipos de contato (sobreposição, contorno, contato periférico, distância até 5 cm e distância entre 5 e 10 cm) entre as espécies;
- Quantificar os tipos de interações no verão e inverno.

2.3 Hipótese

- Os tipos de interações diferem entre os locais monitorados;
- As interações não diferem entre as espécies de *Tubastraea*;
- As interações não diferem entre as épocas (verão e inverno) do ano.

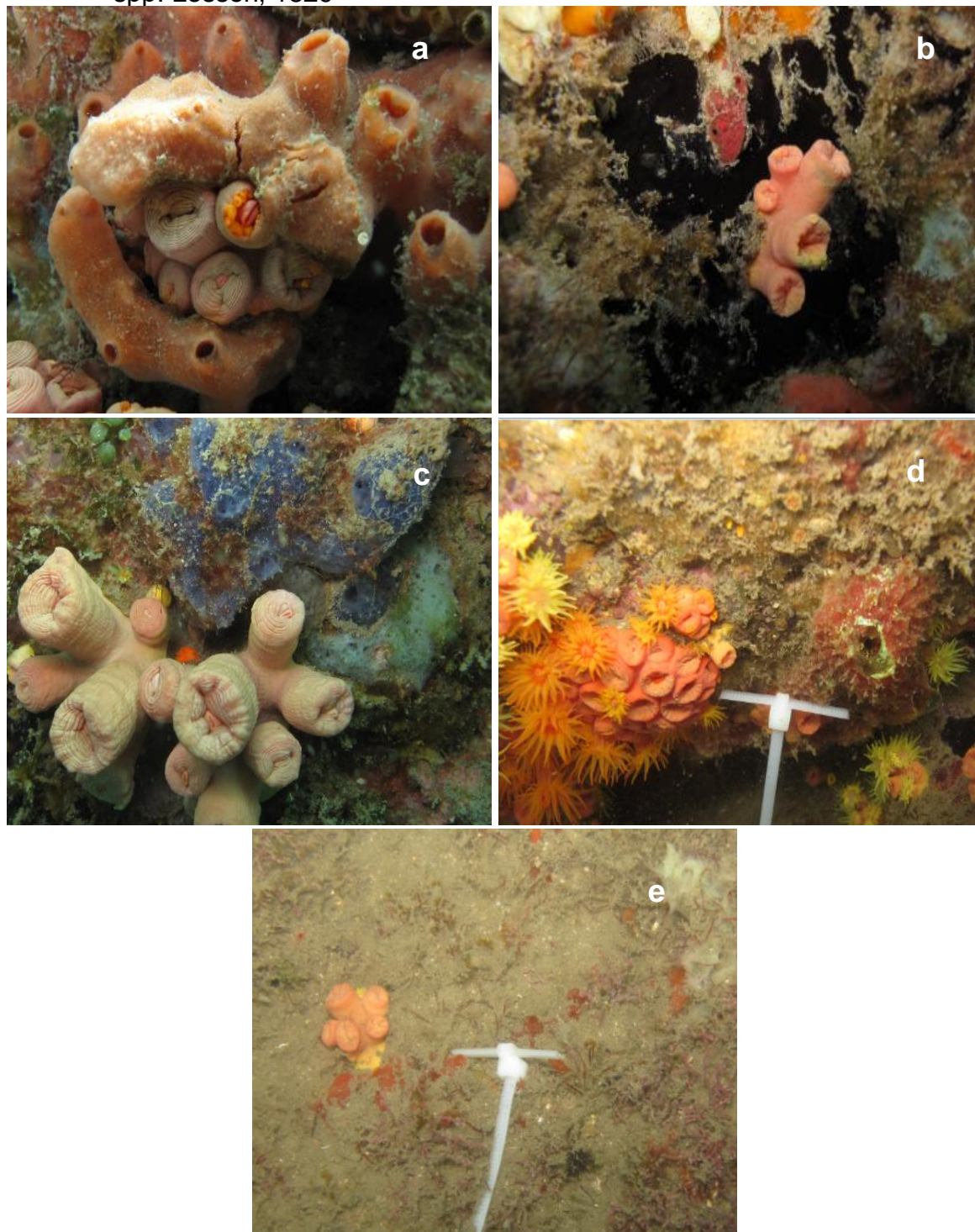
2.4 Material e métodos

Foram quantificadas as interações esponjas/corais invasores (*Tubastraea tagusensis* e *T. coccinea*) durante duas campanhas, em dezembro de 2012 (verão) e em julho de 2013 (inverno). O monitoramento ocorreu em três locais: Abraãozinho, Barreto e Lagoa Azul. Os locais foram escolhidos pelo conhecimento das áreas em outros estudos (Silva 2012, Lages 2012, Pires 2013). Além disso, os locais possuem de média a alta abundância de ambas as espécies de *Tubastraea* (Silva 2012, Silva et al. aceito). Os dados foram obtidos através do mergulho autônomo utilizando 10 quadrados de 0,25 m² (unidade de amostragem da comunidade em cada transecto) que foram colocados aleatoriamente sobre cinco transectos de 10 metros. Os transectos foram dispostos de forma paralela à costa entre um a três metros de profundidade. A coleta dos dados se deu através de fotografias e somente os encontros que estivessem dentro dos quadrados foram amostrados. As esponjas foram coletadas e posteriormente identificadas.

Para caracterizar e quantificar as interações entre as esponjas e os corais *Tubastraea* foram adaptadas cinco categorias de interação tendo como base os trabalhos de Aerts e van Soest (1997), Bell e Barnes (2003) e Engel e Pawlik (2005):

- Sobrecrescimento: quando toda ou parte da esponja cresce sobre o coral;
- Contorno: quando a esponja está em contato com o coral em toda a sua borda sem crescer sobre ele;
- Contato periférico: quando a esponja está em contato apenas com uma parte do coral;
- Encontro com até cinco cm de distância: Segundo Turon et al. (1996) é possível que esponjas interfiram em seus vizinhos dentro de um raio de até 5 cm, através da exsudação de compostos bioativos, além disso, levamos em consideração a projeção dos tentáculos e filamentos de *Tubastraea* spp;
- Encontro de 5 até 10 cm de distância, considerados encontros ao acaso (Figura 9).

Figura 9 - Cinco categorias de interação entre espécies de esponjas e *Tubastraea* spp. Lesson, 1829



Legenda: (a) – Sobreposição; (b) – Contorno; (c) - Contato periférico; (d) - Encontro com até cinco cm de distância, (e) - Encontro de 5 até 10 cm de distância. (Barra: 5 cm).

Foto: Gisele Lobo-Hajdu e Diana Ugalde, 2013.

2.4.1 Análise dos dados

Os dados de número de interações por local coletado, por espécie de *Tubastraea* e época do ano (verão e inverno) foram transformados em porcentagem e submetidos ao teste de normalidade Shapiro-Wilk, para saber se as variáveis apresentavam distribuição normal. Como os dados não apresentaram normalidade esses foram transformados em logaritmo. Posteriormente, foi aplicado o Teste MANOVA (Análise de variância multivariada) entre as épocas do ano, locais e tipos de interações para cada espécie de *Tubastraea*. Só foram utilizadas para a análise estatística, as esponjas com número de interações acima de 10%, em pelo menos, uma das espécies de *Tubastraea*.

2.5 Resultados

No total foram encontradas 37 espécies de esponjas interagindo com *Tubastraea* spp. No verão no Abraãozinho, *T. coccinea* interagiu com três espécies de esponjas e *T. tagusensis* com 10 espécies. No ponto Barreto, *T. coccinea* interagiu com seis espécies, enquanto *T. tagusensis* com quatro espécies. Na Lagoa Azul, *T. tagusensis* e *T. coccinea* interagiram com oito espécies de esponjas.

No inverno, no Abraãozinho, *T. coccinea* foi encontrada interagindo com seis espécies, enquanto que *T. tagusensis* interagiu com 16. No Barreto, *T. coccinea* interagiu com 11 espécies e *T. tagusensis* com 14 e na Lagoa Azul *T. coccinea* interagiu com 23 espécies, enquanto *T. tagusensis* interagiu com 25.

Para as análises estatísticas foram utilizadas apenas as 12 espécies de esponjas (Demospongiae) que apresentaram acima de 10% de interações (Tabela 2):

Tabela 2 - Lista de espécies de esponjas que tiveram um número de interações maior que 10% do total.

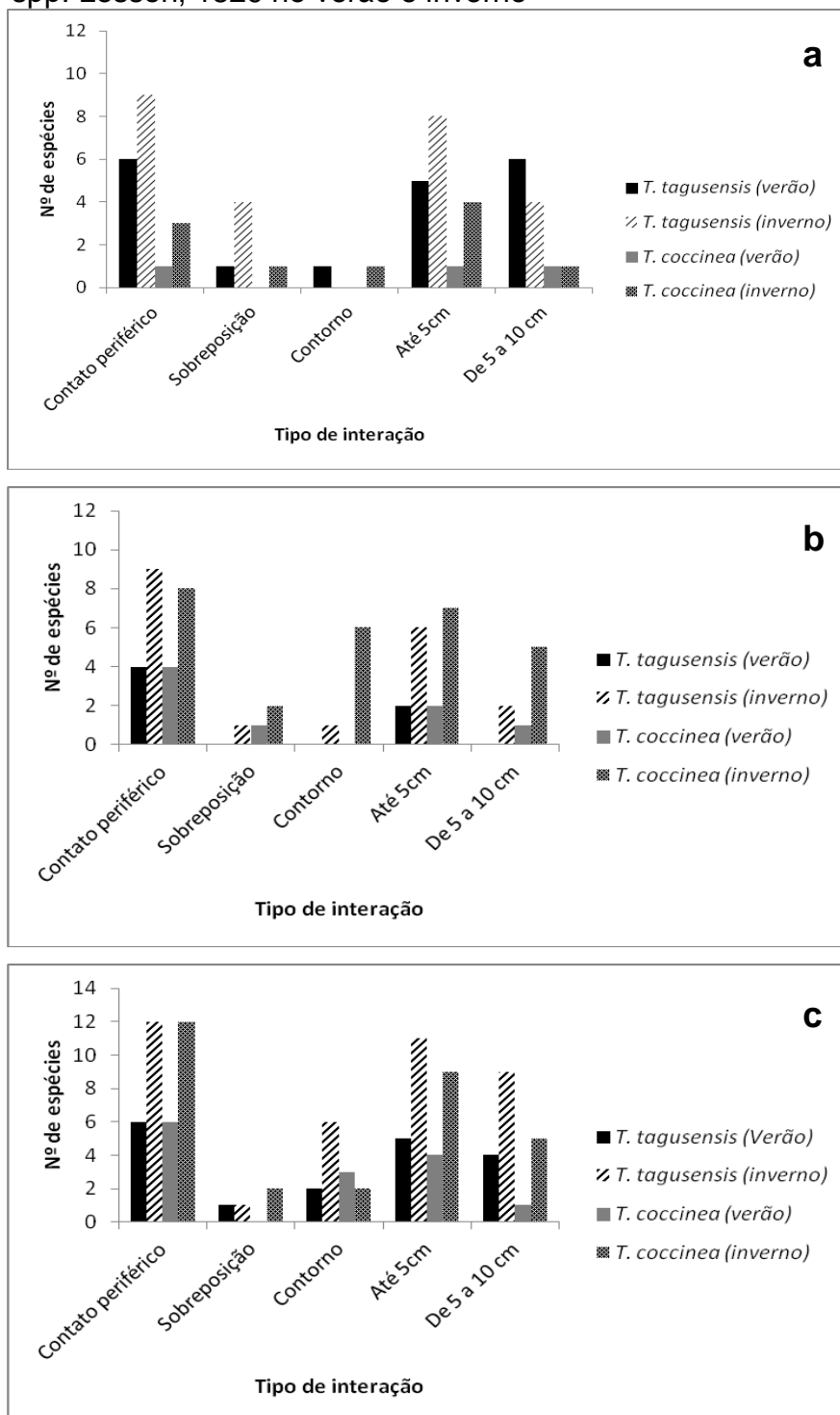
Lista de espécies
Porifera 1
<i>Amphimedon viridis</i> (Duchassaing and Michelotti, 1864)
<i>Aplysilla rosea</i> (Barrois, 1876)
<i>Desmapsamma anchorata</i> (Carter, 1882)
<i>Dysidea janiae</i> (Duchassaing and Michelotti, 1864)
<i>lotrochota arenosa</i> (Rützler, Maldonado, Piantoni & Riesgo, 2007)
<i>Mycale angulosa</i> (Duchassaing and Michelotti, 1864)
<i>Mycale magnirhaphidifera</i> (van Soest, 1984)
<i>Mycale laxissima</i> (Duchassaing and Michelotti, 1864)
<i>Scopalina rutzleri</i> (Wiedenmayer, 1977)
<i>Tedania ignis</i> (Duchassaing and Michelotti, 1864)
<i>Terpios fugax</i> (Duchassaing and Michelotti, 1864)

Com relação às interações em Abraãozinho no verão, o contato periférico e as interações entre 5 e 10 cm foram as mais encontradas, enquanto o contorno e a sobreposição foram as menos encontradas para o coral *T. tagusensis*. No inverno, o contato periférico também foi a interação mais representativa, e a interação de contorno não foi encontrada para *T. tagusensis*. Para o coral *T. coccinea* no verão só foram observadas as interações de contato periférico, interações de até 5 cm, e as de 5 a 10 cm. Já no inverno, as interações de até 5 cm foram as mais encontradas (Figura 10a).

No Barreto, o contato periférico foi a interação com maior número de encontros para ambas as espécies de *Tubastraea*, nas duas estações do ano. A sobreposição e o contato de 5 a 10 cm foram as interações menos encontradas no

verão para ambas as espécies. A sobreposição também foi a interação menos encontrada no inverno (Figura 10b). Já na Lagoa Azul o contato periférico foi a interação mais encontrada para ambas as espécies tanto no verão quanto no inverno e a sobreposição a menos encontrada (Figura 10c).

Figura 10 - Número de espécies para cada tipo de interação espécies de *Tubastraea* spp. Lesson, 1829 no verão e inverno



Legenda: (a) - Abraãozinho; (b) - Barreto; (c) - Lagoa Azul.

No Abraãozinho as interações de contato periférico foram observados em maior número entre *A. viridis* e *T. coccinea* e *D. anchorata* e *M. laxissima* com *T. tagusensis* no verão. Já no inverno *D. anchorata* teve o maior número de interações de contato com ambas as espécies de invasores. No Barreto a esponja *D. janiae* foi a que apresentou o maior número de interações com *T. tagusensis* no verão, enquanto *M. angulosa* teve o maior número de interações com *T. coccinea* no verão e ambas as espécies no inverno. Na Lagoa Azul, *D. anchorata* e *I. arenosa* apresentou o maior número de interações no verão com *T. tagusensis* enquanto a esponja *I. arenosa* também apresentou maior número de interações com *T. coccinea* no verão e ambas as espécies no inverno (Figura 11).

A esponja *Desmapsamma anchorata* foi a espécie que apresentou o maior número de sobreposições em todos os locais e nas duas estações do ano. A esponja só não foi encontrada interagindo com *T. tagusensis* em Barreto no verão e com *T. coccinea* no verão na Lagoa Azul (Figura 11).

Apenas a esponja *M. angulosa* foi observada apresentando interações de contorno no Abraãozinho no verão com *T. tagusensis* e *T. ignis* com *T. coccinea* no inverno. Já em Barreto a esponja *S. rutzleri* apresentou mais interações com *T. tagusensis* e *A. rosea* com *T. coccinea* ambas no inverno. Não foi observado no Barreto interações de contorno no verão. Já na Lagoa Azul o porífero 1 apresentou maior número de interações no verão com *T. coccinea* e no inverno *I. arenosa* foi a esponja que apresentou maior número de interações de contorno com ambas as espécies de coral (Figura 11).

Com relação as interações com distancia de até 5 cm. A esponja *A. rosea* apresentou maior número de interações com *T. coccinea* no verão, enquanto que *D. anchorata* apresentou maior número de interações com *T. tagusensis* no verão e *T. coccinea* no inverno. A esponja *M. laxissima* foi que apresentou maior número de interações com *T. tagusensis* no inverno, no Abraãozinho. No Barreto, *M. angulosa* e *D. anchorata* foram as esponjas com maior número de interações de até 5 cm com *T. tagusensis* e *T. coccinea* no verão, respectivamente. *D. anchorata* também apresentou maior número de interações com *T. tagusensis* no inverno e *T. ignis* com *T. coccinea*. Na Lagoa Azul, *D. anchorata* mostrou maior número de interações com

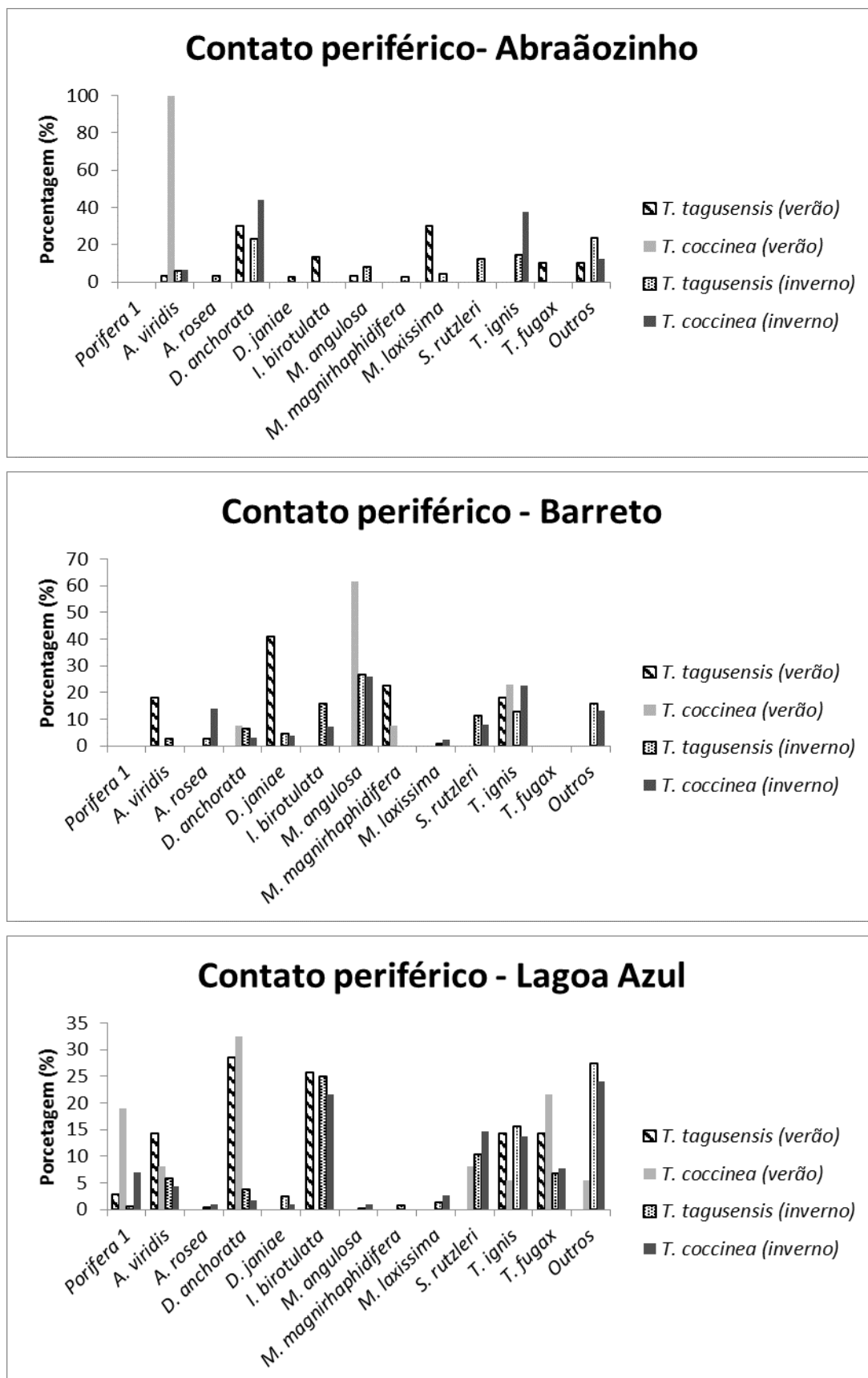
ambas as espécies de coral no verão, enquanto no inverno não foi observado uma espécie dominante nas interações (Figura 11).

No Abraãozinho no verão, as interações de 5 até 10 cm foram observadas principalmente entre *I. arenosa* e *T. tagusensis* e *D. anchorata* e *T. coccinea*. *D. anchorata* também apresentou o maior número de interações no inverno com ambas as espécies de *Tubastraea*. No Barreto não foi observada interações de 5 até 10 cm com *T. tagusensis* no verão. Porém *D. anchorata* apresentou maior número de interações com *T. coccinea* no verão e com *T. tagusensis* no inverno. *M. angulosa* foi a que apresentou maior número de interações com *T. tagusensis* no inverno. Na Lagoa Azul quatro esponjas iragiram com maior frequência com *T. tagusensis* no verão: *A. viridis*, *D. anchorata*, *D. janiae* e *I. arenosa*. *T. coccinea* apresentou maior número de interações com *T. fugax* no verão (Figura 11).

Foi realizado o teste MANOVA para identificação das possíveis diferenças entre as estações do ano, locais e interações, sendo uma análise global e outras para cada espécie de *Tubastraea* spp., separadamente. Na análise global não houve diferença entre as espécies de *Tubastraea* spp. ($F= 1,236$; $p=0,288$), independente da estação do ano, local e interações. Já entre as estações do ano, houve diferença ($F=3,471$; $p= 0,001$), independente da espécie de *Tubastraea*, local e interações. Entre os locais ($F= 4,558$, $p< 0,001$) e entre as interações ($F=2,041$; $p<0,001$) também houve diferença significativa, independente dos outros fatores.

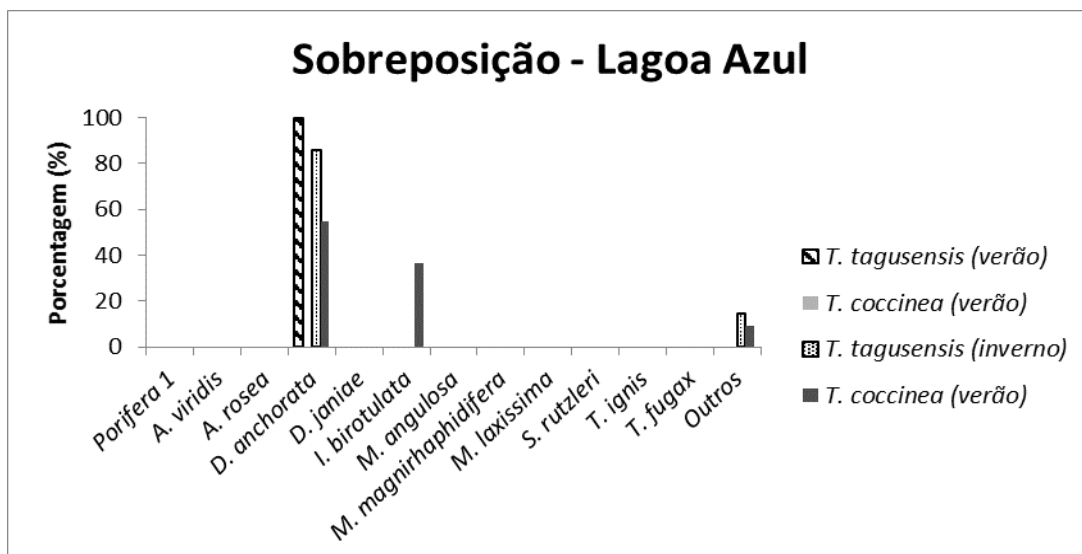
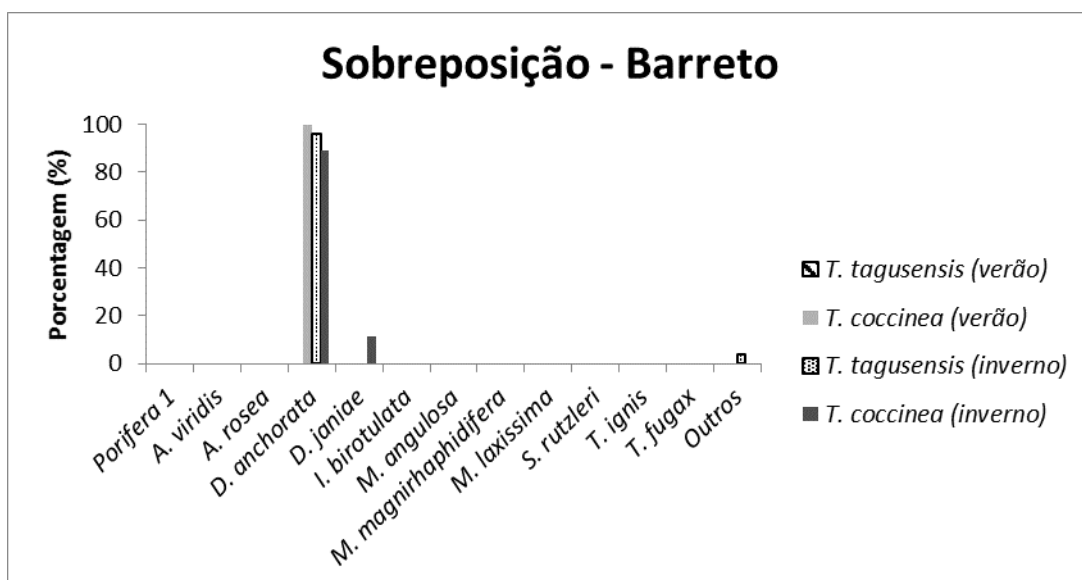
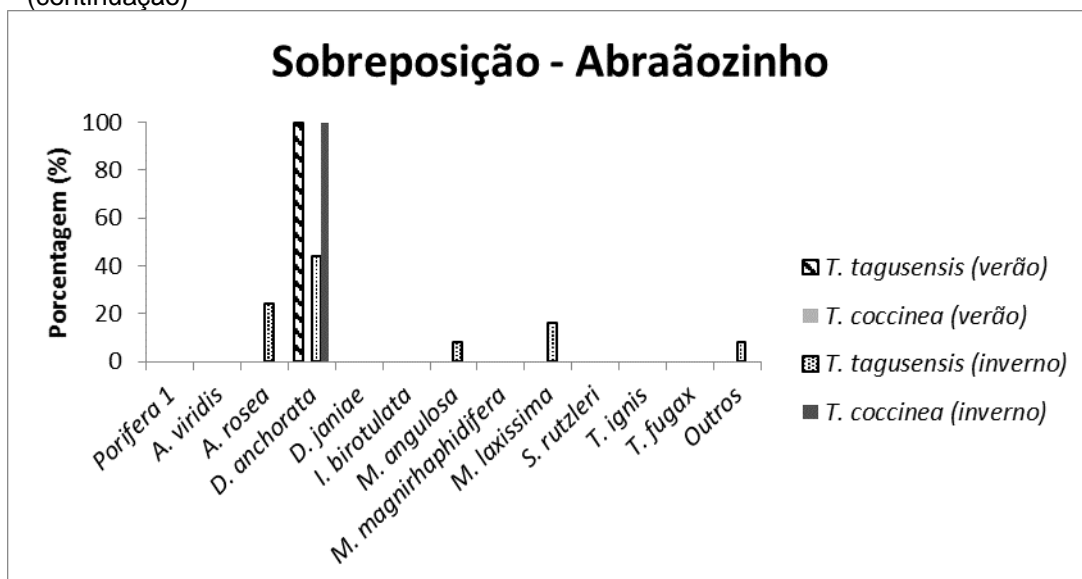
Para *T. coccinea* foi observado diferença significativa entre as estações do ano ($F= 3,418$; $p= 0,011$) (Anexo, Tabela 1) e entre os locais ($F=3,664$; $p<0,001$) (Anexo, Tabela 2), porém essas diferenças não foram observadas para todas as espécies de esponjas. Com relação aos tipos de interação, não houve diferença significativa ($F=1,022$; e $p=0,467$).

Nas análises realizadas para *T. tagusensis* não foi observado diferença significativa entre as estações do ano ($F=2,038$; $p=0,88$) (Anexo, Tabela 3). Entre os locais houve diferença ($F= 2,179$; $p=0,020$) (Anexo, Tabela 4). Houve diferença significativa ainda entre as interações ($F=1,672$; $p=0,036$) (Anexo, Tabela 5), essas diferenças também não foram observadas para todas as espécies de esponjas.

Figura 11 – Percentual de interações entre os poríferos e *Tubastraea* spp (continua).

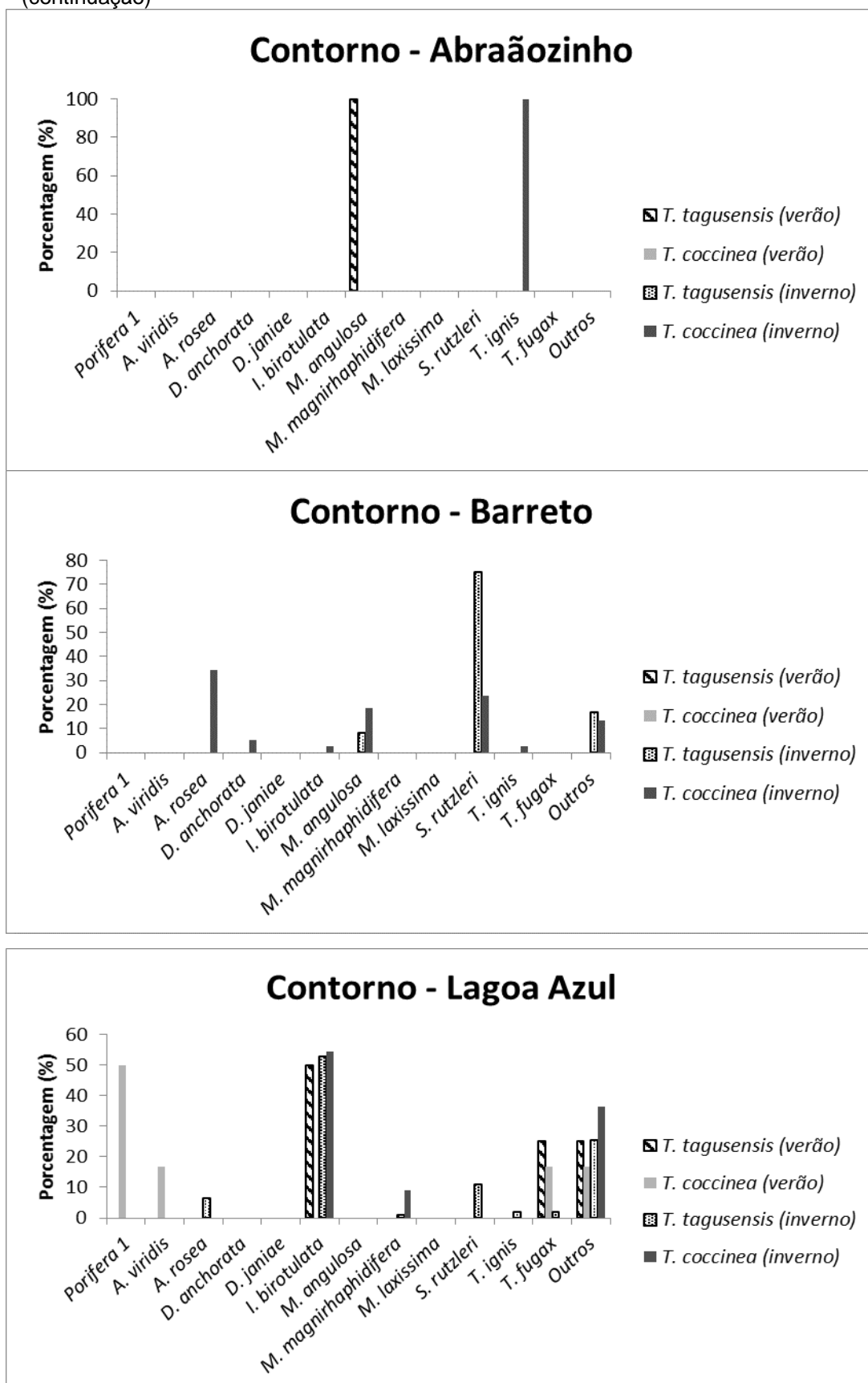
Nota: Outros: junção das espécies de esponjas que tiveram número de interações com percentagem menor que 10%.

(continuação)



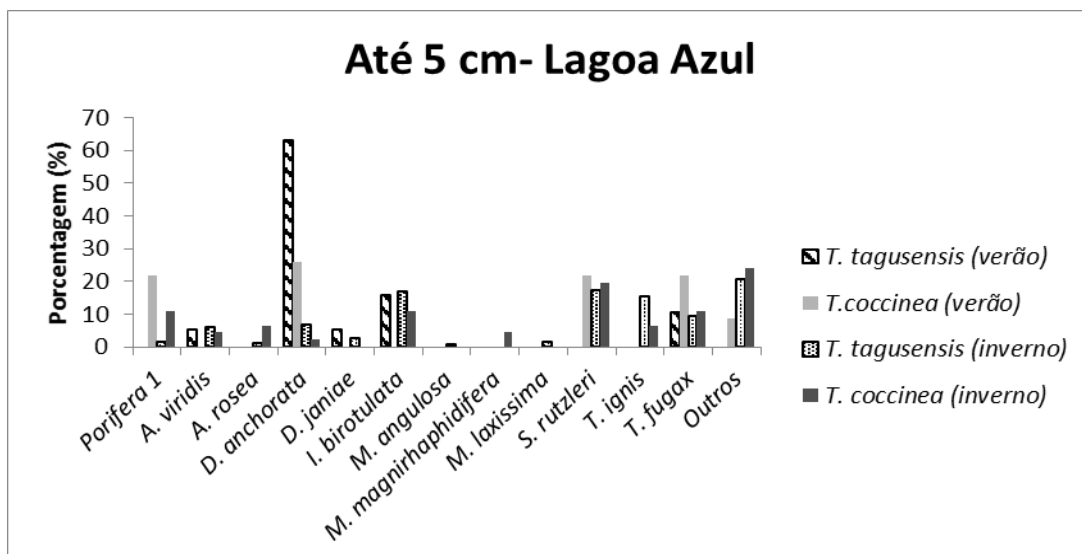
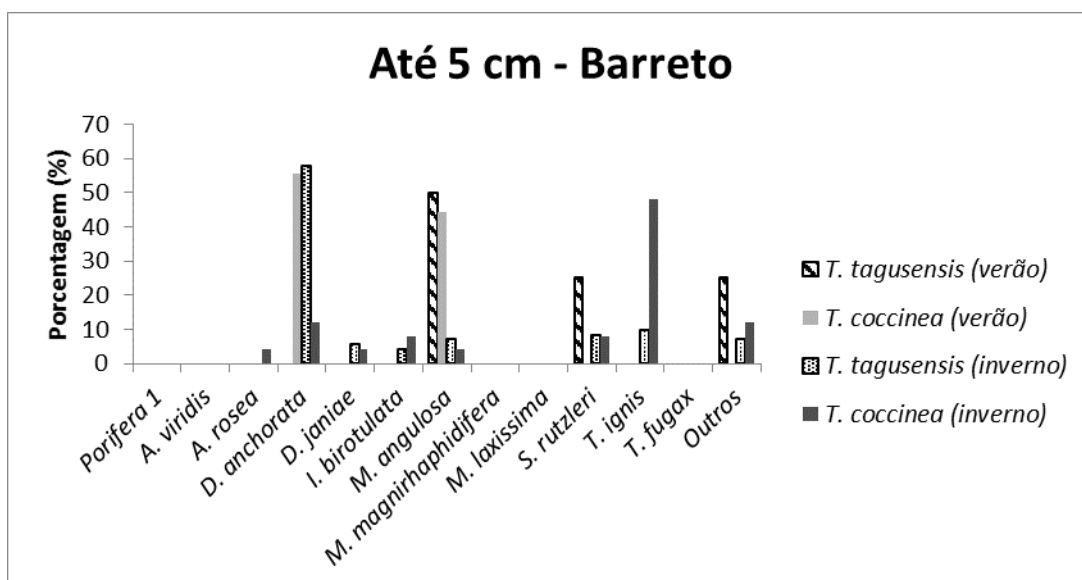
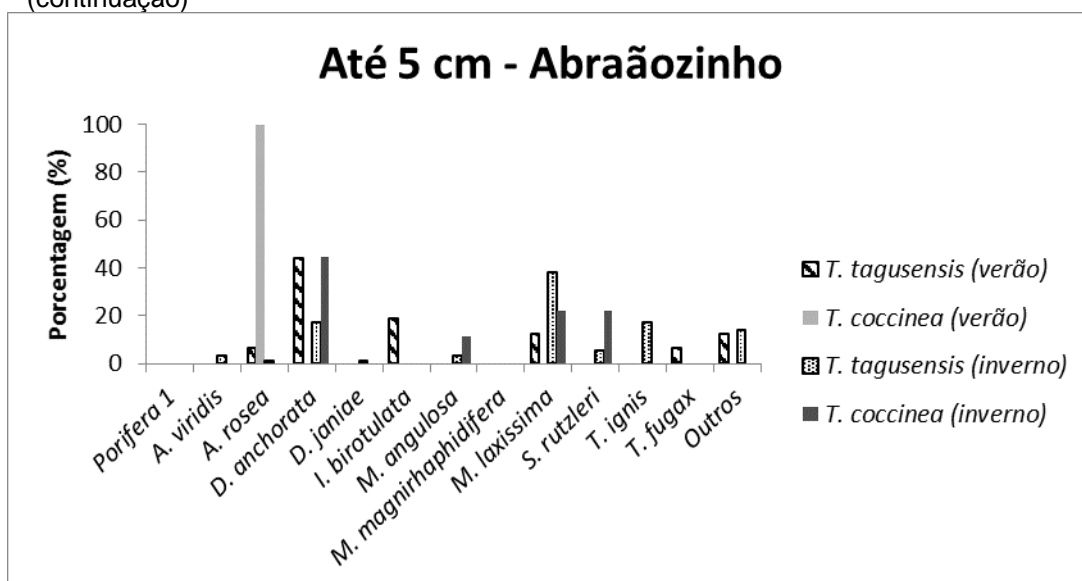
Nota: Outros: junção das espécies de esponjas que tiveram número de interações com porcentagem menor que 10%.

(continuação)



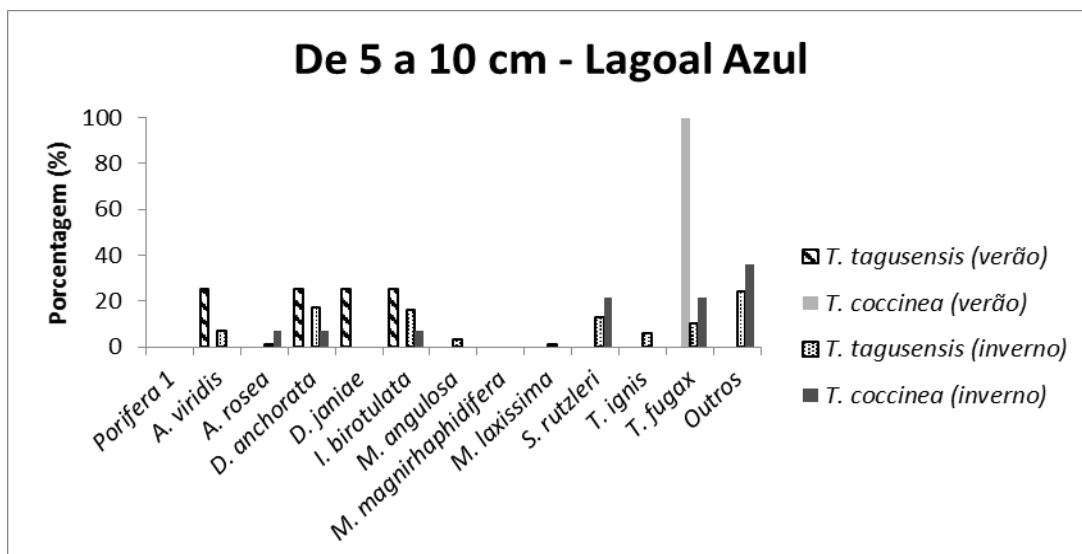
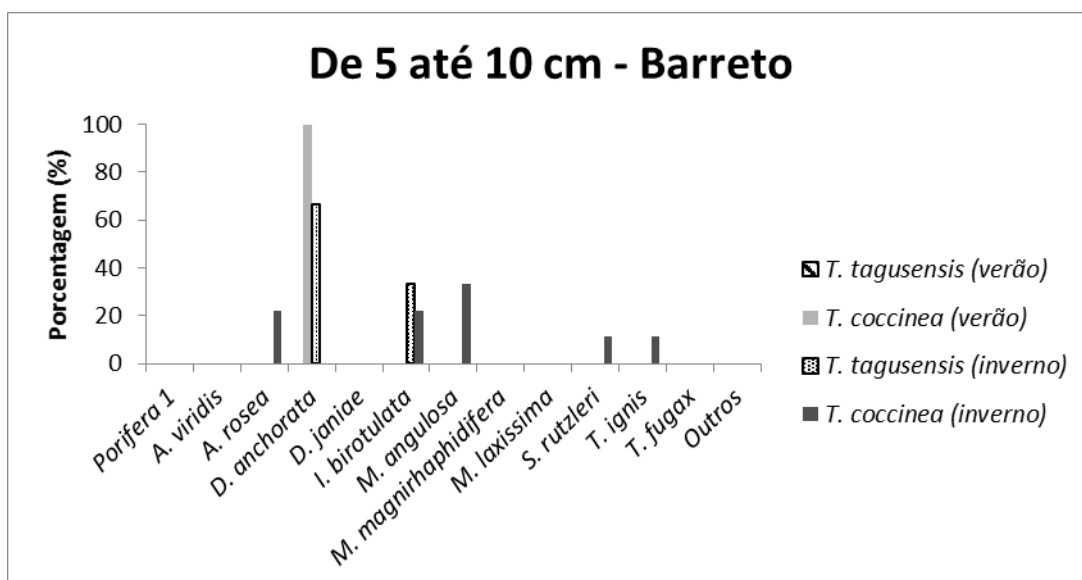
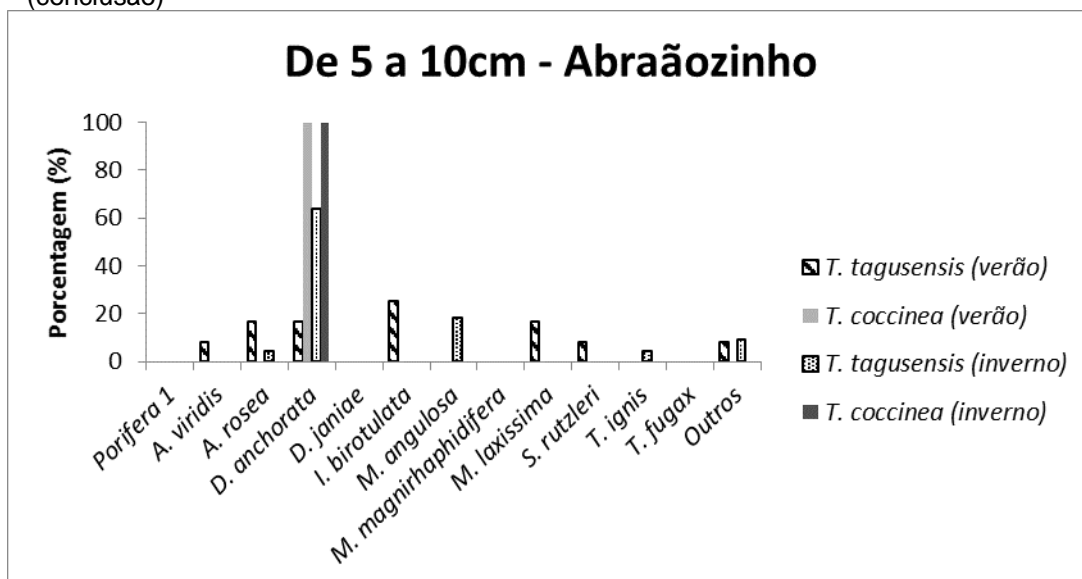
Nota: Outros: junção das espécies de esponjas que tiveram número de interações com percentagem menor que 10%.

(continuação)



Nota: Outros: junção das espécies de esponjas que tiveram número de interações com percentagem menor que 10%.

(conclusão)



Nota: Outros: junção das espécies de esponjas que tiveram número de interações com percentagem menor que 10%.

2.6 Discussão

Esponjas são relatadas como sendo competitivamente dominantes sobre corais (Jackson e Buss 1975; Vicente 1978; Suchanek et al. 1983; Sullivan et al. 1983; Porter e Targett 1988; Rützler e Muzik 1993). Contudo, nesse primeiro levantamento da quantificação de esponjas x corais invasores, o nível considerado o mais agressivo, que seria a sobreposição, não foi o tipo de interação mais encontrado entre os competidores. O levantamento realizado por Aerts e van Soest (1997) mostrou que apenas 2,5% de todas as interações esponjas x corais eram diretamente agressivas, isto é, crescimento excessivo das esponjas sobre os corais. Os autores sugerem que as interações são encontradas em ordem decrescente de ocorrência: (1) sem contato, (2) contato com o tecido, (3) contato periférico (Aerts e van Soest 1997). No caso do presente estudo, as interações mais encontradas foram o contato periférico e até 5 cm de distância.

A necessidade e capacidade das esponjas em competir com corais, a fim de ganhar espaço, provavelmente, dependem da sua forma, em combinação com outras características, tais como o taxa de crescimento (Aerts 2000; De Voogd et al. 2004). A esponja *D. anchorata* foi a que apresentou maior número de interações de sobreposição. Além de ser um dos poríferos mais abundantes na Ilha Grande (Lages et al. 2011), este organismo vem sendo observado interagindo, em geral recobrindo, *T. coccinea* e *T. tagusensis* desde 2000 (De Paula 2002), sendo o único competidor conhecido capaz de provocar a morte de *Tubastraea* (De Paula 2007; Meurer et al. 2010). Essa esponja é caracterizada por sobrepor seus vizinhos pelo seu rápido crescimento (Wulff 2005; Hajdu et al. 2011), e por ser um organismo que ocupa extensas áreas de diferentes formas, incrustante espessa, lobosa ou ramosa. De acordo com Wulff (2005), *D. anchorata* possui as maiores taxas de crescimento entre as esponjas estudadas pela autora, chegando a alcançar taxas até duas vezes mais altas, sendo considerada a única esponja “praga”. No estudo realizado por Aerts e van Soest (1997), entre 95 esponjas e 21 espécies de corais, *D. anchorata* foi a esponja que apresentou a maior taxa de recobrimento de corais (37,1%) além de ser considerada umas das duas espécies mais agressivas.

O grau e a forma das interações de *Tubastraea* com as esponjas ainda é desconhecida. Sabe-se que a competição por espaço em muitas esponjas é

realizada através da produção de substâncias que mesmo em pequenas concentrações são tóxicas para outros organismos (Jackson e Buss 1975). Na relação das esponjas com os corais é muito mais frequente observar esponjas encobrindo corais do que vice-versa. O crescimento de esponjas sobre zooides mortos sugere que interações aleloquímicas são importantes na competição por espaço em recifes de coral (Jackson e Buss 1975).

Porter e Targett (1988) observaram que a esponja *Plakortis halichondroides* sobrecrecia sobre o coral *Agaricia lamarcki* criando uma zona de tecido necrosado no coral, quando as duas espécies estavam em contato direto. Através de estudos manipulativos, os autores puderam observar que a esponja utilizava secreções alelopáticas contra o coral causando branqueamento no prazo de 24 horas (Porter e Targett 1988).

Mecanismos de defesa alelopática também têm sido observados entre corais. Sheppard (1979) propôs que exsudação de toxinas dos corais pétreos, como *Ctenella chagius* são responsáveis pelo retardo no crescimento de espécies de *Acropora*. Corais escleractíneos possuem diversos mecanismos para danificar seus vizinhos durante competição por espaço, classificados como químicos, liberação de toxinas, ou físicos (Santos 2011), como: (1) digestão extracelular por filamentos mesentéricos, que funcionam tanto para alimentação quanto para agressão (Lang 1973); (2) pólipos alongados, usados por poucos gêneros de corais (Peach e Guldborg 1999); (3) secreção de muco contendo nematocistos para necrosar ou sufocar os corais, usados principalmente por Fungiidae (Chadwick 1988); e (4) tentáculos varredores, que são alongados e se desenvolvem a partir dos tentáculos de alimentação (Hidaka e Yamazato 1984). Já foi observado por Santos e colaboradores (2013), que os corais *Tubastraea* usam defesas físicas contra o coral endêmico da costa brasileira, *M. hispida*, como filamentos mesentéricos ou tentáculos varredores. Lages e colaboradores (2010) também sugerem que os corais *Tubastraea* utilizam substâncias químicas contra competidores. Os efeitos nocivos produzidos por essas substâncias sobre outros organismos trazem vantagens para *Tubastraea* (Glynn et al. 2007), e isso poderia ser uma das explicações para o seu sucesso em expandir-se em novas regiões, em detrimento da fauna e flora da Baía de Ilha Grande (Lages 2012).

As diferenças encontradas entre os locais podem ser atribuídas às diferentes abundâncias dos corais *Tubastraea* naqueles pontos (Silva 2012, Silva et al. aceito).

Além disso, há uma diversidade e riqueza de esponjas diferentes entre os locais monitorados, sendo a Lagoa Azul o ponto com maior diversidade de espécies de esponjas (Silva et al. 2013). Esses dois dados podem ter influência nos resultados obtidos no presente estudo. Adicionalmente, a espécie *T. tagusensis* foi a que apresentou um maior número de interações, provavelmente porque a espécie é mais abundante na região do que a sua congênere (Silva 2012; Silva et al. aceite).

As diferenças encontradas entre as duas campanhas de coletas dos dados pode estar relacionadas à sazonalidade de algumas espécies de esponjas. O padrão de crescimento sazonal pode determinar a alocação de recursos para diferentes processos do ciclo de vida desta espécie (Garrabou e Zabala 2001). O encolhimento é comumente observado em espécies de esponjas, como indicado pelas taxas de crescimento negativas relatadas em estudos de crescimento (Barthel 1986; Turon et al. 1998, Koopmans e Wijffels 2008). No estudo realizado por Garrabou e Zabala (2001), a esponja *Crambe crambe* apresentou picos sazonais de crescimento sobre os dois anos de acompanhamento, indicando que esta espécie pode responder às mudanças sazonais significativas, em termos de condições ambientais encontradas na área de estudo.

O presente estudo mostrou, pela primeira vez, os efeitos de diferentes espécies de esponjas sobre as espécies invasoras de coral *Tubastraea* spp. nos costões da Baía de Ilha Grande. Já foi observado que os efeitos negativos destas espécies são suficientes para perturbar a comunidade bentônica nativa em todo o Atlântico Tropical e as taxas de mudança são incrivelmente rápidas (Lages et al. 2011). Assim é de fundamental importância entender as interações entre populações de espécies nativas e invasoras (Lages et al. 2011, 2012), uma vez que os resultados podem auxiliar no prognóstico dos efeitos da bioinvasão. Entender os mecanismos de defesa das diversas esponjas encontradas em interação com *Tubastraea* spp. pode trazer algumas respostas para a relação entre essas populações e adicionam suporte à hipótese de resistência biótica (Maron e Vilà 2001).

2.7 Conclusão

- Trinta e sete esponjas foram encontradas interagindo com os corais *Tubastraea* spp., dessas 12 apresentavam um número de interações acima de 10%;
- Os tipos de interações mais observados foram: o contato periférico e o de até 5 cm de distância, em todos os locais analisados. Já foi observado na literatura que o maior número de interações são observados em quantidade decrescente ao grau de agressividade;
- A Lagoa Azul foi o local com maior número de todos os tipos de interações nas duas estações do ano (verão e inverno), provavelmente devido ao maior número de corais observado no local;
- A estação do inverno apresentou maior número de interações do que no verão;
- *Tubastraea tagusensis* apresentou maior número de interações com poríferos do que *T. coccinea*, possivelmente porque essa espécie também possui uma abundância maior do que a do seu congênere;
- *Desmapsamma anchorata* foi a esponja que apresentou o maior número de interações de sobrecrecimento sobre o gênero *Tubastraea* spp, sendo considerada a mais agressiva dentre todas as esponjas estudadas neste trabalho.

3 AVALIAÇÃO DO USO DE DEFESAS QUÍMICAS NA COMPETIÇÃO ENTRE OS CORAIS INVASORES *TUBASTRAEA* SPP. E A ESPONJA *DESMAPSAMMA ANCHORATA*

3.1 Introdução

As consequências ecológicas e evolutivas de metabólitos secundários foram pouco consideradas nas últimas décadas, e seus efeitos sobre a biodiversidade marinha são agora reconhecidos (Hay e Fenical 1996, Hay 2009). Agentes alelopáticos podem permitir espécies bentônicas a competir eficazmente pelo espaço (Chaves-Fonnegra et al. 2008). Estes agentes podem inibir organismos adjacentes através do contato direto ou pela liberação de muco ou exsudações na água (Becerro et al. 1997). As interações químicas podem ser divididas em duas classes: intraespecífica ou interespecífica (Whittaker e Feeny 1971). Os metabólitos sintetizados pelos organismos em interações interespecíficas podem afetar a saúde, crescimento, comportamento das populações de outros organismos (Whittaker e Feeny 1971).

As estratégias químicas contra predadores e competidores (alelopatia) são amplamente difundidas no ambiente marinho e se revestem de maior interesse, uma vez que podem ser empregadas por espécies exóticas como estratégia de colonização, expansão e invasão (Pereira 2004). *Chromonephthea braziliensis* introduzida em Arraial do Cabo, sudeste brasileiro, produz metabólitos secundários que atuam como defesa química frente a peixes generalistas (Fleury et al. 2008), e como agente alelopático contra a gorgônia nativa *Phyllogorgia dilatata*, causando necrose em seu tecido (Fleury et al. 2005, Lages et al. 2006).

No início dos anos de 1950, foi descoberto que as esponjas produzem metabólitos secundários com bioatividade pronunciada (Bergmann e Feeny 1950). Desde então, mais de 5000 compostos foram isolados a partir de esponjas (Blunt e Munro 2003). Numerosos estudos ecológicos têm demonstrado que muitas vezes eles servem para proteção contra ameaças (Thoms e Schupp 2007). A esponja *Cliona tenuis* concorre com sucesso por espaço em recife de corais no Caribe, matando e necrosando tecidos em taxas, de até 20 cm por ano. O extrato bruto

desta esponja mata e reduz o potencial fotossintético de corais zooxantelados (Chaves-Fonnegra et al. 2008).

Recentemente, Lages e colaboradores (2010) demonstraram que os corais *T. coccinea* e *T. tagusensis*, que invadiram a costa brasileira (De Paula e Creed 2004), também possuem substâncias químicas de defesa, as quais influenciam interações com predadores potenciais e organismos incrustantes. A “vantagem” química dos corais invasores juntamente com sua estratégia reprodutiva diversificada (Glynn et al. 2007) poderiam explicar o sucesso de *Tubastraea* em colonizar novas regiões em detrimento da fauna e flora local.

De Paula (2007) avaliou o potencial competitivo dos corais *T. coccinea* e *T. tagusensis* com espécies nativas em costões rochosos da Baía da Ilha Grande através de experimentos manipulativos. O resultado demonstrou inibição provocada pelos corais invasores no crescimento de determinadas algas calcárias articuladas, além do coral endêmico *M. hispida* que sofreu necrose total ou parcial com exposição do esqueleto (Creed 2006). Porém, a esponja *D. anchorata* recobriu parte das colônias dos corais. Esta última observação também foi confirmada experimentalmente por Lages (2012) e Lages e colaboradores (2012). Esta esponja é o único organismo conhecido capaz de prejudicar o crescimento destes corais (Meurer et al. 2010). *D. anchorata* também possui diversas substâncias de defesa química com atividade larvívica (Carballeira e Maldonado 1988), toxinas anti-predadores (Uriz et al. 1996; Pawlik et al. 2002), agentes antibacterianos (et al. 1999), entre outros. Estudos recentes com *D. anchorata*, coletadas em Abraãozinho, mesmo local deste estudo, mostraram que esta esponja é grande produtora de ácidos graxos e esteróis, quando submetidas a estresses como o aumento de nutrientes. (Petronilho 2008).

Os mecanismos utilizados na competição entre as espécies de corais têm sido bem descritos (sombreamento, tentáculos varredores, filamentos mesentéricos; Lang 1973; Richardson et al. 1979; Santos et al. 2013), porém estudos relevantes sobre competição utilizando defesas químicas são necessários (Pawlik et al. 2007). Atualmente, em diversas situações (mudanças de temperatura, competição) são igualmente estudadas as taxas metabólicas dos corais, de respiração e fotossintética dos corais (Castillo e Helmuth 2005; Dodds et al. 2007; Long et al. 2013). Pawlik e colaboradores (2007), por exemplo, demonstraram com o uso de medidas da taxa fotossintética, que metabólitos secundários presentes nos tecidos

de cinco espécies de esponjas (*Aka coralliphagum*, *Cliona langae*, *Xestospongia muta*, *Ectyoplasia ferox* e *Aplysina fulva*) têm efeitos alelopáticos rápidas no algas simbióticas (zooxantelas) que vivem nos tecidos de coral causando uma diminuição no potencial fotossintético do simbiote e branqueamento no tecido do coral. Sendo assim as taxas metabólicas também podem mostrar efeitos de estresse sobre espécies de coral, e ajudar em estudos para o entendimento das relações dos corais com outros organismos e o meio.

3.2 Objetivo

- Avaliar o efeito dos extratos brutos dos corais *Tubastraea coccinea* e *T. tagusensis* sobre o crescimento da esponja *Desmapsamma anchorata*;
- Avaliar o efeito dos extratos brutos de *D. anchorata* sobre a taxa metabólica de *T. coccinea* e *T. tagusensis*.

3.3 Hipóteses

- As defesas químicas dos corais *Tubastraea* spp. não impedem o crescimento da esponja *D. anchorata*.
- As defesas químicas da esponja *D. anchorata* alteram as taxas metabólicas dos corais *Tubastraea* spp.

3.4 Material e métodos

3.4.1 Coleta do material e extração

As colônias de *T. coccinea* e *T. tagusensis*, juntamente com a esponja *D. anchorata*, foram coletados nos costões rochosos da praia do Abraãozinho, a uma profundidade de aproximadamente três a cinco metros. Após a coleta, os organismos foram imediatamente congelados. Pequenos pedaços úmidos das três espécies (aproximadamente 5 cm) foram utilizadas para a determinação da relação entre o volume e o peso seco, através do deslocamento de líquido em proveta, após imersão das alíquotas. O estabelecimento desta relação é imprescindível para a determinação da concentração natural das substâncias encontradas no organismo (Lages 2012).

O processo de extração dos metabólitos seguiu a metodologia clássica em química orgânica. As colônias de *Tubastraea* sp. foram quebradas em pequenos pedaços, após serem retiradas do freezer, e deixadas ao ar livre, secando à temperatura ambiente, por aproximadamente quatro horas, para eliminar o excesso de água das colônias. Os pedaços foram macerados e extraídos exaustivamente três vezes consecutivas usando metanol (MeOH) como solvente, com o auxílio de um aparelho de ultrassom para aumentar a eficiência de extração, por lise das células. Todo esse processo foi realizado em temperatura ambiente e, em seguida, cada extrato foi separadamente evaporado sob pressão reduzida em evaporador rotatório, com banho de água aquecida a uma temperatura nunca superior a 60°C, dando origem a resíduos orgânicos correspondentes aos solventes empregados no processo de extração.

A esponja *D. anchorata* sofreu o mesmo processo de extração, sendo os solventes utilizados diclorometano (DCM) e metanol (MeOH) com concentração de 1:1. Os extratos brutos produzidos das três espécies foram congelados até o início dos experimentos.

3.4.2 Bioensaio de alelopatia

Os tratamentos do experimento de alelopatia foram preparados com géis de *Tubastraea* composto pela adição de 0,87g de Phytigel™ para 30 ml de água destilada e misturados cuidadosamente. A mistura foi aquecida num forno de micro-ondas em potência máxima por 30 segundos. Em seguida foi adicionado os extratos

de *T. coccinea* (2,436 g) ou de *T. tagusensis* (1,48 g). A mistura resultante foi em seguida, vertida em um poço da placa de ensaio. Os controles foram preparados por adição de 0,87 g de Phytigel™ a 20 ml de água destilada. Em seguida foi adicionado 10 ml de metanol e levada ao micro-ondas novamente.

O bioensaio de alelopatia foi realizado no Abraãozinho, mesmo local onde foram realizadas as coletas de *Tubastraea* spp e *D. anchorata*. Foram utilizadas placas de acrílico de 15 cm, que continham quatro compartimentos quadrados (5x5x0,8 cm), onde os géis foram vertidos, de forma que somente uma face do gel ficou exposta às correntes, reduzindo assim, a taxa de difusão dos metabólitos para a coluna d'água. Em cada placa, em dois compartimentos foram fixados o gel contendo extrato de *Tubastraea* spp., constituindo dessa forma os tratamentos, e nos outros dois, somente o gel contendo solvente. O experimento foi realizado com base no trabalho de Engel e Pawlik (2000).

No total foram utilizadas 10 placas, sendo cinco réplicas com extrato de *T. coccinea* e cinco com extrato de *T. tagusensis*. No centro da placa foi fixado um pedaço (~5x5 cm) da esponja *D. anchorata*. O crescimento da mesma foi monitorado por fotografia subaquática com o uso de uma câmera digital Canon Power Shot SD870 is, por quatro semanas, que era o tempo de permanência do extrato no gel. Para observar a forma de crescimento das esponjas foi plotado uma grade de 100 subquadrados, correspondente às dimensões dos quadrados tratamentos e quadrados controles da placa experimental, sobre cada gel, calculando assim o crescimento da esponja ao longo do mês (Figura 12).

Figura 12 - Placa experimento de alelopatia com os géis de controle e tratamento (extrato de *Tubastraea* spp. Lesson, 1829).

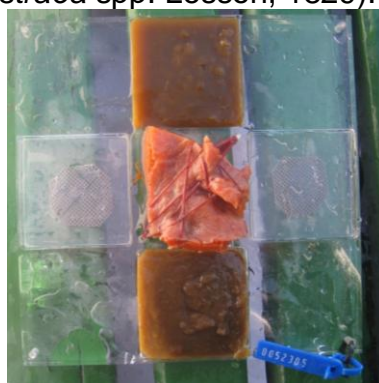
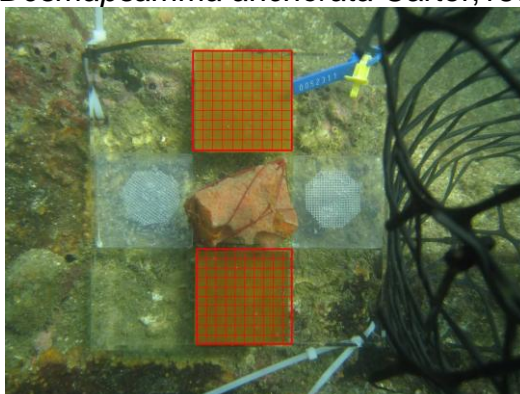


Foto: A autora, 2013.

3.4.3 Análise dos dados

Os dados de crescimento foram coletados na forma de porcentagem, considerando um subquadrado preenchido com a porção da esponja *D. anchorata*, como 1% enquanto os 100 quadrados totais da grade corresponde a 100% (Figura 13). O teste de normalidade Shapiro-Wilk, foi realizado para saber se as variáveis apresentavam distribuição normal. Como os dados apresentaram normalidade foi aplicado o Teste T pareado entre tratamento e controle para cada espécie de *Tubastraea*. O crescimento total em área das esponjas também foi estimado ao longo do tempo com o auxílio do programa *Coral Point Count* com extensão Excel (CPCe 4.0)

Figura 13 - Exemplo de placa com grade de 100 subquadrados para cálculo da área da esponja *Desmapsamma anchorata* Carter, 1882.



3.4.4 Bioensaio de variação da taxa metabólica

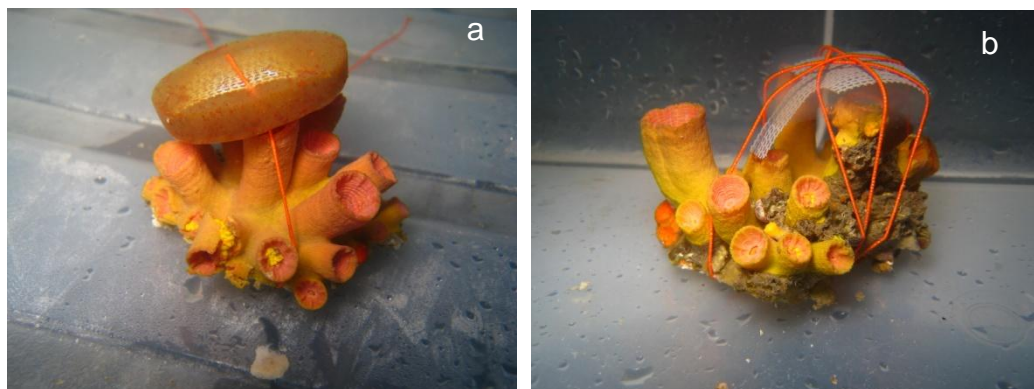
Os tratamentos do experimento de respiração com géis de *D. anchorata*, diferente do gel de *Tubastraea*, foram preparados por adição de 0,29 g de carragenina para 10 ml de água destilada, aquecidos no microondas por 13 segundos, em seguida foi adicionado o extrato da esponja (100 g), e aquecido por mais 13 segundos no microondas. A mistura então foi vertida em pequenas placas de petri (5 cm de diâmetro). Os géis controle do experimento de respiração foram preparados com adição de 0,29 g de carragenana para 7 ml de água destilada,

aquecidos no micro-ondas por 10 segundos, em seguida foi adicionado 1,5 ml de MeOH e levado ao micro-ondas por mais 10 segundos. A mistura foi vertida em pequenas placas de petri (5 cm de diâmetro).

Como no ensaio descrito acima não seria possível testar os efeitos dos metabólitos da esponja sobre os corais, devido ao seu lento crescimento (Pawlik 2011), aplicou-se a técnica modificada por Pawlik et al. (2007), baseada no rendimento metabólico dos corais. No caso de corais zooxantelados, consegue-se avaliar o efeito de estresse dos corais pelo contato das substâncias químicas de *D. anchorata*, através do uso de fluorimetria de amplitude de pulso modulada, aparelho PAM (*pulse amplitude modulated fluorometer*). O PAM é uma técnica não invasiva que tem a finalidade de avaliar as propriedades fotossintéticas dos tecidos de invertebrados contendo fotosimbiontes (Beer et al. 1998; Jones et al. 1999). Entretanto, no caso deste estudo, como os corais invasores *Tubastraea* spp são azooxantelados utilizamos um oxímetro YSI 55 para medir a taxa metabólica.

Foram utilizadas colônias de *T. coccinea* e *T. tagusensis* para montar unidades experimentais. As unidades eram divididas nos seguintes grupos: a) Tratamento (colônias com extrato de *D. anchorata* amarrado sobre a abertura dos pólipos) (Figura 14 a); b) Controle de artefato (colônias com o gel controle (sem extrato) amarrado sobre os pólipos), utilizado para monitorar o efeito físico da presença do gel (Figura 14 b); c) Controle (apenas colônias); e d) Água (apenas água).

Figura 14 – Réplicas do bioensaio de taxa metabólica de *Tubastraea tagusensis* Wells, 1982



Legenda: (a) - Tratamento com extrato de *Desmapsamma anchorata* Carter, 1882;
(b) - Gel controle. Foto: A autora, 2013.

Cada unidade era incubada com água do mar em um saco com fecho hermético (para evitar troca entre a água do interior e do exterior). Os tratamentos de *T. tagusensis* possuíram sete réplicas e os de *T. coccinea* seis réplicas. Todos os sacos foram colocados dentro de um aquário com água do mar para a manutenção da temperatura. Foi medida a concentração de oxigênio dissolvido dentro do aquário e dentro dos sacos no início e no fim do ensaio, depois de cinco horas. As medidas foram aferidas com o auxílio de um oxímetro YSI 55.

Após a última medição da concentração de oxigênio, as colônias foram levadas para a estufa, todo o excesso de água foi retirado, as colônias foram pesadas, e então emergidas em água sanitária até que todo o tecido fosse retirado, para então serem pesadas novamente. O valor do peso da colônia ainda com tecido foi subtraído do valor do esqueleto para se obter o valor do peso apenas do tecido.

3.4.5 Análise dos dados

Os valores da concentração final de oxigênio foram subtraídos dos valores iniciais, sendo este último fixo para cada espécie. Para se ter o valor em quantidade de carbono consumido (taxa metabólica), os valores de variação de O₂, foram divididos por duas vezes a massa atômica do oxigênio (2x16) multiplicados pela massa atômica do carbono (12). A taxa metabólica foi multiplicada pelo volume de água de cada saco e dividido pelo número de horas de incubação, para se ter a quantidade de carbono consumido no compartimento de incubação por hora. O valor obtido então foi dividido pelo peso do tecido de cada colônia. Obtendo-se assim, a taxa metabólica em mg por hora por g de matéria orgânica:

$$1) \text{ Concentração final (O}_2\text{) - Concentração inicial (O}_2\text{) = Variação de O}_2$$

$$2) \text{ Carbono consumido (Taxa metabólica) = } \frac{\text{Variação de O}_2 \times 12}{32}$$

32

$$3) \frac{\text{Taxa metabólica} \times \text{volume}}{\text{Horas}} = \text{Taxa metabólica mg/h}$$

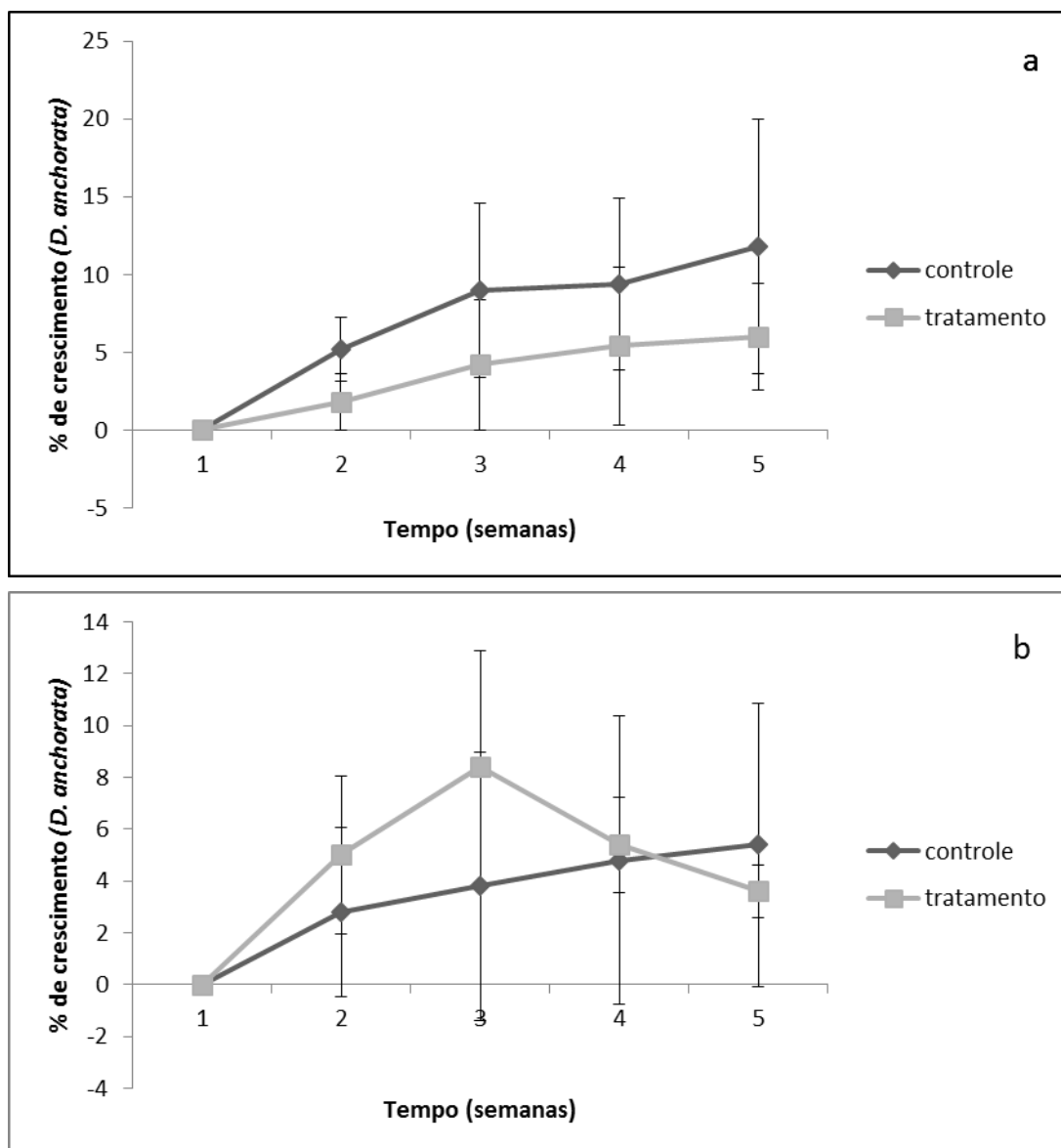
$$4) \frac{\text{Taxa metabólica /mg/h}}{\text{peso da colônia}} = \text{Taxa metabólica mg/h/g}$$

O teste de normalidade Shapiro-Wilk foi realizado para saber se os valores de respiração tinham uma distribuição normal. Como os dados apresentaram distribuição normal foi aplicado o teste ANOVA (análise de variância) entre tratamentos e controle para cada espécie de *Tubastraea* spp.

3.5 Resultados

3.5.1 Bioensaio de alelopatia

Após quatro semanas de experimentos todas as esponjas continuaram vivas e cresciam sobre o tratamento e controle. As esponjas *D. anchorata* que estavam em contato com o extrato de *T. coccinea*, mostraram um tamanho maior sobre os controles do que sobre os tratamentos em todos os tempos do experimento, porém essa diferença não foi significativa (Teste T pareado= 0,324) (Figura 15a). Já as esponjas que estavam em contato com extrato de *T. tagusensis* apresentaram crescimento maior sobre os tratamentos até a terceira semana de experimento, e após esse período, as esponjas diminuíram seu tamanho, enquanto na última semana mostraram um crescimento maior sobre os controles. A diferença entre os controles e tratamentos também não foram significativas (Teste T pareado, p= 0,906) (Figura 15b).

Figura 15 - Crescimento em porcentagem de *Desmapsamma anchorata* Carter, 1882

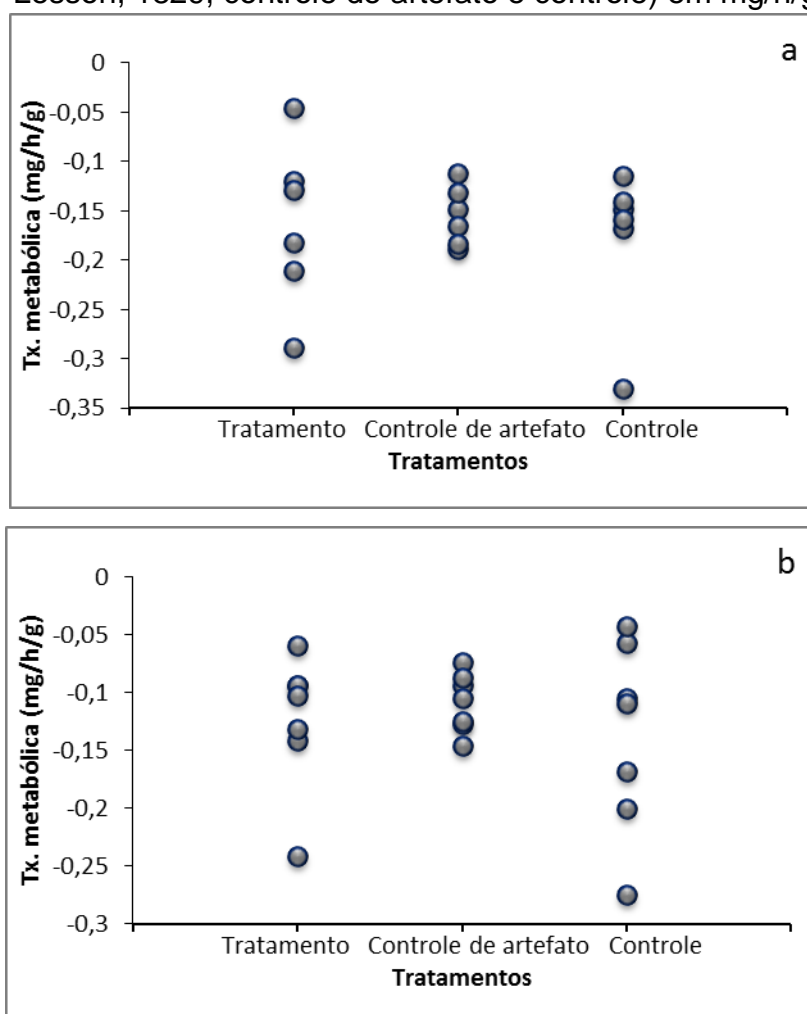
Legenda: (a) - *D. anchorata* em contato com extrato de *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829; (b) - *D. anchorata* em contato com extrato de *Tubastraea tagusensis* Wells, 1982 (Linha preta: controle; linha cinza: tratamento).

3.5.2 Bioensaio de variação da taxa metabólica

Não foi observado efeito significativo em nenhuma das duas espécies de corais invasores em nenhum dos tratamentos (gel com extrato de *D. anchorata*, gel controle, controle) (ANOVA *T. coccinea*: $F= 0,162$; $p= 0,852$; *T. tagusensis*: $F= 0,396$; $p= 0,679$). A taxa metabólica de *T. coccinea* foi maior do que a do seu

congênera (Figura 16 a, b). Sendo que as colônias que estavam no controle apresentaram um consumo maior e as que estavam no controle de artefato um menor. O mesmo ocorreu para *T. tagusensis*.

Figura 16 - Taxa metabólica nos diferentes tratamentos (extrato de *Tubastraea* spp. Lesson, 1829, controle de artefato e controle) em mg/h/g.



Legenda: (a) - *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829 em contato com extrato de *Desmapsamma anchorata* Carter, 1882; (b) - *Tubastraea tagusensis* Wells, 1982 em contato com extrato de *Desmapsamma anchorata*.

3.6 Discussão

A diferença não significativa encontrada entre o crescimento de *D. anchorata* sobre as câmaras contendo extratos de *Tubastraea* spp., e sobre os controles, no ensaio de alelopátia, indica que o mecanismo alelopático destes corais contra a espécie de porífero *D. anchorata*, pode não ser a ferramenta melhor utilizada na

competição por espaço. Santos e colaboradores (2013) demonstraram que essas espécies usam defesas físicas contra o coral endêmico *M. hispida* como filamentos mesentéricos ou (menos provavelmente) tentáculos varredores. Outro estudo utilizando *Balanophyllia elegans*, espécie da mesma família de *Tubastraea* spp., Dendrophyllidae, sugere que este coral também utiliza contato tentacular para impedir a sobreposição pela ascídia *Trididemnum opacum* (Bruno e Witman 1996).

Os compostos envolvidos em interações alelopáticas podem atuar em diferentes concentrações (repelentes ou tóxicas) e distâncias, e alguns são solúveis ou voláteis, a fim de alcançar uma maior distância do organismo que a libera (Hadfield e Scheur 1985; Slattery et al. 1997; Chaves-Fonnegra et al. 2008). Outros podem ser depositados na superfície do organismo agindo por contato direto com potenciais competidores. Mas de qualquer forma, a produção de metabólitos secundários provavelmente requer custos consideráveis para o organismo (Coll 1992), isso porque os recursos atribuídos à produção não estão disponíveis para outros processos, como o crescimento e reprodução (Van Alstyne et al. 2001).

Embora os corais pétreos produzam esqueleto externo rígido e protetor, alguns experimentos demonstraram que estes animais também produzem compostos bioativos (Tarrant et al. 2003; Kontiza et al. 2006), alguns dos quais são deterrentes para peixes (Lages et al. 2010) e outros com ação alelopática, como a espécie *Tubastraea faulkneri* do oceano pacífico, que é capaz de inibir o assentamento e o crescimento de corais competidores (Koh e Sweatman 2000). No Brasil, Lages e colaboradores (2010, 2012) também detectaram diversas substâncias como ácidos graxos, esteróis e alcalóides, através de CG-EM (cromatografia gasosa em espectroscopia de massa), mostrando que ambas espécies dos corais invasores *T. coccinea* e *T. tagusensis*. produziram diversos metabólitos secundários que podem agir de forma negativa contra outros organismos e, portanto, serem responsáveis, em parte, pelo sucesso de ambas espécies de *Tubastraea* nos costões rochosos da Baía da Ilha Grande. Porém, contra a esponja *Desmapsamma* esse mecanismo não é observado.

Corais escleractíneos liberam filamentos mesentéricos para digerir grandes presas (Yonge 1930; Muscatine 1973) e atacar outras espécies (Chadwick 1987; Lang e Chornesky 1990). Os corais pétreos possuem esses filamentos digestivos, os quais podem ser emitidos em direção a corais vizinhos após poucas horas de contato interespecífico (Lang 1973). Os filamentos mesentéricos são extensões

provenientes da cavidade gastrovascular (Coll 1992), e são equipados com nematocistos que contêm toxinas capazes de contribuir para o dano tecidual do adversário (Thomason e Brown 1986). Nugues et al. (2004), observaram o uso de filamentos mesentéricos de oito espécies de corais escleractínios, como defesa contra a alga verde competidora por espaço *Halimeda opuntia*, a alga sofreu descoloração dos seus tecidos e danos em seus segmentos. Essas evidências podem sugerir que *T. coccinea* e *T. tagusensis* utilizem estruturas físicas contra seus competidores, corroborando os resultados recentes de Santos e colaboradores (2013).

Por outro lado, no experimento com as taxas metabólicas onde utilizou os corais invasores *Tubastraea* spp como modelo, também não foi observada diferença significativa entre os extratos de *D. anchorata* e os outros tratamentos, mostrando que o metabolismo dos corais não foram afetados pela possível presença de substâncias químicas no meio. Embora os mecanismos de liberação de metabolitos alelopáticos por esponjas não sejam conhecidos para a maioria das espécies (Pawlik et al. 2007; Pawlik 2011). Esponjas podem elaborar compostos em suas superfícies em uma taxa mais rápida do que a taxa de difusão de metabolitos a partir de géis, a taxa nesse caso pode ser mais lenta, ou algumas esponjas podem simplesmente não liberar metabolitos em todo o corpo (Pawlik et al. 2007; Pawlik 2011), podendo concentrar seus metabolitos secundários em células esferulosas, adjacentes aos canais exalantes, como no caso das substâncias bromadas, aerotionina e homoaerotionina, produzidos pela *Aplysina fistularis* (Cronin 2001). Pawlik e colaboradores (2007) relataram que a presença dos géis contendo metabolitos de nove esponjas caribenhas, quando colocados em contato com o tecido do coral *Diploria labyrinthiformis*, afetou a saúde do coral de duas diferentes maneiras: prejudicando a fotossíntese das zooxantelas e causando branqueamento.

A defesa da esponja também pode ser gerada pela indução, como definida por Harvell (1990), onde as respostas são ativadas através do encontro inicial com um consumidor ou um competidor, que confere à ela algum grau de resistência para ataques subsequentes. Thacker e colaboradores (1998) investigaram alterações nos perfis químicos de esponjas do Indo-pacífico. A esponja *Cacospongia* sp. apresentou um aumento na produção de extratos orgânicos quando em contato com o extrato do seu competidor sugerindo uma defesa induzida.

A esponja *D. anchorata*, porém é principalmente caracterizada pelo seu rápido crescimento (Wulff 2005), e por ser um organismo que ocupa grandes áreas, capaz de recobrir as colônias dos corais *Tubastraea* spp na Baía de Ilha Grande, RJ (De Paula 2007) e apresenta a maior taxa de recobrimento de corais (37,1%) no Caribe (Aerts e van Soest 1997).

Em geral, espécies com crescimento rápido ganha vantagem em interações de sobrecrecimento (McLean 2006). A esponja *Chondrilla nucula* provavelmente cresce sobre outros organismos devido a taxas diferenciais de crescimento (Vicente 1987). Essa esponja ocupa grandes faixas do recife Enrique, em Porto Rico, com sucesso de 67-80% quando se depara com outros organismos sésseis do recife, através de crescimento excessivo (Vicente 1987).

Os resultados, então, podem indicar que tanto os corais *Tubastraea* spp. quanto a esponja *D. anchorata* não utilizam mecanismos químicos para se defender contra competidores. No entanto, pode não ser tão simples, devido aos múltiplos papéis ecológicos dos metabólitos secundários (ex. Thoms e Schupp 2007) e conhecimento anterior do uso de defesas desses organismos com outros fins.

3.7 Conclusão

- O extrato bruto dos corais *Tubastraea coccinea* e *T. tagusensis* não apresentaram efeito sobre o crescimento da esponja *Desmapsamma anchorata*, como também o extrato bruto da esponja *D. anchorata* não apresentou efeito na taxa metabólica dos corais sugerindo o uso de mecanismo de defesa física na competição.

4 AVALIAÇÃO EXPERIMENTAL DA COMPETIÇÃO ENTRE OS CORAIS *TUBASTREA* SPP. E A ESPONJA *DESMAPSAMMA ANCHORATA*

4.1 Introdução

O espaço é um recurso limitado em fundos duros marinhos e os organismos sésseis usam diferentes estratégias para protegê-lo, como os mecanismos conhecidos que incluem um crescimento rápido sobre os vizinhos e a implantação de apêndices agressivos (Lang 1973; Jackson e Buss 1975; Lang e Chornesky 1990). Substâncias químicas alelopáticas também podem ser usadas para ganhar e manter o espaço (Pawlik 1993; Becerro et al. 1995; Thacker et al. 1998; Pawlik et al. 2007). Além disso, a competição pode ser evitada ou limitada pelo crescimento para cima ou por dentro, cavando o substrato (Jackson 1979; Chaves-Fonnegra et al. 2008).

Para os organismos sésseis, as formas coloniais são concorrentes superiores em relação a formas solitárias (Jackson 1977), devido a diferenças nos atributos da história de vida: (1) reprodução e de crescimento, (2) a natureza do seu esqueleto e (3) da susceptibilidade à incrustação e crescimento excessivo (Jackson 1977; McLean 2006). O sucesso competitivo de uma espécie também depende muitas vezes do mecanismo defensivo ou ofensivo empregado (Aerts 1998).

Nas comunidades de invertebrados marinhos sésseis o impasse entre as espécies pode ocorrer na capacidade das espécies em crescer demais ou invadir outro organismo (Buss e Jackson 1979; Rubin 1982; Wootton 2001). Nessas comunidades os mecanismos de impasse são baseados possivelmente na alelopátia (Jackson e Buss 1975), ou em detalhes morfológicos de sobrecrecimento (Buss 1980; Rubin 1982). A competição por interferência com sobrecrecimento é muito comum em substratos duros marinhos, e geralmente envolve um concorrente que cresce em parte ou totalmente sobre o outro indivíduo (Bell e Barnes 2003). O sobrecrecimento de alguns concorrentes pode ser letal, mas outros podem perseverar em uma capacidade reduzida, tal como muitos táxons coloniais, como corais (Bell e Barnes 2003). O competidor bem sucedido em encontros competitivos pode relacionar seu sucesso a uma gama complexa de fatores ambientais, físicos e

até mesmo temporais, mas a identidade do concorrente é geralmente um dos fatores mais importantes (Barnes e Rothery 1996).

No caso de interações competitivas entre esponjas e corais, o resultado na maioria das vezes é o crescimento excessivo das esponjas sobre os corais (Jackson e Buss 1975), possivelmente por causa de um melhor desenvolvimento dos mecanismos de defesa desses organismos (Aerts e van Soest 1997; McLean 2006). Encontros entre esponjas e corais costumam resultar em danos ao coral (Jackson e Buss 1975; Suchanek et al. 1983; Sullivan et al. 1983), mesmo em situações de não contato (Porter e Targett 1988).

As esponjas desempenham um papel importante na competição por espaço (Suchanek et al. 1983), pois estas não possuem órgãos especiais competitivos como filamentos mesentéricos e comportamento associado, elas são conhecidas por usar suas substâncias tóxicas em interação com outros organismos bentônicos para ganhar e manter as suas posições sobre os substratos (Pawlik 2011). O sobrecrescimento também pode ser relatado como um comportamento agressivo (Lang 1973).

Ambas as espécies do coral exótico *Tubastraea* foram observadas liberando seus filamentos mesentéricos em contato com *D. anchorata* quando esta começou a recobrir o esqueleto calcário dos corais (De Paula 2007). Já foi relatado que corais são capazes de danificar organismos “vizinhos” usando filamentos mesentéricos em uma “digestão” externa e tentáculos *sweeper* (Tanner 1995; Santos et al. 2013). Porém a esponja *D. anchorata* é o único competidor, conhecido, capaz de danificar ou provocar a morte de indivíduos de *Tubastraea* spp (Meurer et al. 2010). Elucidar os mecanismos da competição entre os corais invasores e as espécies nativas pode contribuir para a compreensão do processo de invasão e fornece informações importantes sobre a gestão de invasão e prováveis implicações para a manutenção da biodiversidade nativa, à medida que a importância relativa dos mecanismos químicos contra mecanismos físicos é pouco conhecida no Brasil (Santos et al. 2013).

4.2 Objetivo

- Avaliar se existe diferença no crescimento da esponja *D. anchorata* quando na presença do competidor por espaço;
- Avaliar se a presença da barreira física interfere no crescimento de *D. anchorata* quando em competição com *Tubastraea* spp.

4.3 Hipótese

- A esponja *D. anchorata* tem o crescimento aumentado quando em contato com *Tubastraea*;
- A presença da barreira física impede o crescimento da esponja *D. anchorata* em direção ao competidor.

4.4 Material e métodos

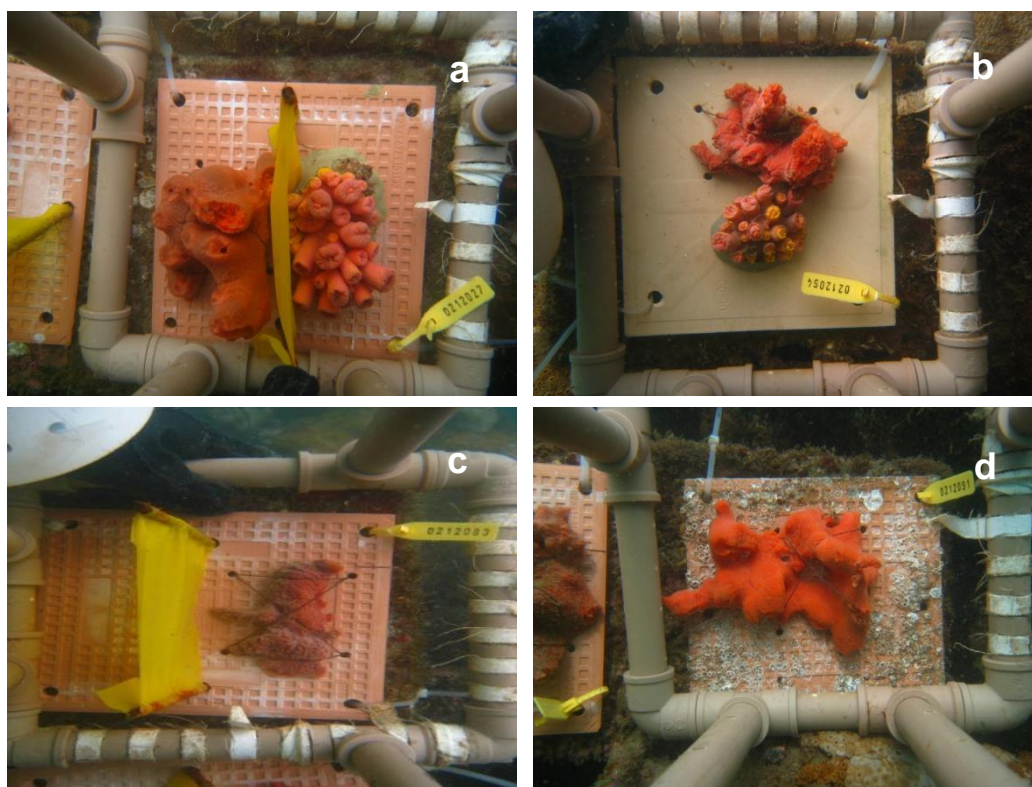
4.4.1 Experimento de interação biológica *in situ*

O experimento compreendeu na utilização de 30 blocos de concreto (10X20X40 cm) distribuídos paralelamente ao costão rochoso do Abraãozinho, na região do infralitoral, entre um e quatro metros de profundidade. Em cada bloco foram colocadas duas placas de cerâmica (15x15 cm), totalizando 60 placas. Foram feitos furos nos blocos para que as placas fossem devidamente fixadas com abraçadeiras plásticas, onde se acomodavam as placas orientadas verticalmente. As placas foram perfuradas nas laterais para a colocação de lacres numerados para a sua identificação.

O experimento foi dividido em tratamento sem barreira física onde os competidores, os corais invasores (separadamente), e o porífero *D. anchorata*,

tinham contato direto, e, com barreira física constituída de nylon com malha de abertura de 30 μm (Bruno e Witman 1996), que permitia o fluxo de água e toxinas solúveis entre os organismos fixados às placas, mas impedia a passagem de estruturas físicas dos organismos (Figura 17 a, b) (Modificado de Santos et al. 2013). Nas placas controle foi transplantada apenas a esponja *D. anchorata*, e no controle de artefato as esponjas eram transplantadas para placas com a barreira física, mas sem o competidor (Figura 17 c, d) (n=8 para cada tratamento e controle). Os corais e as esponjas tinham um tamanho entre 5 e 10 cm).

Figura 17 - Placas do experimento de interação biológica.



Legenda: (a) - Tratamento de *Tubastraea tagusensis* Wells, 1982 x *Desmapsamma anchorata* Carter, 1882 com barreira física (n=8); (b) - *T. tagusensis* x *D. anchorata* sem barreira física (n=8); (c) - *D. anchorata* controle com barreira física (n=8); (d) - *D. anchorata* controle sem barreira física (n=8)

Foto: A autora, 2013.

As colônias de *Tubastraea* foram fixadas sobre o lado poroso das placas usando-se cola naval Tubolit, e ficaram mantidas em caixas plásticas por aproximadamente duas horas, até a secagem da cola. As esponjas foram presas nas placas com fios elásticos. O bioensaio teve duração de 85 dias e o crescimento das esponjas foi monitorado por fotografia subaquática, com o uso da câmera digital

Canon Power Shot SD870 is. Para obter a área das esponjas, cada colônia foi dividida em quatro porções (0, 90, 180, 270 graus) e a área de cada porção foi medida com o auxílio do software *Coral Point Count* com extensão Excel (CPCe 4.0) (Figura 18). Essas quatro áreas foram posteriormente comparadas para observar se existia diferença no crescimento entre as porções. Após o fim do experimento foi realizado um corte transversal das colônias de *Tubastraea* spp. sobrepostas pela *Desmapsamma* para observar o estado das colônias.

Figura 18 - Exemplo de placa tratamento com as medidas da área parcial de *Desmapsamma anchorata* Carter, 1882 com o auxílio do software *Coral Point Count* com extensão Excel.



4.4.2 Ensaio em microcosmo

Além do experimento em campo, foi realizado um ensaio em aquário para observar a reação dos competidores nas primeiras 12 horas de contato. As coletas das colônias de *Tubastraea* foram realizadas nos costões rochosos do Abraãozinho, onde ocorreu o experimento *in situ*, devido à facilidade de acesso e maior quantidade de colônias. Os corais foram coletados e colocados em caixas plásticas com água do mar para aclimatação (aproximadamente 5 a 10 cm de diâmetro cada colônia). Três meses antes do início do ensaio em aquário, pedaços de esponjas foram presos a placas de acrílico e deixados no mar para fixação e crescimento. Essas placas foram posteriormente retiradas do ambiente natural, e colocadas para

aclimatação em caixas plásticas, que foram transportadas separadas de seus competidores, até o início do ensaio.

Foram utilizadas três colônias de *T. coccinea* e três colônias de *T. tagusensis*. Cada parte de competidores foi colocado em aquários separados e monitorados de duas em duas horas com fotografia subaquática com o uso de uma câmera digital Canon Power Shot SD870 is (Figura 19). O ensaio foi realizado no Centro de Visitantes do Projeto Coral-Sol na Vila do Abraão, Ilha Grande.

Figura 19 - Detalhe de um aquário mostrando *Desmapsamma anchorata* Carter, 1882 em interação com *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829



Foto: A autora, 2013.

4.4.3 Análise dos dados do experimento de interação

A análise dos dados foi realizada no programa de estatística R (Team 2013), e o pacote utilizado foi “circular” (Agostinelli e Lund 2013). Os dados coletados da área das esponjas, por tratamentos foram submetidos ao teste *Watson's two sample*, para testar a homogeneidade das variâncias. Como os dados eram homogêneos, posteriormente foi aplicado o Teste Watson-Williams para dados circulares entre os diferentes tratamentos e controles para cada espécie de coral.

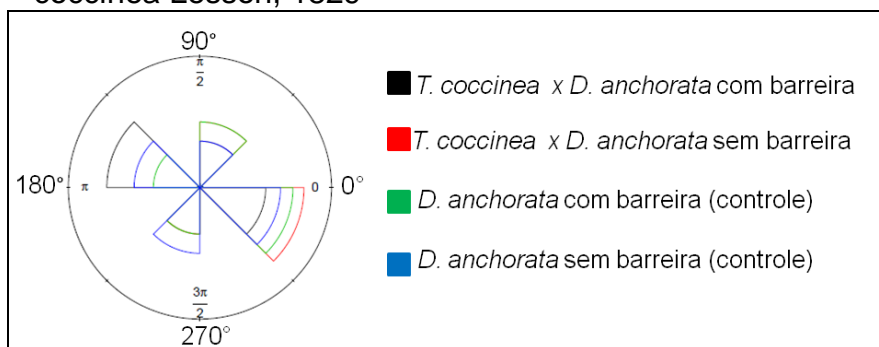
4.5 Resultados

A análise global do crescimento da esponja *D. anchorata* nos diferentes tratamentos e controle nos bioensaios de campo para *T. coccinea* apresentou diferença significativa ($F= 3,8641$; $p= 0,02$). No teste *post hoc* as diferenças observadas foram entre os tratamentos *T. coccinea* x *D. anchorata* com barreira e sem barreira física ($F= 11,95$; $p= 0,003$); *T. coccinea* x *D. anchorata* com barreira física e *D. anchorata* controle com barreira física ($F= 15,0722$; $p=0,001$); e *T. coccinea* x *D. anchorata* com barreira e *D. anchorata* sem barreira física ($F= 6,9256$; $p= 0,02$).

Na análise para *T. tagusensis* não foi incluído o tratamento *T. tagusensis* x *D. anchorata* sem barreira, pois neste caso, todas as esponjas morreram na primeira semana, após a implantação do experimento. Na análise global foi observada diferença significativa entre tratamento e controles ($F = 11,1438$; $p= 0,0005$). No teste *post hoc* foi observada diferença entre os tratamentos *T. tagusensis* x *D. anchorata* com barreira física e *D. anchorata* controle com barreira física ($F= 4,3788$; $p= 0,056$); e *T. tagusensis* x *D. anchorata* com barreira física e *D. anchorata* sem barreira física ($F = 7,8568$; $p= 0,01$).

Nos gráficos circulares, onde foram apresentados o crescimento de *D. anchorata* nos diferentes ângulos foi possível observar que no tratamento *T. coccinea* x *D. anchorata* sem barreira física, a esponja teve um crescimento maior que os outros tratamentos em direção ao competidor (0 grau), já no tratamento com barreira (*T. coccinea* x *D. anchorata* com barreira física) o crescimento foi maior em direção ao lado oposto da barreira física (180 graus) (Figura 20).

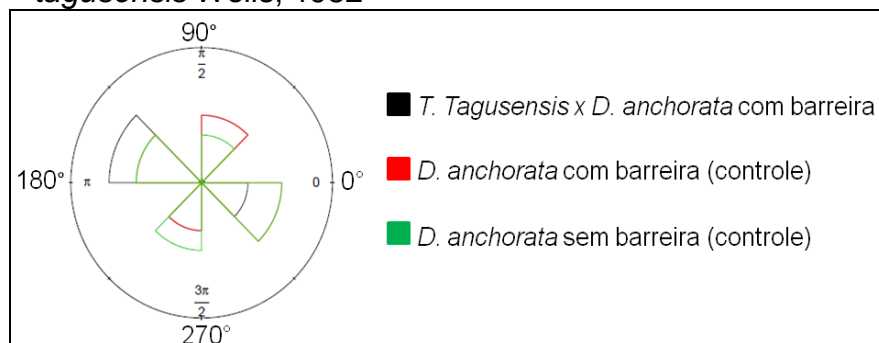
Figura 20 - Análise circular do crescimento de *Desmapsamma anchorata* Carter, 1882 em diferentes ângulos, quando em contato com *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829



Legenda: 0°= ao lado do competidor; 90°= lado oposto ao competidor; 180°= acima; 270°= abaixo.

No tratamento *T. tagusensis* x *D. anchorata* com barreira física também foi observado o crescimento em direção ao lado oposto à barreira (Figura 21), porém em algumas réplicas a esponja cresceu sobre a barreira, em direção ao competidor.

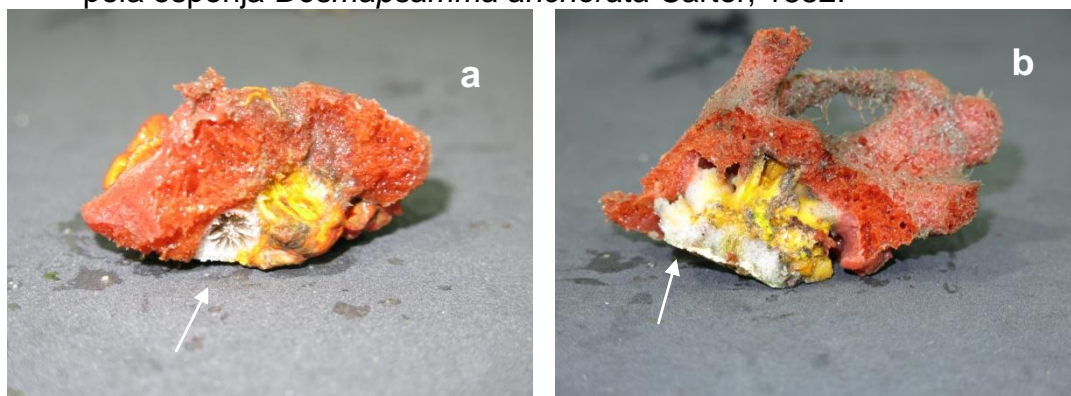
Figura 21 - Análise circular do crescimento de *Desmapsamma anchorata* Carter, 1882 em diferentes ângulos, quando em contato com *Tubastraea tagusensis* Wells, 1982



Legenda: 0°= ao lado do competidor; 90°= lado oposto ao competidor; 180°= acima; 270°= abaixo.

Um corte transversal realizado nas colônias de *Tubastraea* spp com sobreposição de *D. anchorata* mostraram branqueamento no tecido e necrose em ambas as espécies (Figura 22 a, b).

Figura 22 - Corte transversal dos corais *Tubastraea* spp. Lesson, 1829 sobrepostos pela esponja *Desmapsamma anchorata* Carter, 1882.



Legenda:(a) - *Tubastraea coccinea*; (b) - *Tubastraea tagusensis*.
Foto: Humberto Fortunato, 2013.

Durante o ensaio em aquários houve presença de filamentos mesentéricos emitidos por ambas os corais durante todo o experimento, a partir das primeiras duas horas, em todas as réplicas (n=3 para cada espécie de coral). Porém os corais *T. coccinea* apresentaram uma quantidade maior de filamentos (Figura 23 a, b). Além disso, foram observados tentáculos abertos por *T. coccinea*, apenas em direção ao competidor (Figura 23 c). Os corais *T. tagusensis* apresentaram uma projeção de sua boca em direção ao competidor (Figura 23 d).

Figura 23 - Detalhe das respostas de *Tubastraea* spp. Lesson, 1829 ao competidor *Desmapsamma anchorata* Carter, 1882.



Legenda:(a) - Filamentos mesentéricos liberados por *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829; (b) - Filamentos mesentéricos liberados por *Tubastraea tagusensis* Wells, 1982; (c) - Tentáculos de *T. coccinea* abertos voltados para o competidor; (d) - Boca de *T. tagusensis* projetada para *D. anchorata*.
Foto: A autora, 2013.

Também foi observada que a esponja *D. anchorata* projetou parte do seu tecido em direção a *T. coccinea* (Figura 24).

Figura 24 - Resposta da esponja *Desmapsamma anchorata* Carter, 1882 ao competidor *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829 projetando parte do tecido.

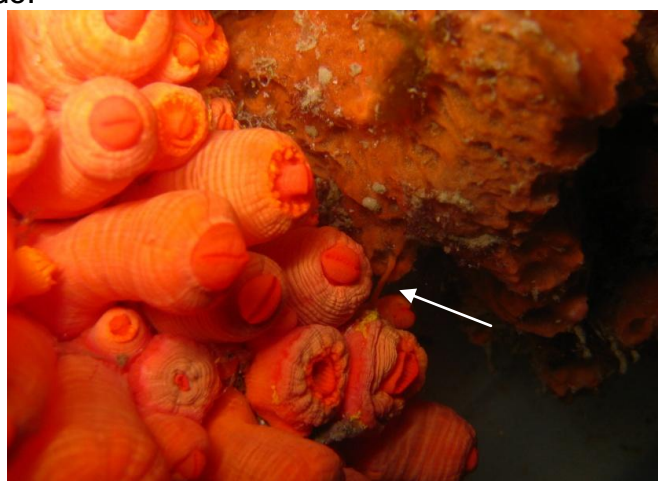


Foto: A autora, 2013.

4.6 Discussão

A necessidade de esponjas competirem com corais, a fim de ganhar espaço provavelmente depende da sua forma de crescimento, em combinação com outras características do crescimento (Becerro et al. 1995; Aerts 2000; De Voogd et al. 2004). Conseqüentemente, as estratégias morfológicas são importantes para invertebrados bentônicos sésseis em sua luta por substrato (Hoppe 1988). Segundo Russ (1982) as interações de sobrecrecimento são de longe uma das mais importantes formas de competição do ambiente bentônico. Essa estratégia competitiva causa asfixia de um organismo por outro organismo da mesma ou de outra espécie (Russ 1982). A frequência de resultados particulares de interações de sobrecrecimento entre qualquer par de espécies é uma medida de capacidade competitiva da espécie em relação ao outro (Russ 1982).

No presente estudo, o porífero *D. anchorata* mostrou um crescimento aumentado em direção ao competidor, no caso *T. coccinea*, quando a barreira física não estava presente. Essa esponja foi caracterizada em diversos estudos como sendo a mais agressiva, quando comparada a outras esponjas, em seu efeito com relação a competição com corais (Rützler 1970; Aerts e van Soest 1997). Esponjas maciças são consideradas mais eficazes do que as ramificadas em ganhar espaço por meio de crescimento excessivo, pois espécies ramificadas podem evitar a competição, "escapando pelas alturas" (Meesters et al. 1996).

Mecanismos de sobrecrecimento incluem taxas diferenciais de crescimento (Buss e Jackson 1979) e, em alguns casos, aleloquímicos (Buss e Jackson 1979). Jackson e Buss (1975), Suchanek et al. (1983) e Aerts e van Soest (1997) sugerem que estes mecanismos são geralmente bem desenvolvidos em esponjas o que lhes permitem superar corais na competição. Nos bancos de Mosquito, na Florida, por exemplo, a esponja *Chondrilla nucula* era bem abundante e estava envolvida em mais de 70% de todas as interações de sobrecrecimento, e mais da metade das interações com corais (Hill 1998). A esponja *C. nucula* provavelmente cresce sobre outros organismos através de taxas de crescimento diferencial (McLean 2006). Esta esponja cresce em grandes faixas de *Porites* sp. e foi o principal agressor no recife estudado com um sucesso 67-80% dos casos, crescendo sobre outros organismos sésseis do recife (Vicente 1987). A esponja *Niphates olemda*, apesar de ser uma

esponja com crescimento ereto, causou necrose em 95% dos corais que competiram por espaço com ela. Este modo de interação indica que *N. olemda* obtém ou mantém espaço tanto por sufocar seu substrato vivo ou exsudando substâncias químicas (De Voogd et al. 2004). O sobrecrecimento de esponjas nem sempre é mediado pela química (Wulff 2006a). Por exemplo, o sobrecrecimento da esponja *Halichondria* sp. parece ser unicamente devido ao crescimento relativamente rápido do organismo, talvez em conjunto com a sua forma de crescimento maleável (Fell e Lewandrowski 1981), e a esponja *Haliclona (Reniera) tubifera* é observada simplesmente sufocando cracas vizinhas e anelídeos (McDougall 1943).

As respostas químicas da esponja *D. anchorata* podem não ter influenciado os corais *Tubastraea*, como a única estratégia utilizada no caso dos tratamentos com barreira. Não foi observado reações nos tecidos dos corais invasores, como mudança de coloração ou abertura de tentáculos em direção ao competidor porífero. De Voogd e colaboradores (2004) relataram que os metabólitos secundários são utilizados também pelas esponjas *Amphimedon paravidis*, *Callyspongia* sp. e *N. olemda* como estratégia de defesa em competição espacial, e que a concentração de compostos bioativos difere tanto no próprio indivíduo como entre os indivíduos da mesma espécie.

McLean e Yoshika (2008) indicam que as associações competitivas por substrato de *Desmapsamma anchorata*, com outras espécies, tanto pode ser aleatória como não aleatória (espécie-específicos). Essas associações são aleatórias no sentido que elas geralmente seguem a abundância relativa de táxons de macroinvertebrados. Este resultado sugere que *Desmapsamma* não é seletiva sobre o substrato biótico em que ela cresce (McLean e Yoshika 2008). *Desmapsamma* interagia com diversas espécies de gorgônias e com exceção de *Briareum asbestinum*, a relação com as gorgônias não eram específicas da espécie (McLean e Yoshika 2008).

Neste estudo, no caso das esponjas que estavam nos tratamentos com barreira, o crescimento provável foi impedido pelo artefato, pois todos os tratamentos e controles tiveram o crescimento menor para o lado da barreira, porém em alguns tratamentos com barreira foi observado o crescimento da esponja sobre o artefato. A química exsudada provavelmente pelos corais *Tubastraea* spp pode ter influenciado no crescimento da esponja, sendo mais um mecanismo utilizado pelos corais. De acordo com Thompson (1985) a exudação de compostos químicos na

defesa de corais contra esponjas pode ter um efeito inverso, provocando reações de defesas dos poríferos. Outro fato que nos leva a acreditar que *Tubastraea* pode ter usado defesas químicas na competição foi a morte das esponjas apenas nos tratamentos com *T. tagusensis* sem barreira. Segundo Lages et al. (2010), *T. coccinea* e *T. tagusensis* podem produzir aleloquímicos contra diversos organismos marinhos nativos. Porém *T. tagusensis* no estudo de Lages e colaboradores (2010) mostrou uma natureza química mais agressiva contra peixes predadores generalistas, o que pode também contribuir para a sua maior abundância na região da Baía de Ilha Grande, com relação ao seu congênere. Outra espécie do mesmo gênero, *Tubastraea faulkneri*, também é conhecida em produzir compostos tóxicos, inibindo o assentamento e o crescimento de corais competidores (Koh e Sweatman. 2000).

A utilização de filamentos mesentéricos também foi observada no experimento de microcosmos. Neste caso, a principal defesa utilizada pelos corais invasores foram as ferramentas físicas, como observado por Santos e colaboradores (2013). Neste estudo foi observado que as espécies de *Tubastraea* usaram defesas físicas contra *M. hispida*, como filamentos mesentéricos e tentáculos varredores para atingir o competidor. Diversos estudos relatam o uso de filamentos digestivos como agentes de competição interespecífica, em tais casos, os filamentos digeriram os tecidos de espécies vizinhas ao seu alcance (Lang 1973; Lang e Chornesky 1990) Além disso, também foi observado o direcionamento dos pólipos voltados para os competidores, como relatado nos experimentos realizados por De Paula (2007). Os corais *Discosoma howesii* também foram observados usando seus pólipos para defesa, aparentemente matando corais duros (den Hartog 1994). Outros estudos também relatam o uso de contato tentacular por corais. Observações de Bruno e Witman (1996) em um experimento usando métodos semelhantes ao do presente estudo observam que *B. elegans*, também um coral da mesma família que *Tubastraea*, usa contato tentacular para evitar a cobertura pela ascídia *Trididemnum opacum*. A esponja *Desmapsamma* também apresentou uma projeção do seu tecido em direção ao competidor, podendo ser também uma característica de reconhecimento para defesa.

Os resultados do presente estudo mostram que a principal estratégia utilizada pela esponja *Desmapsamma* são defesas físicas, enquanto que ambas espécies de corais *Tubastraea* podem utilizar as duas ferramentas, físicas e químicas, apesar de

não ter sido observado neste trabalho. A competição por espaço é um importante fator limitante para expansão de organismos bentônicos (Petersen 1984; Coll 1992; Proksch 1994; Muko et al. 2001). Além disso, ela é conhecida por estruturar as comunidades bentônicas marinhas (Levinton 1995). Reconhecer as diferentes estratégias utilizadas na competição são importantes para entender a dinâmica entre os organismos, principalmente utilizando espécies exóticas (Lages et al. 2011, 2012), uma vez que os resultados podem auxiliar no prognóstico dos efeitos da bioinvasão que estão ameaçando as comunidades.

4.7 Conclusão

- A esponja *D. anchorata* direcionou seu crescimento para o competidor *T.coccinea* possivelmente porque o competidor estimula a esponja;
- Todas as esponjas *D. anchorata* morreram quando em contato direto, sem barreira, com o coral competidor *T. tagusensis*, talvez devido as respostas químicas dos corais.
- O principal mecanismo utilizado pelo porífero *D. anchorata*, no experimento de interação biológica na defesa, foi o crescimento sobre os corais invasores *Tubastraea* spp.;
- No experimento de microcosmos, a principal ferramenta utilizada por *Tubastraea* spp. na competição com a porífera *D. anchorata* foi a estratégia física (filamentos mesentéricos e tentáculos).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Comunidades de costões rochosos são apropriadas para o estudo de mudanças causadas pelos impactos antrópicos locais e globais, e pelos efeitos das mudanças climáticas, devido as suas características ecológicas e acessibilidade aos pontos de estudo (Carraro et al. 2012). Qualquer perda de diversidade reflete negativamente no funcionamento de um sistema e desta forma é de extrema importância detectar as mudanças nesses sistemas naturais (Cruz-Motta et al. 2010).

Os habitats costeiros marinhos estão entre os sistemas mais invadidos do planeta (Grosholz 2002). Isso, em parte, é decorrente do transporte mediado por humanos de espécies não nativas na água de lastro de navios, plataformas de petróleo e gás e por introduções intencionais para a aquicultura (Grosholz 2002; Carlton 1996). No Brasil, o processo de invasão marinha intensificou-se a partir do século XX, com o crescimento do comércio marítimo internacional, através do qual as espécies chegaram ao sudoeste do Oceano Atlântico depois de atravessarem as barreiras naturais (Lockwood et al. 2007; Souza et al. 2008).

Os motivos de preocupação com as espécies invasoras são a possibilidade de essas espécies mudarem negativamente o ecossistema muitas vezes devido a interações ecológicas através, por exemplo, da competição por recursos, incluindo substrato para se instalar e desovar, herbivoria ou predação, efeitos na cascata trófica, ou preenchimento de nichos vazios (Lodge 1993; Grosholz 2002; Wallentinus e Nyberg 2007). No entanto, muitas espécies invasoras podem ter também um impacto severo, alterando o próprio habitat, de forma física ou quimicamente, direta ou indiretamente (Wallentinus e Nyberg 2007).

Duas hipóteses são amplamente citadas como explicações tanto para o sucesso ou falha de espécies introduzidas nas comunidades receptoras, são: A hipótese de inimigos naturais e a hipótese de resistência biótica. A hipótese de inimigos naturais postula que os organismos introduzidos espalham-se rapidamente, porque eles não coevoluíram com os predadores, patógenos e herbívoros do local (Hokkanen e Pimentel 1989; Maron e Vilà 2001; Collautti et al. 2004). A hipótese de resistência biótica afirma que as espécies introduzidas muitas vezes não conseguem invadir as comunidades, pois fortes interações bióticas com espécies nativas

dificultam a sua criação e disseminação (Usher 1988; Ribera e Boudouresque 1995; Leppäkoski e Olenin 2000; Maron e Vilà 2001).

Os corais do gênero *Tubastraea* introduzidos no Brasil apresentam o ciclo completo de introdução de uma espécie, o que caracteriza uma invasão bem sucedida (Collautti e Hugh 2004): estágio I. Houve na região doadora dispersão local e habilidade dos organismos para se fixarem no vetor; estágio II. Os organismos sobreviveram ao transporte até a região receptora; estágio III. Os organismos se fixaram na comunidade invadida e apresentaram potencial para o estabelecimento de populações; estágio IV. Os organismos ampliaram a distribuição; estágio V. Os organismos têm sua distribuição geográfica aumentada e se tornam dominantes localmente (De Paula 2007).

Estudos comparando as habilidades competitivas de espécies exóticas e nativas têm-se centrado principalmente no fato que as espécies nativas são intrinsecamente sensíveis à concorrência (por exemplo, Callaway e Aschehoug 2000; Santos et al. 2013), ou espécies raras ou endêmicas potencialmente ameaçadas pela invasão (Huenneke e Thompson 1994; Santos et al. 2013). As espécies exóticas em tais estudos mostram sucesso na invasão e alta eficiência no uso de recursos, nutrientes e crescimento (Pyšek e Richardson 2007).

Contudo, Houlahan e Findlay (2004) mostraram que espécies exóticas não eram mais propensas a dominar as zonas das espécies nativas. Além disso, comparações de características biológicas entre espécies nativas dominantes e exóticas mostram que ambos compartilham características biológicas semelhantes (Thompson et al. 1995; Smith e Knapp 2001). Assim, as espécies dominantes nativas poderiam ter elevada habilidade competitiva, como as espécies invasoras introduzidas e, portanto, podem resistir à pressão da invasão (Bottollier-Curtet et al. 2013).

Os corais *Tubastraea* na costa brasileira são observados competindo com diversas espécies nativas. Estudos realizados por De Paula (2007) mostraram que esses corais afetam espécies de macroalgas dos gêneros *Jania* sp. e *Amphiroa* sp., que quando em contato com esses corais reduzem sua área total. Outro organismo que sofre danos quando em contato com *Tubastraea* é o coral endêmico do Brasil, *Mussismilia hispida*, Santos e colaboradores (2013) relatam que esse coral sofreu danos no experimento microcosmo de curto prazo apresentando necrose, a qual era visível depois de apenas quatro dias. A esponja *D. anchorata* é o único competidor,

conhecido, capaz de danificar ou provocar a morte de indivíduos de *Tubastraea* spp (De Paula 2007; Meurer et al. 2010; Lages et al. 2012).

No presente estudo, das 37 esponjas observadas em interação com *Tubastraea* spp., a esponja *D. anchorata* foi a que apresentou a interação considerada mais agressiva, de sobreposição (Aerts e van Soest 1997). A principal ferramenta utilizada por ela na competição foi o crescimento sobre o competidor, podendo conseqüentemente ganhar espaço por sufocamento (De Voogd et al. 2004), ou por impedir a obtenção de recursos alimentares (Floerl et al. 2004).

McLean e Yoshika (2008) indicam que as associações de competição por substrato de *D. anchorata* com outras espécies tanto pode ser aleatória e não aleatória (espécie-específicos). Essas associações são aleatórias no sentido que elas geralmente seguem a abundância relativa de táxons de macroinvertebrados. Este resultado sugere que *Desmapsamma* não é seletiva sobre o substrato biótico em que ela cresce (McLean e Yoshika 2008).

Enquanto o sucesso de espécies não nativas é muitas vezes atribuído à falta de inimigos em comunidades receptoras, o fracasso de algumas espécies exóticas, no estabelecimento e propagação, também pode ser explicado pelo impacto negativo das interações entre a biota nativa e as espécies introduzidas (Maron e Vilà 2001). Porém, se a pressão de herbivoria ou competição for menor que a capacidade da espécie em se expandir, o controle pode ser ineficaz (Maron e Vilà 2001). Noble e Weiss (1989) previram que a predação de sementes de *Chrysanthemoides monilifera* teria de reduzir mais de 95% da produção de sementes para fornecer um controle satisfatório. Para que ocorra plenamente o potencial de resistência biótica, tanto a resposta funcional quanto a numérica de herbívoros ou competidores nativos devem ser entendidas (Maron e Vilà 2001).

No caso da competição entre os invasores *Tubastraea* spp. e a esponja *D. anchorata*, a hipótese de controle biótico não pode ser levada em consideração, já que os corais *Tubastraea* spp. têm demonstrado capacidade de se expandir e colonizar novos locais muito rapidamente (De Paula e Creed 2005; Silva et al. 2011; Silva 2012, Silva et al. aceite). Porém, como observado no presente estudo e em outros trabalhos (De Paula 2007; Meurer et al. 2010; Lages et al. 2012), pontualmente a esponja vence na competição com os corais invasores. Os corais *Tubastraea* direcionaram a abertura de seus tentáculos em direção a esponja, e ambos liberaram seus filamentos mesentéricos em contato com *D. anchorata*,

quando esta começou a recobrir o esqueleto calcário do coral, como também observado por De Paula (2007). Além disso, Lages e colaboradores (2010, 2012) observaram que os corais *Tubastraea* spp. também produzem defesas químicas, apesar de não ter sido detectado nenhum efeito alelopático sobre *D. anchorata*. De acordo com Thompson (1985), a defesa de corais contra esponjas pode ter um efeito inverso, provocando um aumento da resposta à competição pelos poríferos. No caso da esponja *D. anchorata* a resposta à competição foi o seu crescimento sobre os corais invasores, porém outros fatores além dos bióticos podem estar relacionados ao crescimento deste organismo.

A presença e contínua expansão dos corais *T. coccinea* e *T. tagusensis* na Baía de Ilha Grande estão transformando, de maneira rápida e de certa forma agressiva, as comunidades marinhas bentônicas locais (Lages 2012; Lages et al. 2011, 2012). Porém, a esponja *D. anchorata* foi considerada o único competidor eficaz em competir com esses invasores, matando as colônias de *Tubastraea* possivelmente por sufocamento. Sendo assim pesquisas como o presente estudo que relatam interações entre populações de espécies nativas e invasoras no Brasil podem auxiliar no prognóstico dos efeitos da bioinvasão sobre a redução da biodiversidade, além disso auxiliar em ações de manejo e controle desses invasores.

REFERÊNCIAS

- Aerts LAM. 1998. Sponge/coral interactions in Caribbean reefs: Analysis of overgrowth patterns in relation to species identity and cover. *Mar Ecol Prog Ser* 175: 241–249.
- Aerts LAM. 2000. Dynamics behind standoff interactions in three reef sponge species and the coral *Montastraea cavernosa*. *Mar Ecol.* 21:191–204.
- Aerts LAM, van Soest RWM. 1997. Quantification of sponge/coral interactions in a physically stressed reef community, NE Colombia. *Mar Ecol Prog Ser.* 148: 125-134.
- Agostinelli C, Lund U. 2013. R package 'circular': Circular Statistics (version 0.4-7). URL: Disponível em: <<https://r-forge.r-project.org/projects/circular/>> Acesso em: dez. 2013.
- Agrawall AA, Ackerly DD, Adler FR, Arnold AE, Caceres C, Doak DF, Post EH, Hudson PJ, Maron J, Mooney KA, Power ME, Schemske DW, Stachowicz J, Strauss S, Turner MG, Werner E. 2007. Filling key gaps in population and community ecology. *Front. Ecol. Environ.* 5:145–152.
- Albins MA. 2013. Effects of invasive Pacific red lionfish *Pterois volitans* vs. a native predator on Bahamian coral-reef fish communities. *Biol Invasions.* 15:29-43.
- Atta AM, Menezes EP, Peixinho S, Sousa-Atta MI. 1990. Isolation of a lectin from the marine sponge *Desmapsamma anchorata* by affinity chromatography on raffinose-sepharose 6B. *J Med Biol Research (Brazil).* 23:191-194.
- Ayling AL. 1983. Growth and regeneration rates in thinly encrusting demospongiae from temperate waters. *Biol Bull.* 165:343-352.
- Barnes DKA, Rothery P. 1996. Competition in encrusting Antarctic bryozoan assemblages: outcomes, influences and implications. *J Exp Mar Biol Ecol.* 196:267-284.
- Barthel D. 1986. On the ecophysiology of the sponge *Halichondria panicea* in Kiel Bight. I. Substrate specificity, growth and reproduction. *Mar Ecol Prog Ser.* 32:291-298.
- Becerro MA, Turon X, Uriz MJ. 1995. Natural variation of toxicity in encrusting sponge *Crambe crambe* (Schmidt) in relation to size and environment. *J Chem Ecol.* 21:1931–1946.
- Becerro MA, Uriz MJ, Turon X. 1997. Chemically–mediated interactions in benthic organisms: the chemical ecology of *Crambe crambe* (Porifera, Poesilosclerida). *Hydrobiologia.* 356:77-89.
- Becerro MA, Paul VJ. 1998. Intra-colonial variation in chemical defenses of the sponge *Cacospongia* sp. and its consequences on generalist fish predators and the specialist nudibranch predators *Glossodoris pallida*. *Mar Ecol Prog Ser.* 168:187-196.

- Beer S, Ilan M, Eshel A, Weil A, Brickner I. 1998. Use of pulse amplitude modulated (PAM) fluorometry for in situ measurements of photosynthesis in two Red Sea faviid corals. *Mar Biol.* 131:607–612.
- Bell JJ. 2008. The functional roles of marine sponges. *Estuar Coast Shelf Sci.* 79:341–353.
- Bell JJ, Barnes DKA. 2003. The importance of competitor identity, morphology and ranking methodology to outcomes in interference competition between sponges. *Mar Biol.* 143:415–426.
- Bergmann W, Feeney RJ. 1950. The isolation of a new thymine pentoside from sponges. *J Am Chem Soc.* 72: 2809-2810.
- Bingham BL, Young CM. 1991. Influence of sponge on invertebrate recruitment: a field test of allelopathy. *Mar Biol.* 109:19-26.
- Birkeland C. 1974. The effect of wave action on the population dynamics of *Gorgonia ventalina* Linnaeus. *Stud Trop Oceanogr.* 12:115-126.
- Blackburn TM, Cassey P, Duncan RP, Evans KL, Gaston KJ. 2004. Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. *Science.* 305:1955–1958.
- Blanchet S, Loot G, Grenouillet G, Brosse S. 2007. Competitive interactions between native and exotic salmonids: a combined field and laboratory demonstration. *Ecol Freshw Fish.* 16:133–143.
- Blunt J, Munro M. 2003. *MarinLit*. A database of the literature on marine natural products prepared and maintained by the Marine Chemistry Group. Department of Chemistry, University of Canterbury, Canterbury.
- Bottollier-Curtet M, Planty-Tabacchi A, Tabacchi E. 2013. Competition between young exotic invasive and native dominant plant species: implications for invasions within riparian areas. *J Veg Sci.* 24:1033–1042.
- Brandini FP, Lopes RM, Gutseit KS, Spach HL, Sassi R. 1997. *Planctonologia na plataforma continental do Brasil: diagnose e revisão bibliográfica*. Rio de Janeiro: Fundação de estudo do Mar – Femar.
- Bruno JF, Witman JD. 1996. Defense mechanisms of scleractinian cup corals against overgrowth by colonial invertebrates. *J Exp Mar Biol Ecol.* 207:229-241.
- Burns E, Ifrach I, Carmeli S, Pawlik JR, Ilan M. 2003. Comparison of anti-predatory defenses of Red Sea and Caribbean sponges. I. Chemical defense. *Mar Ecol Prog Ser.* 252: 105–114.
- Buss LW. 1980. Competitive intransitivity and size frequency distributions of interacting populations. *Proc Nat Acad Sci USA.* 77(9):5255–5259.

- Buss LW, Jackson JBC. 1979 Competitive networks: nontransitive competitive relationships in cryptic coral reef environment. *Am Nat.* 113: 223-234.
- Calcinai B, Bavestrello G, Cerrano C. 2004. Dispersal and association of two allies species in the Indonesian coral reefs: the octocoral *Carijoa riisei* and the demosponge *Desmapsamma anchorata*. *J Mar Biol Assoc. U.K.* 84:937-941.
- Callaway RM, Aschehoug ET. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science.* 290:521–523.
- Carballeira NM, Maldonado L. 1988. 7-methyl-8-hexadecenoic Acid — a novel fatty-acid from the Marine Sponge *Desmapsamma anchorata*. *Lipids.* 23:690-693.
- Carballeira NM, Shalabi F. 1994. Unusual Lipids in Caribbean sponges *Amphimedon viridis* and *Desmapsamma anchorata*, *J Nat Prod.* 57:1152-1159.
- Carlton JT. 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biol Conservation.* 78(1-2): 97-106.
- Carraro JL, Lerner CB, Mothes B, Rupp GS, Wurdig N. 2012. Characterization of the community of macroinvertebrates on the scallop *Nodipecten nodosus* (Mollusca, Pectinidae) farmed in Santa Catarina, Brasil. *Sciencias Marinas.* 38(3):577-588.
- Cary LR. 1914. Observations upon growth-rate and oecology of gorgonians. *Carnegie Inst Wash Publ.* 182: 81-90.
- Castro CB, Pires DO. 2001. Brazilian coral reefs: what we already know and what is still missing. *Bull Mar Sci.* 69(2):357-371.
- Castillo KD, Helmuth BST. 2005. Influence of thermal history on the response of *Montastraea annularis* to short-term temperature exposure. *Mar Biol.* 148:261–270.
- Chadwick NE. 1987. Interspecific aggressive behavior of the corallimorpharian *Corynactis californica* (Cnidaria: Anthozoa): effects on sympatric corals and sea anemones. *Biol Bull.* 173:110–125.
- Chadwick NE. 1988. Competition and locomotion in freeliving fungiid coral. *J Exp Mar Biol Ecol.* 123:189-200.
- Chaves-Fonnegra A, Castellanos L, Zea S, Duque C, Rodríguez J, Jiménez C. 2008. Clionapyrrolidine A—a metabolite from the encrusting and excavating sponge *Cliona tenuis* that kills coral tissue upon contact. *J Chem Ecol.* 34:1565–1574.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Syst.* 31:343–366.
- Coll JC. 1992. The chemistry and chemical ecology of octocorals (Coelenterata, Anthozoa, Octocorallia). *Chem Rev.* 92:613-63.

Coullautti RI, Hugh JM. 2004. A neutral terminology to define “invasive” species. *Divers Distrib* 10:135-141.

Collautti RI, Ricciardi A, Grigorovich IA, Maclsaac HJ. 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecol Letters*. 7:721-733.

Connell JH. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs: High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science*. 199:1302-1310.

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

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

Creed JC, Pires DO, Figueiredo MAO. 2007. Biodiversidade Marinha da Baía da Ilha Grande. Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 416 p.

Cronin G. 2001. Resource allocation in seaweeds and marine invertebrates: Chemical defense patterns in relation to defense theories. In: McClintock JB, Baker BJ (eds.). *Marine Chemical Ecology*. CRC Press. pp 325-335.

Cruz-Motta JJ, Miloslavich P, Palomo G, Iken K, Konar B, Pole G, Trott T, Benedetti-Cecchi L, Herrera C, Hernández A, Sardi A, Bueno A, Castillo J, Klein E, Guerra-Castro E, Gobin J, Gómez DI, Riosmena-Rodríguez R, Mead A, Bigatti G, Knowlton A, Shirayama Y. 2010. Patterns of spatial variation of assemblages associated with intertidal rocky shores: a global perspective. *PLoS ONE*. 5:1-10.

De Caralt S, Uriz MJ, Wijffels RH. 2008. Grazing, differential size-class dynamics and survival of the Mediterranean sponge *Corticium candelabrum*. *Mar Ecol Prog Ser*. 360:97–106.

De Paula AF. 2002. Abundância e distribuição espacial do coral invasor *Tubastraea* na Baía da Ilha Grande, RJ e o registro de *T. tagusensis* e *T. coccinea* para o Brasil. Dissertação (Mestrado) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2002. 87p.

De Paula AF. 2007. Biologia reprodutiva, crescimento e competição dos corais invasores *Tubastraea coccinea* e *Tubastraea tagusensis* (Scleractinia: Dendrophylliidae) com espécies nativas. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2007. 142p.

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

- De Paula AF, Creed JC. 2005. Spatial distribution and abundance of nonindigenous coral genus *Tubastraea* (Cnidaria, Scleractinia) around Ilha Grande, Brazil. *Braz J Biol*. 65:661-673.
- De Voogd NJ, Becking LE, Noor A, Hoeksema BW, van Soest RWM. 2004. Sponge interactions with spatial competitors in the Spermonde Archipelago. *Boll Mus Ist Biol Univ Genova* 68:253–261.
- den Hartog JC .1994. Sea anemones of the Seychelles. In: van der Land J (ed) *Cruise reports of the Netherlands Indian Ocean Programme*. Vol. 2. Oceanic reefs of the Seychelles. Netherlands Geosciences Foundation, The Hague, pp 75-79.
- Diaz MC, Rützler K. 2001. Sponges: An essential component of Caribbean coral reefs. *Proceedings, International Conference on Scientific Aspects of Coral Reef Assessment, Monitoring, and Restoration*, Ft. Lauderdale, Florida, 1999. *Bull Mar Sci*. 69: 535-546.
- Dodds LA, Roberts JM, Taylor AC, Marubini F. 2007. Metabolic tolerance of the cold-water coral *Lophella pertusa* (Scleractinia) to temperature and dissolved oxygen change. *J Exp Mar Biol Ecol*. 349:205-214.
- Dukes JS, Mooney HA. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecol Evol*. 14(4):135-139.
- Duckworth AR, Pomponi SA. 2005. Relative importance of bacteria, microalgae and yeast for growth of the demospongiae *Halichondria melanadocia*. *J Exp Mar Biol Ecol*. 323:151–159.
- Edwards KF, Schreiber SJ. 2011. Preemption of space can lead to intransitive coexistence of competitors. *Oikos*. 119:1201–1209.
- Engel S, Pawlik JR. 2000. Allelopathic activities of sponge extracts. *Mar Ecol Prog Ser*. 207:273–281.
- Engel S, Pawlik JR. 2005. Interactions among Florida sponges. II. Mangrove habitats. *Mar Ecol Prog Ser*. 303:145–152.
- Faulkner DJ. 2000. Marine natural products. *Nat Prod Rep*. 17:7–55.
- Fenical W. 1997. New pharmaceuticals from marine organisms. *Mar Biotechnology*. 15:339–341.
- Fell PE, Lewandrowski KB. 1981. Population dynamics of the estuarine sponge *Halichondria* sp. within a New England eelgrass community. *J Exp Mar Biol Ecol*. 55:49-63.
- Ferreira CEL. 2003. Non-indigenous corals at marginal sites. *Coral Reefs*. 22(4):498-498.

Fleury BG, Lages BG, Pereira RC, Ferreira CEL. 2005. Coral invasor em Arraial do Cabo. *Ciência Hoje*. 36:64-67.

Fleury BG, Lages BG, Barbosa JP, Kaiser CR, Pinto AC. 2008. New hemiketal steroid from the introduced soft coral *Chromonephthea braziliensis* is a chemical defense against predatory fishes. *J Chem Ecol*. 34:987-993.

Floerl O, Poll TK, Inglis GJ. 2004. Positive interactions between nonindigenous species facilitate transport by human vectors. *Ecol Applic*. 14(6):1724-1736.

Fusetani N, Asano M, Matsunaga S, Hashimoto K. 1986. Bioactive marine metabolites-XV. Isolation of aplysinopsin from the scleractinian coral *Tubastraea aurea* as an inhibitor of development of fertilized sea urchin eggs. *Comp Biochem Physiol*. 85(B):845-846.

Garrabou J, Zabala M. 2001. Growth dynamics in four Mediterranean demosponges. *Estuar Coast Shelf Sci*. 52:293-303.

Gemballa S, Schermutzki F. 2004. Cytotoxic haplosclerid sponges preferred: a field study on the diet of the dotted sea slug *Peltodoris atromaculata* (Doroidoidea: Nudibranchia). *Mar Biol*. 144:1213-1222.

Glynn PW, Colley SB, Maté JL, Cotés J, Guzman HM, Bailey RL, Feingold JS, Enochs IC. 2007. Reproductive ecology of the azooxanthellate coral *Tubastraea coccinea* in the Equatorial Eastern Pacific: Part V. Dendrophylliidae. *Mar Biol*. 153:529-544.

Guella G, Mancini I, Zibrowius H, Pietra F. 1988. Novel aplysinopsin-type alkaloids from scleractinian corals of the family Dendrophylliidae of the Mediterranean and Philippines: configurational-assignment criteria, stereospecific synthesis, and photoisomerization. *Helvetica Chimica Acta*. 71:773-782.

Grosholz ED. 2002. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends Ecol Evol*. 17:22-27.

Hadfield MG, Scheuer D. 1985. Evidence for a soluble metamorphic inducer in *Phestilla sibogae*: ecological, chemical and biological data. *Bull Mar Sci*. 37:556-566.

Handley S, Kelly S, Kelly M. 2003. Non-destructive video image analysis method for measuring growth in sponge farming: preliminary results from the New Zealand bath-sponge *Spongia (Heterofibria) manipulatus*. *NZ J Mar Freshw*. 37:613-621.

Hajdu E, Peixinho S, Fernandez JCC. 2011. Esponjas Marinhas da Bahia: guia de campo e laboratório. Série Livros. Rio de Janeiro: Museu Nacional. 276p.

Hargrave BT, Burns NM. 1979. Assessment of sediment trap collection efficiency. *Limnol. Oceanogr*. 24: 1124-1136.

Harvell CD. 1990. The ecology and evolution of inducible defenses. *Q Rev Biol*. 65:323-340.

- Harvell CD, Suchanek TH. 1987. Partial predation on tropical gorgonians by *Cyphoma gibbosum* (Gastropoda). *Mar Ecol Prog Ser.* 38:37-44.
- Hay ME. 2009. Marine chemical ecology: chemical signals and cues structure marine populations, communities, and ecosystems. *Annu Rev Mar Sci.* 1:193–212.
- Hay ME, Fenical W. 1996. Chemical ecology and marine biodiversity: insights and products from the sea. *Oceanography.* 9:10-20.
- Henry LA, Hart M. 2005. Regeneration from injury and resource allocation in sponges and corals a review. *Int Rev Hydrobiol.* 90:125-158.
- Hidaka M, Yamazato K. 1984. Interspecific interactions in a scleractinian coral *Galaxea fascicularis*: induced formation of sweeper tentacles. *Coral Reefs.* 3:77-85.
- Hill MS. 1998. Spongivory on Caribbean reefs releases corals from competition with sponges. *Oecologia.* 117:143-150.
- Hokkanen HMT, Pimentel D. 1989. New associations in biological control Theory and practice. *Can Entomol.* 121:839-840.
- Holmes KE. 1997. Eutrophication and its effects on Bioeroding sponge communities. *Proc. 8th Int.Coral Reef Symp. Panama.* 2: 1411-1415.
- Hoppe WF. 1988. Growth, regeneration and predation in three species of large coral reef sponges. *Mar Ecol Prog Ser.* 50:117-125.
- Houlahan JE, Findlay CS. 2004. Effect of invasive plant species on temperate wetland plant diversity. *Conserv Biol.* 18:1132–1138.
- Huenneke LF, Thompson JK. 1994. Potential interference between a threatened endemic thistle and an invasive nonnative plant. *Conserv. Biol.* 9:416-425.
- Jackson JBC. 1977. Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies. *Am Nat.* 111:743–767.
- Jackson JBC. 1979. Morphological strategies of sessile animals. In Larwood G, Rosen BR. (eds), *Biology and Systematics of Colonial Organisms.* Academic Press, London: 499-555.
- Jackson JBC, Buss L. 1975. Allelopathy and spatial competition among coral reef invertebrates. *Proc Natn Acad Sci U.S.A.* 72:5160-5163.
- Jones RJ, Kildea T, Hoegh-Guldberg O. 1999. PAM chlorophyll fluorometry: A new in situ technique for stress assessment in scleractinian corals, used to examine the effects of cyanide from cyanide fishing. *Mar Pollut Bull.* 38:864–874.

- Johnson MF. 1979. Recruitment, growth, mortality and seasonal variations in the calcareous sponges *Clathrina conacea* (Montagu) and *C. blanca* (M.,-M.) from Santa Catalina Island, California. In: Levi, C., Boury-Esnault, N. (ed.) *Biologie des spongiaires*. Colloq. Internat. C.N.R.S. Paris, 291: 325-334.
- Kay AM, Kcough MJ. 1981. Occupation of patcher in the epifaunal communities on pier pilings and the valve *Pinna bicolor* at Edithburg, South Australia. *Oecologia*. 48:123-130.
- Keane RM, Crawley MJ. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol Evol*. 17:164-170.
- Kerr RG, Kerr SS. 1999. Marine natural products as therapeutic agents. *Exp Opin Ther Patents*. 9:1207–1222.
- Koh EGL, Sweatman H. 2000. Chemical warfare among scleractinians: bioactive natural products from *Tubastraea falkneri* Wells kill larvae of potential competitors. *J Exp Mar Biol Ecol*. 251:141-160.
- Kolar CS, Lodge DM. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol Evol*. 16(4):199-204.
- Kontiza I, Abatis D, Malakate K, Vagias C, Roussis V. 2006. 3-Keto steroids from the marine organisms *Dendrophyllia cornigera* and *Cymodocea nodosa*. *Steroids*. 71:177-181.
- Koopmans M, Wijffels RH. 2008. Seasonal Growth Rate of the Sponge *Haliclona oculata* (Demospongiae: Haplosclerida). *Mar Biotechnol*. 10:502–510.
- Lages BG. 2012. Avaliação da defesa química e da influência dos corais invasores *Tubastraea coccinea* e *Tubastraea tagusensis* na estruturação das comunidades bentônicas da Baía da Ilha Grande – RJ. Tese (Doutorado) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2012. 243p.
- Lages BG, Fleury BG, Ferreira CEL, Pereira RC. 2006. Chemical defense of an exotic coral as invasion strategy. *J Exp Mar Biol Ecol*. 328: 127-135.
- Lages BG, Fleury BG, Pinto AC, Creed JC. 2010. Chemical defenses against generalist fish predators and fouling organisms in two invasive ahermatypic corals in the genus *Tubastraea*. *Mar Ecol*. 3:473–482.
- Lages BG, Fleury BG, Menegola C, Creed JC. 2011. Change in tropical rocky shore communities due to an alien coral invasion. *Mar Ecol Prog Ser*. 438: 85-96.
- Lages BG, Fleury BG, Hovell AMC, Rezende CM, Pinto AC, Creed JC. 2012. Proximity to competitors change secondary metabolites of nonindigenous cup corals, *Tubastraea* spp., in the southwest Atlantic. *Mar Biol*. 159:1551-1559.
- Lang J. 1973. Interspecific aggression by scleractinian corals. 2: Why the race is not always to the swift. *Bull Mar Sci*. 23:260–279.

- Lang JC, Chornesky EA. 1990. Competition between scleractinian reef corals—a review of mechanisms and effects. In: Dubinsky Z (ed) *Ecosystems of the world*, Vol 25. Coral Reefs. Elsevier, Amsterdam, p 209–252.
- Levinton JS. 1995. *Marine biology: function, biodiversity, ecology*. New York (NY): Oxford University Press. 420 p.
- Leppäkoski E, Olenin S. 2000. Xenodiversity of the European brackish water seas: the North American contribution. In: Pederson, J. (Ed.), *Marine bioinvasions*. Massachusetts Institute of Technology, Massachusetts. pp.107–119.
- Lockwood JL, Hoopes MF, Marchetti MP. 2007. Disturbance. *Invasion Ecology*. Blackwell Publishing, Oxford, UK. pp. 76–106.
- Lodge DM. 1993. Species invasions and deletions: community effects and responses to climate and habitat change. In: Kareiva PM; Kingsolver JG; Huey RB (eds). *Biotic interactions and global change*. Sinauer, Massachusetts, p 367-387.
- Long MH, Berg P, de Beer D, Zieman JC. 2013. In situ coral reef oxygen metabolism: An eddy correlation study. *PLoS ONE*. 8(3):1-11.
- Lonsdale WM. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*. 80:1522–1536.
- Maida M, Sammarco PW, Coll JC. 1995. Preliminary evidence for directional allelopathic effects of the soft coral *Sinularia flexibilis* (Alcyonacea: Octocorallia) on scleractinian coral recruitment. *Bull Mar Sci*. 56:303-311.
- Mantelatto MC. 2012. Distribuição e abundância do coral invasor *Tubastraea* spp. Dissertação (Mestrado) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2012. 122 p.
- Mantelatto MC, Creed JC, Mourão GG, Migotto AE, Lindner A. 2011. Range expansion of the invasive corals *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis* in the Southwest Atlantic. *Coral Reefs*. 30(2):397-397.
- Maron JL, Vila M. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*. 95:361-373.
- McDougall KD. 1943. Sessile marine invertebrates of Beaufort, North Carolina: a study of settlement, growth and seasonal fluctuations among pile-dwelling organisms. *Ecol Monogr*. 13:321–374.
- McLean EL. 2006. Ecology of the encrusting sponge *Desmapsamma anchorata*. Dissertação. University of Puerto Rico. 93p.
- McLean EL, Yoshika PM. 2007. Associations and interactions between gorgonians and sponges. In: Custódio MR, Lôbo-Hajdu G, Hajdu E, Muricy G, editors. *Porifera research: biodiversity, innovation and sustainability*. Rio de Janeiro (RJ): Museu Nacional. p. 443-448.

- McLean EL, Yoshioka PM. 2008. Substratum effects on the growth and survivorship of the sponge *Desmapsamma anchorata*. *Caribbean J Sci.* 44(1):83-89.
- Meesters EH, Wesseling I, Bak RPM. 1996. Partial mortality in three species of reef-building corals and the relation with colony morphology. *Bull Mar Sci.* 58:838–852.
- Menezes NM. 2010. Porcellanidae associados ao coral bioinvasor *Tubastraea tagusensis* no Naufrágio Cavo Artemidi, Slvador, BA. In: VI Congresso Brasileiro sobre crustáceos. Ilhéus. p 57.
- Meurer BC, Lages NS, Pereira AO, Palhano S, Magalhães GM. 2010. First record of native species of sponge overgrowing invasive corals *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis* in Brazil. *Mar Biod Records* 3:1-3.
- Meylan A. 1988. Spongivory in hawksbill turtles: a diet of glass. *Science.* 239:393-395.
- Mizrahi D. 2008. Influência da temperatura e luminosidade na distribuição da espécie invasora *Tubastraea coccinea* na região de ressurgência de Arraial do Cabo- RJ. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2008. 85p.
- Molnar JL, Gamboa RL, Revenga C, Spalding MD. 2008. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Front Ecol Environ.* 6:485-492.
- Moreira TSG, Creed JC. 2012. Invasive, non-indigenous corals in a tropical rocky shore environment: No evidence for generalist predation. *J Exp Mar Biol Ecol.* 438:7-13.
- Muko S, Sakai K, Iwasa Y. 2001. Dynamics of marine sessile organisms with space-limited growth and recruitment: Application to corals. *J Theoretical Biol* 210: 67-80.
- Muscatine L. 1973. Nutrition of corals. In: Jones OA, Endean R (eds) *Biology and geology of coral reefs*, Vol II: *Biology* Academic Press, New York, p 77–115.
- Noble IR, Weiss PW. 1989. Movement and modelling of buried seed of the invasive perennial *Chrysanthemoides monilifera* in coastal dunes and biological control. *Australian J Ecol.* 15:55-64.
- Nugues MM, Smith GW, Hoodonk RJ, Seabra MI, Bak RPM. 2004. Algal contact as a trigger for coral disease. *Ecol Letters.* 7:919–923.
- Occhipinti-Ambrogi A. 2007. Global change and marine communities: Alien species and climate change. *Mar Pollut Bull.* 55:342-352.
- Osinga R, Tramper J, Wijffels RH. 1999. Cultivation of Marine Sponges. *Mar Biotechnology.* 1:509– 532.

- Page MJ, Northcote PT, Webb VL, Mackey S, Handley SJ. 2005. Aquaculture trials for the production of biologically active metabolites in the New Zealand sponge *Mycale hentscheli* (Demospongiae: Poecilosclerida). *Aquaculture*. 250:256–269.
- Pawlik JR. 1993. Marine invertebrate chemical defenses. *Chem Rev*. 93:1911-1922.
- Pawlik JR. 2011. The Chemical Ecology of Sponges on Caribbean Reefs: Natural Products Shape Natural Systems. *Bioscience*. 61(11):888-898.
- Pawlik JR, McFall G, Zea S. 2002. Does the odor from sponges of the genus *Ircinia* protect them from fish predators? *J Chem Ecol*. 28:1103-1115.
- Pawlik JR, Steindler L, Henkel TP, Beer S, Ilan M. 2007. Chemical warfare on coral reefs: Sponge metabolites differentially affect coral symbiosis in situ. *Limnol. Oceanogr*. 52:907–911.
- Peach MB, Guldberg OH. 1999. Sweeper polyps of the coral *Goniopora tenuidens* (Scleractinia: Poritidae). *Invertebrate Biology*. 118: 1–7.
- Pereira RC. 2004. A química defensiva como potencial invasor de espécies marinhas. In: Souza RCCL, Silva JSV, editors. *Água de Lastro e Bioinvasão*. Rio de Janeiro (RJ): Interciência. p 175-191.
- Petersen JH. 1984. Larval settlement behavior in competing species: *Mytilus californianus* Conrad and *M. edulis* L. *J Exp Mar Biol Ecol*. 82:147-159.
- Pimentel D, Zuniga R, Morrison D. 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alieninvasive species in the United States. *Ecol Econ*. 52:273–288.
- Petronilho E. 2008. Avaliação do uso de produtos naturais marinhos como biomonitores de poluição orgânica. Monografia. Centro Federal de Educação Tecnológica de Química, Nilópolis, RJ.
- Pires LM. 2013. Preferência de inclinação de substrato para assentamento de larvas e sobrevivência de colônias adultas de *Tubastraea tagusensis* e *Tubastraea coccinea* na Baía de Ilha Grande-RJ, Brasil. (Monografia) - Universidade Veiga de Almeida, Rio de Janeiro, 2013. 61p.
- Pires–Vanil AMS. 1993. A macrofauna bêntica da plataforma continental ao largo de Ubatuba, São Paulo, Brasil. *Publicação Especial do Instituto Oceanográfico, São Paulo*. 10:137-158.
- Porter JW, Targett NM. 1988. Allelochemical interactions between sponges and corals. *Biol Bull*. 175:230–239.
- Proksch P. 1994. Defensive roles for secondary metabolites from marine sponges and sponge- feeding nudibranchs. *Toxicon*. 32(6):639-655.

Pyšek P, Richardson DM. 2007. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? In: Nentwig W (ed). Biological invasions ecological studies 193. Berlin: Springer-Verlag. pp 97- 126.

Quijano L, Cruz F, Navarrete I, Gomez P, Rios T. 1994. Alkyl glycerol monoethers in the marine sponge *Desmapsamma anchorata*. Lipids. 29(10):731-734.

Randall JE, Hartman WD. 1968. Sponge feeding fishes of the West-Indies. Mar Biol. 1:216–225.

Reiswig HM. 1971. In situ pumping activity of tropical demospongiae. Mar. Biol. 9:38-50.

Reiswig HM 1973. Population dynamic of three Jamaican Demospongiae. Bull Mar Sci 33:191-224.

Rhoades DF. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. In Rosenthal GA, Janzen DH (eds.). Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites. Academic Press, New York, pp 3-54.

Ribeiro SM, Omena EP, Muricy G. 2003. Macrofauna associated to *Mycale microsigmatosa* (Porifera, Demospongiae) in Rio de Janeiro State, SE, Brasil. Estuar Coast Shelf Sci. 57:1-9.

Ribera MA, Boudouresque CF. 1995. Introduced marine plants, with special reference to macroalgae: Mechanism and impact. In: Round FE, Chapman DJ, editors. Progress in phycological research. Bristol: Biopress Ltd Publ. 11:187-268.

Richardson CA, Dustan P, Lang JC. 1979. Maintenance of living space by sweeper tentacles of *Montastrea cavernosa*, a caribbean reef coral. Mar Biol. 55:181-186.

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

Rubin JA. 1982. The degree of intransitivity and its measurement in an assemblage of encrusting *Cheilostome bryozoa*. J Exp Mar Biol Ecol. 60:119–128.

Ruiz GM, Carlton JT. 2003. Invasion vectors: a conceptual framework for management. In: Invasive Species: Vectors and Management Strategies, GM Ruiz and JT Carlton (editors). Island Press, Washington, p 457-504.

Russ GR. 1982. Overgrowth in a marine epifaunal community: Competitive hierarchies and competitive networks. Oecologia. 53(1):12-19.

Rützler K. 1970. Spatial Competition among Porifera: Solution by Epizoism. Oecologia. 5:85-95.

Rützler K, Muzik K. 1993. *Terpios hoshinota*, a new cyanobacteriosponge threatening Pacific reefs. Sci Mar. 57:395–403.

- Sammarco PW, Coll JC, La Barre S, Willis B. 1983. Competitive strategies of soft corals (Coelenterata: Octocorallia): Allelopathic effects on selected scleractinian corals. *Coral Reefs*. 3:173-178.
- Sammarco PW, Coll JC, La Barre S. 1985. Competitive strategies of soft corals (Coelenterata: Octocorallia). II. Variable defensive responses and susceptibility to scleractinian corals. *J Exp Mar Biol Ecol*. 91:199-215.
- Sammarco PW, Porter SA, Cairns SD. 2010. A new coral species introduced into the Atlantic Ocean - *Tubastraea micranthus* (Ehrenberg 1834) (Cnidaria, Anthozoa, Scleractina): an invasive threat? *Aquat Invasions*. 5:131-140.
- Sandin AS, McNamara DE. 2012. Spatial dynamics of benthic competition on coral reefs. *Oecologia*. 168(4):1079-1090.
- Santos CP, Coutinho AB, Hajdu E. 2002. Espongivory by *Eucidaris tribuloides* from Salvador, Bahia (Echinodermata: Echinoidea). *J Mar Biol Ass UK*. 82:295-297.
- Santos LAH. 2011. Investigação experimental da competição entre o coral nativo *Mussismilia hispida* e os corais invasores *Tubastraea* spp.: guerra química ou física? Monografia. Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 63 p.
- Santos LAH, Ribeiro FV, Creed JC. 2013. Antagonism between invasive pest corals *Tubastraea* spp. and the native reef-builder *Mussismilia hispida* in the southwest Atlantic. *J Exp Mar Biol Ecol*. 449:69-76.
- Sax FD, Stachowicz JJ, Brown JH, Bruno JF, Dawson MN, Gaines SD, Grosberg RK, Hastings A, Holt RD, Mayfield MM, O'Connor MI, Rice WR. 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends Ecol Evol*. 22(9):465-471.
- Schettini CAF, Carvalho JLB 1998. Suspended sediment balance in the estuary of Itajaí-açu river during a low discharge period. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 70: 325-334.
- Schofield PJ. 2009. Geographic extent and chronology of the invasion of non-native lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus 1758] and *P. miles* [Bennett 1828]) in the Western North Atlantic and Caribbean Sea. *Aquat Invasions*. 4:473-479.
- Schofield PJ. 2010. Update on geographic spread of invasive lionfishes (*Pterois volitans* [Linnaeus, 1758] and *P. miles* [Bennett, 1828]) in the Western North Atlantic Ocean, Caribbean Sea and Gulf of Mexico. *Aquat Invasions*. 5:S117-S122.
- Sebens KP. 1982. Competition for space: growth rate, reproductive output, and scape in size. *Am Nat*. 120:189-197.
- Sebens KP. 1983. The larval and juvenile ecology of the temperate octocoral *Alcyonium siderium* Verril. II: fecundity, survivorship and juvenile growth. *J Exp Mar Biol Ecol*. 72:263-285.

Sebens KP. 1987. The ecology of intermediate growth in animals. *Annu Rev Ecol Syst.* 18:371–407.

Sher AA, Hyatt LA. 1999. The Disturbed Resource-Flux Invasion Matrix: A New Framework for Patterns of Plant Invasion. *Biol Invasions.* 1(2-3):107-114.

Shea K, Chesson P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol.* 17:170-176.

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

Siemann E, Rogers WE. 2003. Reduced resistance of invasive varieties of the alien tree *Sapium sebiferum* to a generalist herbivore. *Oecologia.* 135(3):451-457.

Signorini SR. 1980. A study of the circulation in bay of Ilha Grande and Bay of Sepetiba. Part I. A survey of the circulation based on experimental field data. *Boletim do Instituto Oceanográfico de São Paulo.* 29:41-55.

Silva AG. 2012. Consolidação dos corais invasores *Tubastraea* spp. na Baía da Ilha Grande, RJ: 11 anos de monitoramento, lições aprendidas. Monografia - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2012. 68 p.

Silva AG, Lima RP, Gomes NA, Fleury BG, Creed JC. 2011. Expansion of the invasive corals *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis* into the Tamoios Ecological Station Marine Protected Area, Brazil. *Aquatic Invasions.* 6(1):S105–S110.

Silva FGC, Silva AG, Fortunato HFM, Lobo-Hajdu G, Fleury BG. 2013. Quantificação de diferentes interações esponja-coral invasor (*Tubastraea* spp.) em comunidade bentônicas da Baía de Ilha Grande, Sudeste do Brasil. *Anais do XV Congresso Latinoamericano de Ciencias del Mar.* Punta Del Este- Uruguai.

Silva AG, De Paula AF, Fleury BG, Creed JC. Aceito. Eleven years range expansion of two invasive corals (*Tubastraea* spp.) through the southwest Atlantic. *Estuar Coast Shelf Sci.*

Slattery M, Hamann MT, McClintock JB, Perry TL, Puglisi MP, Yoshida WY. 1997. Ecological roles for water-borne metabolites from Antarctic soft corals. *Mar Ecol Prog Ser.* 161:133–144.

Smith MD, Knapp AK. 2001. Physiological and morphological traits of exotic, invasive exotic, and native plant species in tallgrass prairie. *Int J Plant Sci.* 162:785–792.

Soares-Gomes A, Pires-Vanil AMS. 2003. Padrões de abundância, riqueza e diversidade de moluscos bivalves na plataforma continental ao largo de Ubatuba, São Paulo, Brasil: uma comparação metodológica. *Revista Brasileira de Zoologia.* 20:717-725.

Souza CF, Oliveira AS, Pereira RC. 2008. Feeding preference of the sea urchin *Lytechinus variegatus* (Lamarck, 1816) on seaweeds. *Braz J Oceanogr.* 56:239-247.

Stachowicz JJ. 2001. Chemical Ecology of Mobile Benthic Invertebrates: Predators and Prey, Allies and Competitors In: McClintock JB, Baker BJ, editors. *Marine Chemical Ecology*. Boca Raton (FL): CRC Press. p 157-184.

Stebbing ARD. 1973. Observations on colony overgrowth and spatial competition. In: GP Larwood (ed), *Living and Fossil Bryozoa*, Academic Press, London. pp 173–183.

Suchanek TH, Carpenter RC, Witman JD, Harvell CD. 1983. Sponges as important space competitors in the deep Caribbean coral reef communities. *Contributions #109 of the West Indies Laboratory, St. Croix, U.S.V. I. Symp. Ser.*, pp. 55-60.

Sullivan B, Faulkner DJ, Webb L. 1983. Siphonodictidine, a metabolite of the burrowing sponge *Siphonodictyon* sp. that inhibits coral growth. *Science*. 221:1175-1176.

Tanaka M, Nandakumar K. 1994. Measurement of the degree of intransitivity in a community of sessile organisms. *J Exp Mar Biol Ecol.* 182:85–95.

Tanner JE. 1995. Competition between scleractinian corals and macroalgae: an experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. *J Exp Mar Biol Ecol.* 190:151–168.

Tarrant AM, Blomquist CH, Lima PH, Atkinson MJ, Atkinson S. 2003. Metabolism of estrogens and androgens by scleractinian corals. *Comp Biochem Physiol.* 136(B):473-485.

Team RC. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: < <http://www.R-project.org/> > Acesso em: dez. 2013.

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

Thomason JC, Brown BE. 1986. The cnidom and index of aggressive proficiency in the scleractinian corals. *Coral Reefs.* 5:93–101.

Thompson JE 1985. Exudation of biologically-active metabolites in the sponge *Aplysilla fistularis*. I. Biological evidence. *Mar Biol.* 88:23–26.

Thompson K, Hodgson JG, Rich TCG. 1995. Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography.* 18:390–402.

Thoms C, Schupp PJ. 2007. Chemical defense strategies in sponges: a review. In: Custódio MR, Lôbo-Hajdu G, Hajdu E, Muricy G (eds) *Porifera research: biodiversity, innovation and sustainability*, Rio de Janeiro, pp 627-637.

- Turon X, Becerro MA, Uriz MA, Llopis J. 1996. Small-scale association measures in epibenthic communities as a clue for allelochemical interactions. *Oecologia*. 108:351-360.
- Turon X, Tarjuelo I, Uriz MJ. 1998. Growth dynamics and mortality of the encrusting sponge *Crambe crambe* (Poecilosclerida) in contrasting habitats: correlation with population structure and investment in defense. *Funct Ecol*. 12: 631–639.
- Uriz MJ, Becerro MA, Tur JM, Turon X. 1996. Location of toxicity within the Mediterranean sponge *Crambe crambe* (Demospongiae: Poecilosclerida). *Mar Biol*. 124:583–590.
- Usher MB. 1988. Biological invasions of nature reserves. *Biol. Conser*. 44:1-135.
- Van Alstyne KL, Duggins DO, Dethier MN. 2001. Spatial patterns in macroalgal chemical defenses. In: McClintock JB, Baker BJ, editors. *Mar Chem Ecol*. Boca Raton (Fla): C.R.C. Press. p 301-324.
- Vance RR. 1979. Effects of grazing by the sea urchin *Centrostephanus coronatus* on prey community composition. *Ecology*. 60:537–546.
- Vellend M, Harmon LJ, Lockwood JL, Mayfield MM, Hughes AR, Wares JP, Dov F, Sax DF. 2007. Effects of exotic species on evolutionary diversification. *Trends Ecol Evol*. 22(9):481-488.
- Vicente VP. 1978. An ecological evaluation of the West Indian Demosponge *Anthosigmella varians* (Hadromerida: Spirastrellida). *Bull Mar Sci*. 28:771–777.
- Vicente VP. 1987. The ecology of encrusting Demosponge *Chondrilla nucula* (Schmidt) in coral reef community in Puerto Rico. Ph.D. Thesis Department of Marine Sciences, University of Puerto Rico. 36 p.
- Vicente VP. 1989. Regional commercial sponge extinctions in the West Indies: Are recent climatic changes responsible? *Mar Ecol*. 10(2):179-191
- Vicente VP. 1990. Response of sponges with autotrophic symbionts during the coral bleaching episode in Puerto Rico. *Coral Reefs*. 8:99–202.
- Vitousek PM. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos*. 57:7-13.
- Vitousek PM, Walker LR, Whiteaker LD. 1997. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystems development in Hawaii. *Science*. 238:802-804.
- Waddell B, Pawlik JR. 2000. Defenses of Caribbean sponges against invertebrate predators. II. Assays with sea stars. *Mar Ecol Prog Ser*. 195:133-144.
- Wahle CM. 1980. Detection, pursuit, and overgrowth of tropical gorgonians by milleporid hydrocorals: Perseus and Medusa revisited. *Science*. 209: 689-691.

- Wallentinus I, Nyberg CD. 2007. Introduced marine organisms as habitat modifiers. *Mar Pollut Bull.* 55:323–332.
- Walters KD, Pawlik JR. 2005. Is there a trade-off between wound-Healing and chemical defenses among caribbean reef sponges? *Integr Comp Biol.* 45: 352–358.
- Whittaker RH, Feeny PP. 1971. Allelochemicals: Chemical Interactions between Species. *Science.* 171(3973):757-770.
- Wootton JT. 2001. Causes of species diversity differences: a comparative analysis of Markov models. *Ecol Letters.* 4:46–56.
- Wright LD, Nittrouer CA. 1995. Dispersal of river sediments in coastal seas: six contrasting cases. *Estuaries.* 18(3):494-508.
- Wulff JL. 1994. Sponge feeding by Caribbean angelfishes, trunkfishes, and filefishes. In: Van Soest RWM, Van Kempen TMG, Braekman JC (eds) *Sponges in time and space.* Balkema, Rotterdam, p 265–271.
- Wulff JL. 1995. Sponge-feeding by the Caribbean starfish *Oreaster reticulatus*. *Mar Biol.* 123: 313-325.
- Wulff JL. 1997. Mutualism among species of coral reef sponges. *Ecology.* 78:146-159.
- Wulff LJ. 2001. Assessing and monitoring coral reefs sponges. Why and how? *Bull Mar Sci.* 69(2):831-846.
- Wulff JL. 2005. Trade-offs in resistance to competitors and predators, and their effects on the diversity of tropical marine sponges. *J Anim Ecol.* 74: 313–321.
- Wulff JL. 2006a. Ecological interactions of marine sponges. *Can J Zool.* 84:146-166.
- Wulff JL. 2006b. Sponge Systematics by Starfish: Predators Distinguish Cryptic Sympatric Species of Caribbean Fire Sponges, *Tedania ignis* and *Tedania klausii* n. sp. (Demospongiae, Poecilosclerida). *Biol Bull.* 211:83–94.
- Yonge CM. 1930. Studies on the physiology of corals. I. Feeding mechanisms and food. *Sci Rep Gt Barrier Reef Exped* 1:13–57.
- Zea S. 1987. Esponjas del Caribe Colombiano. p.147-149.

ANEXO A - Resultados dos testes estatísticos do monitoramento da competição espacial entre os corais invasores e poríferas na região da Baía de Ilha Grande

Tabela 1 - Resultado do teste MANOVA para observação de diferença entre estações do ano para *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829.

Teste MANOVA Estações do Ano (Verão e Inverno)		
Espécies de Esponjas	Valor de F	Valor de p
Porifera 1	1.021	0.321
<i>Amphimedon viridis</i>	0.909	0.349
<i>Aplysilla rosea</i>	0.293	0.593
<i>Desmapsamma anchorata</i>	0.143	0.708
<i>Dysidea janiae</i>	4.264	0.048
<i>Istrochota arenosa</i>	11.403	0.002
<i>Mycale angulosa</i>	0.239	0.629
<i>Mycale magnirhaphidifera</i>	0.442	0.512
<i>Mycale laxissima</i>	2.588	0.119
<i>Scopalina rutzleri</i>	6.262	0.018
<i>Tedania ignis</i>	5.296	0.029
<i>Terpios fugax</i>	0.887	0.354

Tabela 2 - Resultado do teste Tukey para observação de diferença entre locais para *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829.

Teste Tukey Locais (Abraãozinho, Barreto e Lagoa Azul)			
Espécies de Esponjas	Abraãozinho/ Lagoa Azul	Abraãozinho / Barreto	Lagoa Azul /Barreto
Porifera 1	0,009	1,000	0,009
<i>Amphimedon viridis</i>	0,898	0,374	0,633
<i>Aplysilla rósea</i>	0,844	0,987	0,759
<i>Desmapsamma anchorata</i>	0,383	0,999	0,366
<i>Dysidea janiae</i>	0,948	0,082	0,149
<i>Istrochota arenosa</i>	0,026	0,517	0,235
<i>Mycale angulosa</i>	0,967	0,006	0,003
<i>Mycale magnirhaphidifera</i>	0,311	0,785	0,691
<i>Mycale laxíssima</i>	0,777	0,751	0,999
<i>Scopalina rutzleri</i>	0,130	0,549	0,613
<i>Tedania ignis</i>	0,700	0,998	0,663
<i>Terpios fugax</i>	0,003	1,000	0,003

Tabela 3 - Resultado do teste MANOVA para observação de diferença entre estações do ano para *Tubastraea tagusensis* Wells, 1982.

Teste MANOVA Estações do Ano (Verão e Inverno)		
Espécies de Esponjas	Valor de F	Valor de p
Porifera 1	3,584	0,042
<i>Amphimedon viridis</i>	2,134	0,138
<i>Aplysilla rosea</i>	4,123	0,027
<i>Desmapsamma anchorata</i>	0,709	0,501
<i>Dysidea janiae</i>	0,866	0,432
<i>Iotrochota arenosa</i>	6,234	0,006
<i>Mycale angulosa</i>	1,660	0,209
<i>Mycale magnirhaphidifera</i>	0,302	0,742
<i>Mycale laxissima</i>	8,279	0,002
<i>Scopalina rutzleri</i>	0,762	0,476
<i>Tedania ignis</i>	0,315	0,733
<i>Terpios fugax</i>	8,767	0,001

Tabela 4 - Resultado do teste Tukey para observação de diferença entre locais para *Tubastraea tagusensis* Wells, 1982.

Teste Tukey Locais (Abraãozinho, Barreto e Lagoa Azul)			
Espécies de Esponjas	Abraãozinho/ Lagoa Azul	Abraãozinho / Barreto	Lagoa Azul /Barreto
Porifera 1	0,070	1,000	0,070
<i>Amphimedon viridis</i>	0,312	0,874	0,135
<i>Aplysilla rosea</i>	0,124	0,026	0,742
<i>Desmapsamma anchorata</i>	1,000	0,559	0,569
<i>Dysidea janiae</i>	0,524	0,476	0,996
<i>Iotrochota arenosa</i>	0,016	0,992	0,012
<i>Mycale angulosa</i>	0,192	0,823	0,468
<i>Mycale magnirhaphidifera</i>	0,99	0,761	0,803
<i>Mycale laxíssima</i>	0,007	0,003	0,921
<i>Scopalina rutzleri</i>	0,840	0,444	0,783
<i>Tedania ignis</i>	0,763	0,999	0,784
<i>Terpios fugax</i>	0,014	0,603	0,001

Tabela 5 - Resultado do teste Tukey para observação de diferença entre tipos de interações para *Tubastraea tagusensis* Wells, 1982.

Teste Tukey Locais:										
Contato periférico (01), Sobreposição (02), Contorno (03), Até 5cm (04) e 5-10cm (05)										
Espécies de Esponjas	1/2	1/3	1/4	1/5	2/3	2/4	2/5	3/4	3/5	4/5
Porifera 1	0,383	0,383	0,921	0,383	1,000	0,852	1,000	0,852	1,000	0,852
<i>Amphimedon viridis</i>	0,003	0,003	0,131	0,596	1,000	0,489	0,093	0,489	0,093	0,851
<i>Aplysilla rósea</i>	1,000	0,998	1,000	0,970	0,990	1,000	0,988	0,995	0,878	0,981
<i>Desmapsamma anchorata</i>	0,013	0,470	0,726	0,916	0,000	0,081	0,087	0,129	0,121	1,000
<i>Dysidea janiae</i>	0,152	0,152	0,866	0,620	1,000	0,622	0,868	0,622	0,868	0,991
<i>Iotrochota arenosa</i>	0,341	1,000	0,994	1,000	0,363	0,567	0,265	0,996	1,000	0,980
<i>Mycale angulosa</i>	0,953	0,976	0,998	0,994	0,698	0,853	0,998	0,998	0,860	0,957
<i>Mycale magnirhaphidifera</i>	0,116	0,224	0,116	0,116	0,996	1,000	1,000	0,996	0,996	1,000
<i>Mycale laxissima</i>	0,878	0,536	0,999	0,943	0,971	0,766	1,000	0,401	0,861	0,861
<i>Scopalina rutzleri</i>	0,753	0,988	0,987	0,991	0,465	0,453	0,943	1,000	0,882	0,874
<i>Tedania ignis</i>	0,002	0,005	0,395	0,024	0,998	0,134	0,856	0,233	0,958	598
<i>Terpios fugax</i>	0,445	0,992	1,000	0,814	0,707	0,526	0,969	0,998	0,966	0,877