

**CARACTERIZAÇÃO DO BRANQUEAMENTO DE CORAIS NO
RECIFE COSTEIRO DA PRAIA DE GUARAJUBA, LITORAL
NORTE DO ESTADO DA BAHIA**

Por

FRANCISCO KELMO

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Submetida em satisfação parcial dos requisitos ao grau de

MESTRE EM CIÊNCIAS

GEOLOGIA

à

Câmara de Ensino e de Pós-Graduação e Pesquisa

da

Universidade Federal da Bahia

Aprovação:

.....

.....

Co-orientadora

.....

Comissão Examinadora:

Profª Drª Zelinda Margarida A.N. Leão - Orientadora

Profª Drª Marlene Campos Peso Aguiar -

Profª Drª Viviane Testa

Data da aprovação: 22 de maio de 1998

Grau conferido em: / /

RESUMO

O branqueamento de coral consiste na perda da coloração dos corais vivos devido a expulsão dos seus endo-simbiontes e/ou dos seus pigmentos fotossintéticos por parte destes. Nos últimos anos, os eventos desta natureza têm demonstrado um poderoso vigor seletivo sobre as reservas recifais de todo o planeta. Diante da severidade com a qual o branqueamento pode afetar os recifes, associada à carência de registros acerca deste evento para os recifes brasileiros, o presente estudo tem como objetivos: (i) inventariar as espécies de corais escleractínios vivos no recife costeiro da praia de Guarajuba, no litoral norte do estado da Bahia, à aproximadamente 70 km de Salvador; (ii) registrar os valores dos parâmetros ambientais relativos à temperatura, salinidade, pH e transparência da água nas épocas de amostragem; (iii) quantificar as ocorrências de branqueamento nas populações pesquisadas e, (iv) identificar quais os prováveis fatores responsáveis pela causa do branqueamento na área pesquisada. Os fatores abióticos foram quantificados de acordo com a metodologia padrão. Foram realizados, mensalmente, o lançamento aleatório de 70 quadrados de 1m², sendo 35 no topo e 35 na região da parede dos recifes, para quantificação da abundância relativa e densidade das colônias vivas normais, vivas branqueadas e mortas. A quantificação da densidade dos endo-simbiontes, nos tecidos dos corais escleractínios estudados, foi realizada a partir da observação de dez lâminas (para cada colônia amostrada), preparadas segundo a técnica do esfregaço em câmara de Neubauer. Sete espécies de corais escleractínios são registrados para área: *Agaricia agaricites*, *Siderastrea stellata*, *Porites astreoides*, *Favia gravida*, *Montastrea cavernosa*, *Mussismilia harttii* e *Mussismilia hispida*. A análise da abundância relativa aponta *S.stellata* como a mais abundante no topo recifal, enquanto que na região das paredes a maior abundância relativa é de *Mussismilia hispida*. Todas as espécies registradas neste trabalho sofreram branqueamento durante o período amostral. Os valores da frequência relativa de colônias normais e branqueadas, associados à densidade das populações, sugere que *S.stellata* e *F.gravida* são as espécies mais resistentes ao branqueamento observado em Guarajuba.

ABSTRACT

Coral bleaching, the whitening of scleractinian taxa, results from the loss of symbiotic zooxanthellae and/or the reduction in photosynthetic pigment concentrations in zooxanthellate symbionts residing within the gastrodermal tissues of the host corals. Of particular concern are the consequences of bleaching for the large number of reef-building corals. The study intends to (i) provide an inventory of living scleractinian from a nearshore reef at Guarajuba beach, Northern Bahia; (ii) to record the mean range of temperature, salinity, pH and water transparency during the sampling period; (iii) to quantify and characterize the occurrence of bleaching at the studied site, and (iv) to point out the abiotic parameters responsible for coral bleaching at the studied site. Seventy quadrats of 1m² were sampled (35 on the reef top and 35 at the reef walls), for quantifying the relative frequency of bleached, normal and dead coral colonies. Seven species of scleractinian corals were recorded to the studied reef: *Agaricia agaricites*, *Siderastrea stellata*, *Porites astreoides*, *Favia gravida*, *Montastrea cavernosa*, *Mussismilia harttii*, and *Mussismilia hispida*. The analysis of the relative abundance points out *S.stellata* as the most abundant species on the reef top, and at the reef walls *M.hispida* is the dominant species. All species herein recorded were bleached during the sampling period. Quantification of endosymbionts was made by squashing the coral tissue in Neubauer camera and examined under microscope. The quantification of the coral densities, in combination with the relative frequency of bleached colonies, denotes this phenomenon as a chronic one, and it also shows that *S.stellata* and *F.gravida* are the most resistant species to bleach in Guarajuba.

“Per Scientiam ad Justitiam”

Magnus Hirschfeld (1868-1935)

Este trabalho é dedicado à Alda Maria
por ter me moldado à sua imagem e semelhança, sem pedir nada em troca

AGRADECIMENTOS

As palavras de agradecimento que escrevo neste momento não expressam tão grande é a magnitude da minha gratidão à todas aquelas pessoas que direta ou indiretamente contribuíram para realização deste trabalho:

Minha orientadora, a Dr^a Zelinda Leão, por me ensinar o verdadeiro significado da palavra orientador, pelo seu entusiasmo, seu dinamismo, pelas inúmeras vezes que apoiou e incentivou o meu trabalho, pelo cuidado para que tudo saísse da melhor maneira possível, pelo seu sorriso e, acima de tudo, por ter me suportado durante todos estes anos.

Minha co-orientadora, a Dr^a Marlene Peso-Aguiar, por ter confiado no meu trabalho, por apoiar e incentivar todas as etapas desta pesquisa, por ceder o espaço físico do seu laboratório no Departamento de Zoologia do Instituto de Biologia - UFBA para realização das etapas de laboratório, por tudo o que me ensinou e continuará ensinando.

O coordenador do curso de pós-graduação em Geologia, Dr. José Maria Landim Dominguez (Prof.Landim), por conduzir de maneira exemplar o Colegiado deste curso, por incentivar, e por prover o suporte financeiro necessário ao desenvolvimento desta pesquisa, por ter criado e por se dedicar ao crescimento do **Laboratório de Estudos Costeiros**.

Lêda Maria de Santa-Isabel, a primeira professora desta universidade a me aceitar como seu orientando, por confiar, apoiar, incentivar, criticar, aconselhar e contribuir de inúmeras maneiras para o meu sucesso, e acima de tudo, **pela sua amizade sem limites**.

Bolsistas de iniciação científica do programa PIBIC-CNPq: Dirlene Cairo Aguiar, Larissa de Siqueira, Leo Ximenes Cabral Dutra, Rilza da Costa Tourinho Gomes e Yonara Souza Braga, pelo apoio nas etapas de campo e de laboratório.

Meus alunos: Gil André Barreto Ramos, Alessandro Souza Oitaven, Arilma Farias de Souza, que na condição de **voluntários**, inúmeras vezes me prestaram o seu auxílio.

Paulo César Vasconcelos Accioly e Leo Ximenes Cabral Dutra, pelo apoio e pela paciência na confecção das fotografias.

Otávio José Zini e José Edvaldo Moitinho, pela paciência em escanear, digitalizar, formatar, redesenhar, e **refazer inúmeras vezes** as ilustrações contidas neste trabalho.

Órgãos financiadores: Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Fundação CAPES, Centro de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico da Secretaria do Planejamento e Tecnologia do estado da Bahia (CADCT-SEPLANTEC), e Superintendência de Geologia e Mineração do estado da Bahia (SGM) pela liberação de recursos financeiros (bolsas de estudo e auxílios) destinados ao desenvolvimento deste trabalho.

Funcionários da secretaria do curso de pós-graduação em geologia: Gilsélio e Nilton, pelo apoio indispensável, e os funcionários do Centro de Pesquisa em Geofísica e Geologia: Lene, Neide, Nilton e **Joaquim Bonfim Lago**, pelas inúmeras vezes que, mesmo sem tempo, prestaram o seu auxílio.

Professores: Facelúcia Barros Cortes Souza, Altair de Jesus Machado, Abílio Carlos Bittencourt, Arno Brichta, Louis Martin, Guilherme Lessa e Viviane Testa, pelo incentivo, apoio, atenção, confiança e pela amizade.

Colegas de curso e de laboratório: Lêda Maria, Daniela, Paulo César, Cristiana, Edilma, Ozéas, Maria Alice, Juzenilda, Ruy Kenji, Eliane, Geise, José Edvaldo, Sueli, Leila, Rilza, Simone, e todos aqueles os quais eu esqueci de mencionar, pelo carinho, pelas palavras amigas e pela compreensão nos meus momentos de estresse.

Daniel Borges Jr., técnico e desenhista do Laboratório de Estudos Costeiros, por todos os auxílios prestados.

Família Mayfair, **meus grandes amigos** de todas as horas: Mary Beth, Stella, Antha, Evelyn, Beatriz e Mona por toda a sua colaboração desde o início, incentivando, apoiando, criticando, mergulhando, auxiliando, acalmando, se arriscando, sempre com uma alegria infinita.

MUITO OBRIGADO!

RESUMO

ABSTRACT

AGRADECIMENTOS

ÍNDICE	i
ÍNDICE DE FIGURAS	iii
ÍNDICE DE TABELAS (ANEXOS)	x
1. Introdução.....	01
2. Definição de branqueamento	03
2.1. Relação coral-alga	03
2.2. Importância do estudo do branqueamento.....	05
2.3. Distribuição global	09
3. Área de estudo	10
3.1 Os parâmetros oceanográficos	13
3.1.1 Marés	13
3.1.2 Ventos	13
3.1.3 Ondas e correntes	14
3.1.4 Clima	14
3.1.5 Temperatura, salinidade e pH da água	15
4. Metodologia	17
4.1. Atividades de campo	17
4.1.1. Amostragem piloto	17
4.1.2. Processo de amostragem	17
4.1.3. Fixação e conservação do material	17
4.1.4. Medida dos fatores abióticos	18

4.2. Atividades de laboratório	19
4.2.1. Quantificação dos endo-simbiontes	19
4.3. Análises estatísticas	19
5. Resultados	20
5.1. Os fatores abióticos	20
5.1.1. Salinidade	20
5.1.2. Temperatura	21
5.1.3. pH da água do mar	23
5.1.4. Profundidade de visualização do disco de Secchi	24
5.1.5. Cobertura de nuvens	25
5.2. Os fatores antropogênicos	26
5.3. A comunidade escleractinia	27
5.3.1. Espécies encontradas	27
5.3.1.1. <i>Agaricia agaricites</i>	29
5.3.1.2. <i>Siderastrea stellata</i>	31
5.3.1.3. <i>Porites astreoides</i>	35
5.3.1.4. <i>Favia gravida</i>	37
5.3.1.5. <i>Montastrea cavernosa</i>	40
5.3.1.6. <i>Mussismilia hartii</i>	42
5.3.1.7. <i>Mussismilia hispida</i>	44
5.4. Variação da mortalidade	46
6. Discussão	48
6.1. A comunidade escleractínia	48

6.1.1. <i>Agaricia agaricites</i>	49
6.1.2. <i>Siderastrea stellata</i>	51
6.1.3. <i>Porites astreoides</i>	54
6.1.4. <i>Favia gravida</i>	54
6.1.5. <i>Montastrea cavernosa</i>	56
6.1.6. <i>Mussismilia harttii</i>	59
6.1.7. <i>Mussismilia hispida</i>	59
6.2. As correlatas ambientais potencialmente capazes de causar branqueamento	62
6.3. Perspectivas ecológicas	63
6.3.1. Elevação da temperatura oceânica	63
6.3.2. Elevação do nível do mar	65
6.3.3. Adaptação coralina	66
7. Conclusão	69
8.Referências	73
9. ANEXOS	87

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 - O coral *Siderastrea stellata* parcialmente branqueado (parte superior da colônia) em uma poça do topo do recife da praia de Guarajuba

.....

Figura 2 - Distúrbios naturais propalados para os recifes de corais do planeta no período de 1870 a 1990	8
Figura 3 - Mapa de localização das construções recifais do litoral norte do estado da Bahia, evidenciando o objeto de estudo: recife costeiro da praia de Guarajuba (Fonte:Leão <i>et al.</i> 1997)	12
Figura 4 - Recife de Guarajuba - topo emerso durante a maré baixa. Setas localizam poças rasas.	13
Figura 5 - Diagramas de refração de ondas para o trecho de costa a nordeste de Salvador, mostrando o padrão de incidência das ondas de nordeste (A) e leste (B) (primavera e verão) e de sul-sudeste (C) e sudeste (D) (outono e inverno) (Fonte: Bittencourt <i>et al.</i> em preparação). Os diagramas foram feitos em escala regional, podendo haver localmente, comportamento diferente do padrão regional observado	15
Figura 6 - Regime pluviométrico (A), e temperatura média (B), para o período entre maio de 1995 e dezembro de 1996 para a região a nordeste de Salvador (Dados da estação da TIBRÁS, não publicados).	16
Figura 7 - Foto ilustrativa de um dos quadrados utilizados para amostragem das colônias de corais escleractínios no topo do recife costeiro da praia de Guarajuba (quadrado = 1m ²)	18
Figura 8 - Valores registrados em partes por mil (ppm) da salinidade da água do mar registrada para as poças do topo recifal durante o período amostral (junho/96 a maio/97)	20
Figura 9 - Valores registrados em partes por mil (ppm) da salinidade da água do mar para as zonas circunvizinhas as paredes recifais durante os doze meses de estudo (junho/96 a maio/97)	21

Figura 10 - Valores em graus Celsius da temperatura da água do mar registrados para o topo do recife estudado durante o período compreendido entre junho/96 a maio/97	22
Figura 11 - Valores em graus Celsius da temperatura da água do mar registrados nas proximidades das paredes recifais da área estudada durante os doze meses de estudo (junho/96 a maio/97)	22
Figura 12 - Valores do pH nas poças do topo recifal da área estudada, durante o período compreendido entre junho/96 e maio/97	23
Figura 13- Valores do pH da água do mar nas circunvizinhanças das paredes recifais da área estudada, durante o período compreendido entre junho/96 e maio/97	24
Figura 14 - Valores obtidos para profundidade de visualização do disco de Secchi na frente do recife durante o período amostral (junho/96 a maio/97).....	25
Figura 15- Valores da cobertura de nuvens na área de estudo durante os doze meses de amostragem (junho/96 a maio/97)	25
Figura 16- Fotografia ilustrativa da presença do homem no topo emerso do recife da praia de Guarajuba	26
Figura 17- Abundância relativa das espécies de corais escleractínios registradas para as paredes do recife estudado	28
Figura 18- Abundância relativa dos corais escleractínios nas poças do topo do recife estudado	28

Figura 19 - O coral <i>A. agaricites</i> parcialmente branqueado no ambiente natural (Fotografado por L.X.C.Dutra, em abril de 1997). Escala = 2 cm	29
Figura 20 - Frequência relativa das colônias de <i>Agaricia agaricites</i> normais (azul) e branqueadas (branco) nas paredes recifais	30
Figura 21 - Abundância relativa e densidade do coral <i>A.agaricites</i> durante os doze meses de estudo	30
Figura 22 - O coral <i>Siderastrea stellata</i> em seu ambiente natural. A – com coloração normal; B- colônias parcialmente branqueadas	32
Figura 23 - Frequência relativa das colônias de <i>Siderastrea stellata</i> normais (azul) e branqueadas (branco) nas poças do topo recifal	33
Figura 24 - Frequência relativa das colônias de <i>Siderastrea stellata</i> normais (azul) e branqueadas (branco) nas paredes recifais	33
Figura 25 - Densidade da espécie <i>S.stellata</i> na área estudada ao longo dos doze meses de estudo (jun/96 à maio/97)	34
Figura 26 Densidade da espécie <i>S.stellata</i> na região das paredes recifais ao longo dos doze meses de estudo (jun/96 à maio/97)	34
Figura 27 - Colônia parcialmente morta do coral <i>Porites astreoides</i> completamente branqueada em seu ambiente natural. Note a presença de sedimento fino recobrindo parte da colônia	36
Figura 28 - Frequência relativa das colônias de <i>Porites astreoides</i> normais (ciano) e branqueadas (branco) nas paredes recifais	36

Figura 29 - Densidade a abundância relativa do coral <i>Porites astreoides</i> ao longo dos doze meses de estudo (junho/96 a maio/97)	37
Figura 30 - Colônia do coral <i>Favia gravida</i> em uma das poças do topo do recife	38
Figura 31 - Frequência relativa das colônias de <i>Favia gravida</i> normais (ciano) e branqueadas (branco) nas poças do topo recifal.....	39
Figura 32 Frequência relativa das colônias de <i>Favia gravida</i> normais (ciano) e branqueadas (branco) nas paredes recifais.....	39
Figura 33 Densidade do coral <i>Favia gravida</i> durante os doze meses de estudo	40
Figura 34 O coral <i>Montastrea cavernosa</i> em seu ambiente natural	41
Figura 35 Frequência relativa das colônias de <i>Montastrea cavernosa</i> normais (ciano) e branqueadas (branco) nas paredes recifais	41
Figura 36 Densidade do coral <i>Montastrea cavernosa</i> ao longo dos doze meses de estudo	42
Figura 36 Frequência relativa das colônias de <i>Mussismilia hartii</i> normais (ciano) e branqueadas (branco) nas paredes recifais	43
Figura 37 Densidade do escleractínio <i>Mussismilia hartii</i> ao longo dos doze meses de estudo (junho/96 à maio/97)	43
Figura 38 Colônias parcialmente branqueadas do coral <i>Mussismilia hispida</i> na parede do recife estudado	44

Figura 39	Frequência relativa das colônias de <i>Mussismilia hispida</i> normais (ciano) e branqueadas (branco) nas paredes recifais	45
Figura 40	Densidade do coral <i>Mussismilia hispida</i> ao longo dos doze meses de estudo (junho/96 a maio/97)	45
Figura 41	Frequência relativa das colônias vivas (ciano) e mortas (branco) do topo recifal no primeiro mês de estudo junho/96	46
Figura 42	Frequência relativa das colônias vivas (ciano) e mortas (branco) do topo recifal no último mês de estudo - maio/97	46
Figura 43	Frequência relativa das colônias vivas (ciano) e mortas (branco) nas paredes recifais no primeiro mês de estudo - junho/96	47
Figura 44	Frequência relativa das colônias vivas (ciano) e mortas (branco) do topo recifal no último mês de estudo - maio/97	47
Figura 45	Frequência relativa das colônias branqueadas da espécie <i>Agaricia agaricites</i> ao longo dos doze meses estudados em relação aos fatores abióticos medidos <i>in situ</i> . No gráfico A estão plotados os valores da salinidade e da temperatura; em B, os valores de pH e profundidade de visualização do disco de Secchi.....	50
Figura 46	Gráficos de climatologia ilustrando a precipitação e a temperatura média para Salvador e adjacências. Barras em vermelho - pluviosidade (mm) para 1996; barras em verde - pluviosidade (mm) para 1997; linhas em azul cobalto - temperatura (°C) para 1996; linhas ciano temperatura (°C) para 1997 (Fonte:INMET 1998).....	51
Figura 47	Frequência relativa das colônias branqueadas da espécie <i>Siderastrea stellata</i> ao longo dos doze meses estudados em relação aos fatores	

abióticos medidos *in situ*. No gráfico A estão plotados os valores da salinidade e da temperatura; em B, os valores de pH e profundidade de visualização do disco de Secchi

53

Figura 48 Frequência relativa das colônias branqueadas da espécie *Porites astreoides* ao longo dos doze meses estudados em relação aos fatores abióticos medidos *in situ*. No gráfico A estão plotados os valores da salinidade e da temperatura; em B, os valores de pH e profundidade de visualização do disco de Secchi

55

Figura 49 Frequência relativa das colônias branqueadas da espécie *Favia gravida* ao longo dos doze meses estudados em relação aos fatores abióticos medidos *in situ*. No gráfico A estão plotados os valores da salinidade e da temperatura; em B, os valores de pH e profundidade de visualização do disco de Secchi

57

Figura 50 Frequência relativa das colônias branqueadas da espécie *Montastrea cavernosa* ao longo dos doze meses estudados em relação aos fatores abióticos medidos *in situ*. No gráfico A estão plotados os valores da salinidade e da temperatura; em B, os valores de pH e profundidade de visualização do disco de Secchi

58

Figura 51 Frequência relativa das colônias branqueadas da espécie *Mussismilia harttii* ao longo dos doze meses estudados em relação aos fatores abióticos medidos *in situ*. No gráfico A estão plotados os valores da salinidade e da temperatura; em B, os valores de pH e profundidade de visualização do disco de Secchi

60

Figura 52 Frequência relativa das colônias branqueadas da espécie

Mussismilia hispida ao longo dos doze meses estudados em relação aos fatores abióticos medidos *in situ*. No gráfico A estão plotados os valores da salinidade e da temperatura; em B, os valores de pH e profundidade de visualização do disco de Secchi

61

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1 - Direção e velocidade das correntes, ao longo do ano, na área estudada	88
Tabela 2 - Quantificação da salinidade da água do mar nas poças do topo recifal.	89
Tabela 3 - Quantificação da salinidade da água do mar na região circunvizinhas às paredes recifais	90
Tabela 4 - Quantificação da temperatura da água do mar nas poças do topo recifal ...	91
Tabela 5 - Quantificação da temperatura da água do mar na região circunvizinha às paredes recifais	92
Tabela 6 - Quantificação do pH da água do mar nas poças do topo recifal	93
Tabela 7 - Quantificação do pH da água do mar nas regiões circunvizinhas às paredes recifais	94
Tabela 8 - Quantificação da profundidade de visualização do disco de Secchi na	

região das paredes recifais	95
Tabela 9 - Valores da cobertura de nuvens na área de estudo durante o período amostral – junho/96 a maio/97	96
Tabela 10 - Estrutura numérica das comunidades escleractínias nas paredes recifais ao longo dos doze meses de estudo.	97
Tabela 11 - Quantificação do branqueamento nas espécies e escleractínios na parede do recife estudado	98
Tabela 12 - Estrutura numérica das comunidades escleractínias nas poças do topo recifal ao longo dos doze meses de estudo	99
Tabela 13- Estimativas das comunidades endo-simbióticas ($\times 10^6$ end/cm ²) nos tecidos dos corais escleractínios do recife costeiro da praia de Guarajuba	100
Tabela 14 Estimativas do branqueamentos dos corais escleractínios do topo recifal. ...	101
Tabela 15 Evolução da mortalidade no topo do recife estudado.	102
Tabela 16 Evolução da mortalidade nas paredes do recife estudado.	103
Tabela 17 Estimativas das comunidades endo-simbióticas ($\times 10^6$ end/cm ²) nos tecidos dos corais escleractínios do recife costeiro da praia de Guarajuba	104

1. INTRODUÇÃO

Os eventos de branqueamento de coral durante a década de 80 e início dos anos 90, têm demonstrado um poderoso vigor seletivo sobre todas as reservas recifais de todo o planeta (Glynn, 1993). Dentre os vários efeitos, imediatos, oriundos deste distúrbio, destacamos: (i) o declínio na densidade dos endo-simbiontes, (ii) a perda dos seus pigmentos fotossintéticos, (iii) o aumento na taxa respiratória dos corais, e (iv) o declínio nos níveis de proteínas, lipídios e carboidratos das colônias escleractínias (Glynn *et al.* 1985a; Hoegh-Guldberg & Smith 1989; Kleppel *et al.* 1989; Porter *et al.* 1989; Ghiold & Smith 1990; Glynn & D’Croze 1990; Goreau & Macfarlane 1990; Jokiel & Coles 1990; Szmant & Gassman 1990). Pode-se ainda adicionar outros três tipos de respostas não letais, que a longo prazo, poderão apresentar efeitos importantes, tais como: (v) a redução da taxa de crescimento e de calcificação dos corais; (vi) o seu enfraquecimento reprodutivo e (vii) a necrose dos seus tecidos.

O declínio na densidade de endo-simbiontes no tecido coralino reduz a quantidade dos pigmentos fotossintéticos, provocando uma redução dos compostos metabólicos oriundos do processo da fotossíntese que são utilizados

pelo coral como complemento do seu metabolismo alimentar, principalmente. Procurando suprir esta deficiência, os corais, aumentam sua taxa respiratória, ocasionando, *a posteriori*, o catabolismo das suas reservas de proteínas, lipídios, e de carboidratos, o que por sua vez, provoca uma total disfunção fisiológica. Tal disfunção, a longo prazo, poderá causar a necrose dos tecidos coralinos provocando, conseqüentemente, a morte parcial da colônia, ou afetar o sucesso reprodutivo uma vez que, a deficiência nutricional oriunda do branqueamento não permite que o ciclo celular se complete, podendo ainda promover anomalias na gametogênese (Glynn, 1993). A disfunção fisiológica dos corais escleractínios oriunda do branqueamento resulta, também, na redução ou na parada do crescimento da colônia, diminuindo a capacidade dos corais competirem, provavelmente pelo espaço, com outros organismos recifais como por exemplo as algas coralinas, as macroalgas, as esponjas, os briozoários e os tunicados. Alguns pesquisadores demonstraram que as algas bentônicas cresceram rapidamente sobre os corais moribundos e mortos nos recifes afetados pelo El Niño na Costa Rica (Cortes *et al.* 1984), Panamá e Ilhas Galápagos (Robinson 1985; Glynn 1990), e Indonésia (Brown & Suharsono 1990). Qualquer redução da taxa de crescimento dos corais branqueados provavelmente acelerará quaisquer outras mudanças fisiológicas e bioquímicas, que estiverem ainda em progresso (Glynn 1993).

Diante da severidade com a qual o branqueamento pode afetar o equilíbrio da biota recifal e conseqüentemente o crescimento dos recifes (Gleason, 1993), corroborada pela carência de registros acerca deste evento para os recifes brasileiros, o presente estudo visa registrar quali-quantitativamente as ocorrências do branqueamento de corais em um recife costeiro da praia de Guarajuba, onde realizou-se: (i) o inventário das espécies de corais viventes que ocorrem no recife selecionado para estudo; (ii) o levantamento dos parâmetros ambientais relativos a temperatura, salinidade, pH e transparência da água, nas épocas de amostragem; (iii) a determinação da abundância relativa das colônias de corais escleractínios normais (sadios) e branqueados ; (iv) a quantificação e caracterização das ocorrências de branqueamento nas populações pesquisadas; (v) a comparação das estimativas dos parâmetros bióticos e abióticos com a avaliação quantitativa do branqueamento registrado, com o objetivo final de (vi) identificar o(s) provável (is) fator(res) responsável(eis) pela ocorrência do branqueamento na área pesquisada.

2. O PROCESSO DE BRANQUEAMENTO:

2.1 A definição de branqueamento

Define-se como branqueamento de coral (*coral bleaching*) (Fig.1) a perda da sua coloração devido a expulsão dos seus endo-simbiontes, ou a perda dos pigmentos fotossintéticos por parte destes (Jaap 1985; Williams & Bunkley-Williams 1988). O papel potencial deste fenômeno como um agente da mortalidade dos recifes coralinos tem recebido muita atenção, na última década, especialmente no que diz respeito a grande mortalidade dos corais no oceano Pacífico Ocidental, durante os anos de 1982 e 1983 (Glynn 1990a).

De acordo com Glynn (1993) o evento do branqueamento de coral tem registros datados desde 1876, no entanto, nos últimos 12 anos ele vem sendo melhor estudado e mais divulgado. Segundo este mesmo autor, a explicação para o aumento da frequência desses distúrbios deve-se, justamente, a ampliação do número de pesquisadores que vêm se dedicando a este tipo de estudo, nos últimos anos.

2.2 A relação coral-alga

Os corais hermatípicos são os principais responsáveis pela construção dos recifes modernos (Carricart-Ganivet & Beltrán-Torres 1993). Eles provêm a estrutura e o aporte de sedimento necessários à formação das estruturas resistentes à ação das ondas, conhecidas como recifes de coral (Dustan 1979). A importância do papel ecológico exercido pelos corais hermatípicos nos recifes é devida a evolução de uma relação simbiótica entre eles e os seus endo-simbiontes fotossintetizantes, conhecidos comumente como zooxantelas, (Goreau *et al.* 1979; Carricart-Ganivet & Beltrán-Torres 1993; Ware *et al.* 1996). O rompimento desta relação representa uma ameaça à estabilidade das populações escleractínias (Glynn 1993; Veron 1995), conforme exposto na introdução deste trabalho.

De acordo com Barnes (1990) o conhecimento acerca do relacionamento fisiológico entre os corais hermatípicos e suas algas simbiotes aumentou muito nos últimos anos. As necessidades nutricionais



Figura 1 - O coral *Siderastrea stellata* parcialmente branqueado (parte superior da colônia) em uma poça do topo do recife da praia de Guarajuba.

do coral são fornecidas, em parte, por suas algas simbiotes (Lehninger 1990). Uma porção significativa do carbono fixado pelas algas durante a fotossíntese é passada ao coral, em forma de glicerol principalmente, mas incluindo também glicose-alanina. O alimento capturado pelo coral provavelmente provê tanto o coral quanto

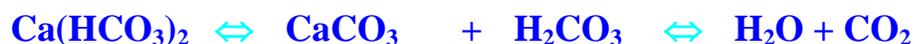
suas algas de nitrogênio e fósforo, os quais são então reciclados num processo de ida e volta entre hóspede e hospedeiro. O grau de dependência nutritiva entre os corais e as algas varia de espécie para espécie e de acordo com a localidade. Nos recifes cercados por águas relativamente estéreis, por exemplo, os corais podem ser especialmente dependentes de suas algas simbiotes (Barnes 1990).

Barnes (1990) e Lehninger (1990) explicam que a simbiose também facilita a deposição do esqueleto coralíneo uma vez que os corais privados de suas algas ou mantidos na escuridão depositam carbonato de cálcio numa velocidade muito menor do que aquela dos corais que vivem em condições normais.

O ATP e o NADPH formados nas reações à luz da fotossíntese são usados para converter o CO₂ em hexoses e outros compostos orgânicos que são consumidos pelo coral. A fase escura da fotossíntese, chamada de Ciclo de Calvin, começa com a reação de CO₂ com a ribulose 1.5-bifosfato para formar duas moléculas de 3-fosfoglicerato. As etapas na conversão de 3-fosfoglicerato a frutose 6-fosfato e glicose 6-fosfato são semelhantes às do processo da gliconeogênese, exceto quanto ao fato de a gliceraldeído 3-fosfato desidrogenase em cloroplastos ser específica para NADPH e não para NADH. A ribulose 1.5-bifosfato é regenerada de frutose 6-fosfato, gliceraldeído 3-fosfato e di-hidroxiacetona fosfato por uma série de complexas reações. Diversas etapas nessa regeneração de ribulose 1.5 bifosfato são semelhantes às da via pentose-fosfato. A tiorredoxina formada pela transferência de elétrons da ferredoxina ativa enzimas do Ciclo de Calvin ao reduzir as pontes dissulfeto. O aumento, induzido pela luz, de pH e nível de Mg⁺² do estroma também é importante no estímulo da carboxilação da ribulose 1.5-bifosfato. Três ATP e dois NADPH são consumidos para cada CO₂ convertido em hexose. Quatro fótons são absorvidos pelo fotossistema I e outros quatro pelo fotossistema II, para gerar dois NADPH e um gradiente de prótons suficiente para impelir a síntese de três moléculas de ATP (Lehninger 1990).

A ribulose 1.5-bifosfato carboxilase também catalisa uma reação competitiva de oxigenase, que produz fosfoglicolato e 3-fosfoglicerato. A reciclagem do fosfoglicolato leva à liberação de CO₂ (Lehninger 1990)

A fotossíntese promovida pelos endo-simbiotes é capaz de aumentar a produção de carbonato de cálcio através da remoção do dióxido de carbono, desviando conseqüentemente para a direita a seguinte reação:



A perda da alga simbiote significa prejuízo para o coral hospedeiro (Barnes 1990).

2.3 A importância do estudo do branqueamento:

A mortalidade em massa dos corais escleractínios nos ecossistemas recifais contemporâneos têm sido relatada em quase todas as províncias recifais desde 1870 (Stodart 1969; Johannes 1975; Endean 1976; Pearson 1981; Brown 1987; Coffroth *et al.* 1990). Assim sendo, por que o branqueamento dos recifes de corais e os eventos de mortalidade que ocorreram durante os anos 80 foram alvo de tanta intranqüilidade? Provavelmente, em grande parte, porque a frequência e a escala dos distúrbios do branqueamento não tenham antecedentes na literatura científica. Por exemplo, não menos que 60 grandes “eventos de branqueamento de corais” (Fig.2A) foram relatados ao longo de um período superior a 12 anos, 1979-1990 (Coffroth *et al.* 1990; Willians & Bunkley-Willians 1990; Glynn 1991), comparado com 45 “eventos de mortalidade em massa de corais” (Fig.2 B, C) causada por outros vários distúrbios.

Considerando a extensa área geográfica afetada e a rudeza com a qual o branqueamento de coral se tornou uma preocupação, este distúrbio é rememorativo das severas mortalidades causadas por *Acanthaster* durante as duas décadas passadas. No mínimo 41 ataques (“*outbreaks*”) foram documentados nos recifes coralinos dos oceanos Índico e Pacífico entre 1968-1988 (Birkeland & Lucas 1990).

Todavia, concomitante aos distúrbios de branqueamento de coral, também ocorrem extraordinários - embora não necessariamente relacionados - distúrbios de outros organismos marinhos, como por exemplo a mortalidade em massa dos ouriços marinhos (Scheilbling & Stepheson 1984; Lessios *et al.* 1984) e a síndrome ulcerativa dos peixes (Tonguthai 1985; FAO 1986; Sindermann 1988). Além disso, até os táxons terrestres mais importantes como os anfíbios (Blaustein & Wake 1990) e os fungos (Jaenike 1991), têm demonstrado um pronunciado declínio de suas populações nos anos recentes. Finalmente, alguns destes distúrbios de grande escala (ulcerações e declínio dos anfíbios) coincidem com o estresse dos fatores ambientais naturais, extremos ou marginais, e com a preocupação acerca das mudanças globais (Singer 1989; Houghton *et al.* 1990; Mac-Cracken 1990).

Tanto o branqueamento quanto a mortalidade dos corais, são causados por uma variedade de agentes estressores (Brown & Howard 1985), e, os eventos de branqueamento propalados antes de 1980 estiveram geralmente confinados a áreas relativamente pequenas ou a determinadas zonas recifais (Coffroth *et al.* 1990). Por exemplo, um branqueamento na região do Caribe foi visto após a ocorrência de chuvas torrenciais e de descargas fluviais que reduziram a salinidade das regiões mais próximas à praia (Goreau 1964). A exposição extrema durante as marés baixas da zona de entre-marés e o abaixamento repentino do nível do mar causaram branqueamento dos

corais e a mortalidade no topo dos recifes de águas rasas no oceano Pacífico Equatorial (Fishelson 1973; Yamagushi 1975; Glynn 1976; Loya 1976). A queda repentina da temperatura das águas recifais, devido ao resfriamento da atmosfera ou ressurgência intensa, foi observada como indutora do branqueamento e da morte dos corais no Oceano Atlântico (Glynn & Stewart 1973; Hudson 1981).

Antes de 1980, a maioria das mortes em massa de corais foram relacionadas aos distúrbios não térmicos como as tempestades, a exposição subaérea durante as marés baixas extremas (Coffroth *et al.* 1990). O branqueamento de corais acompanhou alguns dos eventos de mortalidade antes dos anos 80 durante os períodos de elevada temperatura da água do mar, porém estes distúrbios foram geograficamente isolados e restritos a zonas recifais particulares (Yonge & Nicholls 1931). Ao contrário, muitos dos eventos de branqueamento de coral observados durante os anos 80 ocorreram ao longo de extensas regiões geográficas e em todas as profundidades (Coffroth *et al.* 1990; Williams & Bunkley-Williams 1990; Glynn 1990, 1991). Por exemplo, em 1983 e em 1987 o branqueamento de corais afetou toda a região do oceano Pacífico Equatorial Ocidental até uma profundidade de 20 metros, e uma grande parte do mar do Caribe e águas adjacentes, até uma profundidade de 90 m. Alguns eventos de branqueamento (por exemplo 8 dos 13 que aconteceram entre 1982-1983, (Coffroth *et al.* 1990)) coincidiram com períodos de elevada temperatura da superfície do mar (SST - *sea surface temperature*), quando as temperaturas da atmosfera global foram anormalmente altas (Kerr 1988; Folland *et al.* 1990; Parke & Folland 1991). Assim, é possível que duas classes de distúrbios estejam envolvidas: (i) a de pequena escala, com eventos de branqueamento agudos e geralmente isolados e com causa conhecida, e (ii) a de grande escala, com eventos possivelmente crônicos e amplamente distribuídos, com causas que até agora são desconhecidas (Glynn 1993).

Devido ao fato de muitos organismos recifais (foraminíferos, esponjas, hidrocorais, anêmonas, alcionários, corais moles, zoantídeos e os moluscos tridactínídeos) juntamente com os corais escleractínios, possuírem endo-simbiontes, e que geralmente esses endo-simbiontes são perdidos durante os eventos de branqueamento, é apropriado empregar o termo “branqueamento de recifes de corais” (Williams & Bunkley-Williams 1990) para descrever este tipo de distúrbio. Além disso, os distúrbios de branqueamento não estão confinados apenas aos endo-simbiontes, mas afeta também numerosas outras espécies (desprovidas desta relação simbiótica) que dependem dos corais vivos para abrigo, alimentação e outros requisitos (Glynn 1990). Sem dúvida alguma, se o branqueamento é causado pelas mudanças físico-químicas da água do mar e da atmosfera, então é provável que tais mudanças possam, também, modificar as atividades biológicas e ecológicas (alimentação, crescimento, reprodução, desenvolvimento larval e o sucesso do recrutamento) de muitos outros táxons recifais (Glynn 1993).

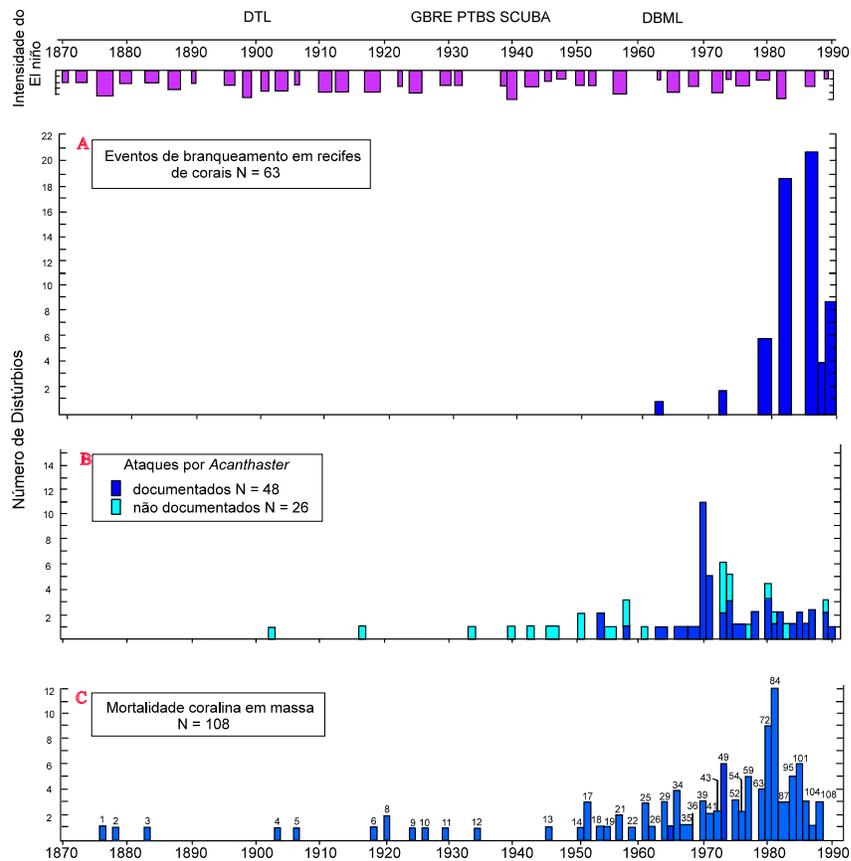


Figura 2. A-C. Distúrbios naturais propalados para os recifes de corais do planeta no período de 1870 a 1990. **A.** Os casos de branqueamento de corais de acordo com Williams & Bunkley-Wiliams (1990) e Glynn (1991,1993). Em 1973 o evento de mortalidade em massa ocorrido na Samoa Americana foi precedido por um amplo branqueamento dos corais (Glynn 1993). Os registros acima do gráfico e suas respectivas fontes são: DTL, Laboratório de Dry Tortugas (Colin 1980); GBRE, Expedições da Grande Barreira de Recifes (Yonge 1930); PTBS, Estação de Biologia Tropical de Palao (Hatai 1937); SCUBA (Somers 1972); DBML, Laboratório Marinho de Discovery Bay (UNEP/FAO 1985). As respectivas intensidades e durações relativas dos eventos El-Niño foram plotadas de acordo com Quinn *et al* (1987) e Glynn (1993). **B.** Os maiores ataques de *Acanthaster* registrados na literatura estão representados por barras em azul-escuro e aqueles não oficialmente registrados como barras em azul-claro (Moran 1986; Birkerland & Lucas 1990; Glynn 1993). O registro de 1903, na Tailândia, foi realizado após o trabalho de Dawydoff (1952). **C.** Mortalidade em massa dos corais resultante de vários estressores físicos como as tempestades, as chuvas torrenciais, atividade sísmica e aumento brusco do nível do mar, mas também incluem distúrbios bióticos como as epizoobioses: proliferação das esponjas do gênero *Terpios* e dos ataques por animais coralívoros, salvo *Acanthaster*. Todos os eventos de mortalidade estão numerados cronologicamente por ano. Os valores acima das barras indicam os números acumulados dos casos de mortalidade que ocorreram no final de um determinado ano, e também referem-se às seguintes fontes: Coffroth *et al.* 1990 (1,2,5,8,12-15,20-23,26-28,30-33,36,37,40,43-45,55,73,88,91,92); Brongersma-Sanders 1957 (3); UNEP/IUCN 1988 (4,9,18,24,25,29,34,35,38,39,42,46,47,50-54,58,60-72,74-86,89,90,93-108); Stoddart 1969 (10,19); Yonge & Nocholls 1931 (11); Goreau 1959 (16); Endean 1976 (17,41,48); Bryan 1973 (49), Brown 1987 (56); Loya 1976 (57); Moyer *et al.* 1982 (59). Adaptado de Glynn 1993 (87).

2.4 Distribuição global dos eventos de branqueamento

Quase todas as regiões mais extensas que abrigam os recifes de coral (mar do Caribe, oceano Atlântico ocidental, Pacífico oriental, central e ocidental, oceano Indico, golfo da Arábia e mar Vermelho) sofreram algum grau de branqueamento e mortalidade durante a década de 80 (Glynn 1984, 1991; Brown, 1987; Coffroth *et al.* 1990; Williams & Bunkley-Williams 1990).

Com uma certa frequência os corais que normalmente são expostos às altas temperaturas de verão (30-33⁰C) são também mais susceptíveis às variações anômalas do aumento da temperatura da água do mar. Por exemplo, no início e no meio do verão as temperaturas da superfície marinha em Oman, durante o ano de 1990, atingiram valores de 34-35⁰C e 39⁰C, respectivamente ao longo da costa sul do golfo da Arábia (Pérsico) e do golfo de Oman, coincidindo com um amplo evento de branqueamento de coral e com uma ampla mortalidade das comunidades escleractínias (IUCN 1990; Salm 1990). Algumas áreas próximas do estreito de Hormuz, onde altas temperaturas (32-33⁰C) persistiram até 10m de profundidade, sofreram uma mortalidade coralina estimada entre 90-95%; mas não foi observada mortalidade dentro do estreito de Hormuz (golfo Arábico) onde fortes correntes causaram uma mistura das águas e reduziram a temperatura da superfície marinha (Glynn 1993). Apenas em dois sistemas coralinos bem estudados durante este mesmo período não houve registro dos eventos de branqueamento: no golfo de Eilat, no braço norte do mar Vermelho (P.W.Glynn, comunicação pessoal) e na barreira de recifes de Belize (Glynn 1993). A extensão do branqueamento dos recifes de corais também não foi estudada em muitas outras áreas, incluindo os recifes brasileiros onde existem apenas alguns estudos localizados (Castro & Pires 1996; Mayal *et al.* 1996; Kelmo *et al.* 1997); Nova Guiné, Pacífico oriental equatorial com águas quentes (180⁰W-180⁰NW de Papua Nova Guiné), (Philander 1990); as Filipinas e a Austrália ocidental. É incerto se estas áreas não foram afetadas ou não foram observadas adequadamente.

3. ÁREA DE ESTUDO

O acesso ao recife costeiro da praia de Guarajuba, localizado no município de Camaçari, a aproximadamente 70 km ao norte da cidade de Salvador, se dá através da rodovia BA-099, conhecida como estrada do Coco.

A plataforma continental, é relativamente rasa, atingindo uma profundidade média em torno de 25m. A principais feições morfológicas aí encontradas são os ravinamentos com orientação geral noroeste-sudeste, as bioconstruções de corais e algas e os recifes de coral (Leão & Brichta 1996), os quais ocorrem desde profundidades em torno de alguns poucos metros, na parte interna da plataforma até próximos à sua quebra em profundidades de algumas dezenas de metros (Leão & Kikuchi 1995).

O sedimento superficial é composto por partículas carbonáticas e grãos siliciclásticos. A porção mais interna da plataforma, até aproximadamente à profundidade de 10 metros, é constituída por sedimentos areno-quartzosos, provenientes dos depósitos da planície costeira. Na sua parte mais externa, após a profundidade de 20 metros, a plataforma é constituída, quase que exclusivamente, por areia carbonática (Dominguez & Leão 1994). Localmente, estes percentuais podem variar em função da presença das bioconstruções coral-algais (Nolasco 1987).

No trecho estudado, a principal bacia de drenagem é representada pelo rio Pojuca, a qual corresponde a, aproximadamente, 100km² (Lyrio 1996). Além deste rio principal, uma rede subordinada representada por pequenos afluentes e riachos, e também pequenas lagoas ao longo da costa compõem a hidrografia da região.

Sob o ponto de vista geológico, existem na área estudada três feições geológicas de idade distintas: afloramentos do embasamento cristalino de idade pré-Cambriana (que podem servir de substrato para os recifes); afloramentos do grupo Barreiras de idade terciária, e os depósitos quaternários de origens diversas (Nolasco 1987).

Na maior parte do litoral norte do estado da Bahia, os cordões de arenito de idade holocênica compõem dois alinhamentos distintos: um interno, na zona de inter-marés, e outro externo, localizado abaixo do limite da baixa-mar. O cordão interno, registrado na praia de Guarajuba, está localizado na região do pós-recife, e permanece parcialmente recoberto pelas areias quartzosas durante a maior parte do ano, sendo descobertos apenas durante os períodos de tempestade.

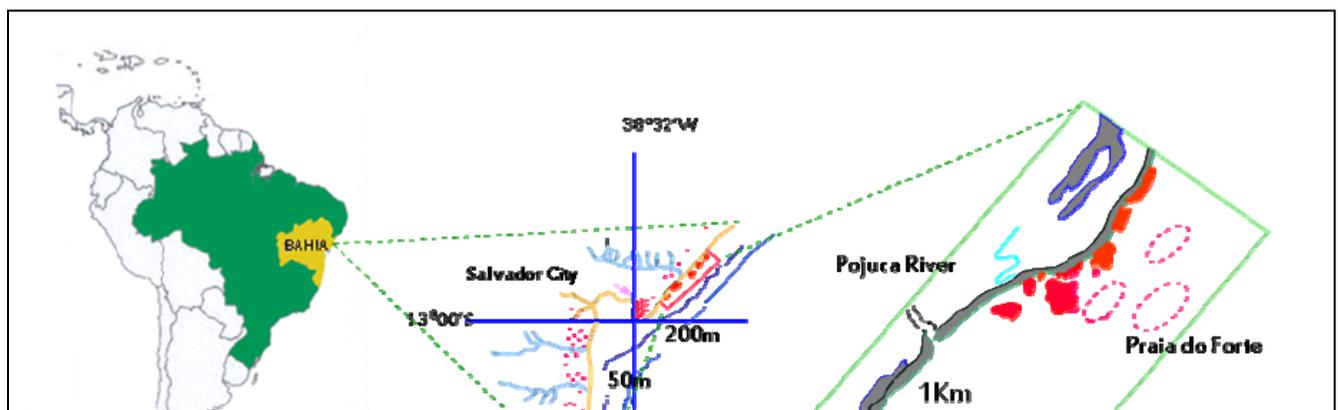
Os recifes de corais e algas coralinas de idade holocênica ocorrem nas áreas entre as praias de Abaí e Açú da Torre, com espessuras variáveis em torno de 10 metros. Os recifes de corais do litoral norte do estado da Bahia (Fig.3) têm como principais construtores os corais escleractínios, o hidrocoral *Millepora* e as algas coralinas

incrustantes, estando associados a estas a flora e a fauna típicas do ambiente coralino. Estes recifes ocupam uma extensão de aproximadamente 20 km. O limite norte é a praia do Forte, na localidade conhecida também como Açú da Torre, e o limite sul localiza-se na praia de Abaí. Nesta região, o cordão praial é definido como a área entre o limite da zona de infra-maré e a linha onde se inicia a vegetação, e sua largura é bastante variável, sendo mais largo nas enseadas (120 metros na praia de Abaí) e mais estreito (20 metros) nos promontórios onde estão localizados os corpos recifais (Nolasco 1987).

O recife da praia de Guarajuba, objeto deste estudo, situa-se adjacente à praia. Esta bioconstrução, mede aproximadamente 1 km de extensão, sua largura varia de 200 a 500 metros, não apresenta laguna e está parcialmente recoberto pelas areias do cordão praial; não há a clássica zona do “back reef” ou pós-recife.

O topo recifal permanece total ou parcialmente emerso durante os períodos de baixa-mar. A superfície é quase horizontal, porém irregular, devido à presença de diversos canais e poças de formas e tamanhos variados (Fig.4). As mais rasas (cerca de 30 cm de profundidade), apresentam o fundo arenoso, e nas mais profundas (aproximadamente 1 m de profundidade), o fundo é comumente rochoso. As partes mais altas e rochosas do topo deste recife são recobertas por tapetes de algas moles e/ou calcárias. No interior das poças registra-se a presença de macro-foraminíferos: *Cibicides sp*, *Amphistegina sp* e *Peneroplis sp*; esponjas: *Cliona celata*, *Anthosigmella varians*, *Spirastrella cunctatrix*; colônias dos corais escleractínios: *Siderastrea stellata* e *Favia gravida*; zoantídeos: *Zoanthus sociatus* e *Palythoa variabilis*; anêmonas: *Phyllactis praetexta*, *Bunodossoma cangicum* e *Pseudoactinia melanaster*; hidróides: *Thyroscyphus ramosus*, *Tridentata distans* e *Tridentata marginata*; micro e macro-gastrópodos: *Rissoina sp* e *Thais sp*, e de equinodermos: *Echinometra lucunter*.

A zona da frente recifal é caracterizada pela presença de um paredão, irregular, mais ou menos abrupto e formado, nas porções laterais (norte e sul), por degraus rochosos, onde se pode observar o crescimento dos corais escleractínios, dos hidrocorais, das algas vermelhas incrustantes, hidróides, equinodermos e ascídias. A porção mais central da frente do recife, não apresenta degraus rochosos tão conspícuos quanto as suas laterais. Nesta região, ocorrem desde paredões abruptos até declividades e reentrâncias irregulares. A profundidade média registrada nesta área não ultrapassa 14 metros.



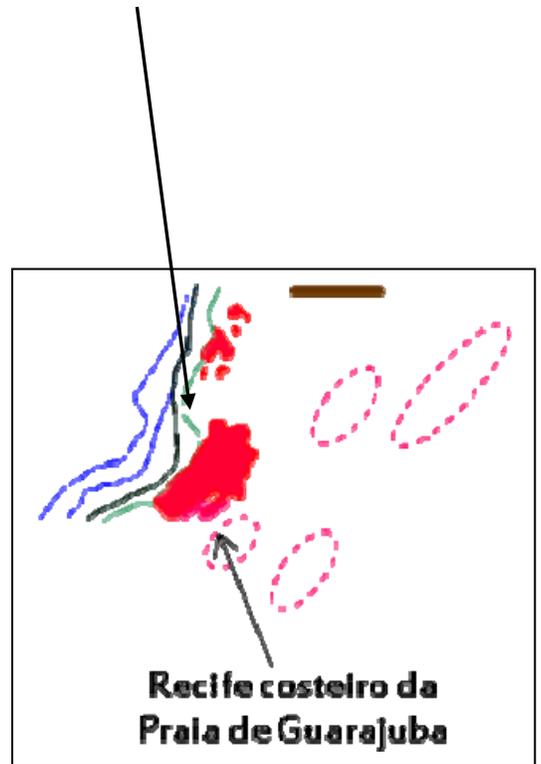


Figura 3 - Mapa de localização das construções recifais do litoral norte do estado da Bahia. Em destaque a área de estudo, o recife costeiro da Praia de Guarajuba (Fonte:Leão *et al.* 1997).



Figura 4 - Recife de Guarajuba - topo emerso durante a maré baixa. Setas localizam poças rasas.

3.1 Os parâmetros oceanográficos

3.1.1 Marés

O regime de marés, na área de estudo, é do tipo semi-diurno, com dois ciclos de marés, enchente e vazante. Os registros disponíveis são do porto de Salvador. Os valores médios da amplitude para as marés de sizígia situam-se em torno de 2,2 a 2,5m. Em relação às marés de quadratura, estes valores situam-se entre 0,8 a 1,0m. Os maiores valores de preamar estão em torno de 2,7 metros, enquanto os valores mínimos de baixamar situam-se por volta de -0,1 metros, ambos associados às marés de sizígia.

3.1.2 Ventos

Os ventos nesta parte do litoral baiano, segundo os dados do Atlas de Cartas Piloto da Diretoria de Hidrografia e Navegação do Ministério da Marinha, DHN (1993), sopram de leste durante quase todo o ano, com percentual máximo de 49% em janeiro e setembro, e mínimo de 33% em junho, na maioria das vezes associados a ventos de nordeste e/ou sudeste, os quais variam de percentual ao longo do ano. No período do inverno, entre os meses de maio e julho, predominam os ventos de sudeste, com percentual mínimo de 40% em maio e máximo de 50% em julho. Em junho, com um percentual de 13%, sopram os ventos de sul.

Além destes ventos, como é normal em áreas do litoral, ocorrem as brisas marinhas cuja direção e intensidade são reguladas, diariamente, pelas marés e, mensalmente, pelas fases lunares (Nolasco 1987). A tabela de número 1 (anexo) resume o comportamento dos ventos, ao longo do ano, no litoral norte do estado da Bahia.

3.1.3 Ondas e correntes

As ondas são geradas pela ação do vento em relação a três fatores principais: a velocidade, o tempo que o vento sopra e a extensão da área afetada, denominada de pista (*fetch*) (Komar 1976). A velocidade do vento se reflete na energia transferida às ondas, e a extensão da área afetada influi na energia potencial destas (Komar 1976).

No litoral norte do Estado, o regime de ondas associado ao padrão de incidência dos ventos é representado por ondas oriundas de nordeste e leste, durante os períodos de primavera e verão. Enquanto que no outono e inverno o padrão observado é de sul-sudeste e sudeste (Bittencourt *et al.* em preparação). Os diagramas de ondas gerados para as direções de aproximação de ondas para a costa da Bahia por Bittencourt *et al.* (em preparação) demonstram que as ondas provenientes de nordeste (Fig. 5A) interferem na dinâmica local. Já as ondas de leste, incidem em ângulo em relação à orientação da costa ocasionando uma corrente ao longo da costa para sudoeste (Fig. 5B). As ondas provenientes do quadrante sudeste (Fig. 5D), incidem paralelas à costa, o que segundo Komar (1976) não induz a formação de correntes ao longo da costa, ocorrendo apenas correntes de retorno localizadas. Entretanto as ondas de sul-sudeste (Fig. 5C), associadas a avanços da frente polar atlântica, incidem em ângulo em relação a orientação da linha de costa ocasionando correntes para nordeste. Ainda segundo Bittencourt *et al.* (em preparação) o padrão de dispersão de sedimentos ao longo da costa é controlado pelas mudanças na direção de aproximação das ondas. A deriva efetiva de sedimentos na região será a resultante entre os vetores de transporte para nordeste e para sudoeste, associadas às ondas de leste e sul-sudeste, respectivamente. Como as ondas de sul-sudeste são episódicas, apesar de apresentarem maior energia que as provenientes de leste, a deriva no trecho estudado é preferencialmente para sudoeste, devido a uma maior frequência das ondas de leste (Bittencourt *et al.* em preparação).

3.1.4 Clima

A região costeira ao norte de Salvador apresenta um clima do tipo tropical chuvoso (Köppen 1948), com estações chuvosas e secas, sendo as maiores precipitações concentradas nos meses de abril a junho. Nos meses de outubro a março, os valores de precipitação são os menores (Fig. 6A). As temperaturas do ar atmosférico na região oscilam entre 20 e 30°C, com mínimas nos meses de julho e agosto e máximas nos meses de março e dezembro (Fig. 6B).

3.1.5 Temperatura, salinidade e pH da água

Os dados acerca da destes fatores abióticos são objeto deste estudo, e encontram-se descritos no capítulo de resultados.

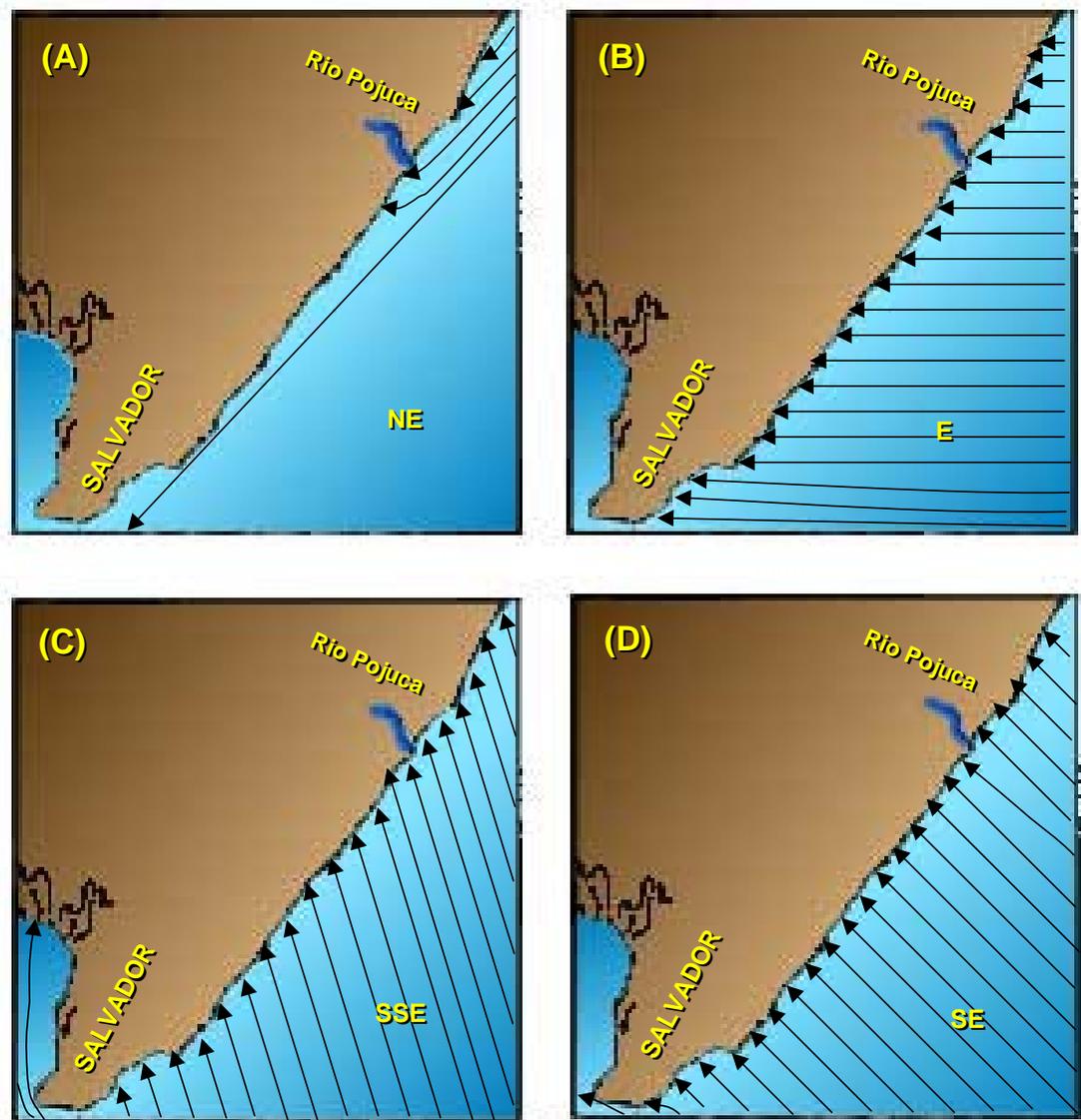


Figura 5 - Diagramas de refração de ondas para o trecho de costa a nordeste de Salvador, mostrando o padrão de incidência das ondas de nordeste (A) e leste (B) (primavera e verão) e de sul-sudeste (C) e sudeste (D) (outono e inverno) (Fonte: Bittencourt *et al.* em preparação). Os diagramas foram feitos em escala regional, podendo haver localmente, comportamento diferente do padrão regional observado

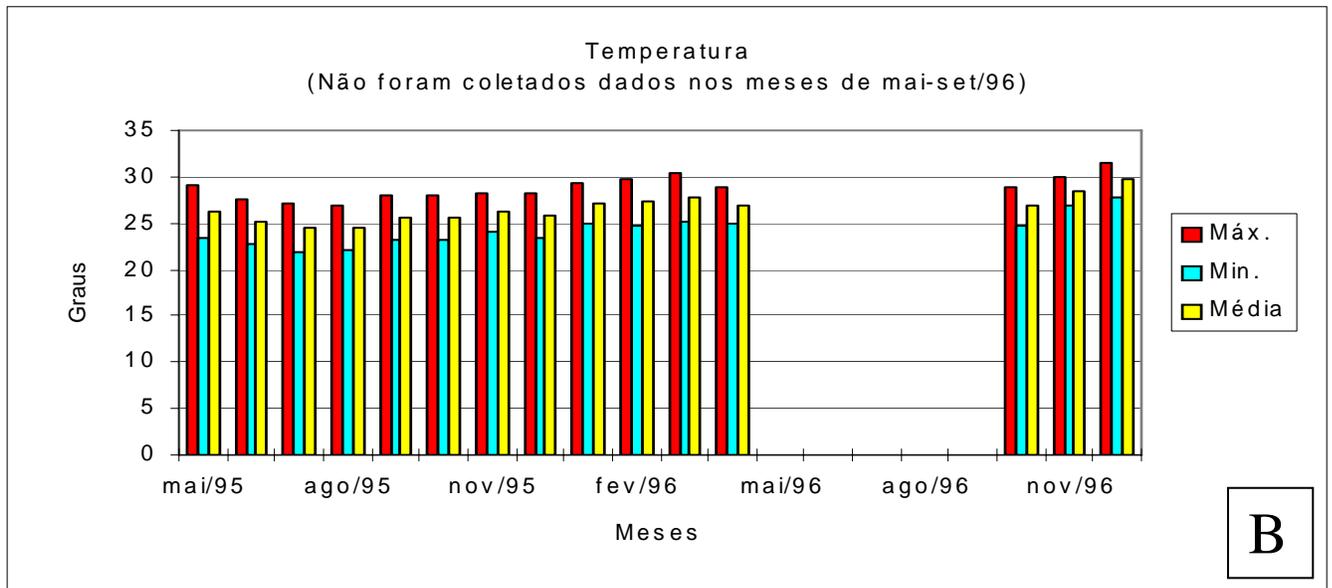
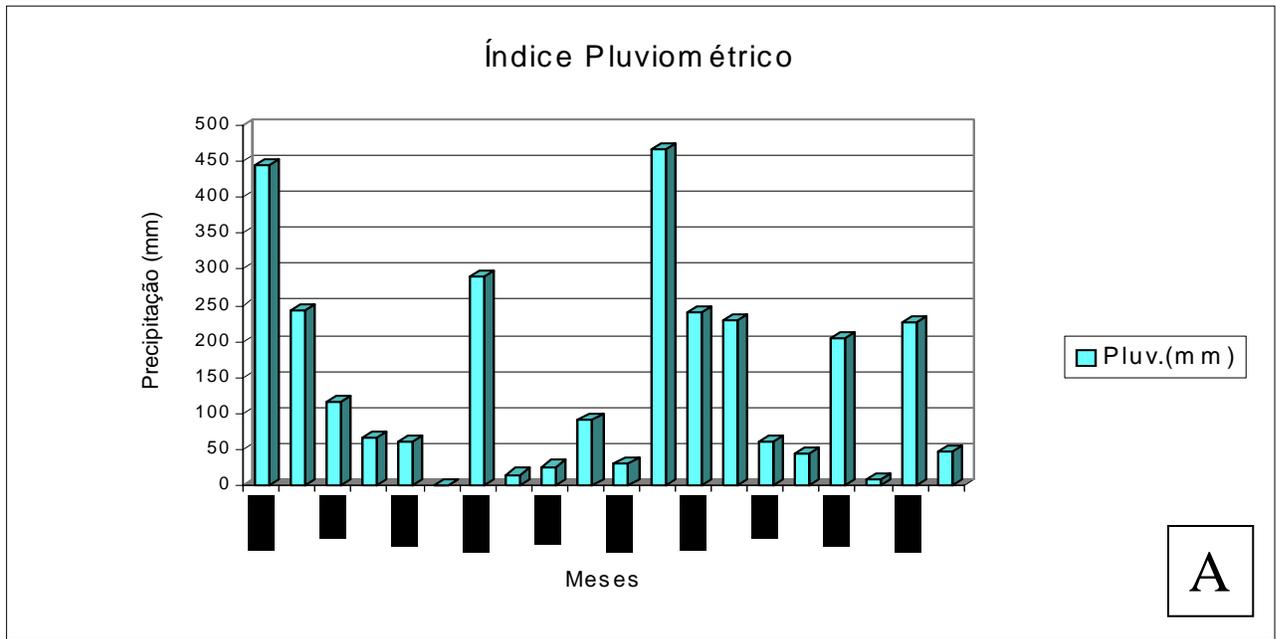


Figura 6 - Regime pluviométrico em milímetros cúbicos (A), e temperatura média em graus Celsius (B), para o período entre maio de 1995 e dezembro de 1996 para a região a nordeste de Salvador (Dados da estação da TIBRÁS, não publicados). Os dados aqui representados, embora incompletos, são considerados devido a proximidade da estação TIBRÁS (30km) em relação a área de estudo

4. METODOLOGIA

Os métodos utilizados para realização deste trabalho, iniciado em novembro/95, foram divididos em duas etapas: campo e laboratório, descritas a seguir:

4.1 Atividades de campo

4.1.1 Amostragem piloto

Considerando-se a inexistência de registros acerca da comunidade escleractínia atual do recife estudado realizou-se duas amostragens piloto antes do início do trabalho, a primeira em novembro e 1995 e a segunda em março de 1996. Nestas amostragens, de caráter qualitativo, foram obtidos dados sobre a composição taxonômica dos organismos que habitam a área, a distribuição espacial no recife e os parâmetros abióticos tais como salinidade, pH e temperatura, bem como a ocorrência do branqueamento.

4.1.2 Processo de amostragem

Uma vez definida a área de estudo e os objetivos do trabalho, todos os dados pertinentes a composição faunística analisados neste trabalho, foram obtidos através do método da amostragem das parcelas quadráticas (Fig.7). Mensalmente, setenta lançamentos com quadrados de 1m² de área, foram inspecionados aleatoriamente: 35 amostras nas pequenas poças do topo recifal truncado e exposto durante o período de maré-baixa e 35 nas paredes recifais, submersas. Registrou-se o número de espécies de corais escleractínios encontrados por quadrado, visualmente classificadas como: (i) vivas com coloração normal; (ii) vivas branqueadas e (iii) mortas.

Ainda nesta etapa, foram coletadas amostras de tecido, de dez colônias, para cada espécie encontrada visando a quantificação dos endo-simbiontes.

Exemplares testemunho foram coletados e depositados na Coleção Científica de Cnidários do Departamento de Zoologia do Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia (UFBA).

4.1.3 Fixação e conservação do material

As amostras de corais destinadas a análise histológica para quantificação dos endo-simbiontes foram fixadas no campo com solução salina de formolaldeído a 4%. As colônias escleractínias testemunho, destinadas à coleção científica, foram anestesiadas em solução de cloreto de magnésio a 7,8% e subsequentemente tratadas com a mesma solução utilizada para as amostras histológicas.

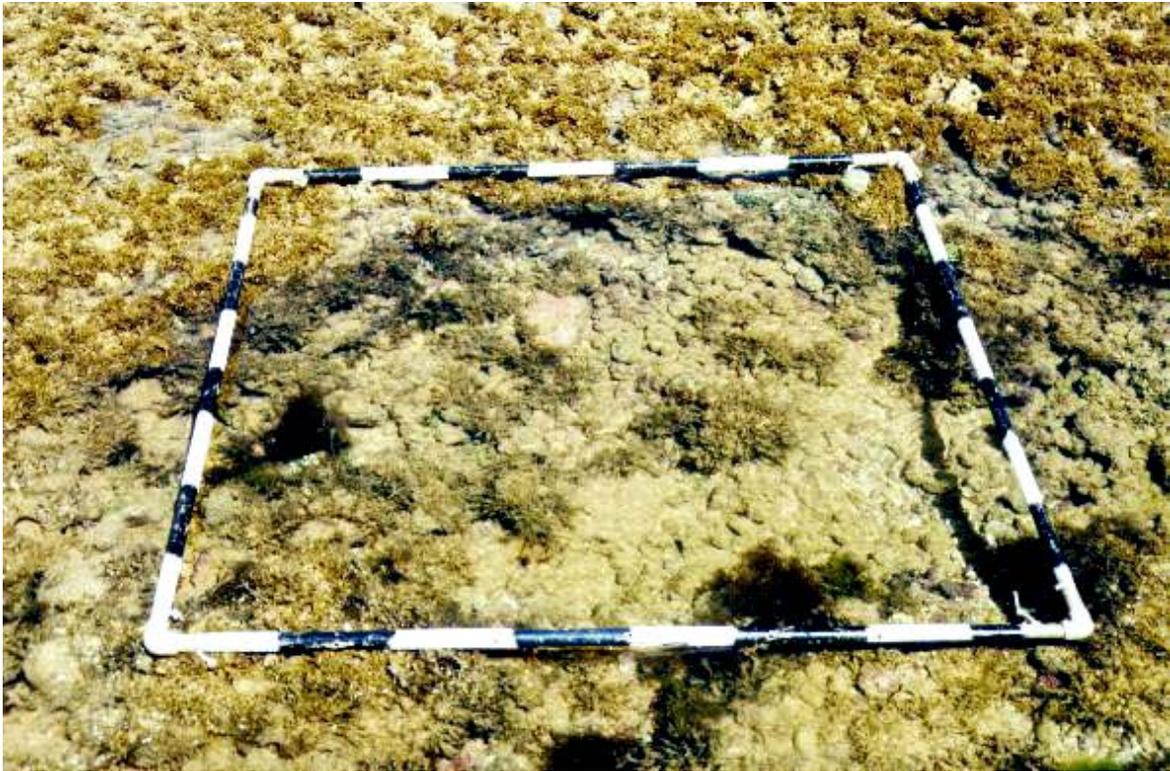


Figura 7 - Foto ilustrativa de um dos quadrados utilizado para amostragem das colônias de corais escleractínios no topo do recife costeiro da praia de Guarajuba (quadrado = 1m²)

4.1.4 Medida dos fatores abióticos

Os fatores abióticos relativos a temperatura, salinidade e pH foram registrados ao longo dos doze meses de estudo na região do topo e nas paredes laterais do recife, sendo os valores mensais apresentados neste trabalho o resultado da média de dez medidas em cada região recifal analisada.

A salinidade da água do mar foi determinada com um refratômetro salino manual (0-100 ppt w/atc SPER 300011); O pH da água do mar foi determinado a partir da utilização do tester-kit OAKTON (wd-35624-60); a penetração da luminosidade na água foi determinada com um disco de Secchi. A cobertura de nuvens foi estimada visualmente, em octas. A temperatura da água do mar foi medida com um termômetro de mercúrio.

4.2. Atividades de laboratório

4.2.1 Quantificação dos endo-simbiontes

Dez lâminas para determinação do número de endo-simbiontes presentes nas amostras do tecido dos corais, foram preparadas em uma câmara de Neubauer através da técnica do esfregaço; elas foram examinadas sob microscópio ótico, para contagem do número de endo-simbiontes por cm^2 de tecido.

4.3. Análises estatísticas

As estimativas da densidade, abundância relativa e frequência relativa, bem como a estatística descritiva, foram realizados com objetivo de caracterizar a comunidade escleractínia do recife costeiro da praia de Guarajuba. Testes de comparações múltiplas (Variância) : ANOVA, Student Newman-Keuls, e Kruskal-Wallis (Kruskal & Wallis 1952; Conover, 1971), foram aplicados para verificar a existência de variações temporais significativas dos parâmetros ambientais medidos, bem como, no número de endo-simbiontes por cm^2 de tecido de coral ao longo dos doze meses de amostragem.

5. RESULTADOS

5.1. Os fatores abióticos

5.1.1 Salinidade da água do mar

Os valores da salinidade da água do mar no topo recifal registrados na tabela de número 2 (anexo) flutuaram em média de 36‰ durante os doze meses de estudo. Os menores valores foram registrados nos meses de junho e julho/96, com salinidade mínima no valor de 30‰, e máxima de 33‰, respectivamente. Os maiores valores foram registrados entre o período de janeiro a março/97, com mínimos de 36‰ e máximos de 39‰ (Fig.8).

Os valores registrados para região das paredes recifais, apresentados na tabela de número 3 (anexo) foram ligeiramente inferiores àqueles registrados para o topo. A salinidade média foi de 35‰. Os menores valores foram registrados no período compreendido entre junho e agosto/96, com mínimas de 33‰ e máximas de 34‰. Os maiores valores, 38‰, cuja flutuação foi inexistente, foram registrados a partir do mês de setembro/96 até o último mês de amostragem (Fig.9).

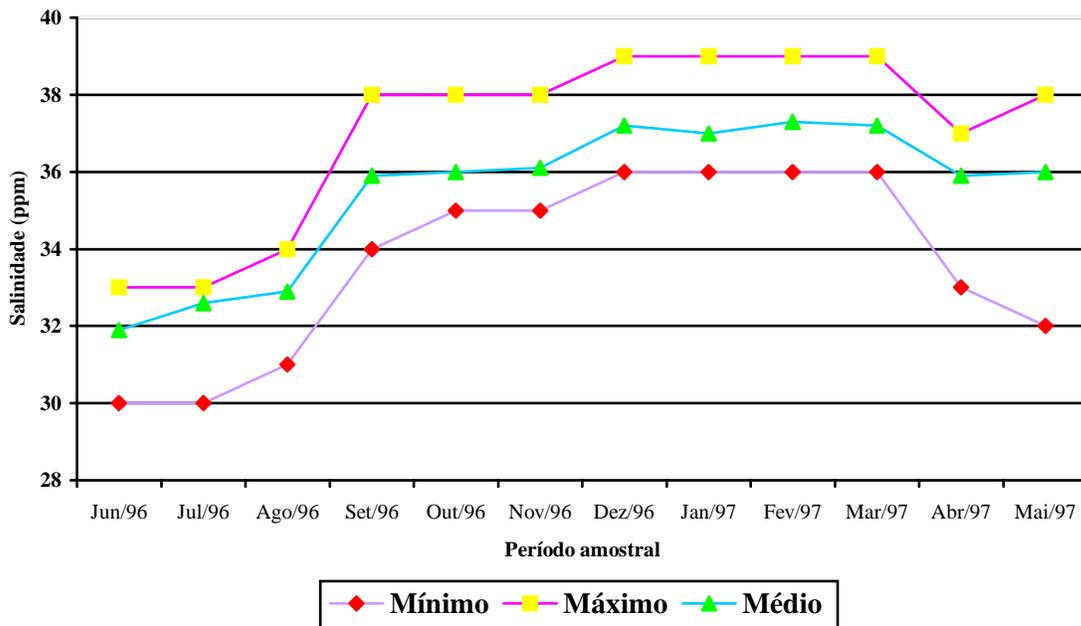


Figura 8 Valores registrados em partes por mil (ppm) da salinidade da água do mar registrada para as poças do topo recifal durante o período amostral (junho/96 a maio/97)

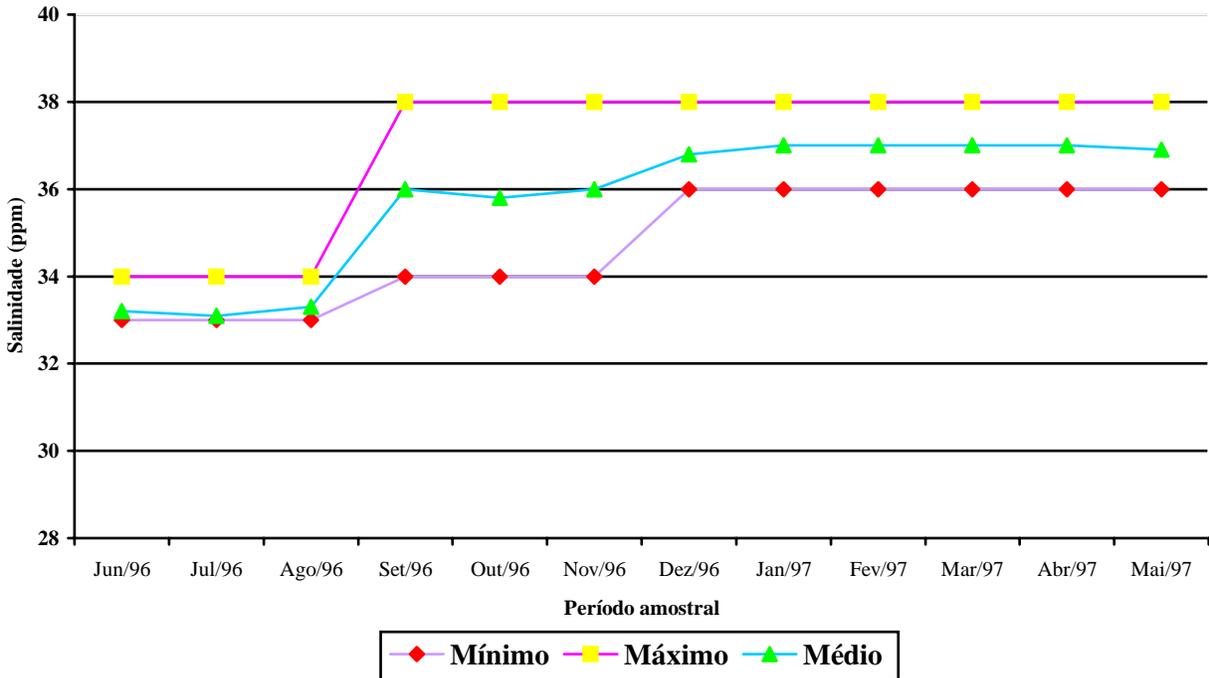


Figura 9 - Valores registrados em partes por mil (ppm) da salinidade da água do mar para as zonas circunvizinhas as paredes recifais durante os doze meses de estudo (junho/96 a maio/97)

5.1.2 Temperatura

A temperatura média da água das poças do topo recifal, registradas na tabela de número 4 (anexo) foi de 28°C. Os menores valores, 26 °C, foram registrados nos meses de junho, julho e agosto/96, e as temperaturas mais altas, em torno de 31 °C, foram registradas no período de janeiro a maio/97 (Fig.10).

A temperatura média da água do mar na região das paredes recifais (tabela 5, em anexo) flutuou entre 27 e 28 °C. Nos meses de junho a agosto/96, os menores valores para temperatura foram registrados, 26 °C, enquanto que as temperaturas mais altas, cerca de 31 °C ocorreram de janeiro/97 a maio/97 (Fig.11).

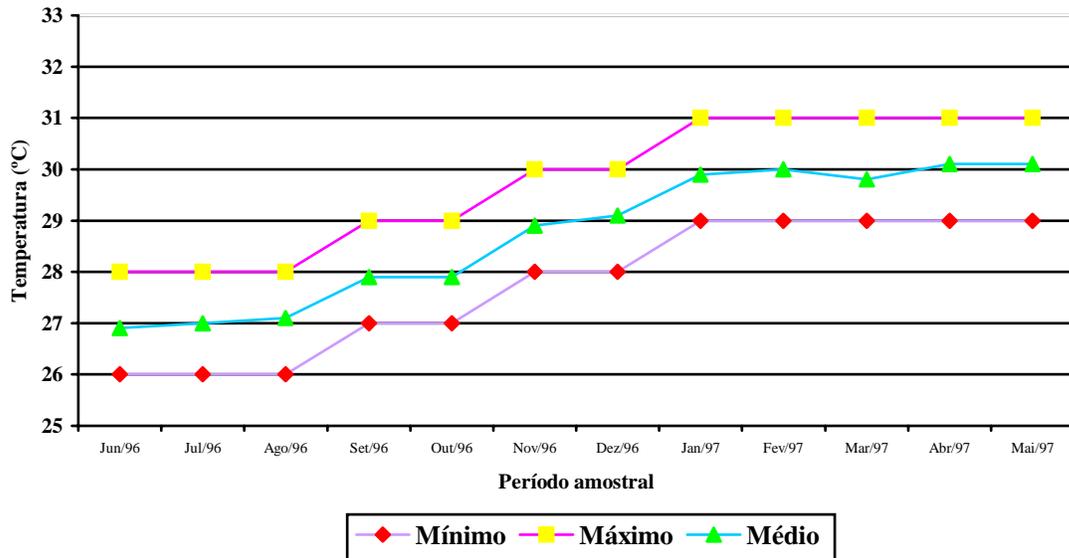


Figura 10 - Valores em graus Celsius da temperatura da água do mar registrados para o topo do recife estudado durante o período compreendido entre junho/96 a maio/97

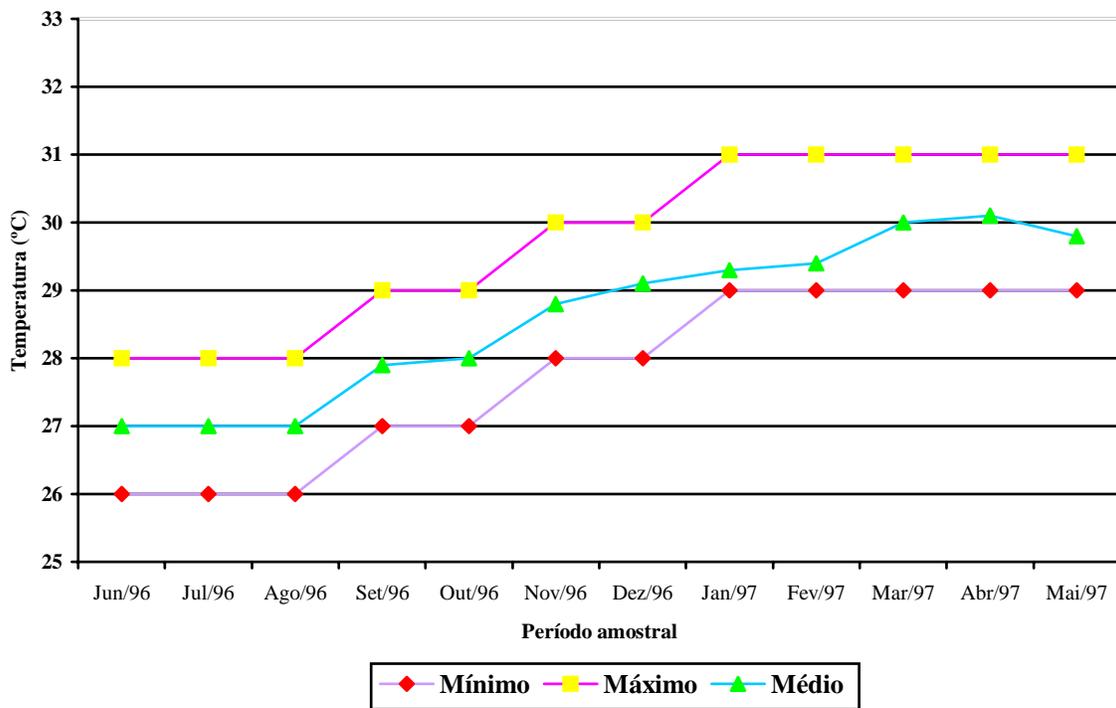


Figura 11 - Valores em graus Celsius da temperatura da água do mar registrados nas proximidades das paredes recifais da área estudada durante os doze meses de estudo (junho/96 a maio/97)

5.1.3 pH da água do mar

Nas poças do topo recifal o pH mínimo registrado foi de 8,1, nos meses junho, julho e outubro/96. O valor máximo registrado foi pH= 8,4 entre os meses de agosto/96 a maio/97 (Tabela 6, em anexo). O pH médio em toda região do topo recifal foi da ordem de 8,3 (Fig.12)

O valor mínimo registrado para região das paredes recifais (Tabela 7, em anexo) foi de pH= 8,1 nos meses de junho, julho e setembro/96. Os valores, médio e máximo, foram semelhantes aos registrados para a região das poças do topo recifal (Fig.13).

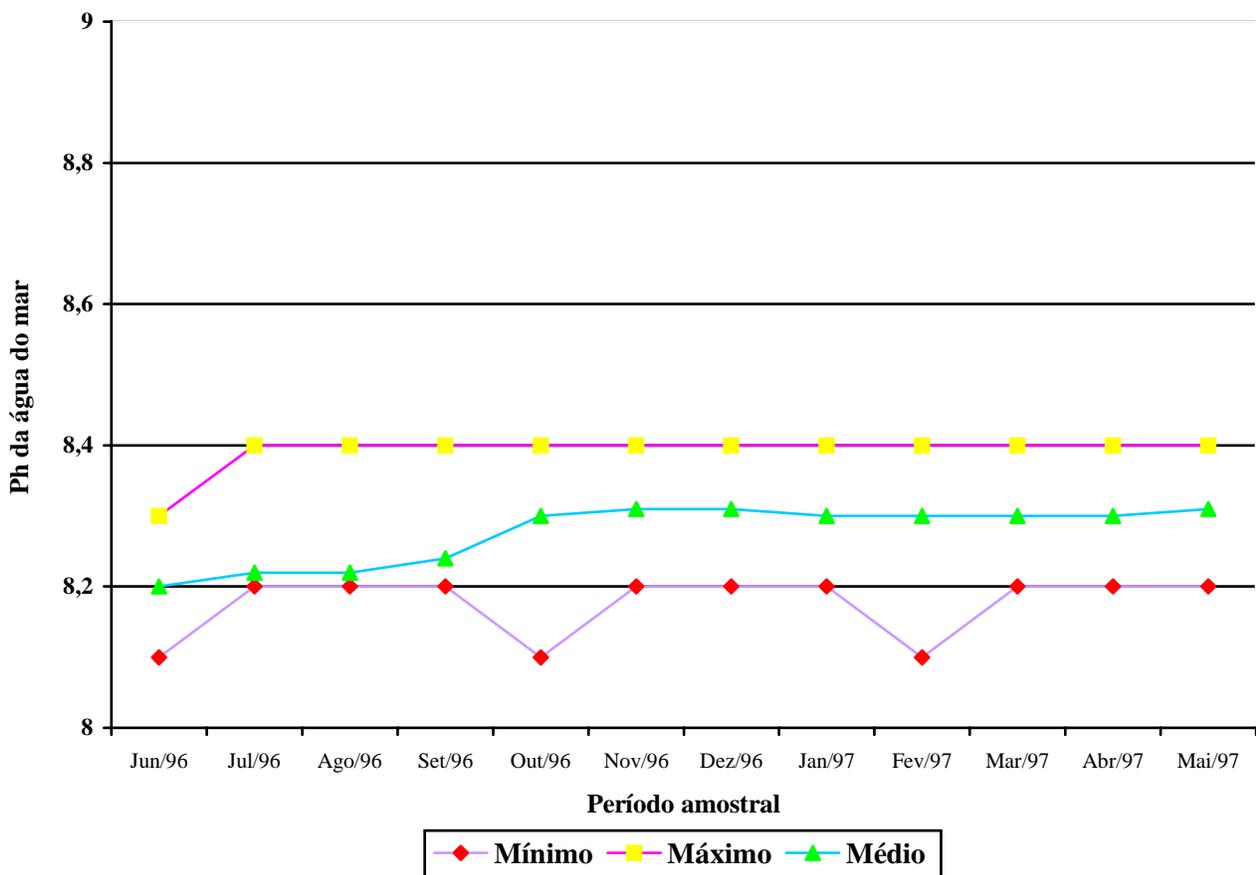


Figura 12 - Valores do pH nas poças do topo recifal da área estudada, durante o período compreendido entre junho/96 e maio/97

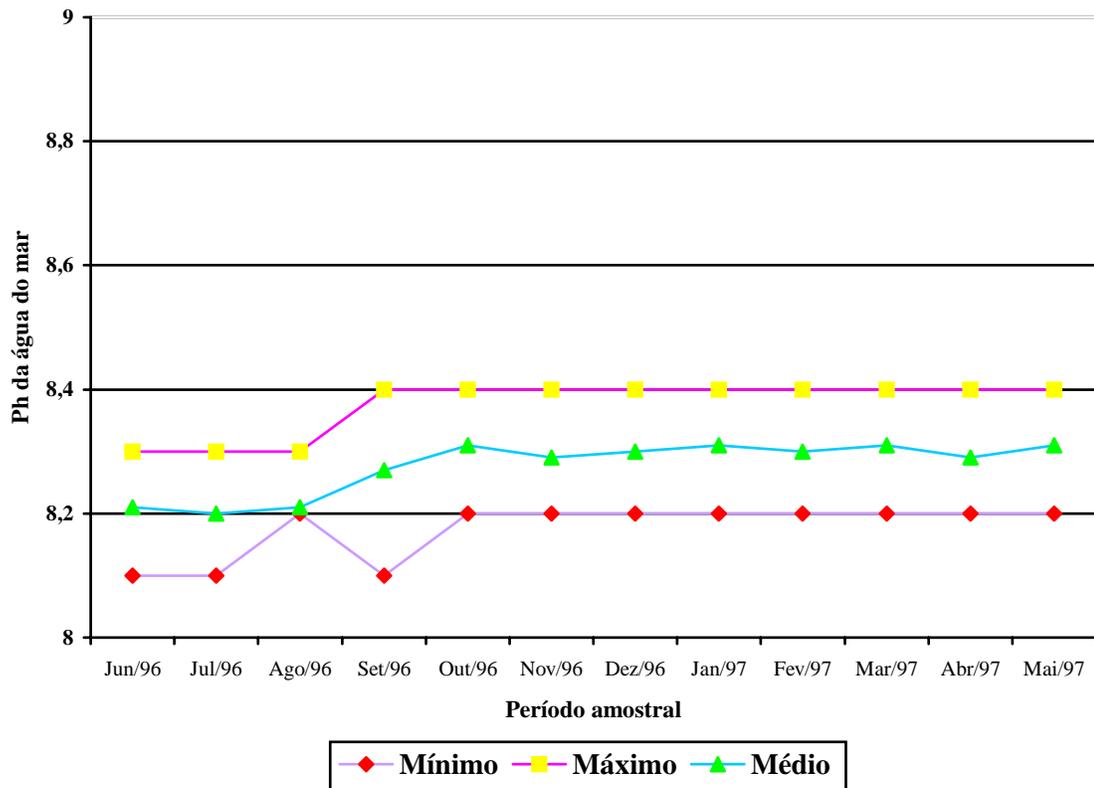


Figura 13 - Valores do pH da água do mar nas circunvizinhanças das paredes recifais da área estudada, durante o período compreendido entre junho/96 e maio/97

5.1.4 Secchi

Os maiores valores de profundidade de visualização do disco de Secchi, apresentados na tabela de número 8 (em anexo), aproximadamente 3,4 metros, nas circunvizinhanças das paredes recifais, foram registrados nos meses de janeiro e fevereiro/97. O menor valor registrado foi 1,5 metros nos meses de junho e agosto/96. A profundidade média para visualização do disco foi de 2,5 metros (Fig.14).

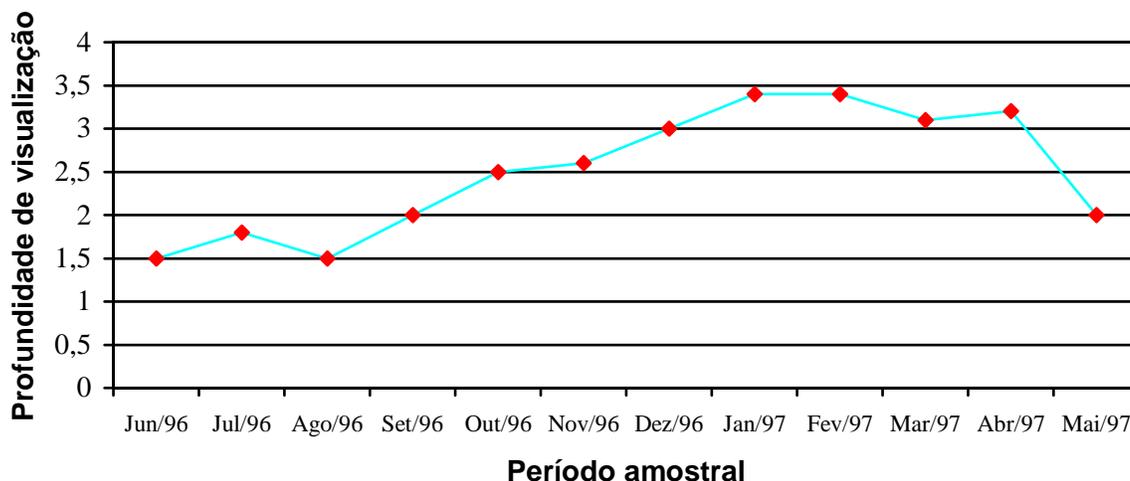


Figura 14 - Valores obtidos para profundidade de visualização do disco de Secchi na frente do recife durante o período amostral (junho/96 a maio/97)

5.1.5 Cobertura de nuvens

Os maiores valores de cobertura de nuvens, mais de 50% de céu encoberto, foram registrados para os meses de agosto e outubro de 96 e maio/97 (Tabela 9, em anexo). Percentagens inferiores a 50% foram registradas entre os meses de novembro/96 a março/97, com destaque para os meses dezembro/96 e janeiro/97, onde o período foi de céu limpo, desprovido de qualquer vestígio de nuvens (Fig.15).

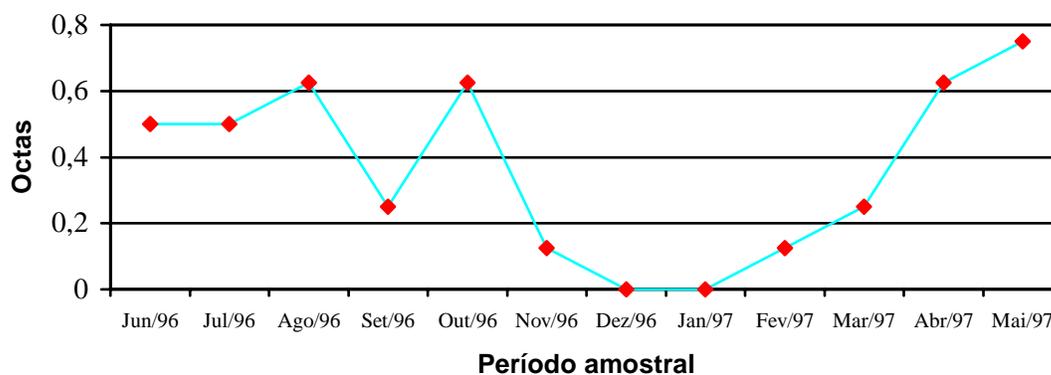


Figura 15 - Valores da cobertura de nuvens na área de estudo durante os doze meses de amostragem (junho/96 a maio/97)

5.2 Os fatores antropogênicos

Registrou-se no topo recifal um extrativismo pesqueiro diário, durante o período de maré baixa, por parte dos catadores de polvo (Mollusca - Cephalopoda); registrou-se, também, ainda que ocasionalmente, a presença de catadores de ouriço *Echinometra lucunter* (Echinodermata - Echinoidea), que retiram cerca de 200-300 unidades de *E. lucunter* de uma única vez.

O dejetão de substâncias químicas também ocorre na área de estudo. A exemplo os catadores de polvo que utilizam hipoclorito de sódio, em concentração e quantidade não estabelecidas, para auxiliar no processo de captura. Além do hipoclorito de sódio, outros resíduos decorrentes da colonização humana são facilmente registrados, a exemplo filtro solar e peróxido de hidrogênio.

O trânsito da população sobre o recife também foi registrado (Fig.16), o qual se dá especialmente nos períodos da alta estação (dezembro a fevereiro), diariamente, durante o período de baixa-mar.



Figura 16 – Fotografia ilustrativa da presença do homem no topo emerso do recife da praia de Guarajuba. (Fotografado por L.M.Santa-Isabel em setembro de 1996)

5.3 A comunidade escleractínia

5.3.1. As espécies encontradas

Sete espécies de corais escleractínios (listagem taxonômica na página seguinte) foram registradas para o recife da Praia de Guarajuba: *Agaricia agaricites*, *Siderastrea stellata*, *Porites astreoides*, *Favia gravida*, *Montastrea cavernosa*, *Mussismilia hartii* e *Mussismilia hispida* (Prancha Ia-g) foram registradas nas paredes laterais do recife estudado (Fig. 17), e apenas duas delas, *S. stellata* e *F. gravida*, foram registradas nas poças do topo do recife (Fig.18).

Listagem taxonômica - Inventário faunístico dos corais escleractínios registrados para a área estudada. Nomenclatura de acordo com Laborel (1969)

Phylum Cnidaria

Classe Anthozoa

Sub-ordem Fungiina Verrill, 1865

Família Agariciidae Gray, 1842

Gênero *Agaricia* Lamarck, 1801

Agaricia agaricites (Linné) Verrill, 1901

Família Siderastreidae Vaughan e Wells, 1943

Gênero *Siderastrea* Blainville, 1830

Siderastrea stellata Verrill, 1868

Família Poritidae Gray, 1842

Gênero *Porites* Link, 1807

Porites astreoides Lamarck, 1816

Sub-ordem Faviina Vaughan e Wells, 1943

Família Faviidae Gregory, 1900

Sub-fam Faviniinae Gregory, 1900

Gênero *Favia* Oken, 1807

Favia gravida Verrill, 1868

Sub-fam. Montastreinae Vaughan e Wells, 1943

Gênero *Montastrea* Vaughan e Wells, 1943

Montastrea cavernosa (Linné) 1766

Família Mussiidae Ortmann, 1890

Gênero *Mussismilia* Ortmann, 1890

Mussismilia hartii (Verrill) 1868

Mussismilia hispida (Verrill) 1868

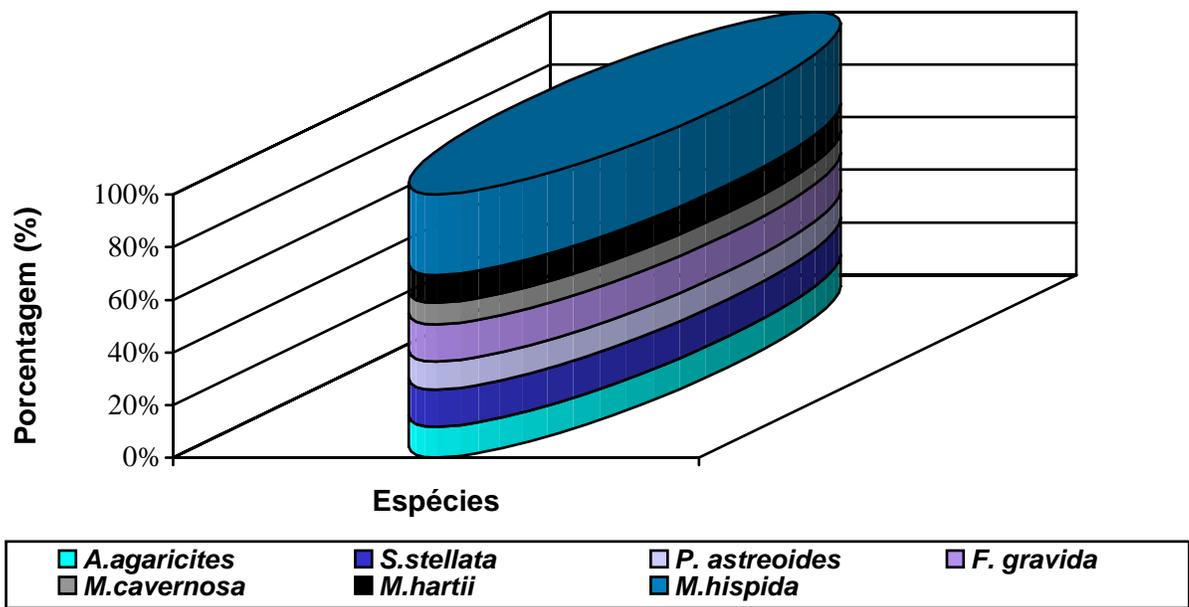


Figura 17- Valores em porcentagem das espécies de corais escleractínios registradas para as paredes do recife estudado. Os dados quantitativos encontram-se ilustrados na tabela de número 13 (em anexo)

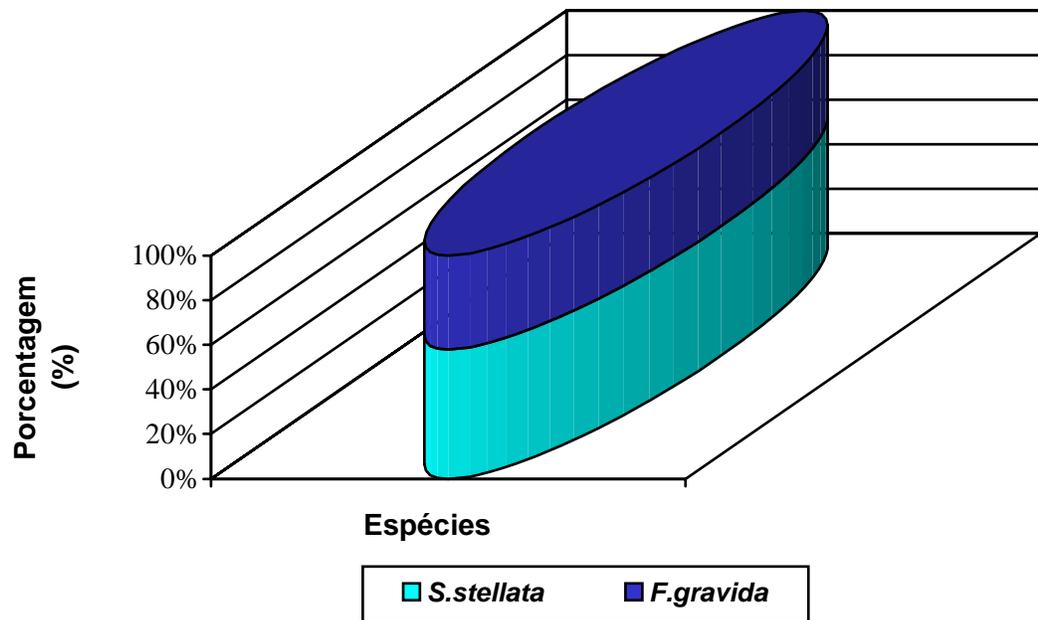


Figura 18. Valores em porcentagem dos corais escleractínios nas poças do topo do recife estudado. Os dados quantitativos encontram-se ilustrados na tabela de número 14 (em anexo)

5.3.1.1 *Agaricia agaricites*

De acordo com a descrição de Laborel (1969), esta espécie apresenta colônias de forma e tamanho variados, 5 à 12cm de diâmetro, incrustantes e com bordas estreitas e livres (Prancha Ig). Os cálices têm tamanhos que variam entre 1,0 e 1,6 mm e apresentam uma média de 16 septos. A columela é profunda e pouco visível. As formas encontradas no recife da Praia de Guarajuba apresentam tamanhos relativamente grandes, atingindo até 12 cm de diâmetro e suas crostas possuem bordas livres. A cor das colônias normais é comumente marrom, e algumas vezes marrom esverdeado. Em caso de branqueamento, as partes afetadas das colônias tendem a se tornar pardas, amarelas ou completamente brancas (Fig.19). O número médio de endo-simbiontes por centímetro quadrado (end/cm²) registrado para as colônias com coloração normal é da ordem de $3,9 \times 10^6$ end/cm², e para as colônias branqueadas este valor decresce até o mínimo de $2,6 \times 10^6$ end/cm² (Tabela.12, em anexo). A população deste coral apresentou colônias branqueadas em todos os meses observados, sendo a maior frequência relativa de colônias branqueadas registrada no mês de setembro/96, e os menores valores nos meses de julho e dezembro/96 (Tabela 13, em anexo). No período compreendido entre agosto e novembro/96 a frequência relativa de colônias branqueadas foi superior ao de colônias normais (Fig.20). A flutuação na densidade/m² nas comunidades deste escleractínio apresentou uma oscilação normal (Fig.21). A análise de variância (ANOVA, $P < 0.0001$), revela a existência de variação significativa nas comunidades endo-simbióticas nos tecidos deste coral, provando a existência de flutuações consideráveis na estrutura numérica dos



endo-simbiontes nos tecidos deste coral.

Figura 19 - O coral *A. agaricites* parcialmente branqueado no ambiente natural (Fotografado por L.X.C.Dutra, em abril de 1997). Escala = 2 cm

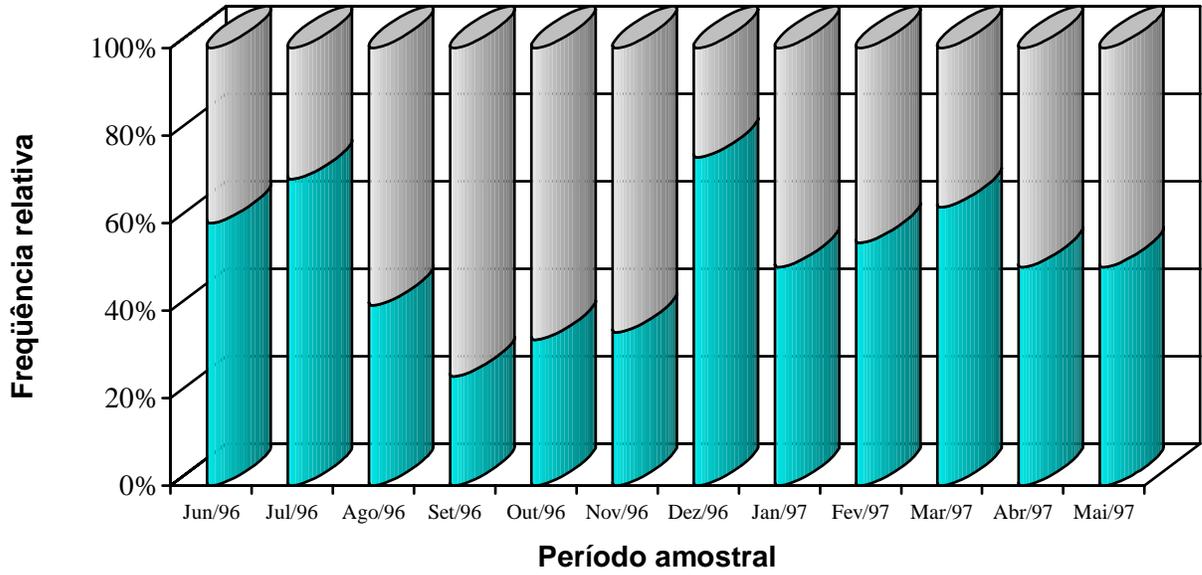


Figura 20 - Frequência relativa das colônias de *Agaricia agaricites* normais (azul) e branqueadas (branco) nas paredes recifais.

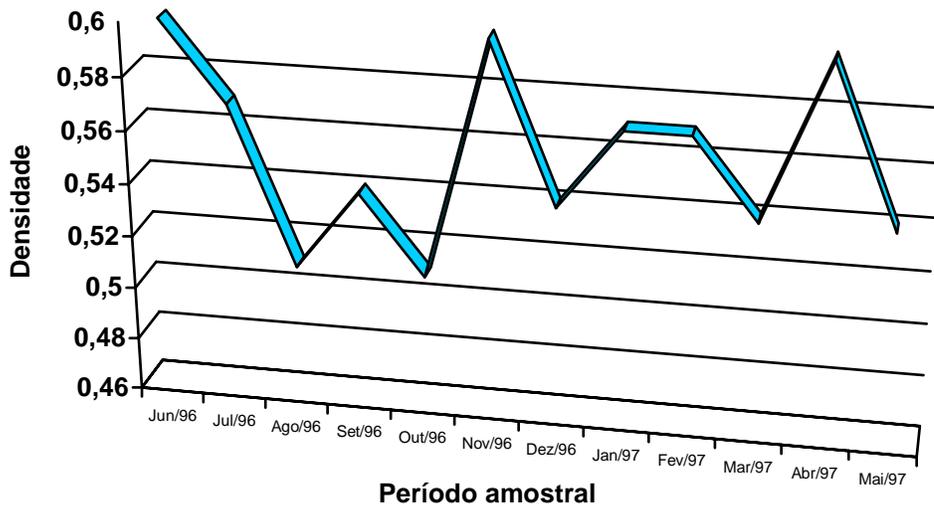


Figura 21 Densidade do coral *A. agaricites* durante os doze meses de estudo.

5.3.1.2. *Siderastrea stellata*

Este coral apresenta colônia maciça, mais ou menos esférica (Prancha I-a). As colônias estudadas neste trabalho têm uma coloração avermelhada, são geralmente pequenas, achatadas, atingindo um diâmetro médio de 6-8cm, os cálices destas colônias apresentam um diâmetro de 2 a 3 mm, arredondados, profundos e com o quarto ciclo de séptos incompleto. As colônias coletadas nas paredes recifais apresentam o mesmo padrão de coloração e características semelhantes àsquelas do topo, exceto, o seu diâmetro máximo que é de 14cm. A coloração das colônias normais varia de vermelho vivo a marrom-avermelhado (Fig.22A), e as atingidas pelo branqueamento tendem a uma coloração rósea ou castanho claro (Fig.22B), ou simplesmente apresentam manchas de um rosa claro. O número médio de endo-simbiontes por centímetro quadrado (end/cm²), registrado para as colônias com coloração normal é de $4,05 \times 10^6$, e para as colônias branqueadas este valor decresce até o mínimo de $2,70 \times 10^6$ end/cm² (Tabela 12, em anexo). *S.stellata* (semelhantemente a *F.gravida*) é a segunda espécie mais abundante nas paredes recifais (Fig.17) e a mais abundante na região do topo do recife (Fig.18). Nesta região do topo recifal a frequência de colônias branqueadas flutuou entre os valores de 49% a 50,6% (Fig.23), salvo em setembro/96 quando este valor atingiu o máximo de 68,2%, (Tabela 14, em anexo). Nas paredes recifais a população deste escleractínio apresentou os menores valores de frequência relativa de colônias branqueadas(34.1%) (Tabela 13, em anexo), em relação às normais da mesma espécie, ao longo de quase todo o período amostral, salvo o mês de setembro/96 (60.0%) e em abril/97 (58.6%), onde a abundância de colônias branqueadas foi superior àquela calculada para as colônias normais (Fig.24). Esta espécie apresentou valores crescentes de sua densidade ao longo do período amostral (Tabelas 11 e 14, em anexo), denotando o crescimento da população deste escleractínio em ambos habitats examinados (Fig.25 e 26).

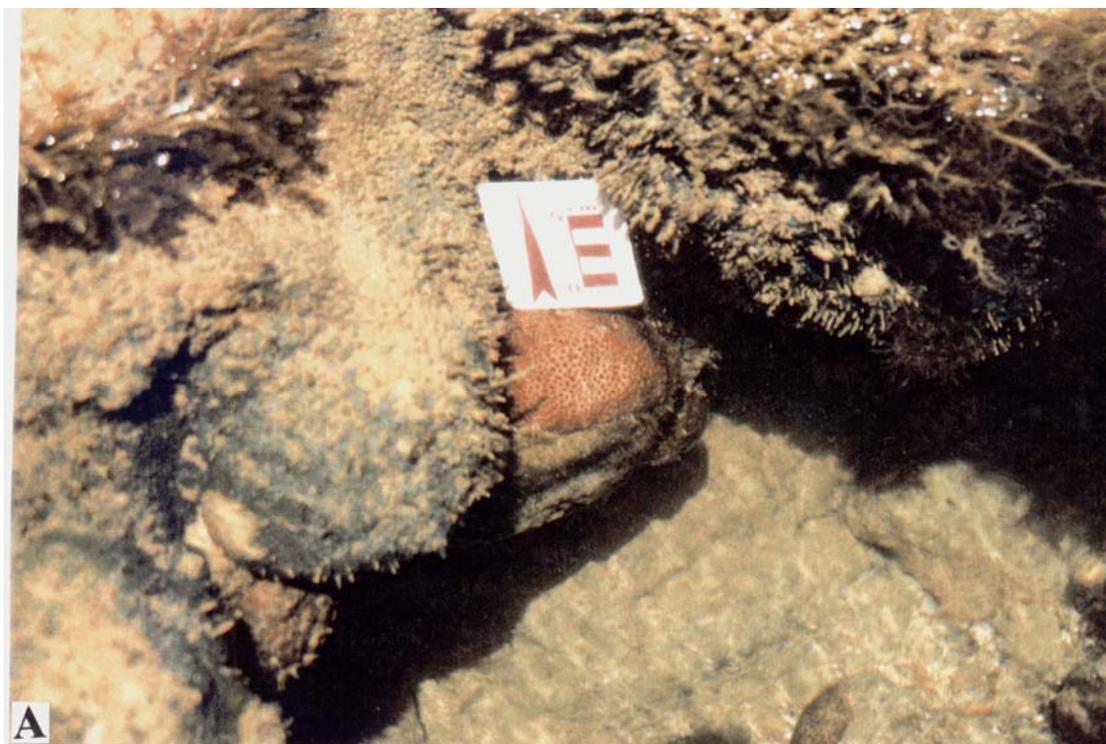


Figura 22 A-B – O coral *Siderastrea stellata* em seu ambiente natural. A – com coloração normal; B- colônias parcialmente branqueadas (Fotografada por P.C.V.Accioly, em outubro/96)

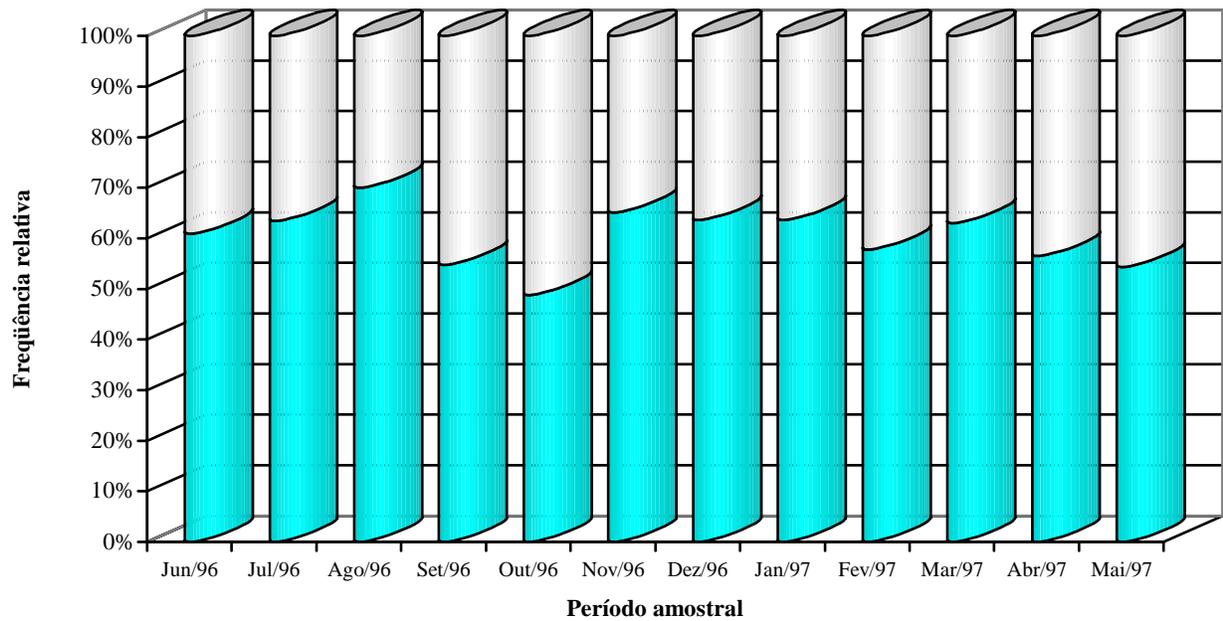


Figura 23 - Frequência relativa das colônias de *Siderastrea stellata* normais (azul) e branqueadas (branco) nas poças do topo recifal

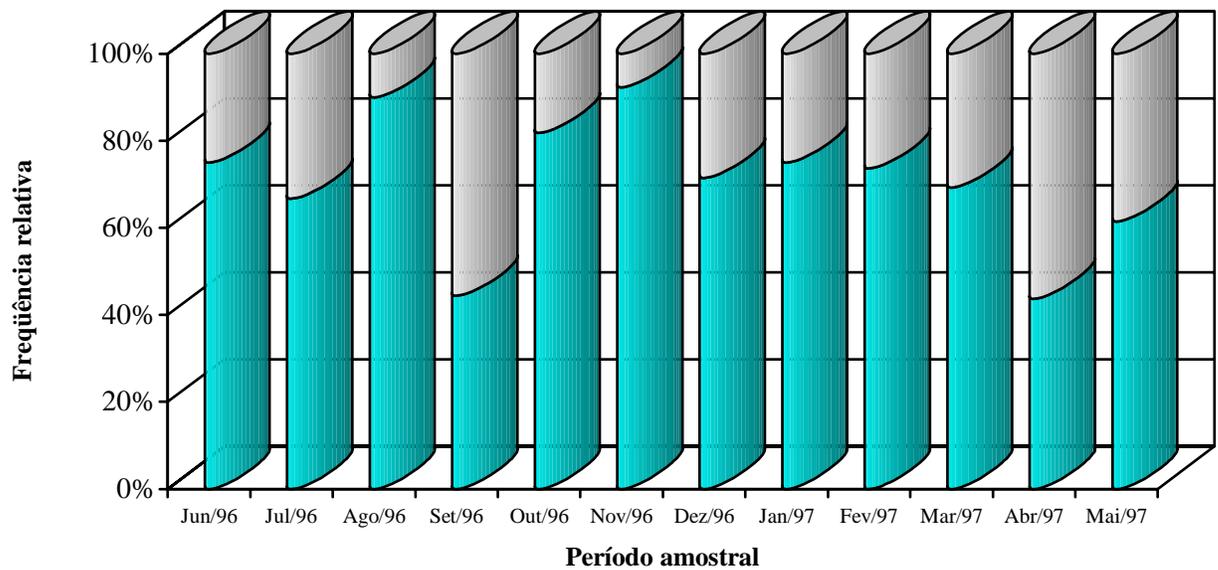


Figura 24 - Frequência relativa das colônias de *Siderastrea stellata* normais (azul) e branqueadas (branco) nas paredes recifais

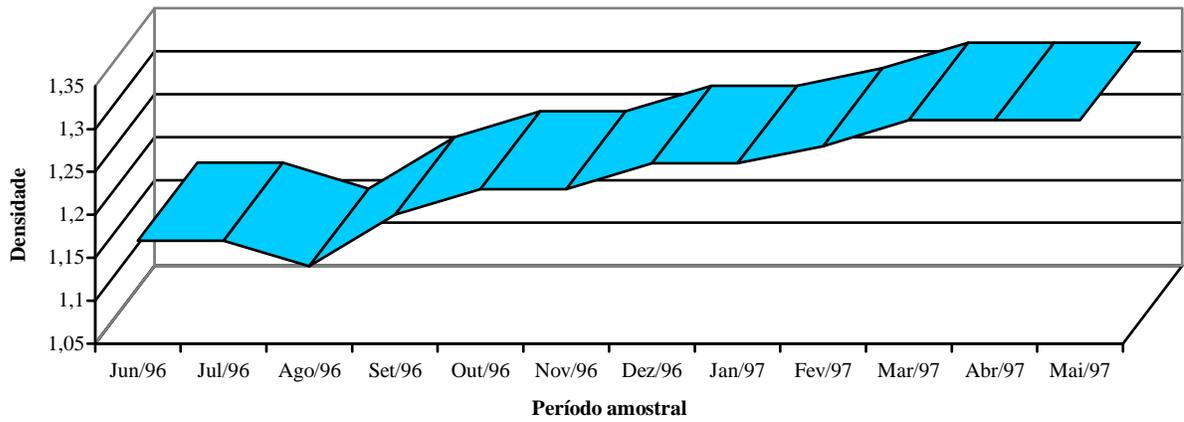


Figura 25 - Densidade da espécie *S.stellata* nas poças do topo recifal ao longo dos doze meses de estudo (jun/96 à maio/97)

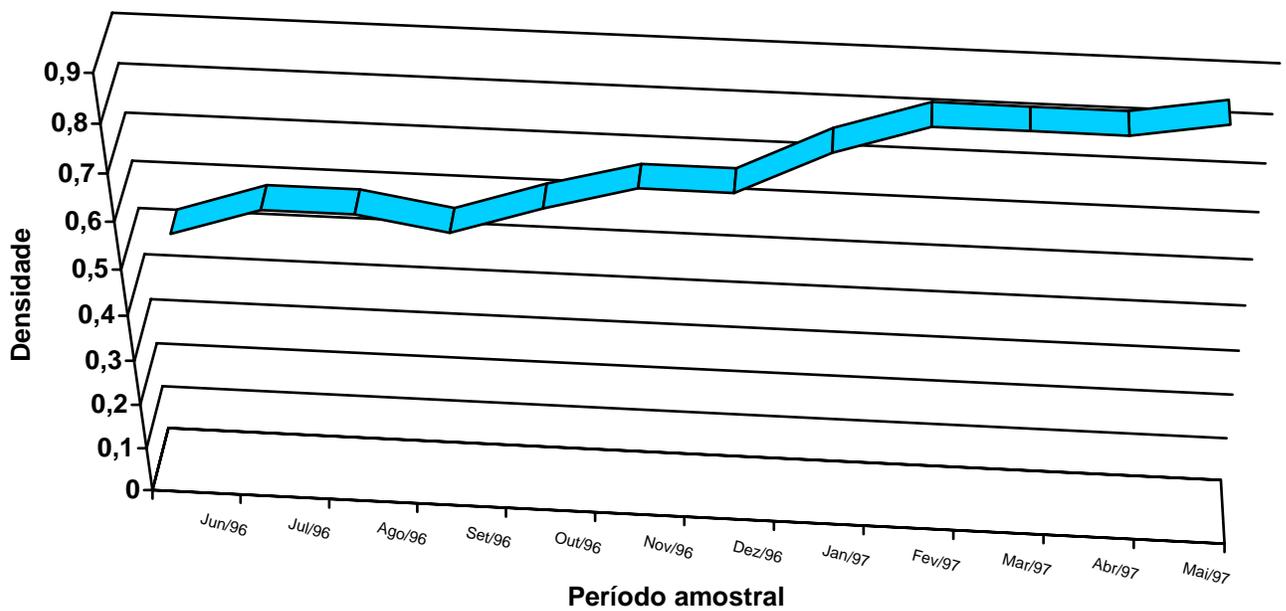


Figura 26 - Densidade da espécie *S.stellata* na região das paredes recifais ao longo dos doze meses de estudo (jun/96 à maio/97)

5.3.1.3 *Porites astreoides*

As colônias estudadas deste coral (Prancha I-b) formam massas sólidas de tamanhos variados que atingem um diâmetro máximo de 35 cm. Têm uma forma mais ou menos hemisférica e apresentam protuberâncias naturais (Fig.27). Os cálices medem aproximadamente 1,5 mm de diâmetro e possuem uma columela central, muitos crustáceos cirripédios ocorrem perfurando o seu esqueleto. A coloração das colônias normais é marrom amarelada, as regiões afetadas pelo branqueamento apresentam uma coloração marrom claro, bege, tons de rosa ou completamente brancas. A população da Praia de Guarajuba apresenta tanto as colônias com formas maciças quanto as menos densas e ligeiramente foliáceas, com coloração mais escura e encontradas em lugares protegidos. O número médio de endo-simbiontes por centímetro quadrado de tecido (end/cm^2) estimado para as colônias com coloração normal é de $3,9 \times 10^6$, e para a porção branqueada das colônias este valor pode ser reduzido até o mínimo de $2,7 \times 10^6$ end/cm^2 (Tabela 12, em anexo). A população deste coral apresentou uma abundância relativa baixa (0.10%) em relação a comunidade de escleractínios da parede recifal (Fig.17). O branqueamento foi registrado ao longo de todo o período amostral, sendo os maiores índices registrados nos meses de agosto (63.1%) e setembro/96 (68.7%), em janeiro/97 (64.2%) e em maio/97 (85.7%). A maior frequência de colônias normais (66.6%) foi assinalada para os meses de junho e julho/96 (Fig.28). A análise de variância - (ANOVA, $P < 0.0001$) denotou alta significância no valor numérico de endo-simbiontes ao longo dos doze meses de estudo, significando flutuação nas densidades de endo-simbiontes por centímetro quadrado de tecido de coral durante todo o período amostral. A densidade deste escleractínio decresceu (Fig.29) ao longo dos doze meses de estudo, indicando um declínio na sua população.



Figura 27 - Colônia parcialmente morta do coral *Porites astreoides* completamente branqueada em seu ambiente natural. Note a presença de sedimento fino recobrendo parte da colônia (Fotografado por L.X.C.Dutra em abril de 1997). Escala= 2 cm

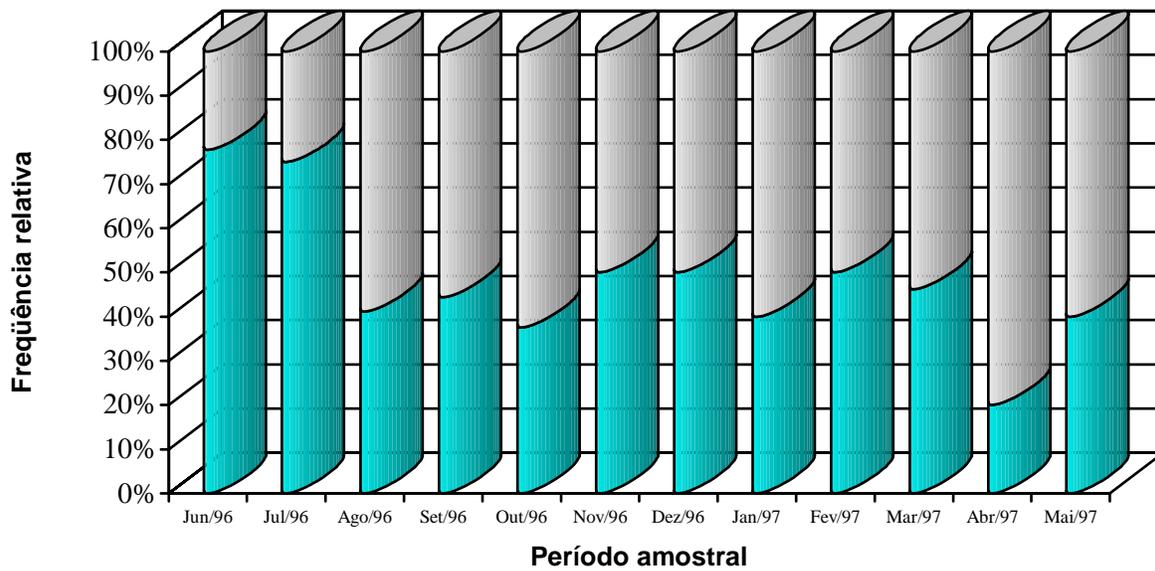


Figura 28 - Frequência relativa das colônias de *Porites astreoides* normais (ciano) e branqueadas (branco) nas paredes recifais

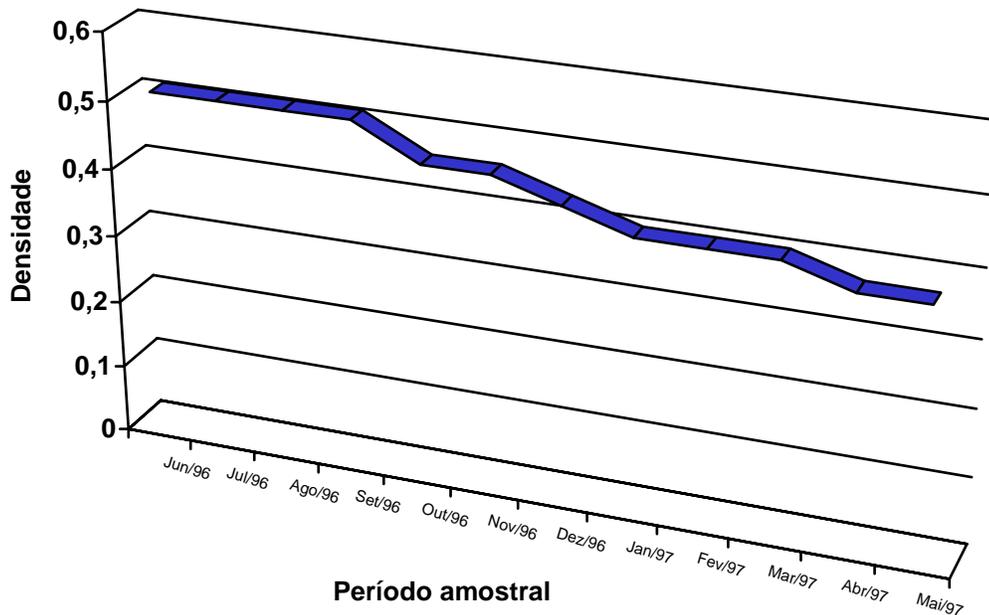


Figura 29 - Densidade do coral *Porites astreoides* ao longo dos doze meses de estudo (junho/96 a maio/97).

5.3.1.4 *Favia gravida*

Esta espécie apresenta colônias sólidas, esféricas e hemisféricas cujos cálices são desiguais, arredondados, ovais ou alongados e muitas vezes deformados (Prancha I-e). Esta espécie é registrada tanto para o topo quanto para as paredes recifais. Os três tipos descritos por Laborel (1969) estão presentes no recife estudado: (i) colônias com cálices simples, mais ou menos equidimensionais; (ii) colônias com cálices ovais e pouco alongados e, (iii) aquelas que se caracterizam pelo alongamento acentuado dos cálices com uma forte meandrinização. As três variações encontradas dentro de cada um desses tipos dizem respeito à parede lateral dos cálices. Na forma (i) as paredes laterais se confundem e os cálices estão bastante próximos uns dos outros; na forma (ii), intermediária, as paredes têm 1 a 2 mm de espessura e, a forma (iii) possui os cálices bastante separados e um pouco elevados. A coloração das colônias normais varia em tons de marrom médio ou amarelado (Fig.30). As porções afetadas pelo branqueamento podem apresentar uma coloração amarelo-claro ou branco-amarelado. O número médio de endo-simbiontes por centímetro quadrado de tecido (end/cm^2) nas colônias com coloração normal foi de $3,9 \times 10^6$, enquanto que as porções afetadas pelo branqueamento apresentaram uma média de $2,6 \times 10^6 \text{ end}/\text{cm}^2$. Nas poças do topo recifal, esta espécie divide espaço com *S.stellata*, sendo estas duas as únicas espécies colonizadoras desta região. Nesta região, a frequência relativa de colônias branqueadas (Tabela 14) foi inferior a de normais na maior parte do período amostral (Fig.31), sendo as maiores frequências de colônias branqueadas registradas em novembro/96 (57.58%) e em abril/97 (53.13%). Nas paredes do recife, é juntamente com

S.stellata a segunda espécie mais abundante (15%) (Tabela 10). Durante todo o período amostral, salvo os meses de dezembro/96 (56%) de abril/97 (65.5%), a frequência relativa de colônias branqueadas foram superiores ao das colônias normais, sendo que em setembro/96, inexistiu a ocorrência de branqueamento nos espécimes da região das paredes do recife (Tabela 13) (Fig. 32). A densidade desta espécie foi crescente ao longo dos doze meses de estudo, indicando o crescimento desta população (Fig.33).

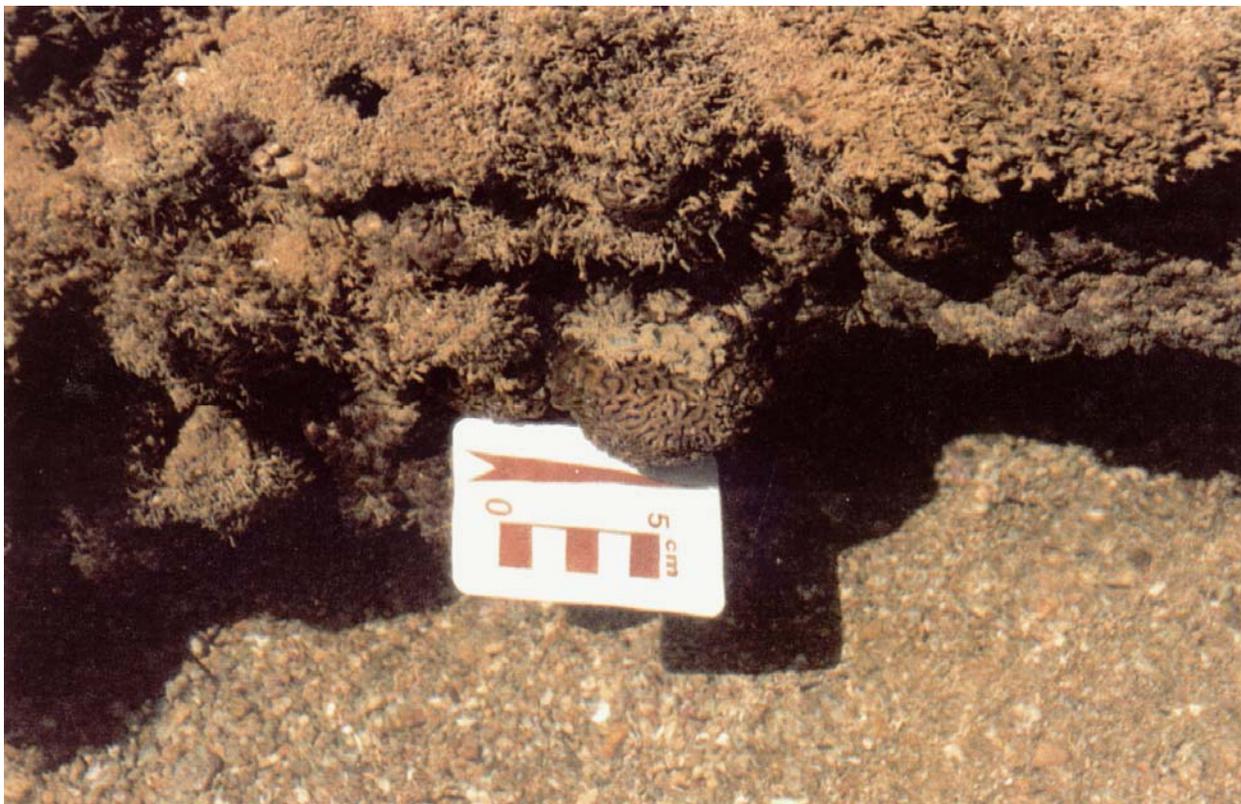


Figura 30 - Colônia do coral *Favia gravida* em uma das poças do topo do recife (Fotografado por P.C.V. Accioly em outubro de 1996)

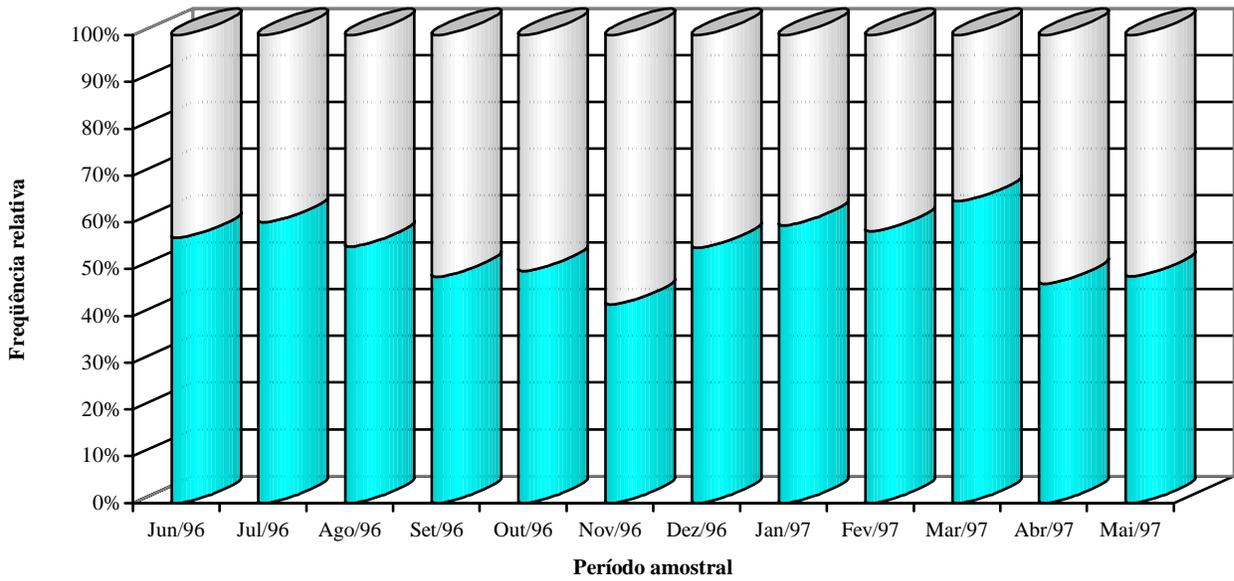


Figura 31 - Frequência relativa das colônias de *Favia gravida* normais (ciano) e branqueadas (branco) nas poças do topo recifal

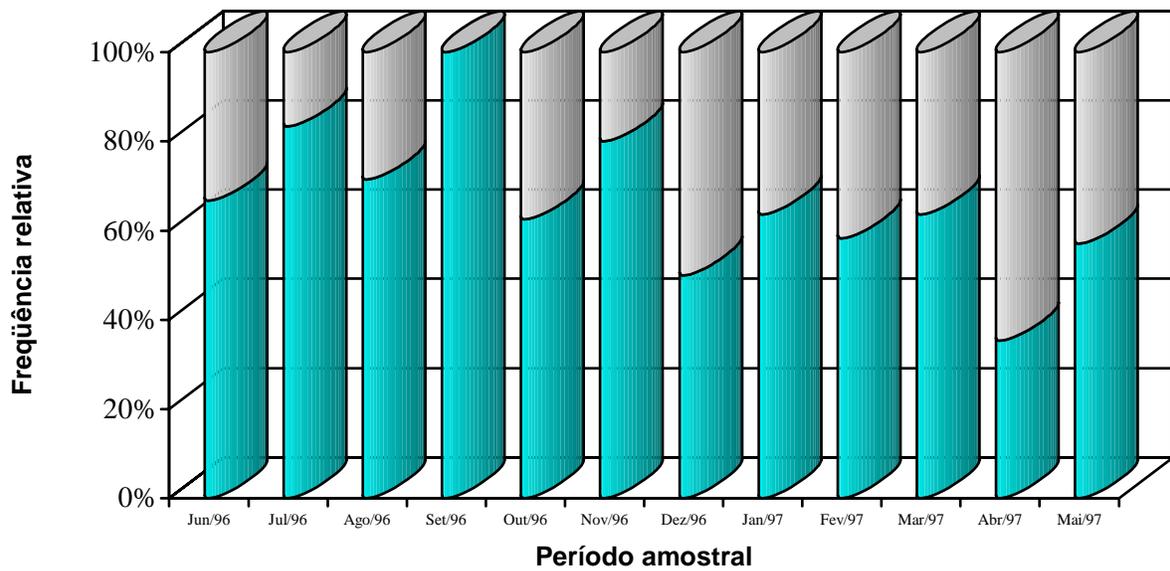


Figura 32 - Frequência relativa das colônias de *Favia gravida* normais (ciano) e branqueadas (branco) nas paredes recifais.

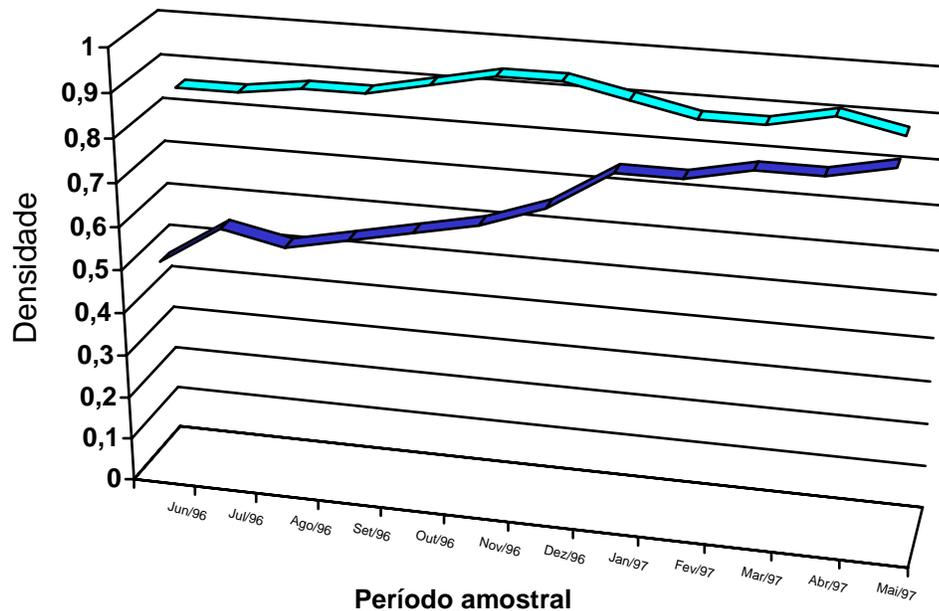


Figura 33 - Densidade do coral *Favia gravida* durante os doze meses de estudo. Note o crescimento da população. Em azul ciano está representada a comunidade do topo recifal, em azul cobalto a comunidade das paredes.

5.3.1.5 *Montastrea cavernosa*

Este coral da parede recifal apresenta colônias maciças, hemisféricas, ou mais freqüentemente adquirem uma forma achatada (Prancha I-c) que atingem um diâmetro máximo de 12,5 cm, na área estudada. Os cálices são bastante regulares e apresentam paredes laterais bastante espessas (Fig.34). A cor das colônias normais é marrom arroxeadado; as porções afetadas pelo branqueamento tendem a tons de amarelo-pardo ou de rosa. O número médio de endo-simbiontes por centímetro quadrado de tecido (end/cm^2) é de $3,9 \times 10^6$, e para as porções branqueadas este valor decresce até o mínimo de $2,7 \times 10^6$ (Tabela 12). A população de *M. cavernosa* revelou os menores valores de abundância relativa (Tabela 10) em toda a região da parede recifal (Fig.17). As colônias desta espécie apresentaram branqueamento durante os doze meses de estudo, sendo a menor freqüência relativa de espécimens branqueadas (Tabela 13) registrada nos meses de dezembro/96 e março/97 (30% e 30,7%, respectivamente), e a maior ocorrência destas registrada nos meses subseqüentes, janeiro e abril/97 (66,6% e 90,9%, respectivamente) (Fig.35). Os valores da densidade desta espécie ao longo dos doze meses de estudo (Tabela 10), denota um crescimento lento desta população (Fig.36).

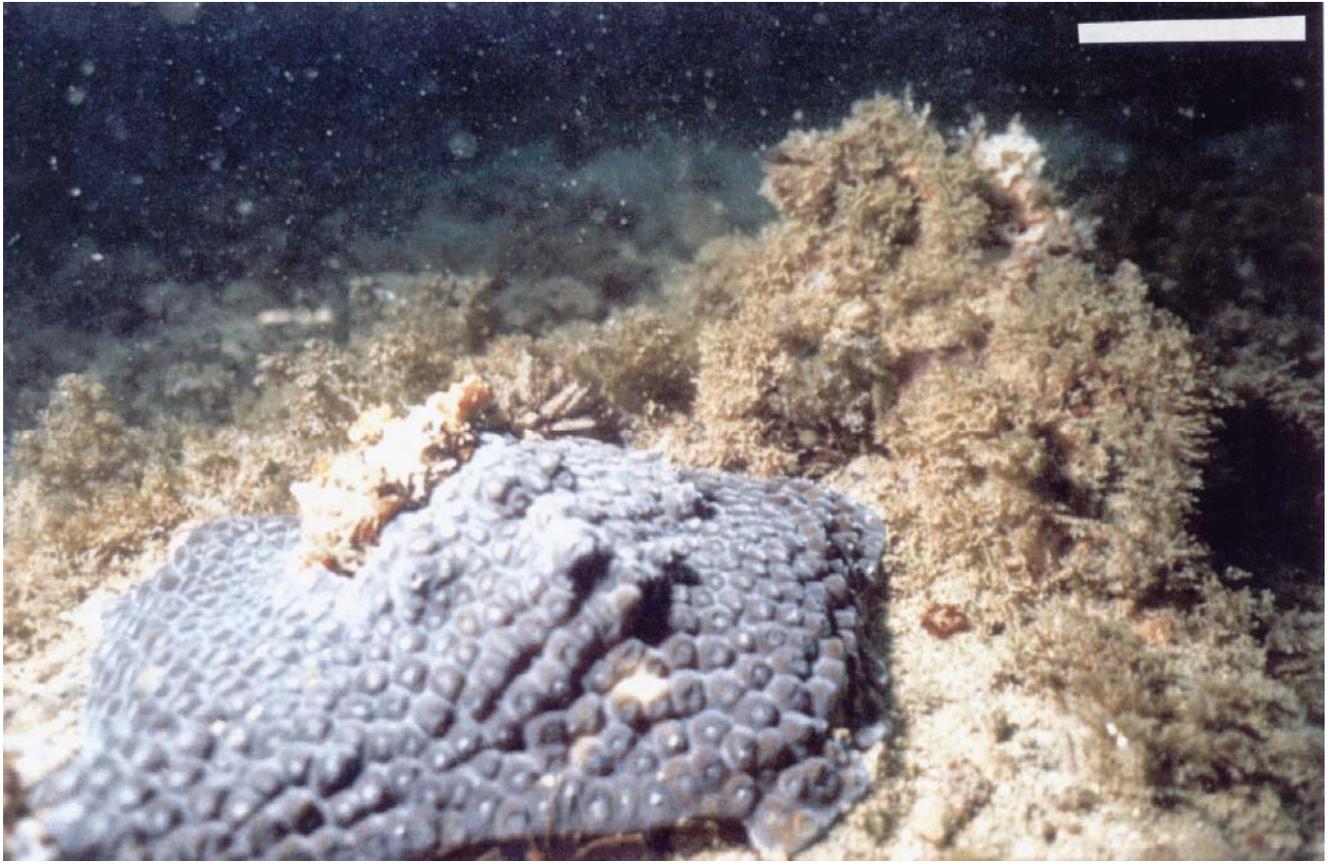


Figura 34 - O coral *Montastrea cavernosa* em seu ambiente natural. (Fotografado por L.X.C.Dutra em abril de 1997). Escala = 2 cm

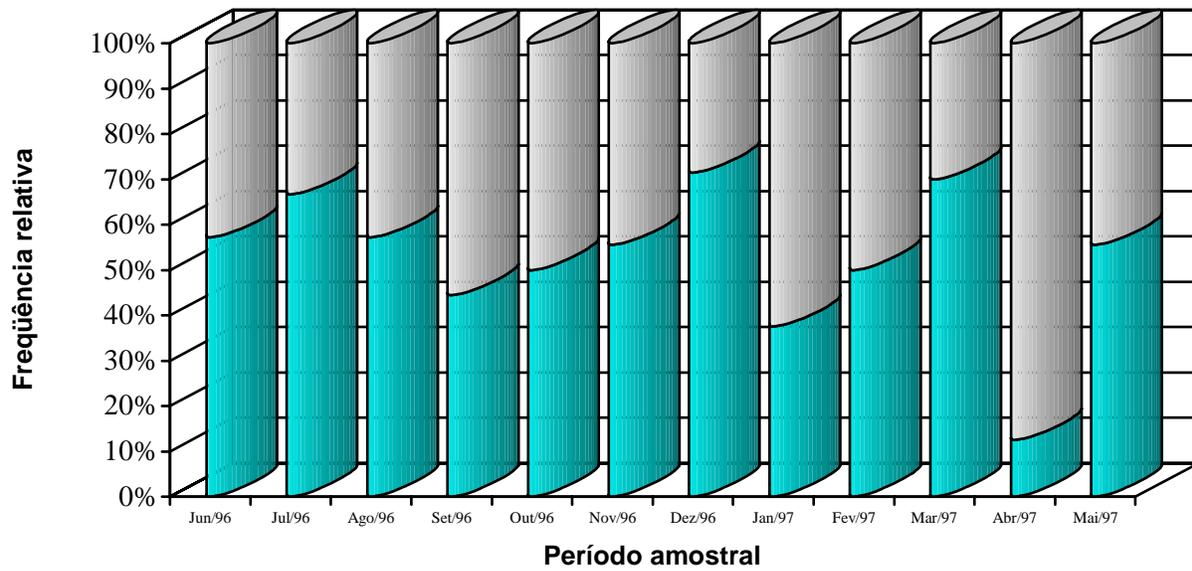


Figura 35 - Frequência relativa das colônias de *Montastrea cavernosa* normais (ciano) e branqueadas (branco) nas paredes recifais.

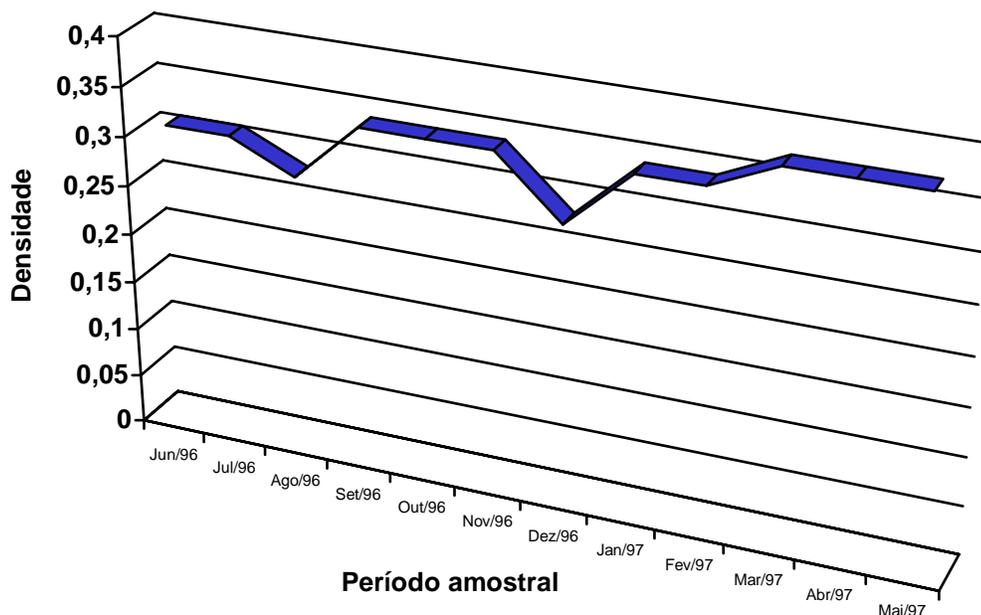


Figura 36 - Densidade do coral *Montastrea cavernosa* ao longo dos doze meses de estudo.

5.3.1.6 *Mussismilia harttii*

No recife estudado, esta espécie (Prancha I-f) apresenta os cálices separados de forma dicotômica (variedade intermédia - Laborel, 1969), com aproximadamente 3 cm de diâmetro. As colônias normais apresentam uma coloração variada em tons de cinza e verde. Quando afetadas pelo branqueamento, porções da colônia tendem a tons amarelados ou branco azulados. O número médio de endo-simbiontes por centímetro quadrado de tecido (end/cm^2) nas colônias analisadas neste estudo é de $4,07 \times 10^6$, e nas porções branqueadas este número decresce até o valor mínimo de $2,7 \times 10^6$ (Tabela 12). Esta espécie, acompanhando o padrão dos outros escleractínios registrados nas paredes recifais, apresentou branqueamento durante os doze meses de estudo, embora, a frequência de colônias branqueadas tenha sido inferior a de sadias durante a maior parte deste período (58%). A maior ocorrência de branqueamento para esta espécie foi registrado no mês de abril/97 (76.4%), quando a frequência relativa de colônias branqueadas (Tabela 13) foi duas vezes maior do que aquela calculada para as colônias normais (Fig.36). A análise da densidade desta população (Fig.37) ao longo dos doze meses estudados (Tabela 13), revelou uma densidade média de 5.76 colônias por metro quadrado, sendo a população que junto a de *P.astreoides* compreendeu a segunda menor abundância relativa na comunidade.

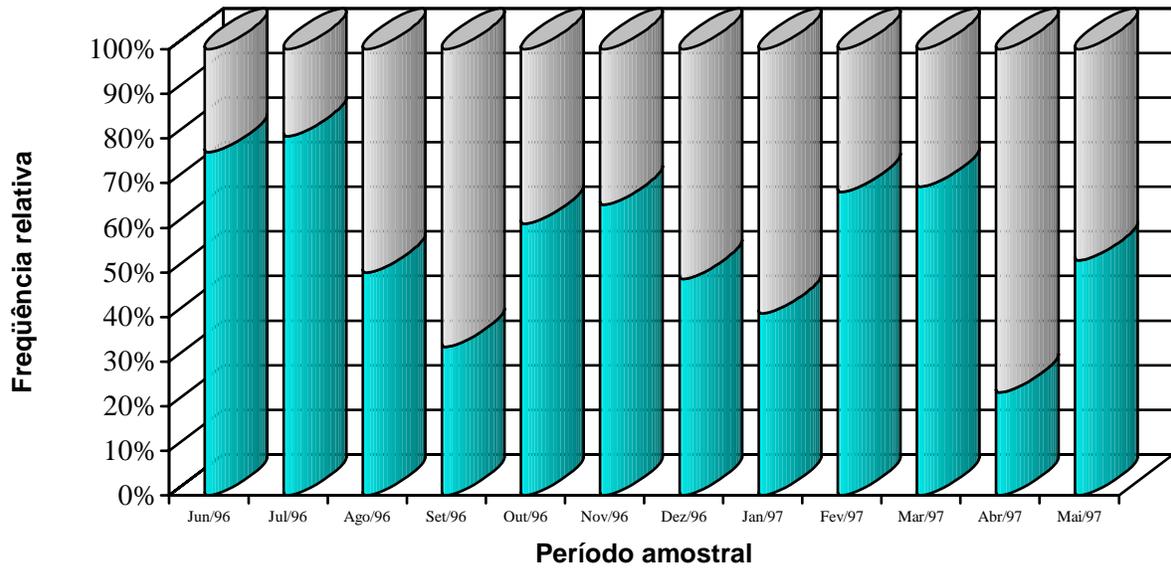


Figura 36 - Frequência relativa das colônias de *Mussismilia harttii* normais (ciano) e branqueadas (branco) nas paredes recifais

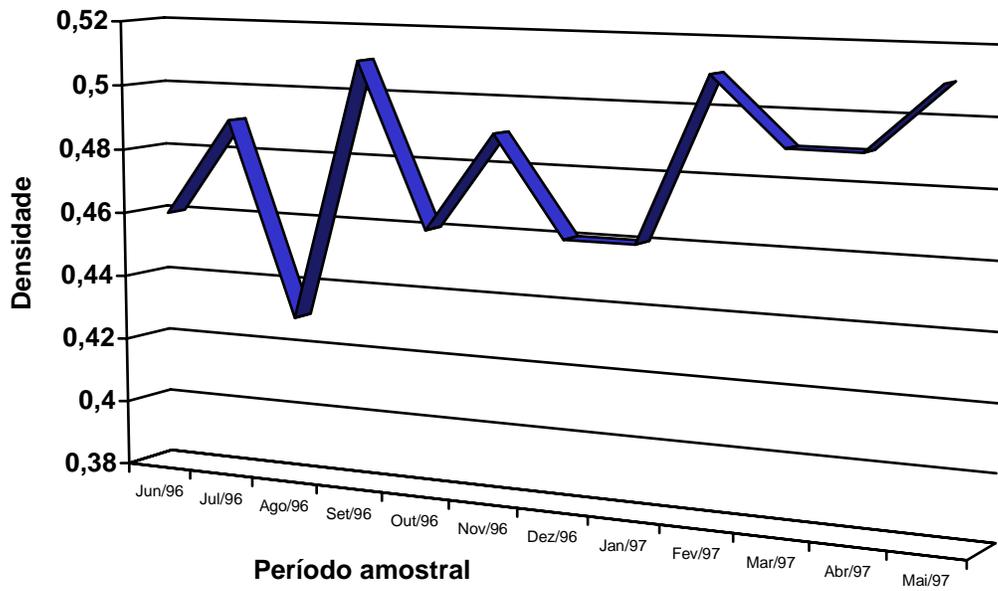


Figura 37 - Densidade do escleractínio *Mussismilia harttii* ao longo dos doze meses de estudo (junho/96 à maio/97)

5.3.1.7 *Mussismilia hispida*

Nas paredes recifais da área de estudo, as colônias desta espécie (Prancha I-g) apresentam uma forma hemisférica baixa, com diâmetro máximo em torno de 15 cm; pouco aderentes ao substrato. Seus cálices, levemente arredondados, medem cerca de 15 mm de diâmetro, possuem mais de quatro ciclos de séptos, e a columela é bem desenvolvida. A coloração das colônias normais consiste numa mesclagem de verde escuro e tons de cinza, as porções branqueadas, apresentam uma coloração verde claríssimo ou pardo-amarelado (Fig.38). O número médio de endo-simbiontes por centímetro quadrado de tecido (end/cm²) nas colônias examinadas (Tabela 12) é de $4,18 \times 10^6$ e o valor mínimo, observado nas porções branqueadas, é de $2,8 \times 10^6$ (end/cm²). A análise da abundância relativa (Tabela 10) revelou esta espécie como a mais abundante nas paredes recifais (Fig.17). Os maiores índices de branqueamento foram registrados nos meses de agosto/96 (78.4%) e abril/97 (59.5%), enquanto que o maior número de colônias sadias (Tabela 13) foi registrado no período de setembro/96 a fevereiro/97 (Fig.39). A análise da densidade desta espécie ao longo dos doze meses de estudo (Tabela 10), indica um leve declínio na população deste escleractínio (Fig.40).



Figura 38 - Colônias parcialmente branqueadas do coral *Mussismilia hispida* na parede do recife estudado (Fotografado por L.X.C.Dutra, em abril de 1997).

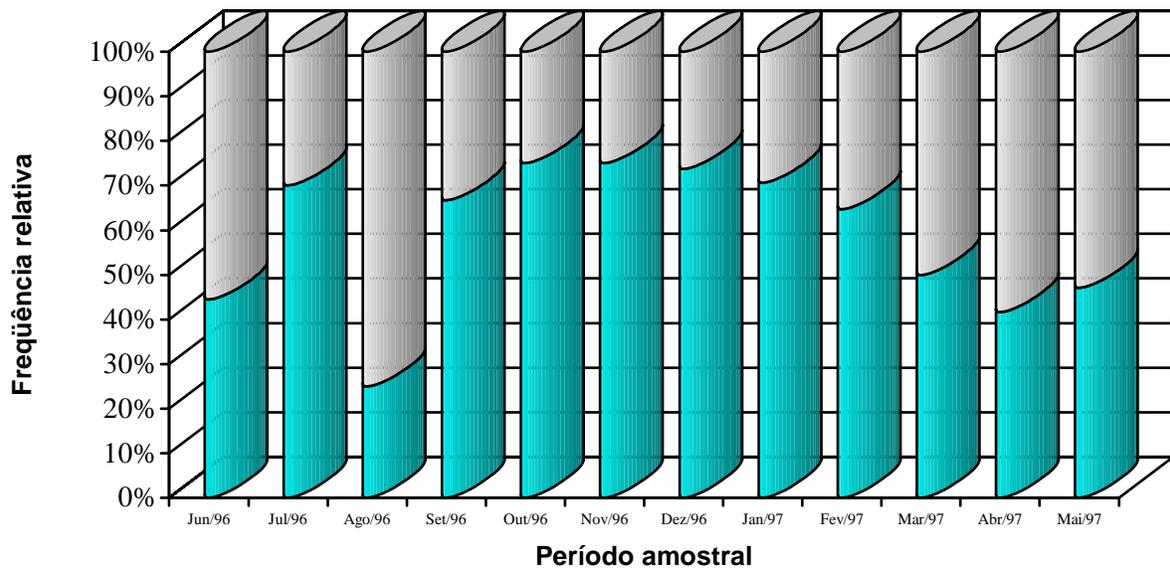


Figura 39 - Frequência relativa das colônias de *Mussismilia hispida* normais (ciano) e branqueadas (branco) nas paredes recifais

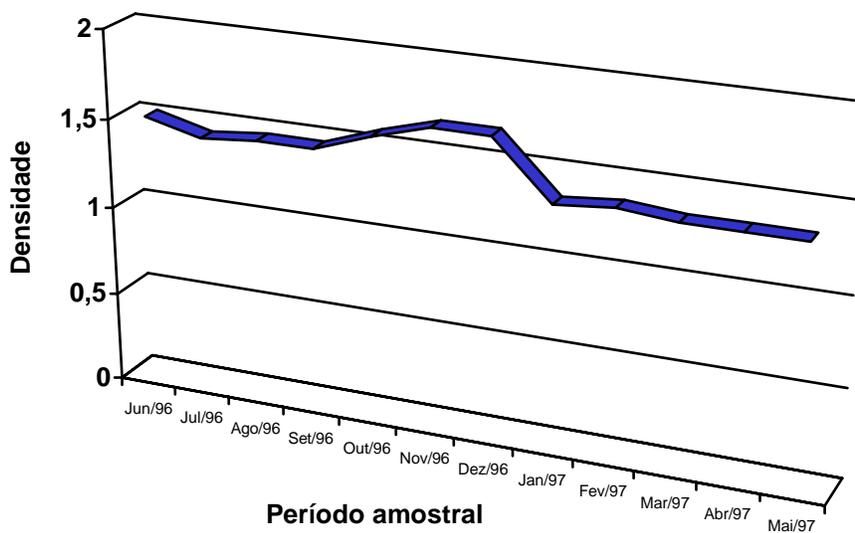


Figura 40 - Densidade do coral *Mussismilia hispida* ao longo dos doze meses de estudo (junho/96 a maio/97)

5.4 Evolução da mortalidade nas populações

O cálculo da frequência relativa das colônias escleractínias no topo recifal (Tabela 15) registrou que menos de 20% das colônias de *S.stellata* estavam mortas no início deste estudo (Fig.41) e este valor decresceu até o final do último mês de trabalho (Fig. 42). A outra espécie que habita o topo do recife, *F.gravida* cujo frequência de colônias mortas inicial foi da ordem de 45.46% , mostrou uma redução de cerca de 20% no percentual de colônias mortas calculado em junho 96 (Fig.42).

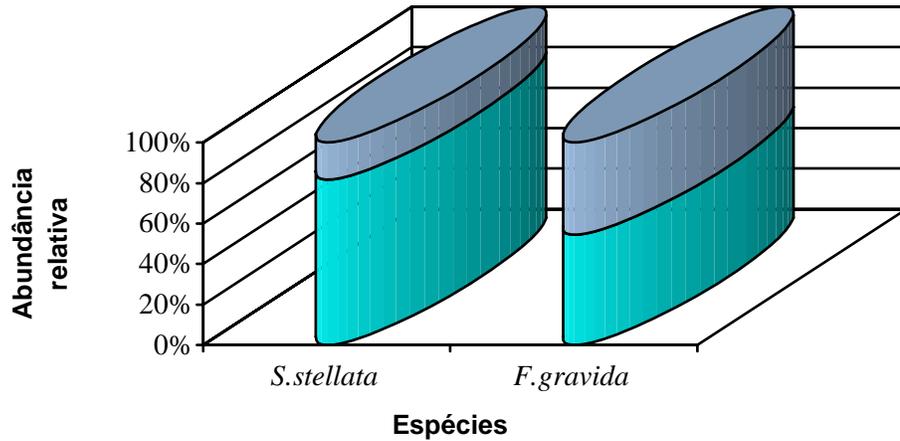


Figura 41 - Frequência relativa das colônias vivas (ciano) e mortas (lilás) do topo recifal no primeiro mês de estudo - junho/96

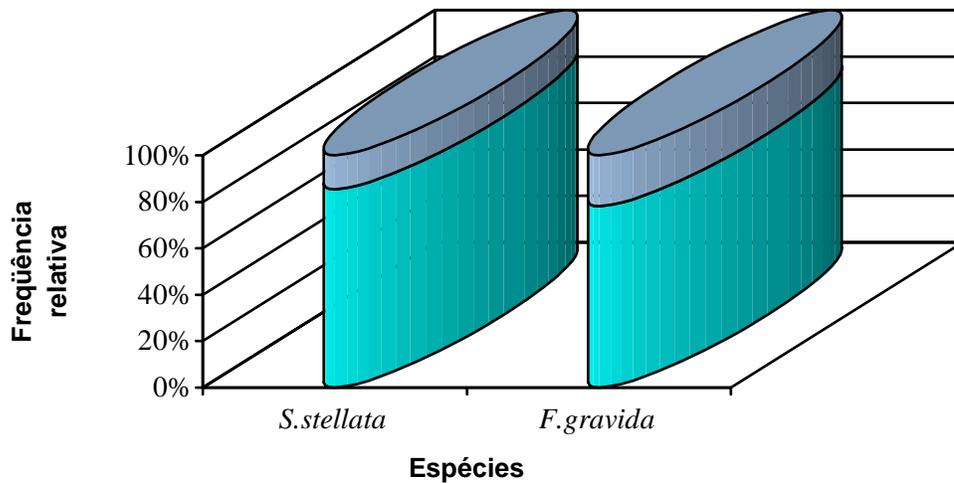


Figura 42 - Frequência relativa das colônias vivas (ciano) e mortas (lilás) do topo recifal no último mês de estudo - maio/97

A variação na abundância relativa de corais mortos e vivos nas paredes recifais (Tabela 16) não foi grande entre o primeiro e o último mês de estudo. A análise deste índice revelou que as espécies *A.agaricites*, *P.astreoides* e *M.cavernosa* e *Mussismilia hartii* sofreram aumento na frequência de colônias mortas (Figs. 43 e 44).

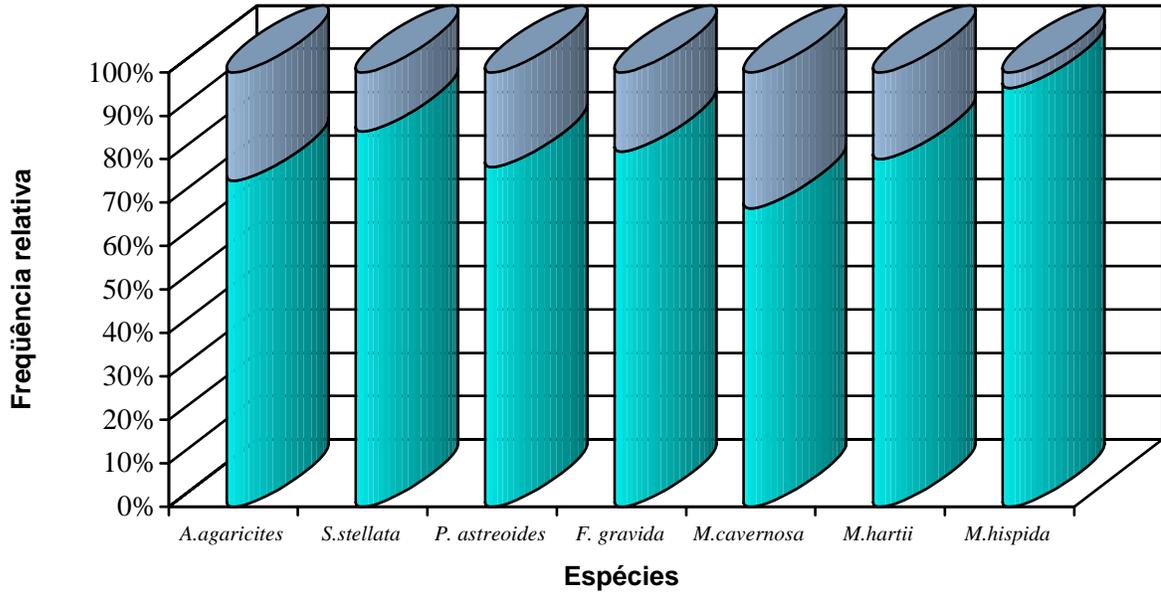


Figura 43 - Frequência relativa das colônias vivas (ciano) e mortas (lilás) nas paredes recifais no primeiro mês de estudo - junho/96

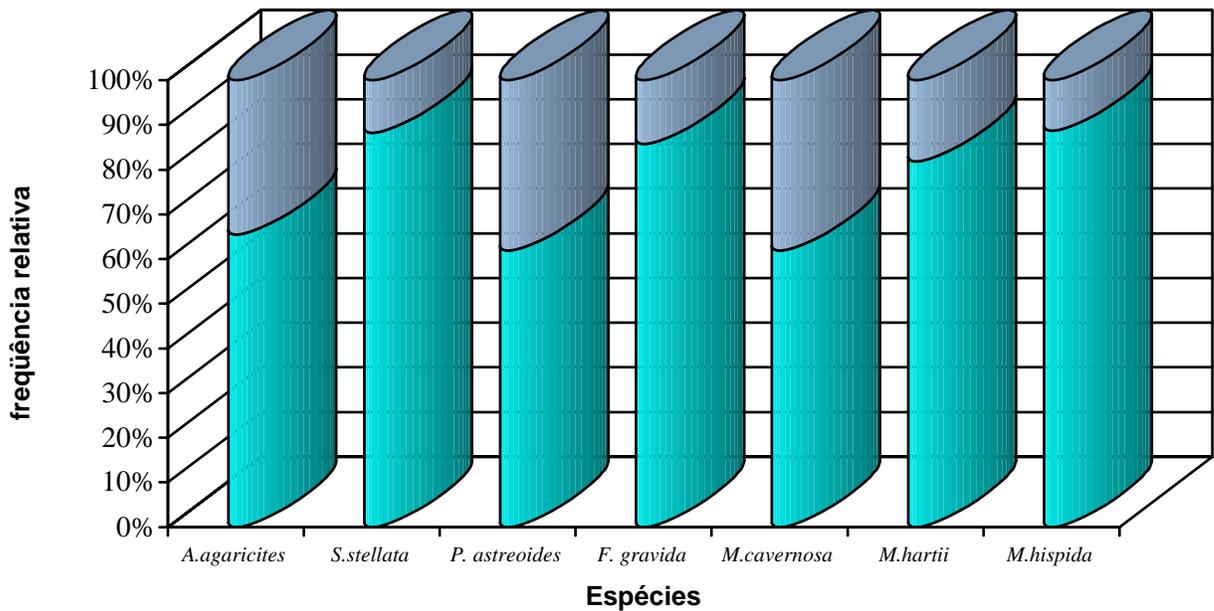


Figura 44 - Frequência relativa das colônias vivas (ciano) e mortas (lilás) do topo recifal no último mês de estudo - maio/97

6. DISCUSSÃO

Para facilitar a compreensão acerca dos eventos de branqueamento de corais no recife costeiro da Praia de Guarajuba, este capítulo foi dividido em três partes: (I) a comunidade escleractínia, (II) as correlatas ambientais potencialmente capazes de terem provocado o branqueamento e (III) as perspectivas ecológicas para os próximos 50 anos.

Porém, antes de iniciar esta discussão, é necessário ressaltar a existência de algumas dificuldades metodológicas marcantes, uma vez que, “alguns eventos de branqueamento em regiões remotas passaram despercebidos, e é provável que alguns dos corais referidos como branqueados, foram de fato mortos por predadores, por doenças ou por algum agente desconhecido” (Glynn 1993). Também, alguns corais que pareciam ter sido vítimas do branqueamento podem ter se adaptado à luz, isto é, eles continham um complemento normal de endo-simbiontes, mas com uma concentração reduzida dos pigmentos fotossintéticos por célula algal (Jokiel 1988; Falkowski *et al* 1990). As observações sobre o branqueamento dos recifes de corais vêm se acumulando rapidamente, embora ainda não exista sequer um método padronizado para detectar o grau de branqueamento nos diferentes organismos recifais. Algumas das maiores dificuldades para padronização do grau de branqueamento são: (i) a presença de tipos de endo-simbiontes geneticamente diferentes, possivelmente com diferentes concentrações de pigmentos e tolerância ambiental nos diferentes hospedeiros (Blank & Trench 1985; Blank 1987; Rowan & Powers 1991a, b); (ii) a variação das respostas fisiológicas e bioquímicas de tipos idênticos de endo-simbiontes em diferentes corais hospedeiros ou de diferentes tipos de endo-simbiontes em hospedeiros idênticos (Trench 1971; Schoenberg & Trench 1976, 1980) e (iii) a crescente confusão entre as espécies irmãs com diferentes modelos de coloração de tecido (Knowlton *et al* 1992). Um outro problema diz respeito a extensão do branqueamento no recife de coral e aos limites deste distúrbio; fato que geralmente é omitido ou não registrado, tornando difícil comparar a extensão dos diferentes eventos de branqueamento.

6.1 A comunidade escleractínia

De uma maneira geral o branqueamento dos corais escleractínios ocorreu durante todos os doze meses de estudo no recife costeiro da Praia de Guarajuba, sugerindo tratar-se de um efeito crônico e não agudo, conforme registrado para outras reservas coralinas do planeta (Glynn, 1993).

Os dados oriundos do cálculo da frequência relativa de colônias normais e branqueadas mostram, entretanto, diferenças ao longo do período amostral e, embora tais diferenças estejam relacionadas com as mudanças físico-químicas da água do mar, como a temperatura, o pH e a salinidade (Glynn 1993), cada espécie comportou-se de maneira particular.

6.1.1 *Agaricia agaricites*

As diferenças na frequência relativa das colônias normais e branqueadas desta espécie entre os meses de agosto e setembro/96 (Fig.45) poderia estar relacionada com a salinidade mais baixa (33‰) que o valor médio registrado para a referida região, o qual oscila entre 36,5‰ e 37,7‰ segundo os dados do Atlas de Cartas Piloto (DHN 1993), e segundo os dados coletados neste estudo; entretanto neste mesmo período, foi registrada uma variação nos valores do pH na região da parede recifal, onde este apresentou o seu valor aumentado de 8,3 para 8,4. Um outro comportamento registrado para esta espécie foi a variação entre o mês de novembro e o mês de dezembro/96, onde as frequências foram, praticamente, invertidas: no primeiro mês a porcentagem de colônias branqueadas foi de aproximadamente 70%, enquanto que no mês seguintes este valor decresceu para 30% (Fig.45). A frequência relativa de colônias branqueadas aumentou, novamente, em janeiro/97 (Fig.45) e durante todo este período os valores para temperatura, salinidade e para o pH da água do mar foram estáveis (Fig.45). tendo em vista que a profundidade de visualização do disco de secchi aumentou de 2,6 para 3,4 metros, sugere-se que o aumento na incidência das radiações solares seja responsável por este evento, pois de acordo com Williams & Bunkley-Williams (1990), tanto o aumento da temperatura da superfície marinha quanto da radiação solar (especialmente a ultra-violeta), atuando isolada ou sinergisticamente, são fatores considerados estressores. Corroborando com esta idéia Glynn (1991), afirma que na maioria das vezes os episódios de branqueamento são registrados durante o verão.

O aumento nos valores da frequência relativa de colônias branqueadas entre março e abril/97 está associada tanto ao período prolongado de altas temperaturas que ocorreram a partir de fevereiro/97, quanto ao registro de uma frente fria em abril/97, aumentando a taxa pluviométrica na região (Fig.46), bem como, provocando a ressuspensão dos sedimentos do fundo (Z.Leão, comunicação pessoal).

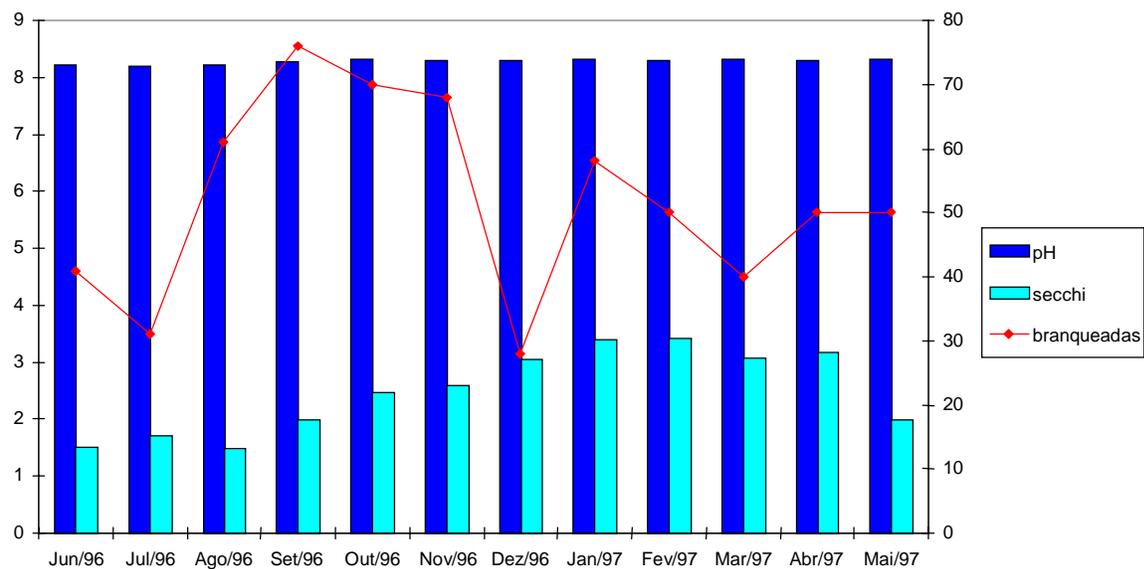
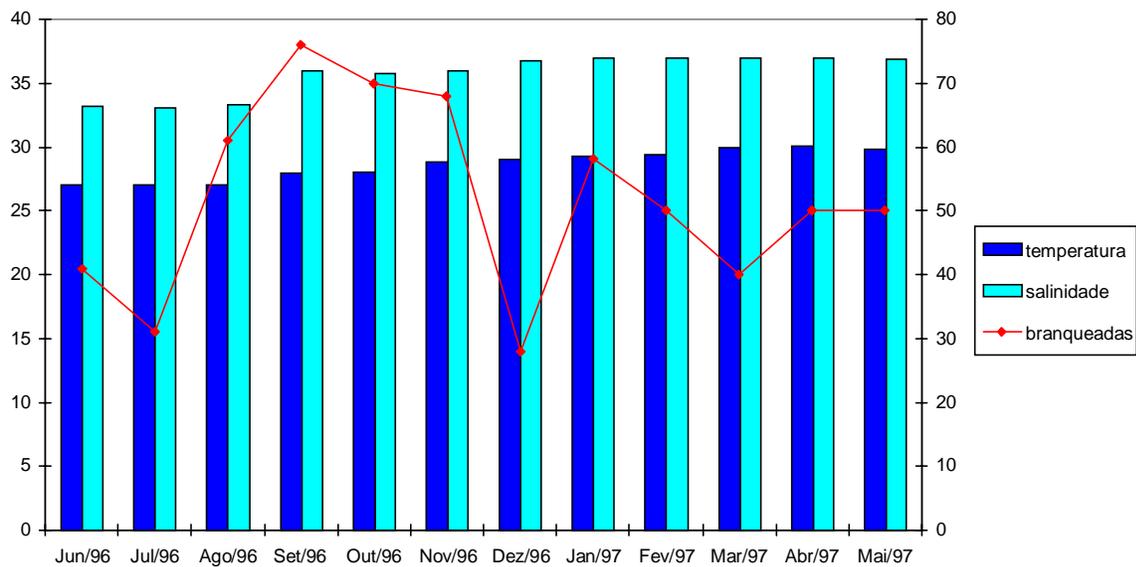


Figura 45. Frequência relativa (à direita) das colônias branqueadas da espécie *Agaricia agaricites* ao longo dos doze meses estudados em relação aos fatores abióticos medidos *in situ* (à esquerda). No gráfico A estão plotados os valores da salinidade e da temperatura; em B, os valores de pH e profundidade de visualização do disco de Secchi

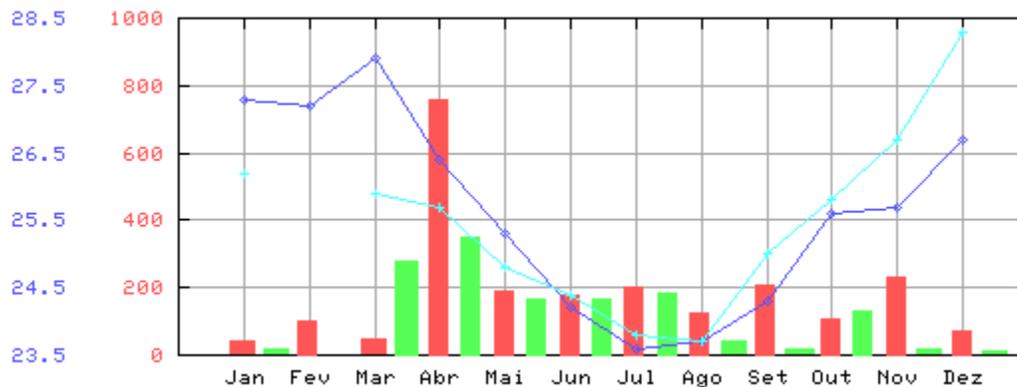


Figura 46 - Gráficos de climatologia ilustrando a precipitação e a temperatura média para Salvador e adjacências. Barras em vermelho - pluviosidade (mm) para 1996; barras em verde - pluviosidade (mm) para 1997; linhas em azul cobalto - temperatura (°C) para 1996; linhas ciano temperatura (°C) para 1997 (Fonte: INMET 1998)

6.1.2 *Siderastrea stellata*

A priori, a observação da abundância relativa das colônias normais e branqueadas nesta espécie, tanto na região do topo recifal, quanto na região das paredes, sugere que esta espécie é relativamente mais resistente ao evento de branqueamento que as demais estudadas. O percentual de colônias normais foi sempre superior ao percentual de branqueadas (Fig.23 e 24), salvo durante o mês de setembro/96 quando a população atingida pelo branqueamento atingiu valores em torno de 60%. Este fato pode ser explicado da mesma maneira usada para espécie *A.agaricites*, de que o branqueamento estaria relacionado com a baixa salinidade registrada (33‰) e/ou então, ao aumento do pH de 8,3 para 8,4.

Para explicar a redução do número de colônias branqueadas nos meses de outubro e novembro/96, logo após um alto índice de branqueamento que fora registrado no mês anterior, uma vez que houve estabilidade dos parâmetros oceanográficos - salinidade, temperatura e pH, recorre-se a hipótese do aumento da penetração luminosa, uma vez que os valores do disco de Secchi foram aumentados de 2m para 2,6m (Tabela 8), permitindo assim uma maior penetração da radiação solar e os seus consecutivos benefícios para a comunidade de endo-simbiontes.

Em dezembro/96, o número de colônias branqueadas aumentou novamente (Fig.47), e mais uma vez nenhum dos fatores físico-químico e climático apresentou variações. Assim, repetidamente, houve um aumento da penetração luminosa - os valores do disco de Secchi aumentaram de 2,6m para 3m - além disso a cobertura de nuvens foi da ordem de 0% (céu limpo) (Fig.15). Considerando-se que a temperatura mais alta é capaz de provocar redução significativa na estrutura numérica de endo-simbiontes, pode-se sugerir que a exposição a este fator foi a causa responsável pela ocorrência do branqueamento neste período. Infere-se ainda, que uma quantidade maior das radiações solares (excesso de exposição), estaria provocando branqueamento na espécie *S.stellata*. Desta forma, a explicação para as oscilações significativas na estrutura numérica das comunidades de endo-simbiontes (de dezembro/96 a março/97) do escleractínio *S.stellata* ficam por conta da exposição prolongada às altas temperaturas registradas (31°C) - para as colônias que habitam o topo recifal - bem como, à variação da penetração luminosa e na sua relação com a incidência das radiações solares (atuando sinergisticamente sobre as comunidades das paredes recifais). O alto valor na frequência relativa de colônias branqueadas registrados no mês de abril/97, é atribuído à ocorrência de uma frente fria na região, aumentando a turbidez, conforme explicado para a espécie *A.agaricites*.

O aumento na densidade desta espécie durante os doze meses de estudo, permite a afirmação de que *S.stellata* é uma espécie bem adaptada ao branqueamento e/ou as condições que o provocam, pois este parâmetro revela que esta espécie sobrevive no ambiente estudado, sem nenhum prejuízo ao seu recrutamento e consecutivamente ao seu sucesso reprodutivo. Além disso, verifica-se na figura 47, a capacidade de recuperação mostrada por esta espécie.

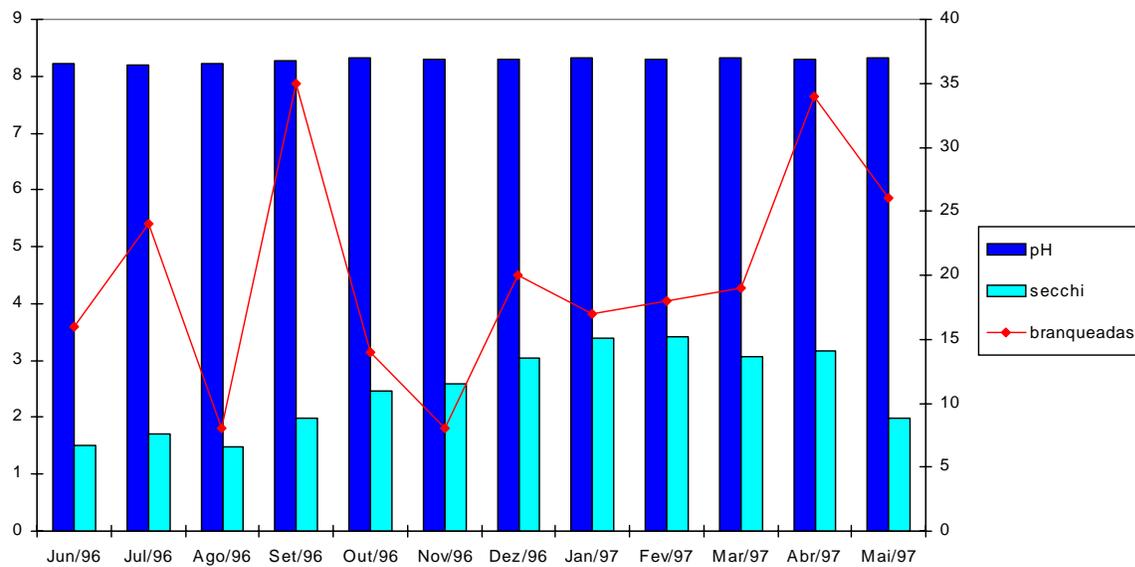
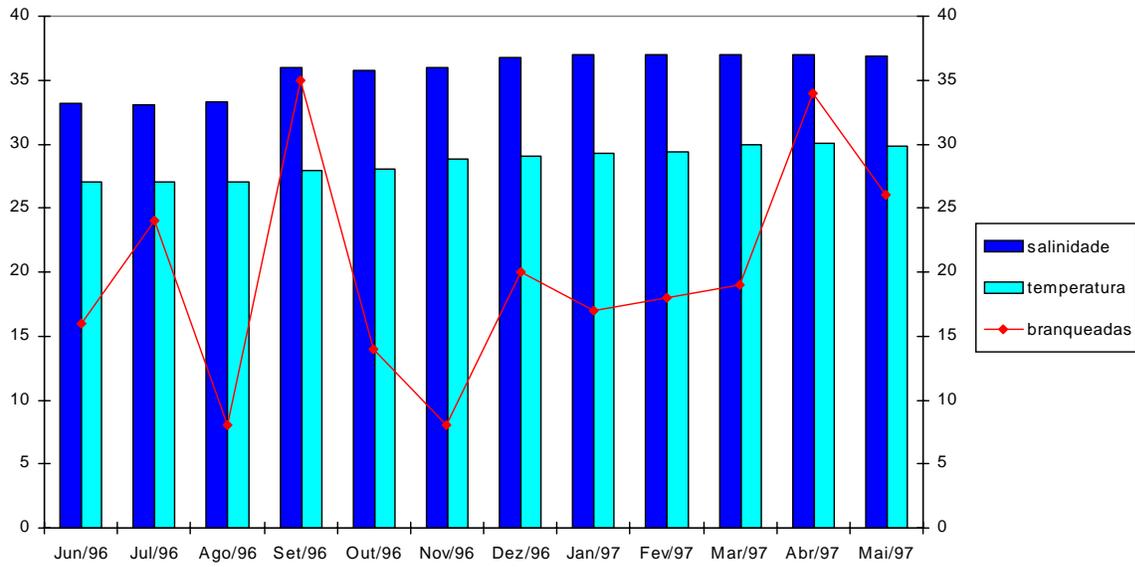


Figura 47. Frequência relativa das colônias branqueadas da espécie *Siderastrea stellata* (à direita) ao longo dos doze meses estudados em relação aos fatores abióticos medidos *in situ* (à esquerda). No gráfico A estão plotados os valores da salinidade e da temperatura; em B, os valores de pH e profundidade de visualização do disco de Secchi

6.1.3 *Porites astreoides*

Os registros observados neste trabalho sugerem que esta espécie suporta águas com salinidade, temperatura e pH mais baixos que a média registrada para área de estudo (vide figura 48) uma vez que, os menores valores para frequência relativa das colônias branqueadas foi registrada nos meses de junho e julho/96.

A partir de agosto/96, os valores da frequência relativa de colônias branqueadas aumentaram consideravelmente. Neste primeiro mês, foi registrado um decréscimo na salinidade da água do mar na região estudada (de 34‰ para 33‰) (Fig.48) (fator capaz de gerar branqueamento). A partir do mês de setembro/96, foram registrados valores mais altos para temperatura da água do mar, o qual passou de 28°C para 29°C - a elevação da temperatura é capaz de provocar branqueamento.

O alto valor da frequência relativa de colônias branqueadas registrado em abril/97, como já explicado para as espécies anteriormente mencionadas, advém da ocorrência de uma frente fria que aumentou a energia de ondas na região, provocando a ressuspensão do sedimento do fundo, aumentando a turbidez da água e diminuindo, assim, a penetração luminosa (Z.Leão, comunicação pessoal) em prejuízo para realização do processo fotossintético dos endo-simbiontes (Lehninger 1990), e provocando o branqueamento.

6.1.4 *Favia gravida*

O fato desta espécie, juntamente com *S.stellata*, colonizar a região do topo recifal (que é exposta diariamente durante o período de maré-baixa - impondo uma condição de estresse aos organismos que aí habitam) denota a capacidade adaptativa de ambas, ou pelo menos, é o que sugere o cálculo da abundância relativa destas espécies (Figs.18 e 19). Corroborando com esta idéia, os registros mostram que *F.gravida* foi uma espécie cuja frequência relativa das colônias branqueadas foi, na maior parte do tempo, inferior a das colônias branqueadas (Figs.31 e 32).

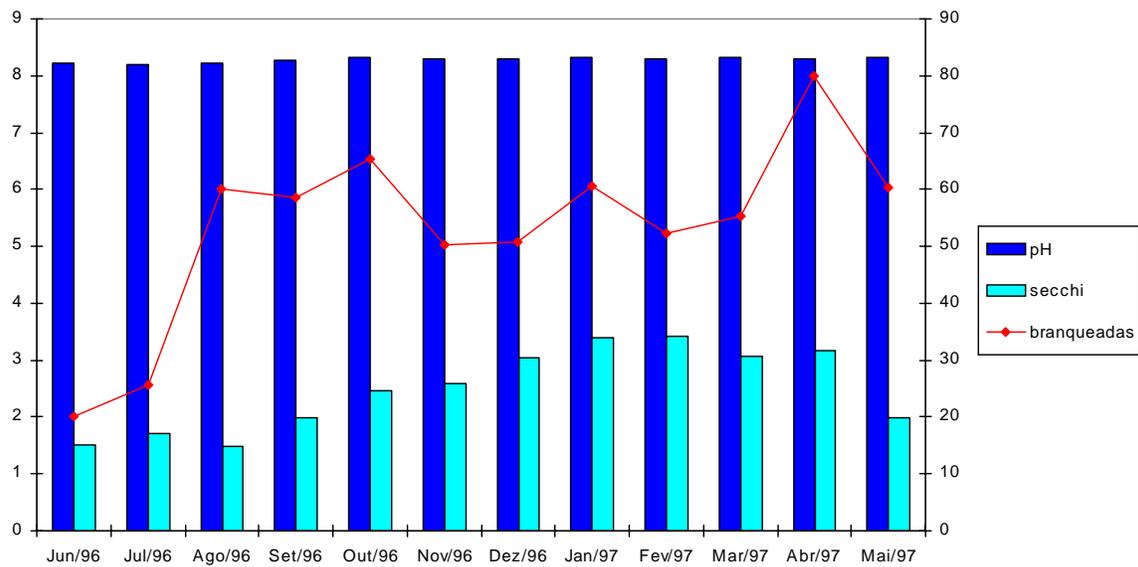
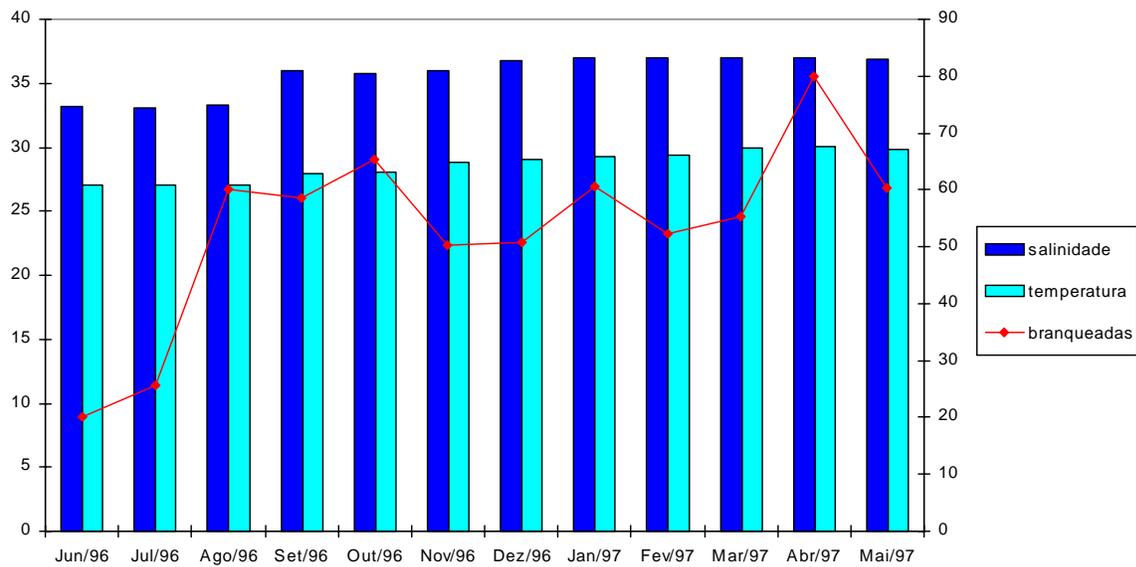


Figura 48. Frequência relativa das colônias branqueadas da espécie *Porites astreoides* ao longo dos doze meses estudados em relação aos fatores abióticos medidos *in situ*. No gráfico A estão plotados os valores da salinidade e da temperatura; em B, os valores de pH e profundidade de visualização do disco de Secchi

Para justificar o aumento na frequência relativa das colônias branqueadas de *F.gravida* no mês de agosto/96 (Fig.49), recorre-se à explicação dada para a espécie *P.astreoides*, de que o aumento na salinidade da água do mar, da ordem de 33 para 34‰, tenha sido o fator responsável pela ocorrência de tal registro, uma vez que nenhum outro fator abiótico sofreu variação.

A salubridade máxima desta espécie, estimada em setembro/96 (100% de colônias sadias nas paredes recifais e 85% no topo) está diretamente relacionada à normalização dos valores da salinidade, da temperatura e do pH na área de estudo, os quais aproximaram-se dos valores médios registrados para área de acordo com os dados do Atlas de cartas Piloto (DHN 1993).

O aumento no número de colônias branqueadas a partir de setembro/96, é explicado pela exposição prolongada a alta temperatura registrada na região (máxima de 31°C), uma vez que este fator é capaz de provocar branqueamento [Brown & Howard (1985); Glynn (1990) e Williams & Bunkley-Williams (1990)].

O comportamento registrado no mês de abril/97 (Fig.49), com aproximadamente 50% das colônias branqueadas, o maior registrado para esta espécie, segue a mesma explicação dada para outras espécies já discutidas, a qual consiste na ocorrência de uma frente fria que alterou o regime pluviométrico e provocou, também, a ressuspensão do sedimento de fundo.

6.1.5 *Montastrea cavernosa*

A espécie *M.cavernosa* aumentou a abundância das colônias branqueadas no mês de setembro/96 (Fig.50) - este comportamento denota a influência da elevação da salinidade (de 33 para 37,8‰), da temperatura (de 27 para 29°C) e do pH (de 8,2 para 8,3) na determinação do branqueamento. Contudo, não houve variação significativa na estrutura numérica dos endo-simbiontes que habitavam os tecidos deste coral nos três primeiros meses de estudo, assim, infere-se que tais comunidades tenham aclimatado-se aos baixos valores destas variáveis abióticas e que no momento em que os valores de tais variáveis começaram a recobrar suas posições de normalidade, um novo surto de branqueamento tenha sido despertado na população de *M.cavernosa*, sugerindo, uma alta sensibilidade destas espécies (escleractínios e/ou endo-simbiontes) às menores variações destes fatores.

O decréscimo na frequência relativa das colônias branqueadas no mês de dezembro/96 pode ser explicado pelo aumento na temperatura da água do mar (de 29 para 30°C) e pelo aumento da profundidade de

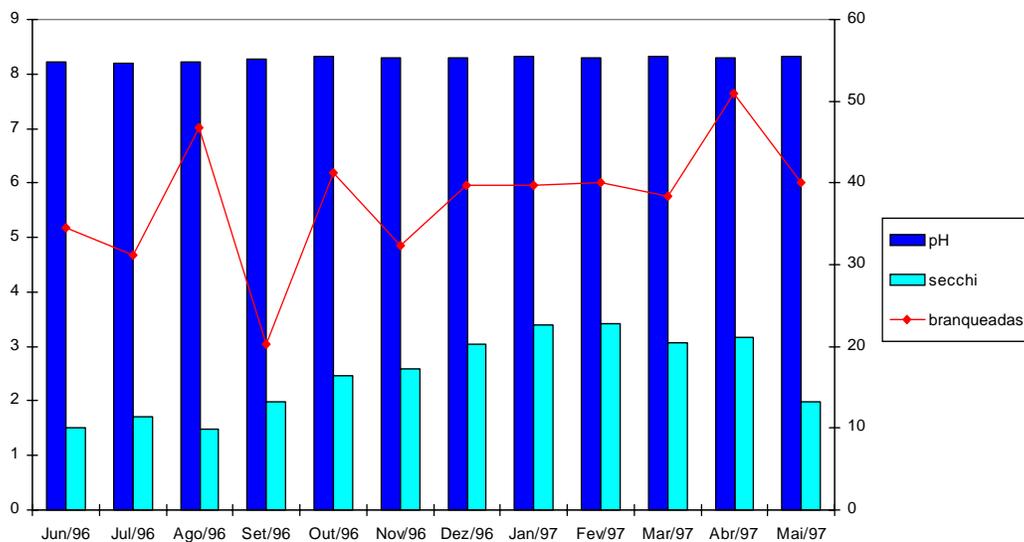
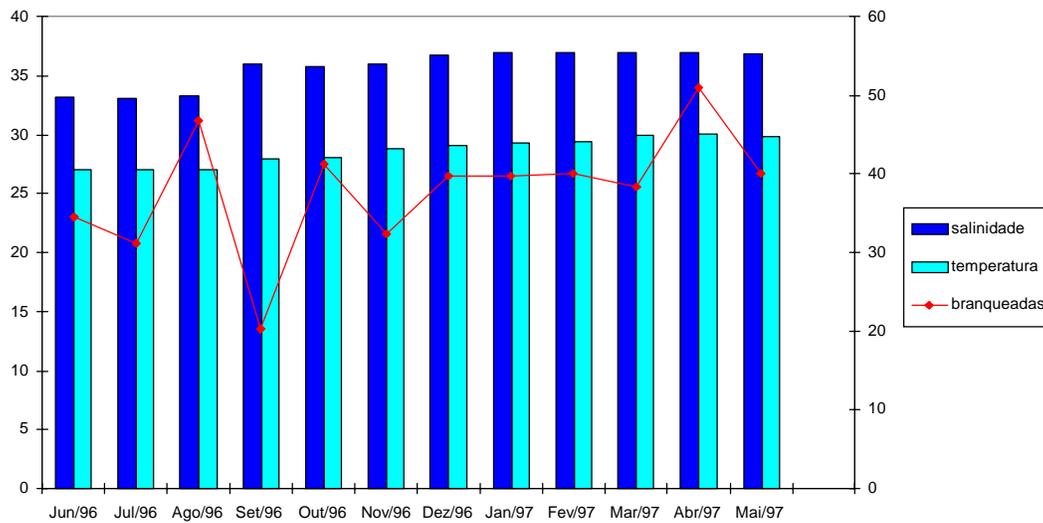


Figura 49 - Frequência relativa das colônias branqueadas da espécie *Favia gravida* ao longo dos doze meses estudados em relação aos fatores abióticos medidos *in situ*. No gráfico A estão plotados os valores da salinidade e da temperatura; em B, os valores de pH e profundidade de visualização do disco de Secchi

visualização do disco de Secchi (de 2,6 para 3m), denotando uma menor turbidez e uma maior penetração das radiações solares.

A queda na abundância relativa das colônias sadias ocorrida em abril/97, pode ser atribuída: (i) a alta pluviosidade (a maior desde novembro/96) registrada neste período (Fig.46), que impediu a penetração luminosa essencial para realização da fotossíntese, forçando a migração dos endo-simbiontes para o meio externo, e também (ii) ao estresse térmico imposto a estas comunidades desde o mês de fevereiro/97, com temperaturas máximas da água de até 31°C (Fig.51).

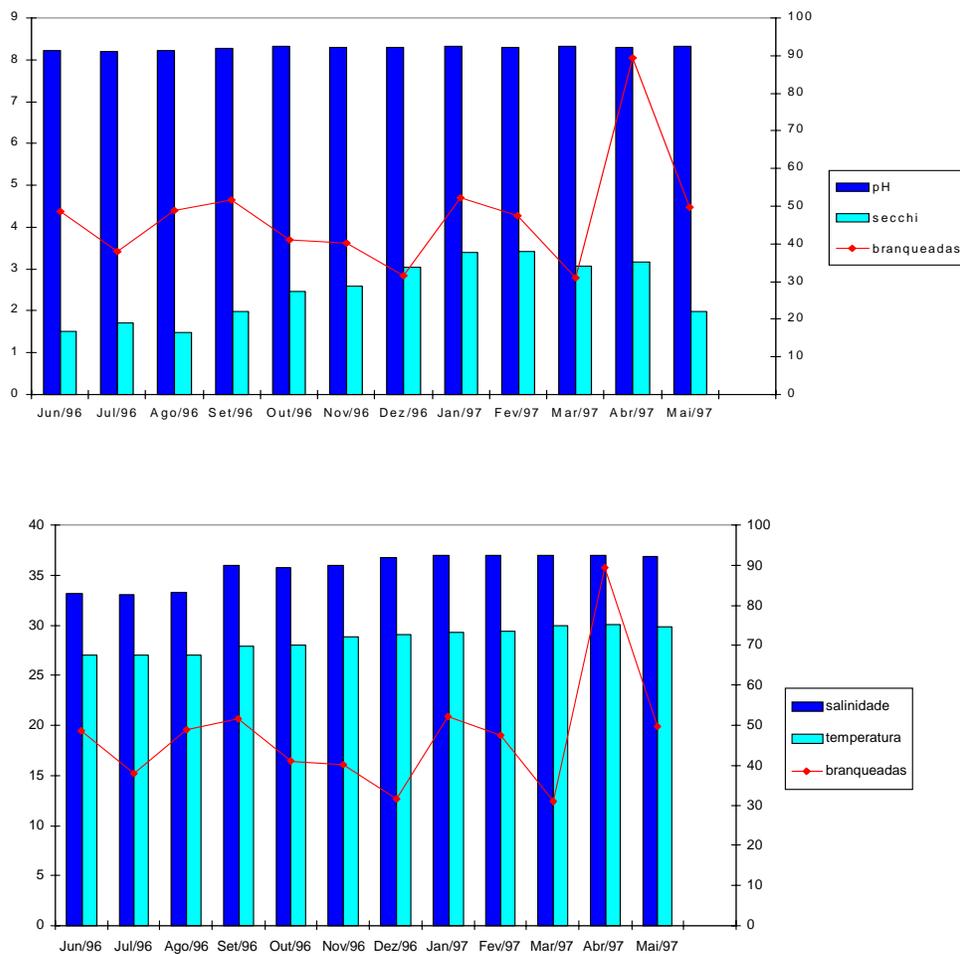


Figura 50. Frequência relativa das colônias branqueadas da espécie *Montastrea cavernosa* ao longo dos doze meses estudados em relação aos fatores abióticos medidos *in situ*. No gráfico A estão plotados os valores da salinidade e da temperatura; em B, os valores de pH e profundidade de visualização do disco de Secchi

6.1.6 *Mussismilia hartii*

O aumento na frequência relativa das colônias branqueadas (Fig.51) para esta espécie, entre julho-agosto/96, é fruto de uma exposição prolongada a uma salinidade mais baixa (33‰).

A frequência relativa de colônias branqueadas continuou a aumentar em setembro/96 e, este fato é explicado pela elevação marcante da salinidade (de 33‰ para 37,8‰), da temperatura (de 27°C para 29°C) e do pH (de 8,2 para 8,3) (Fig.51).

A explicação para o declínio da população de colônias sadias em abril/97 são as mesmas apresentadas para *M.cavernosa* neste mesmo período.

6.1.7 *Mussismilia hispida*

Explicar a variação na frequência relativa das colônias branqueadas desta espécie nos três primeiros meses de estudo é uma questão complexa; a princípio nenhuma das variáveis abióticas sofreu variação (Figs.52), e as flutuações na taxa de precipitação não fazem sentido - sim, pois quanto maior a intensidade das chuvas, maior a possibilidade de ocorrer branqueamento nos recifes costeiros (Goreau 1964). Para explicar o aumento da frequência entre junho-julho/96 poder-se-ia aceitar que as comunidades dispuseram de tempo para aclimatar-se às condições ambientais oferecidas.

O aumento considerável na frequência relativa das colônias branqueadas no mês subsequente (agosto/96) bem como a diferença, significativamente alta na estrutura numérica das comunidades de endo-simbiontes desta espécie, reside na exposição a uma salinidade da água do mar mais baixa (33‰), conforme visualizado na figura de número 52.

A redução súbita na frequência relativa das colônias branqueadas em setembro/96, é explicada pela elevação da temperatura, do pH e da salinidade, além da maior penetração luminosa (Fig.52). Essa mesma penetração luminosa, acentuada, acompanhada da estabilidade dos fatores físico-químicos permitiu o registro de baixos valores de frequência relativa de colônias branqueadas a partir de setembro/96 até fevereiro/97 e, o acréscimo

nestes valores registrados a partir de março/97 é explicado a partir do registro de uma frente fria que alterou a taxa pluviométrica na região, conforme explicado para as outras espécies.

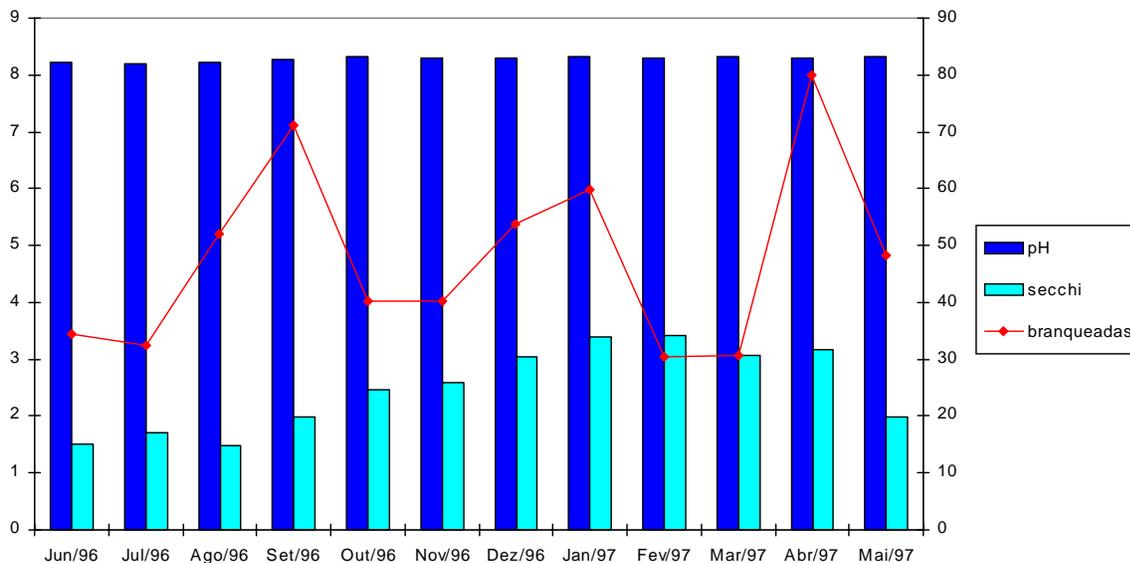
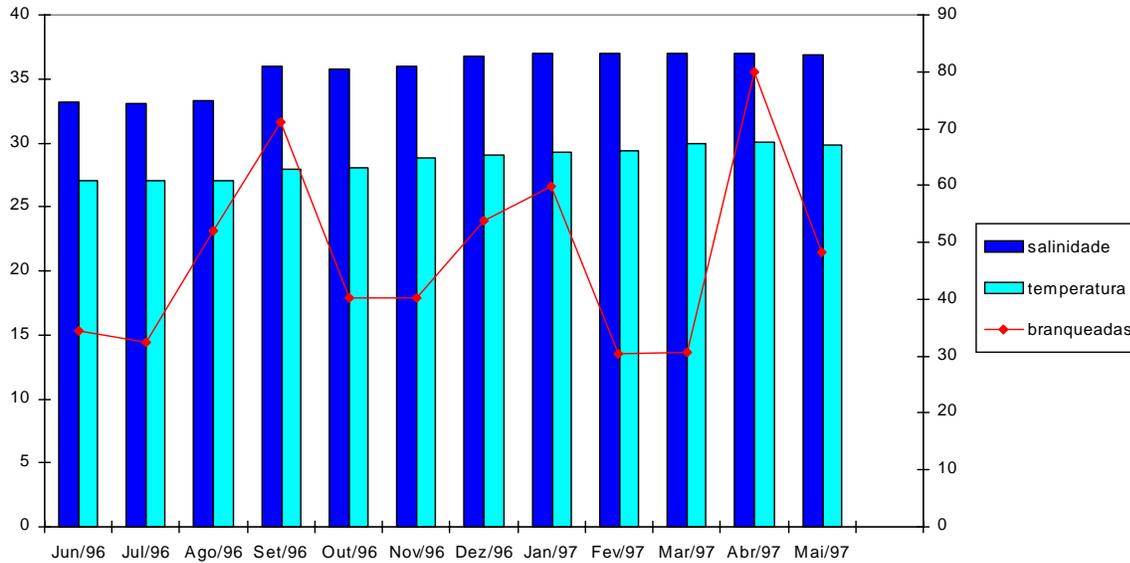


Figura 51 - Frequência relativa das colônias branqueadas da espécie *Mussismilia hartii* ao longo dos doze meses estudados em relação aos fatores abióticos medidos *in situ*. No gráfico A estão plotados os valores da salinidade e da temperatura; em B, os valores de pH e profundidade de visualização do disco de Secchi

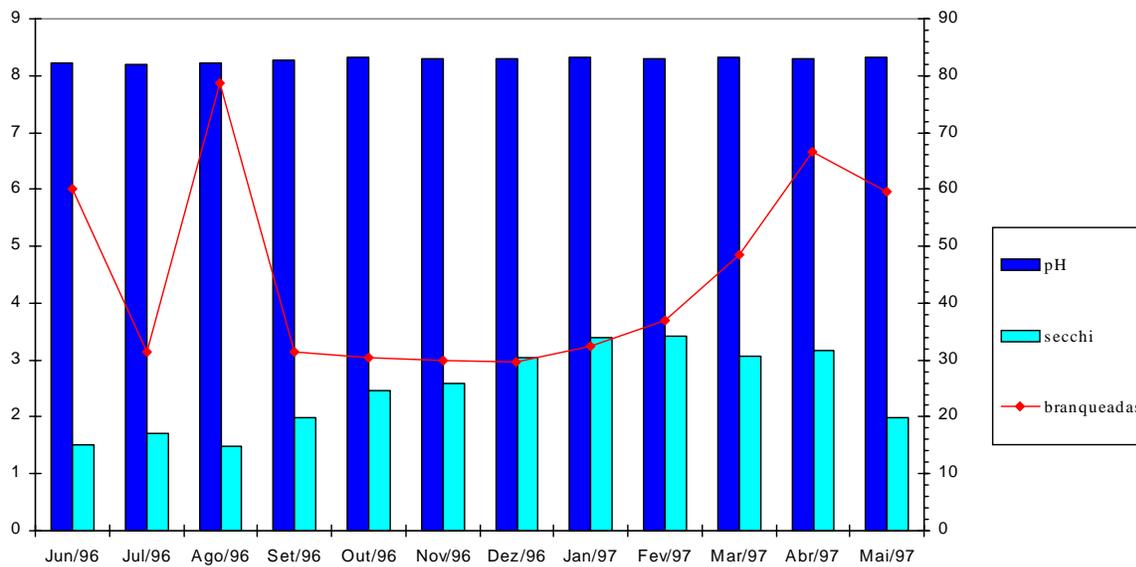
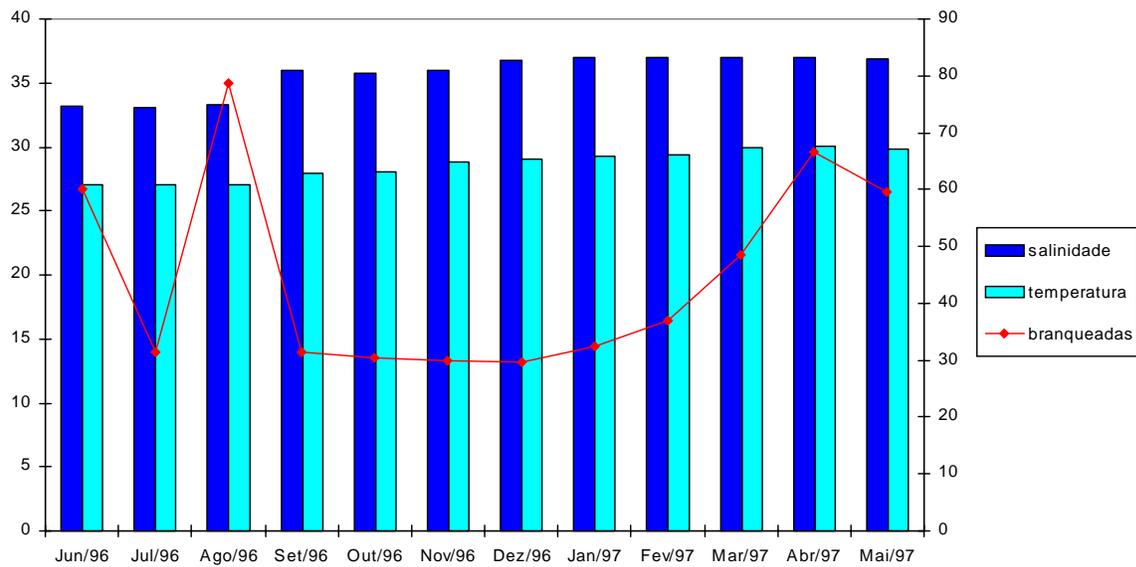


Figura 52 - Frequência relativa das colônias branqueadas da espécie *Mussismilia hispida* ao longo dos doze meses estudados em relação aos fatores abióticos medidos *in situ*. No gráfico A estão plotados os valores da salinidade e da temperatura; em B, os valores de pH e profundidade de visualização do disco de Secchi

6.2 As correlatas ambientais potencialmente capazes de causar branqueamento

A literatura demonstra, claramente, que muitos estressores potenciais, por exemplo: salinidade e temperatura das águas, luminosidade, taxa de sedimentação, exposição aérea, xenobioses e epizootioses, estão convincentemente implicados na causa do branqueamento de corais em situações particulares (Brown & Howard 1985; Glynn 1990; Williams & Bunkley-Williams 1990). Entretanto, a aparente amplitude dos episódios de branqueamento de corais dos anos 80 requerem causas de magnitude espacial muito maiores (Fisk & Done 1985; Harriott 1985; Oliver 1985; Hoegh-Guldberg & Smith 1989; Glynn & D’Croz 1990; Jokiel & Coles 1990; Lesser *et al* 1990). O aumento da temperatura da superfície marinha e da radiação solar, atuando isolada ou sinergicamente, são fatores plausivelmente considerados como estressores de grande escala. Na maioria das vezes, os grandes episódios de branqueamento foram registrados durante o verão ou no final de um período onde houve uma prolongada (superior a duas semanas) elevação da temperatura oceânica (Williams & Bunkley-Williams 1990; Glynn, 1991).

As altas temperaturas registradas nas águas oceânicas e o fluxo das radiações solares, potencialmente estressantes, podem causar branqueamento em corais numa escala global juntamente com o efeito estufa (Tsonis & Elsner 1989) e a redução na camada de ozônio (Frederick & Lubin 1988; Blumtholer & Ambach 1990).

A maioria dos organismos marinhos tropicais, incluindo aqueles responsáveis pela construção dos recifes de corais e outras espécies associadas, vivem próximos dos seus limites máximos de tolerância térmica (Moore 1972; Vernberg & Vernberg 1972; Johannes 1975; Coles *et al* 1976). Pequenos aumentos na temperatura da água do mar (0.5-1.5°C) durante várias semanas, ou grandes elevações (3-4°C) durante poucos dias promovem a disfunção e conseqüentemente a morte dos corais (Glynn & D’Croz, 1990; Jokiel & Coles, 1990). Diante das anômalas elevações da temperatura da água na superfície marinha, as quais foram geralmente reportadas para a ampla região caribenha onde vários eventos de branqueamento foram registrados ao longo dos anos 80, alguns pesquisadores lançaram a hipótese de que o aquecimento global teve um efeito notório sobre os recifes de corais nesta região (T.Goreau, comunicação pessoal), fato que pode ser aceito para a comunidade em estudo, uma vez que a temperatura média durante o período de estudo foi de 28,5 (1,5°C acima da temperatura média registrada por Nolasco 1987). Biotas coralinas ancestrais existiram durante períodos de temperaturas sub-letais altas (Fagestrom 1987), embora sugira-se atualmente apenas que as inúmeras extinções das províncias coralinas ocorreram durante intervalos de máxima temperatura global (Fischer & Arthur 1987; Thompson & Newton 1988; Veron 1995). A frequência e os tipos de distúrbios que afetam os recifes contemporâneos parecem estar se

modificando com o passar das décadas (Glynn, 1993), e como resultado, as comparações entre os distúrbios ocorridos nos recifes pretéritos e os contemporâneos são, ainda, de caráter muito mais especulativo do que conclusivo.

A exposição excessiva às radiações solares é potencialmente prejudicial para inúmeros táxons marinhos tropicais que habitam águas rasas (Jokiel 1980; Worrest 1982), incluindo os corais e os seus endo-simbiontes (Jokiel & York 1982; Siebeck 1981, 1988; Lesser & Shick 1989, 1990). A radiação pode rapidamente penetrar águas limpas (Jerlov 1968; Smith & Calkins 1976). Estudos revelam que a radiação ultra violeta (300-400nm) tem sido medida até 25 m de profundidade nos recifes de corais da Jamaica, e foram encontradas variações de aproximadamente 20-25% dos valores da superfície até os primeiros 10 m de profundidade (Fleischmann 1989).

A notória condição de deterioração dos ecossistemas marinhos costeiros (Rogers 1985; Brown 1987; Birkeland 1988; Sindermann 1988; UNEP/IUCN 1988; Williams & Bunkley-Williams 1990) poderia ter um impacto global sobre os recifes de corais e interagir com as altas temperaturas da superfície marinha e com as radiações solares para afetar negativamente os organismos recifais. O aumento das atividades desenvolvidas pelo homem, como o desflorestamento, a erosão do solo, o desenvolvimento urbano costeiro, o desenvolvimento dos centros de agricultura e fertilização, a pesca em grande escala, a utilização de pesticidas e os derramamentos químicos têm causado danos inequívocos aos recifes em uma escala local. Estas atividades comumente afetam os corais através da siltação, da eutroficação ou, ainda, através dos efeitos tóxicos diretos que geram distúrbios metabólicos variados os quais, geralmente, são letais aos escleractínios hermatípicos (Loya & Rinkevich 1980; Risk *et al* 1980; Smith *et al* 1981; Pastorok & Bilyard 1985; Tomascik & Sander 1985, 1987; Jackson *et al* 1989; Cortes 1990). Por sua vez, os efeitos indiretos a longo prazo, permitem aos táxons não construtores de recifes (as algas bentônicas, os organismos filtradores, os bioerodidores e os predadores) retardar ou até mesmo inibir o crescimento recifal.

6.3. As perspectivas ecológicas

6.3.1 Elevação da Temperatura Oceânica

Heuristicamente, para relacionar o branqueamento dos corais com o aumento da temperatura marinha, em qualquer região deste planeta, dois cenários são dignos de consideração: (1) os eventos de aumento da temperatura marinha dos anos 80 foram resultantes de um aquecimento episódico que terminará em breve, ou (2) a recente elevação da temperatura da água do mar é resultante do aquecimento global e aumentará em média 1 a 2 °C até os anos de 2030-2050 (Mitchell 1988; Manabe *et al* 1991).

Se as altas temperaturas dos mares tropicais diminuíssem em frequência, durante os anos 90 - o que parece não estar acontecendo - a frequência dos eventos de branqueamento de corais seria menor (Glynn 1993). Seria lógico afirmar para a maioria das reservas recifais do mundo que experimentaram algum branqueamento com uma taxa de mortalidade relativamente baixa, que sua capacidade de crescimento seria mantida, ou seja, estes recifes não parariam de crescer. Contudo, muitas das colônias de corais que sofreram mortalidade parcial (perda de tecido ou redução do tamanho da colônia) provavelmente se tornariam mais susceptíveis aos distúrbios futuros e a sua fecundidade poderia ser reduzida ou até mesmo suprimida temporariamente (Szmant & Gassman 1990). Os eventos de branqueamento de corais causados por outros fatores além da elevação da temperatura marinha, como por exemplo o aumento na taxa de sedimentação, no teor de nutrientes, de poluentes tóxicos e as radiações UV, podem muito bem aumentar ou acelerar os impactos antropogênicos sobre as águas do planeta, tanto numa amplitude global quanto sobre os ambientes costeiros tropicais, particularmente. Os organismos marinhos tropicais parecem especialmente vulneráveis devido a sua tolerância ambiental limitada (Moore 1972; Vernberg & Vernberg 1972; Johannes 1975);

Se o aquecimento global exerce um impacto sobre as águas rasas dos mares tropicais e subtropicais, podemos então esperar um aumento na frequência, na severidade e na escala do branqueamento dos recifes de corais.

A mortalidade em massa, que não é registrada para a região em estudo, originalmente, excederia 95% em extirpações e extinções das várias espécies que compõem o ambiente coralino, como ocorreu no Pacífico oriental tropical durante o período de anomalia termal (elevação de 2 a 4^oC) que acompanhou o evento El Niño de 1982-83 (Glynn 1988 b, 1990; Glynn *et al* 1988; Scott *et al* 1988; Glynn & Werdt 1991). Secundariamente, os distúrbios a longo prazo, como a concentração coralina, remanescentes a bioerosões, a desestabilização do substrato recifal e a perda dos organismos construtores dos recifes, são acontecimentos esperados. Distúrbios desta escala e magnitude seriam suficientemente capazes de retardar o processo de recobrimento do recife (Glynn 1993); assim outros tipos de comunidades bentônicas, talvez dominadas por oportunistas, algas resistentes à temperatura e filtradores, repovoariam a comunidade recifal. Os recifes de corais sujeitos a uma alta entrada de nutrientes, como por exemplo no Pacífico oriental (Highsmith 1980) e no mar da Arábia (Sheppard & Salm 1988), poderiam, ainda, estar correndo um risco muito maior do que aqueles situados em águas oligotróficas (Praia de Guarajuba).

Os resultados da modelagem da escala global (Manabe *et al*, 1991) das mudanças da temperatura marinha nos fornecem alguma indicação de possíveis aquecimentos em alguns sítios recifais específicos. As respostas de um modelo de circulação geral oriundo da união dos sistemas da superfície atmosférica + oceânica + continental para um aumento gradual do CO₂ atmosférico de mais 1% por ano indica que a temperatura oceânica média da

camada mista superficial (0-50 metros), entre 30° N e 30° S, poderia aumentar em torno de 1,5° C próximo ao ano 2030 (Manabe *et al* 1991).

Considerando uma elevação de 1-2° C da temperatura atmosférica, muitas regiões de recifes de corais entre 20-30° N experienciarão um aquecimento sustentado que reduziria o limite letal da maioria dos táxons construtores de recifes. O risco maior seria especialmente para aqueles recifes localizados nas médias e altas latitudes do oceano Pacífico ocidental (Bonin Islands, Volcano Islands, Daito Islands, Ryukyu Islands, Taiwan, Pescadores Islands); do Pacífico central (Nordeste das Ilhas Hawaii), e do Atlântico ocidental (Bermudas, Bahamas, Flórida Keys). Alguns recifes localizados nas latitudes 15-30° S (Madagascar e Ilhas Mascarenas) também seriam submetidos a águas oceânicas relativamente mais quentes. A resolução relativamente baixa do modelo proposto pelo GFDL (*Geophysical Fluid Dynamics Laboratory*) não exclui a possibilidade de diferenças regionais de maior amplitude (Manabe *et al* 1991). Finalmente, “é prudente assumir que outros modelos de previsão apresentam taxas de aquecimento global menores do que aquelas consideradas neste texto” (Manabe *et al* 1991), porém é necessário lembrar que no século passado taxas de aquecimento muito mais altas (até 5 vezes os valores atuais), foram registradas (Houghton *et al* 1990; Wigley & Raper 1992).

Estas previsões sinópticas (que nem sempre correspondem a realidade!) acerca da quantificação dos vários processos físico-oceanográficos podem contrariar ou deprimir o aquecimento marinho em escalas locais (Andrews & Pickard 1990). Um dos processos de meso-escala, chamado “*island mass effect*”, é capaz de causar turbulência e mistura vertical nas porções à sotavento das ilhas sujeitas a fortes fluxos de corrente, como por exemplo nas ilhas do Hawaii (Gilmartin & Renelante 1974), nas ilhas Marquesas (Sournia 1976) e nas ilhas Seychelles (Sorokin 1990).

6.3.2 Elevação do Nível do Mar

Alguns pesquisadores têm sugerido que o aumento do nível do mar que inicialmente acompanharia a elevação de temperatura global poderia, *a priori*, favorecer o crescimento vertical do topo recifal uma vez que o crescimento dos corais poderia acompanhar o processo de inundação (Buddemeier & Smith 1988; Hopley & Kinsey 1988). Esta previsão é baseada numa média global de elevação do nível do mar de aproximadamente 15 ± 3 mm/ano (Hoffman *et al* 1983). Contudo, prever as respostas do crescimento dos recifes de corais em relação ao aumento do nível do mar é bastante complicado, devido a alta susceptibilidade das espécies de escleractínios construtores de recifes registrada durante os eventos de aquecimento marinho que ocorreram durante os anos 80 (Williams & Bunkley-Williams 1990; Glynn 1991). É provável que as temperaturas marinhas elevadas que acompanhariam a elevação do nível do mar poderiam suprimir o crescimento ou levar a morte muitas espécies de corais do topo recifal antes que eles pudessem responder ao processo de inundação do recife, e isso seria válido para as colônias

de *Siderastrea stellata* e de *Favia gravida* que habitam o topo do recife costeiro da Praia de Guarajuba. Se o crescimento coralino é retardado, pode ser mais suscetível aos efeitos destrutivos dos organismos coralívoros e bioerodidores que provavelmente não seriam afetados pelas altas temperaturas. Uma comparação feita entre as comunidades de coralívoros, herbívoros e ouriços bioerodidores, antes e depois do evento de mortalidade em massa causada pelo ENSO 1982-1983 no Panamá, revelou um significativo aumento na abundância destes organismos (Glynn 1985 a; 1988 c; 1990).

Os recifes de corais situados criticamente em altas latitudes (Grigg & Epp 1989) podem ser os primeiros a sofrer afogamento. A subida do nível do mar pode também, indiretamente, interferir no sucesso reprodutivo dos recifes em resposta às condições termais mais favoráveis. Por exemplo, a elevação na taxa de sedimentação e de nutrientes, e atenuação luminosa, causadas pela subida da maré e da erosão das áreas continentais, poderiam, potencialmente, inibir o crescimento recifal em várias regiões (Neumann & Macintyre 1985; Hallock & Schlager 1986). Contudo, os recifes afastados das influências continentais, como os atóis e aqueles presentes nas ilhas oceânicas, podem ser poupados destes impactos (Glynn 1993). Finalmente, desde que a projeção média da subida do nível do mar já está globalmente calculada, podemos esperar efeitos variados sob diferentes cenários geológicos. Em algumas áreas tectonicamente ativas que sofreram soerguimento, como o sudeste da Ásia, Ryukyu Islands, e o Pacífico Sul (Pirazzoli 1991), a construção recifal provavelmente continuaria durante uma rápida elevação do nível do mar, desde que outros distúrbios estejam ausentes.

6.3.3 Adaptação coralina

Atualmente, nossa compreensão acerca da estrutura genética das populações coralinas e dos mecanismos e taxas de especiação nos ambientes recifais é limitada (Potts 1985; Potts & Garthwaite 1991), embora, forneça evidências à respeito da habilidade dos corais para se adaptarem aos súbitos aumentos da temperatura marinha e da radiação solar, bem como outros impactos relacionados às mudanças climáticas globais. Em virtude das limitações do conhecimento, esta discussão, limitar-se-á aos súbitos aumentos de temperatura marinha, proposta por Stouffer *et al* (1991), que consiste numa projetada elevação de 1-2°C na camada superficial dos oceanos tropicais para os próximos 40-50 anos.

Um artigo de revisão publicado por Jokiel & Coles (1990), provou que colônias escleractínias que habitam ambientes com altas temperaturas podem sobreviver e fotossintetizar em temperaturas um pouco mais altas que os seu congêneres que habitam ambientes com temperaturas menores. Dependendo da área, “temperaturas de 30° C podem ser toleradas por várias semanas” (Coles *et al* 1976; Coles & Jokiel 1977) - fato comprovado na Praia de Guarajuba - ou de “32-34° C por muitos dias a poucas semanas” (Coles 1988). Entretanto, de acordo com Clausen & Roth (1975), muitos indivíduos escleractínios tem capacidade para se aclimatar fisiologicamente às

altas temperaturas, e esta afirmativa é comprovada a partir da observação do comportamento da espécie *Siderastrea stellata*, que mostrou-se extremamente resistente ao aumento da temperatura. Contudo, até mesmo, os corais adaptados a temperaturas elevadas poderão sucumbir aos excessivos e prolongados períodos de aquecimento, como foi registrado para o golfo Arábico e para o golfo de Oman durante o ano de 1990.

Se o aquecimento oceânico ocorre repentinamente, os corais (ou seus endo-simbiontes, ou ambos) podem evoluir, ou não, rapidamente para enfrentar esta mudança ambiental (Glynn 1990). A magnitude de tais respostas evolucionárias poderiam variar desde mudanças radicais, incluindo: (i) uma diferenciação populacional permanente com a geração de novas espécies, ou (ii) variações mais simples sem significado taxonômico, como as adaptações fisiológicas, morfológicas e/ou de ordem ecológica (Potts & Garthwaite 1991), e ao que tudo indica, *Siderastrea stellata* se encaixa perfeitamente nesta segunda variação.

Evidências paleontológicas sugerem que muitas, se não a maioria das espécies de corais foram incapazes de evoluir rapidamente (Wells 1956; Veron 1995). O registro fóssil demonstra que numerosas espécies de escleractínios persistem desde o Plioceno ou início do Pleistoceno (Veron 1995; Veron *et al.* 1996). A idade média das espécies caribenhas e dos oceanos Índico e Pacífico é de aproximadamente milhões de anos (Frost 1977; Veron & Kelley 1988; Veron 1995). Algumas espécies são conhecidas apenas a partir de sítios holocênicos (≤ 10.000 anos), porém é possível que elas estejam presentes em depósitos fósseis muito mais velhos e poderão algum dia serem, eventualmente, encontradas. É notável que várias espécies de corais escleractínios têm sobrevivido a muitos períodos de temperatura elevada (e pronunciadas flutuações glacio-eustáticas do nível do mar, também) desde o Plioceno, alguns destes, possivelmente, com um clima muito mais quente do que o atual (Crowley & North 1991).

A nível das adaptações locais, os argumentos podem ser mais favoráveis tanto para uma evolução lenta quanto para uma evolução mais rápida, dependendo apenas da estrutura genética e da história evolutiva das populações coralinas envolvidas, como também do potencial reprodutivo das gerações ancestrais (Potts & Garthwaite 1991); estes fatores serão responsáveis pelas respostas evolutivas retardadas por um período reprodutivo relativamente prolongado (i.e. de 3 a 78 anos; Soong 1990; Babcock 1991). Por razões semelhantes, a ampla reprodução assexuada e a clonagem comum entre as populações escleractínias (Harrison & Wallace 1990) provavelmente não reduzem a viabilidade da população como um todo, e portanto evitam uma resposta evolutiva rápida através da combinação de novos genes, exceto em casos especiais onde o recrutamento assexuado foi quase totalmente suplantado pelo processo sexuado e a população contém apenas um número reduzido de genótipos clonais (como tem ocorrido nas populações de *Pocillopora domicornis*) no Pacífico oriental (Glynn 1993). Outros exemplos enfocando este caso em especial podem ser encontrados em Stoddart (1984), Hunter (1985), Ayre & Willis

(1988) e Stoddart *et al* (1988). Provavelmente as espécies de corais com modelos de propagação tanto clonal quanto sexual exibam uma tendência para altos níveis de variação intra-específica (Smith & Potts 1987; Potts & Garthwaite 1991). “Estas variações fornecem aos indivíduos um potencial considerável para se adaptarem geneticamente às condições ecológicas alteradas” (Potts 1984).

A evolução rápida, incluindo a diferenciação em duas novas espécies, pode ocorrer nos corais com grande variação genética, com período reprodutivo curto, e com uma geração parental limitada. Potts & Garthwaite (1991) sugerem que estes fatores agindo sobre comunidades do coral *Porites* no Caribe, por exemplo, são responsáveis pela evolução relativamente rápida deste grupo no final do Quaternário. Será que a variabilidade genética seria capaz de acompanhar as mudanças globais e o aumento da temperatura marinha atual? Infelizmente esta é uma pergunta ainda sem resposta!

O pequeno intervalo de tempo no qual uma mudança pode acontecer (“4 a 74 dias” segundo Wilkerson *et al* 1988) e a variedade de endo-simbiontes geneticamente diferentes (Blank & Trench 1985; Blank 1987; Rowan & Powers 1991 a, b) podem favorecer a adaptação rápida dos componentes desta simbiose. Entretanto, supõe-se que duas dificuldades básicas contrariam esta hipótese: (i) a reprodução sexuada das zooxantelas ainda não foi demonstrada *in vitro* para os corais, e (ii) os modelos da recombinação genética são amplamente limitados devido a alta especificidade dos simbiontes (Schoenberg & Trench 1976, 1980; Trench 1992).

7. CONCLUSÕES

Os parâmetros físico-químicos parecem não variar na região estudada, tendo sido os menores valores registrados para os três primeiros meses de estudo, enquanto que no restante do período a temperatura, o pH e a salinidade da água do mar tenderam a estabilizar-se. Contudo a comunidade escleractínia mostrou sensibilidade a estas variações.

O branqueamento de corais no recife costeiros da Praia de Guarajuba é um fenômeno crônico e não agudo, conforme registrado em outras reservas recifais do planeta. Na área observada, a ressuspensão do sedimento do fundo, durante os períodos de maior energia das ondas e a penetração das radiações solares, associadas ou não à quaisquer variações dos demais fatores abióticos, são capazes de provocar branqueamento.

A ocorrência de uma frente fria, em abril/97, que aumentou a taxa pluviométrica e a turbidez, foi o principal fator causador de um evento mais acentuado de branqueamento na comunidade estudada.

Visto que na maioria das vezes o aumento da temperatura oceânica é seguido pelo branqueamento de corais, todos os outros agentes estressores requerem estudos experimentais extremamente rigorosos para que se possa estabelecer alguma relação causa-efeito (D'Elia *et al* 1991, Glynn 1993). Para realização de um estudo integrado desse tipo, um monitoramento dos recifes coralinos foi necessário, com avaliações mensais, para que fosse possível avaliar o efeito de cada uma das mudanças ambientais sobre os organismos.

O comportamento exibido pela espécie *S.stellata*, mostra o potencial desta espécie, e/ou de seus endo-simbiontes, de resistência às flutuações dos fatores abióticos, permitindo-nos concluir que trata-se de uma espécie resistente ao branqueamento.

Sem descartar o importante papel dos corais escleractínios na construção dos recifes modernos, deve-se também investigar os efeitos estressores causadores do branqueamento sobre os vários táxons recifais, como por exemplo os metazoários mutualísticos, os parasitos de corais, os coralívoros, os bioerodidores e os competidores (algas bentônicas, esponjas, briozoários, moluscos e tunicados), uma vez que as condições que causam branqueamento nos corais podem ter efeitos desproporcionais sobre os diferentes táxons associados ao ambiente recifal, o “mais diverso e o mais propício a extinção dentre todos os ecossistemas marinhos costeiros” (Fagestrom 1987; Ricklefs *et al* 1990; Jablonski 1991).

8. REFERÊNCIAS

ANDREWS, J. C. & PICKARD, G.L. 1990. The physical oceanography of Coral-reef systems. In: DUBINSKY, Z. ed. *Coral-reefs, ecosystems of the world* 25. Amsterdam, Elsevier. p 11-48.

AYRE, D.J.; WILLIS, B.L. 1988. Population structure in the coral *Pavona cactus*: clonal genotypes show little phenotypic plasticity. *Marine Biology*, 99: 495-505.

BABCOCK, R.C. 1991. Comparative demography of three species of scleractinian corals using age and size-dependent classifications. *Ecological Monographs*, 61: 225-244.

BARNES, R.D. 1990. Zoologia dos Invertebrados. Trad. Schelenz, E. 4ª edição. Ed. Roca. São Paulo. 1179p.il.

- BIRKELAND, C. 1988. Nutrient availability as a major determinant of differences among coastal hard-substratum communities in different regions of the tropics. In: BIRKELAND, C. (editor), Comparison between Atlantic and Pacific tropical marine ecosystems: Community structure, Ecological Processes, and Productivity. UNESCO Rpts. Mar. Sci., 46:45-97.
- BIRKELAND, C.; LUCAS, J.S. 1990. *Acanthaster planci*: major management problem of coral reefs. CRC, Boca Raton, Fla. 257p
- BLANK, R.J. 1987. Evolutionary differentiation in gymnodinoid zoozantellae. *Annals of New York Academy of Science*, 503: 530-533.
- BLANK, R. J. & TRENCH, R.K. 1985. Speciation and symbiotic dinoflagelates. *Science*, 229: 656 - 658.
- BLAUSTEIN, A.R. & WAKE, D.B. 1990. Declining amphibian population: a global phenomenon? *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 203-204.
- BLUMTHOLER, M. & AMBACH, W. 1990. Indication of increasing solar UV-B radiation and flux in Alpine regions. *Science*, 248: 206-208.
- BRONGERSMA-SANDERS, M. 1957. Mass mortality in the sea. In: HEDGPETH, J.W. ed *Treatise on marine ecology and paleoecology*, vol 1: Ecology. Geol Soc Am Mem 67. Waverly, Baltimore, Md, pp 941 - 1010.
- BROWN, B.E. 1987. Worldwide death of corals-natural cyclical events or man-made pollution? *Marine Biology Pollution*, 18: 9-13.
- BROWN, B.E. & HOWARD, L.S. 1985. Assessing the effects of "stress" on reef corals. *Advances in Marine Biology*, 22: 1-63.
- BROWN, B.E. & SUHARSONO. 1990. Damage and recovery of coral reefs affected by El Niño related seawater warming in the Thousand Islands, Indonesia. *Coral Reefs*, 8: 163-170.
- BRYAN, P.G. 1973. Growth rate, toxicity and distribution of the encrusting sponge *Terpios* sp. (Hadromerida: Suberitidae) in Guam, Mariana Islands. *Micronesica*, 9: 237-242.

- BUDDEMEIER, R.W. & SMITH, S.V. 1988. Coral reef growth in an Era of rapidly rising sea level: predictions and suggestions for long term research. *Coral Reefs*, 7: 51 - 56.
- CARRICART-GANIVET, J.P. e BELTRÁN-TORRES, A.U. 1993. Zooxanthellae and chlorophyll a responses in the scleractinian coral *Montastrea cavernosa* at Triangulos-W Reef, Campeche Bank, Mexico. *Rev. Biol. Trop.*, 41(3): 491-494.
- CASTRO, C.B. & PIRES, D.O. 1996. Blanquiamento de corales en Brasil. Resúmenes del 8^{vo} Simposio Internacional sobre Arrecifes de coral. 24-29 de junio. Ciudad de Panamá. Panamá. Abstract: 33.
- CLAUSEN, C.D. & ROTH, A.A. 1975. Effect of temperature and temperature adaptation on calcification rate in the hermatypic coral *Pocillopora damicornis*. *Marine Biology*, 33: 93-100.
- COFFROTH, M.A.; LASKER, H.R.; OLIVER, J.K. 1990. Coral mortality outside of the eastern Pacific during 1982 - 1983: relationship to El Niño. In: GLYNN, P.W. ed. *Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation*. Amsterdam, Elsevier. p. 141-182.
- COLES, S.L. 1988. Limitations on reef coral development in the Arabian Gulf: temperature or algal competition? *Proc 6th Int Coral Reef Symp* 3: 211 - 216. Townsville. Australia. August.
- COLES, S.L. & JOKIEL, P.L. 1977. Effects of temperature on Photosynthesis and respiration in Hermatypic corals. *Marine Biology*, 43: 209-216.
- COLES, S.L.; JOKIEL, P.L.; LEWIS, C.R. 1976. Thermal tolerance in tropical versus subtropical Pacific reef corals. *Pacific Science*, 30: 159-166.
- COLIN, P.L. 1980. A brief history of the Tortugas Marine Laboratory and the Department of Marine Biology, Carnegie Institution of Washington. In: SEARS, M. & MERRIMAN, D. eds. *Oceanography, the past*. Springer, Berlin Heidelberg New York. p. 138-147.
- CONOVER, W.J. 1971. *Practical Nonparametric Statistics*. Wiley, New York. 128p.
- CORTES, J. 1990. The coral reefs of Golfo Dulce, Costa Rica: distribution and community structure. *Atoll Research Bulletin*, 344: 1-37.

- CORTES, J.; MURILLO, M.M.; GUZMAN, H.M.; ACUNA, J. 1984. Perdidas de zooxantelas Y muerte de corales Y otros organismos arrecifales en el Caribe y Pacifico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 32: 227-231.
- CROWLEY, T.J. & NORTH, G.R. 1991. *Paleoclimatology*. Oxford University Press, New York, 339p.
- DAWYDOFF, M.C. 1952. Contribution a l'étude des invertébrés de la faune marine benthique de l'Indochine. *Bulletin Biologie Franco-Bélgique*, 37: 1-158.
- D'ELIA, C.F.; BUDDEMEIER, R.W.; SMITH, S.V. 1991. *Workshop on coral bleaching, coral reef ecosystems and global change: report of proceedings*. Maryland Sea Grant College Pub, College Park, MD. pp 1 - 49.
- DHN. 1993. Atlas de cartas piloto. Marinha do Brasil, Diretoria de Hidrografia e Navegação.
- DOMINGUEZ, J.M.L. & LEÃO, Z.M.A N. 1994. Contribution of sedimentary geology to coastal environmental management of the Arembépe region, state of Brazil. In: International Sedimentological Congress 14th, 1994. Anais... Recife, PE. P.J14-15.
- DUSTAN, P. 1979. Distribution of zooxantellas and photosynthetic chloroplast pigments of the reef -building *Montastrea annularis* Ellis and Solander in relation to depth on a west Indian Coral Reef. *Bull. Mar. Sci.* 29 (1): 79-95.
- ENDEAN, R. 1976. Destruction and recovery of coral reef communities. In: JONES, O.A. & ENDEAN, R. eds. *Biology and Geology of coral reefs 3, Biology 2*. Academic Press, New York. p. 215-254.
- FAGERSTROM, J.A. 1987. *The evolution of reef communities*. Wiley, New York. 600p.
- FALKOWSKI, P.G.; JOKIEL, P.L.; KINZIE, R.A. III 1990. Irradiance and corals. In: DUBISNKY, Z. ed. *Coral reefs, ecosystems of the world 25*. Amsterdam, Elsevier. p. 89-107.
- FAO. 1986. Report of the expert consultation on ulcerative fish diseases in the Asia-Pacific region. FAO, Reg Off Asia and Pacific, Bangkok, DOC. FAO/TCP/RAS/4580, p 38.

- FISCHER, A.G. & ARTHUR, M.A. 1987. Secular variations in the pelagic realm. In: COOK, H.E. & ENOS, P. eds. Deep water carbonate environments. Soc Econ Paleontol Mineral Spec Publ 25: 19 - 50.
- FISHELSON, L. 1973. Ecologica and biological phenomena influencing coral species composition on reef tables at Eilat (Gulf of Aqaba, Red Sea). *Marine Biology*, 19: 183-196.
- FISK, D. & DONE, T. 1985. Taxonomic and bathymetric patterns of bleaching in corals, Myrmidon Reef (Queensland). Proc 5th Int Coral Reef Symp 6: 149-154.
- FLEISCHMANN, E.M. 1989. The measurement and penetration of ultra violet radiation into tropical marine water. *Limnology Oceanographic*. 34: 1623-1629. Tahiti - Polynesie Française. Juin.
- FOLLAND, C.K.; KARL, T.R.; VINNIKOV, K.Y.A. 1990. Observed climate variations and change. In: HOUGHTON, J.T.; JENKINS, G.J.; EPHRAUMS, J.J. eds. *Climate change, the IPCC scientific assessment*. Cambridge University Press, Cambridge. p. 195-238.
- FREDERICK, J.E. & LUBIN, D. 1988. Possible long-term changes in biologically active ultraviolet radiation reaching the ground. *Photochemical Photobiology*, 47: 571-578.
- FROST, S.H. 1977 Miocene to Holocene evolution of Caribbean province reef-building corals. Proc 3rd Int Coral Reef Symp 2: 353 - 359. Miami. Florida. May.
- GHIOLD, J. & SMITH, S.H. 1990. Bleaching and recovery of deep-water, reef-dwelling invertebrates in the Cayman Islands, Bwi. *Caribbean Journal Science*, 26: 52-61.
- GILMARTIN, M. & RENELANTE, N. 1974. The "islands mass"effect on the phytoplankton and primary production of the Hawaiian Islands . *Journal Exploration Marine Biology Ecology* 16: 181-204.
- GLEASON, M.G. 1993.Effects of disturbance on coral communities: bleaching in Moorea, French Polynesia. *Coral Reefs*. 12:193-201.
- GLYNN, P.W. 1976. Some physical and biological determinants of coral community structure in the eastern Pacific. *Ecological monographs*, 46: 431-456.

- GLYNN, P.W. 1984. Widespread coral mortality and 1982/83 El Niño warming event. *Environment Conservation*. 11: 133-146.
- GLYNN, P.W. 1985. Corallivore population sizes and feeding effects following El Niño (1982-1983) associated coral mortality in Panama. Proc 5th Int Coral Reef Symp 4:183 - 188. Tahiti - Polynesie Française. Juin.
- GLYNN, P.W. 1988a. El Niño-Southern Oscillation 1982-1983: nearshore population, community, and ecosystem responses. *Annals Review Ecology Systematics*. 19: 309-345.
- GLYNN, P.W. 1988b. El Niño warming, coral mortality and reef framework destruction by echinoid bioerosion in the eastern Pacific. *Galaxea*. 7: 129-160.
- GLYNN, P.W. 1990. Coral mortality and disturbances to coral reefs in the tropical eastern Pacific. In: GLYNN, P.W. ed. *Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño - Southern Oscillation*. Amsterdam, Elsevier. p 55-126.
- GLYNN, P.W. 1991. Coral reef bleaching in the 1980s and possible connections with global warming. *Trends Ecology*. 6: 175-179.
- GLYNN, P.W. 1993. Coral reef bleaching: ecological perspectives. *Coral Reefs*. 12: 1-17.
- GLYNN, P.W.; D'CROZ, L. 1990. Experimental evidence for high temperature stress as the cause of El Niño-coincident coral mortality. *Coral Reefs*. 8: 181-191.
- GLYNN, P.W.; STEWART, R.H. 1973. Distribution of coral reefs in the Pearl Islands (Gulf Panama) in relation to thermal conditions. *Limnology Oceanographic*. 18: 367-379.
- GLYNN, P.W.; WEERDT, W.H. 1991. Elimination of two reef-building hydrocorals following the 1982-83 El Niño warming event. *Science*. 253: 69-71.
- GLYNN, P.W.; PEREZ, M.; GILCHIRST, S.L. 1985. Lipid decline in stressed corals and their crustacean symbionts. *Biol Bull* 168: 276 - 284.

- GLYNN, P.W.; CORTES, J.; GUZMAN, H.M.; RICHMOND, R.H. 1988. El Niño (1982-83) associated coral mortality and relationship to sea surface temperature deviations in the tropical eastern Pacific. *Proc 6th Int Coral Reef Symp* 3:237 - 243.
- GOREAU, T.F. 1959. The ecology of Jamaican coral reefs 1. Species composition and zonation. *Ecology*. 40: 67-90.
- GOREAU, T.F. 1964. Mass expulsion of zooxanthellae from Jamaican reef communities after Hurricane Flora. *Science*. 145: 383-386.
- GOREAU, T.F.; GOREAU, N.I. e GOREAU, T.J. 1979. Corales y arrecifes coralinos. *Investigación y Ciencia* 37:48-60
- GOREAU, T.J. & MACFARLANE, A.H. 1990. Reduced growth rate of *Montastrea annularis* following the 1987-1988 coral bleaching event. *Coral Reefs*. 8: 211-215.
- GRIGG, R.W. & EPP, D. 1989. Critical depth for the survival of coral islands: effects on the Hawaiian archipelago. *Science*. 243: 638-641.
- HALLOCK, P. & SCHLAGER, W. 1986. Nutrient excess and the demise of coral reefs and carbonate platforms. *Palaios*. 1: 389-398.
- HARRIOT, V.J. 1985. Mortality rates of scleractinian corals before and during a mass bleaching event. *Marine Ecology Progress Series*. 21: 81-88.
- HARRISON, P.L. & WALLACE, C.C. 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. In: DUBINSKY, Z. ed. *Coral reefs, ecosystems of the world* 25. Amsterdam, Elsevier. p. 133-207.
- HATAI, S. 1937. The Palao Tropical Biological Station. *Palao Trop Biol Sta Stud*. 1:1-15.
- HIGHSMITH, R.H. 1980. Geographic patterns of coral bioerosion: a productivity hypothesis. *Journal Exploration Marine Biology Ecology*. 46: 177-196.

- HOEGH-GULDBERG, O. & SMITH, G.J. 1989. Light, salinity, and temperature and the population density, metabolism and export of zooxanthellae from *Stylophora pistillata* and *Seriatopora hystrix*. *Journal of Marine Biology Ecology*. 129: 279-303.
- HOFFMAN, J.S.; KEYS, D.; TITUS, J.G. 1983. *Projecting future sea level rise: methodology estimates to the year 2100, and research needs*. Strategic Studies Staff, US Environmental Protection Agency, Washington, DC.
- HOPLEY, D. & KINSEY, D.W. 1988. The effects of rapid short - term sea level rise on the Great Barrier Reef. In: PEARMAN, G.I. ed. *Green house, planning for climate change*. Brill, Leiden. P. 189-201.
- HOUGHTON, J.T.; JENKINS, G.J.; EPHRAUMS, J.J. eds. 1990. *Climate change, the IPCC scientific assessment*. Cambridge, Mass, p 365.
- HUDSON, J.H. 1981. Response of *Montastrea annularis* to environmental change in the Florida Keys. Proc 5th Int Coral Reef Symp 2:233-240. Tahiti. Polynesie Française. Juin.
- HUNTER, C.L. 1985. Assessment of clonal diversity and population structure of *Porites compressa* (Cnidaria, Scleractinia). Proc 5th Int Coral Reef Symp 6: 69 - 74. Tahiti. Polynesie Française. Juin
- INMET. 1988. *Gráficos de climatologia*. Instituto Nacional de Meteorologia. In: <http://www.inmet.gov.br/>
- IUCN Bull (1990) Hot news from the gulf. 21:9.
- JAAP, W.C. 1985. An epidemic zooxanthellae expulsion during 1983 in the Lower Florida Keys Coral Reefs: Hyperthermic Etiology. 1985. In: Proceed. 5th Inter.Coral Reef Symp. Tahiti.6:143-148.
- JABLONSKI, D. 1991. Extinctions: a paleontological perspective. *Science* 253:754 - 757.
- JACKSON, J.B.C.; CUBIT, J.D.; KELLER, B.D.; BATISTA, V.; BURNS, K.; CAFFEY, H.M.; CALDWELL, R.L.; GARRITY, S.D.; GETTER, C.D.; GONZALEZ, C.; GUZMAN, H.M.; KAUFMANN, K.W.; KNAP, A.H.; LEVINGS, S.C.; MARSHALL, M.J.; STEGER, R.S.; THOMPSON, R.C.; WEIL, E. 1989. Ecological effects of a major oil spill on Panamanian coastal marine communities. *Science*. 243: 37-44.
- JEANIKE, J. 1991. Mass extinction of European fungi. *Trends in Ecology and Evolution*. 6: 174-175.

- JERLOV, N.G. 1968. *Optical oceanography*. Amsterdam, Elsevier. p.194.
- JOHANNES, R.E. 1975. Pollution and degradation of coral reef communities. In: FERGUSON WOOD, E.J. & JOHANNES, R.E. eds. Tropical marine pollution. Elsevier. *Oceanogr Ser* 12: 13 - 51.
- JOKIEL, P.L. 1980. Solar ultraviolet radiation and coral reef epifauna. *Science*. 207: 1069-1071.
- JOKIEL, P.L. 1988. Is photoadaptation a critical process in the development, function and maintenance of reef communities? Proc 6th Int Coral Reef Symp 1:187 - 192. Tahiti. Polynesie Française. Juin
- JOKIEL, P.L. & COLES, S.L. 1990. Response of Hawaiian and other Indo Pacific reef corals to elevated temperature. *Coral Reefs*. 8: 155-162.
- JOKIEL, P.L. & YORK, R.H. 1982. Solar ultraviolet photobiology of the reef coral *Pocillopora damicornis* and symbiotic zooxanthellae. *Bolletín of Marine Science*. 32: 301-315.
- KLEPPEL, G.S.; DODGE, R.E.; REESE, C.J. 1989. Changes in pigmentation associated with the bleaching of stony corals. *Limnology Oceanographic*. 34: 1331-1335.
- KEER, R.A. 1988. The weather in the wake of El Niño. *Science*. 239: 883.
- KELMO, F.; LEÃO, Z.M.A.N.; DULTRA, L.X.C.; AGUIAR, D.C. & SANTA-ISABEL, L.M. 1997. Comunidades escleractínias da praia de guarajuba (Camaçari-Bahia): Estudos de quantificação e branqueamento. XI Encontro Nordeste de Zoologia. Fortaleza. Abril.
- KNOWLTON, N.; WEIL, E.; WEIGHT, L.A.; GUZMAN, H.M. 1992. Sibling species in *Montastrea annularis*, coral bleaching, and the coral climate record. *Science*. 255: 330-333.
- KOMAR, P.D. 1976. Beach processes and Sedimentation. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 429p.

- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia: com un studio de los climas de la tierra*. PÉREZ, P.R.H. (Trad.), Fondo de Cultura Economica, México-Buenos Aires, 478p.
- KRUSKALL, W.H. & WALLIS, W.A. 1952. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *J. Amer. Stat. Assoc.* 47:583-621.
- LABOREL, J.L. 1969. Madreporaires et hydrocoralliaires recifaux des côtes brésiliennes. Systematique, ecologie, repartition verticale et geographie. *An. Inst. Oceanogr. Paris*, 47 : 171-229.
- LEÃO, Z.M.A.N. & BRICHTA, A. 1996. In: BARBOSA, J.S.F. & DOMINGUEZ, J.M.L. (eds.), *Geologia da Bahia: texto explicativo para o mapa geológico ao milionésimo*. Salvador, SICM/SGM, 400p. ilustr.
- LEÃO, Z.M.A.N. & KIKUCHI, R.K.P. 1995. Recifes de coral associados à sedimentação com alto teor de siliciclásticos. In: SIMPÓSIO SOBRE PROCESSOS SEDIMENTARES E PROBLEMAS AMBIENTAIS NA ZONA COSTEIRA NORDESTE DO BRASIL, 1, Recife, 1995. *Anais...Recife*, UFPE/UFBA. P. 113-115.
- LEÃO, Z.M.A.N.; KIKUCHI, R.K.P.; MAIA, M.P.; LAGO, R.A.L. 1997. A catastrophic coral cover decline since 3000 years B.P., Northern Bahia, Brazil. In: INTERNATIONAL CORAL REEF SYMPOSIUM, 8, Panama, 1996. *Proceedings...Panama*, v.1, p.583-588.
- LEHNINGER, A.L. 1990. Princípios de bioquímica. Trad. W.R. Lodi e A.A. Simões. Ed. Sarvier. São Paulo. 725p.il.
- LESSER, M.P. & SHICK, J.M. 1989. Effects of irradiance and ultraviolet radiation on photoadaptation in the zooxanthellae of *Aiptasia pallida*: primary production, photoinhibition, and enzymic defenses against oxygen toxicity. *Marine Biology*. 102: 23-255.
- LESSER, M.P. & SHICK, J.M. 1990. Effects of visible and ultraviolet radiation on the ultrastructure of zooxanthellae (*Symbiodinium* sp.) in culture and *in situ*. *Cell Tissue Res* 261: 501-508.

- LESSIOS, H.A.; ROBERTSON, D.R.; CUBIT, J.D. 1984. Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science*. 226: 335-337.
- LOYA, Y. 1976. Recolonization of Red Sea corals affected by natural catastrophes and man-made perturbations. *Ecology*. 57: 278-289.
- LOYA, Y. & RINKEVICH, B. 1980. Effects of oil pollution on coral reef communities. *Marine Ecology Progress Series*. 3: 167-180.
- LYRIO, R.S. 1996. Modelo sistêmico integrado para a área de Proteção ambiental do litoral norte do Estado da Bahia. Salvador. 102p. (Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-graduação em Geologia, Instituto de Geociências da Universidade Federal da Bahia).
- MAC-CRACKEN, M. 1990. Energy and climate change. Lewis, Chelsea, Mich, p161.
- MANABE, S.; STOUFFER, R.J.; SPELMAN, M.J.; BRYAN, K. 1991. Transient responses of a coupled ocean-atmosphere model to gradual changes of atmospheric CO₂. Part I: Annual mean response. *Journal Climate* 4:785 - 818.
- MAYAL, E.M.; FERREIRA, V.P.; SIAL, A.N.; EXNER, M.A. 1996. Estudio del blanqueamiento de *Siderastrea stellata*, en el atolón "DE ROCAS"- Brasil, usando isótopos estables. Resúmenes del 8vo Simposio Internacional sobre arrecifes de coral. 24-29 de junio. Ciudad de Panamá. Panamá. Abstract: 126
- MITCHELL, J.F.B. 1988. Local effects of greenhouse gases. *Nature*. 332: 399-400.
- MOORE, H.B. 1972. Aspects of stress in the tropical marine environment. *Advances in Marine Biology*. 10: 217-269.
- MORAN, P.J. 1986. The *Acanthaster* Phenomenon. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 24: 379-480.
- MOYER, J.T.; EMERSON, W.K.; ROSS, M. 1982. Massive destruction of scleractinian corals by the muricid gastropod, *Drupella*, in Japan and the Philippines. *Nautilus*. 96: 69-82.

- NEUMANN, A.C. & MACINTYRE, I.G. 1985. Reef response to sea level rise: keep - up, catch - up or give - up. Proc 5th Int Coral Reef Symp 3: 105-110. Tahiti. Polynesie Française. Juin.
- NOLASCO, M.C. 1987. *Construções carbonáticas da costa norte do Estado da Bahia (Salvador à Subaúma)*. Salvador. 143p. (Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Geologia, Instituto de Geociências da Universidade Federal da Bahia).
- OLIVER, J. 1985. Recurrent seasonal bleaching and mortality of corals on the Great Barrier Reef. Proc 5th Int Coral Reef Symp. 4: 201-206. Tahiti. Polynesie Française. Juin.
- PARKER, D.E. & FOLLAND, C.K. 1991. Worldwide surface temperature trends since the mid-19th century. In: SCHLESINGER, M.E. ed. *Greenhouse-gas-induced climatic change: a critical appraisal of simulaions and observations*. Develop Atmos Sci 19. Amsterdam, Elsevier. p.173-193.
- PASTOROK, R.A. & BILYARD, G.R. 1985. Effects of sewage pollution on coral-reef communities. *Marine Ecology Progress Series*. 21: 175-189.
- PEARSON, R.G. 1981. Recovery and recolonization of coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*. 4: 105-122.
- PHILANDER, S.G. 1990. *El Niño , La Niña , and the Southern Oscillation*. New York, Academic Press. 293p.
- PIRAZZOLI, P.A. 1991. Word atlas of Holocene sea level changes. Elsevier Oceanogr Ser 58. Elsevier, Amsterdam, p 300.
- PORTER, J.W.; FITT, W.K.; SPERO, H.J.; ROGERS, C.S.; WHITE, M.W. 1989. Bleaching in reef corals: physiological and stable isotopic responses. National Acad Sci USA 86: 9342-9346.
- POTTS, D.C. 1984. Natural selection in experimental populations of reef-building corals (scleractinia). *Evolution*. 38: 1059-1078.
- POTTS, D.C. 1985. Sea-level fluctuations and speciation in Scleractinia. Proc 5th Int Coral Reef Symp 4: 127-132. Tahiti. Polynesie Française. Juin.

- POTTS, D.C. & GARTHWAITE, R.L. 1991. Evolution of reef-building corals during periods of rapid global change. In: Dudley EC (ed) *The unity of evolutionary biology*. Syst Evol Biol 1: 170-178.
- QUINN, W.H.; NEAL, V.T.; ANTUNEZ, D.E.; MAYOLO, S.E. 1987. El Niño occurrences over the past four and a half centuries. *J Geophys Res* 92: 14449-14461.
- RICKLEFS, R.E.; BUFFETAUT, E.; HALLAM, A.; HSU, K.; JABLONSKI, D.; KAUFFMAN, E.G.; LEGENDRE, S.; MARTIN, P.; MCLAREN, D.J.; MYERS, N.; TRAVERSE, A. 1990. Biotic systems and diversity-report of working group 4, Interlaken workshop for past global changes. *Palaeogeogr, Palaeoclimatol, Palaeoecol.* 82: 159-168.
- RISK, M.J.; MURILLO, M.M.; CORTES, J. 1980. Observaciones biológicas preliminares sobre el arrecife coralino en el Parque Nacional de Cahuita, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical.* 28: 361-382.
- ROBINSON, G. 1985. The influence of the 1982-83 El Niño on Galapagos marine life. In: ROBINSON, G. & DEL PINO, E.M. eds. *El Niño in the Galapagos Islands: the 1982-1983 event*. Fundacion Charles Darwin para las Islas Galapagos. Quito, Ecuador, p. 153-190.
- ROGERS, C.S. 1985. Degradation of Caribbean and western Atlantic coral reefs and decline of associated fisheries. *Proc 5th Int Coral Reef Symp* 6: 491-496.
- ROWAN, R. & POWERS, D.A. 1991a. A molecular genetic classification of zooxanthellae and the evolution of animal-algal symbiosis. *Science.* 251: 1348-1351.
- ROWAN, R. & POWERS, D.A. 1991b. Molecular genetic identification of symbiotic dinoflagellates (zooxanthellae). *Marine Ecology Progress Series.* 71: 65-73.
- SALM, R.V. 1990. IUCN Coastal Zone Management Project 9571, Sultanate of Oman, CZMP 4:F6
- SCHEIBLING, R.E. & STEPHENSON, R.L. 1984. Mass mortality of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinodermata: echinoidea) off Nova Scotia, Canada. *Marine Biology.* 78: 153-164.

- SCHOENBERG, D.A. & TRENCH, R.K. 1976. Specificity of symbiosis between marine cnidarians and zooxanthellae. In: G.O, MACKIE ed. *Coelenterate ecology and behavior*. Plenum, New York, p 423-432.
- SCHOENBERG, D.A. & TRENCH, R.K. 1980. Genetic variation in *Symbiodinium* (=Gyminodinium) *microadriaticum* Fredenthal, and specificity in its symbiosis with marine invertebrates. III. Specificity and infectivity of *Symbiodinium microadriaticum*. *Royal Soc Lond* 2078: 445-460.
- SCOTT, P.J.B.; RISK, M.J.; CARRIQUIRY, J.D. 1988. El Niño, bioerosion and the survival of east Pacific reefs. *Proc 6th Int Coral Reef Symp* 2: 517-520. Tahiti. Polynesie Française. Juin.
- SHEPPARD, C.R.C. & SALM, R.V. 1988. Reef and coral communities of Oman, with a description of a new coral species (Order Scleractinia, genus *Acanthaster*). *Journal Nat Hist* 22: 263-279.
- SIEBECK, O. 1981. Photoreactivation and depth-dependent UV tolerance in reef coral in the Great Barrier Reef/Australia. *Naturwissenschaften*. 68: 426-428.
- SIEBECK, O. 1988. Experimental investigation of UV tolerance in hermatypic corals (Scleractinia). *Marine Ecology Progress Series* 43: 95-103.
- SINDERMANN, C.J. 1988. *Epizootic ulcerative syndromes in coastal/estuarine fish*. NOAA Tech Memo, NMFS-NEC-54, Northeast Fisheries Center, Woods Hole, Mass, 37 p.
- SINGER, S.F. 1989. *Global climate change: human and natural influences*. New York, Paragon House. 424p.
- SMITH, B.L. & POTTS, D.C. 1987. Clonal and solitary anemones (*Anthopleura*) of western North America: population genetics and systematics. *Marine Biology*. 94: 537-546.
- SMITH, R.C. & CALKINS, J. 1976. The use of the Robertson meter to measure the penetration of solar middle-ultraviolet radiation (UVB) into natural waters. *Limnology Oceanographic*. 21: 746-749.
- SMITH, S.V.; KIMMERER, W.J.; LAWS, E.A.; BROCK, R.C.; WALSH, T.W. 1981. Kaneohe Bay sewage diversion experiment: perspectives on ecosystem responses to nutritional perturbation. *Pacific Science*. 35: 279-395.

- SOMERS, L.H. 1972. Research Diver's manual. Rev and Exp edn Sea Grant Tech Rpt 16, Univ Michigan. ?p.
- SOONG, K. 1990. *Reproduction of colonial reef corals: individuality of coral colonies and colony size related characteres*. PhD Dissertation, University of Texas, Austin, TX, p 137.
- SOROKIN, Y.U.L. 1990. Plankton in the reef ecosystems. In: DUBINSKY, Z. (ed). *Coral reefs, ecosystems of the world 25*. Amsterdam, Elsevier. p.291-327.
- SOURNIA, A. 1976. Abondance du Phytoplankton et absence de récifs coralliens sur les cotes des iles Marquises. *CR Acad Sci Ser D*. 282: 553-555.
- STODDART, D.R. 1969. Ecology and morphology of recent coral reefs. *Biol Rev Cambridge Phil Soc*. 44: 433-498.
- STODDART, J.A. 1984. Genetical structure within populations of the coral *Pocillopora damicornis*. *Marine Biology*, 81: 19-30.
- STODDART, J.A.; BABCOCK, R.C.; HEYWARD, A.J. 1988. Self-fertilization and maternal enzymes in the planulae of the coral *Goniastrea favulus*. *Marine Biology*, 99: 489-494.
- STOUFFER, R.J.; MANABE, S.; BRYAN, K. 1991. Climatic response to a gradual increase of atmospheric carbon dioxide. In: SCHLESINGER, M.E. ed. *Greenhouse-gas-induced climatic change: a critical appraisal of simulations and observations*. Develop Atmos Sci 19. Amsterdam, Elsevier. p. 129-136.
- SZMANT, A.M. & GASSMAN, N.J. 1990. The effects of prolonged "bleaching" on the tissue biomass and reproduction of the coral *Montastraea annularis*. *Coral Reef*, 8: 217-224.
- THOMPSON, J.B. & NEWTON, C.R. 1988. Late Devonian mass extinction:episodic climatic cooling or warming? *Devonian Syst* 3: 29-34.
- TOMASCIK, T. & SANDER, F. 1985. Effects of eutrophication on reef-building corals. I. Growth rate of the reef-building coral *Montastrea annularis*. *Marine Biology*, 87: 143-155.

- TOMASCIK, T. & SANDER, F. 1987. Effects of eutrophication on reef-building coral *Porites porites*. *Marine Biology*, 94: 77-94.
- TONGUTHAI, K. 1985. A preliminary account of ulcerative fish diseases in the Indo-Pacific region. FAO, Reg Off Asia and Pacific, Bangkok, DOC. FAO/TCP/RAS/4508, p 39.
- TRENCH, R.K. 1971. The physiology and biochemistry of zooxanthellae symbiotic with marine coelenterates II. Liberation of fixed ¹⁴C by zooxanthellae in vitro. *Royal Soc Lond B* 177: 237-250.
- TRENCH, R.K. 1992. Microalgal invertebrate symbiosis, current trends. In: LEDERBERG, J. ed. *Encyclopedia of microbiology*. Vol 3. New York, Academic Press. p. 2127-2146.
- TSONIS, A.A. & ELSNER, J.B. 1989. Testing the global warming hypothesis. *Geophysics Research Letters*, 16: 795-797.
- UNEP-FAO. 1985. Directory of marine environmental centres in Caribbean. UNEP regional seas directories and bibliographies, 2nd edn FAO, Rome, p 214.
- UNEP/IUCN 1988. Coral reefs of the world, vols 1-3. In: Wells SM, Jenkins MD (eds) UNEP regional seas directories and bibliographies. IUCN, Gland, Switzerland, Cambridge, UK/UNEP, Nairobi, Kenya.
- VERNBERG, W.B. & VERNBERG, F.J. 1972. *Environmental physiology of marine animals*. New York, Springer-Verlag. 346p.
- VERON, J.E.N. 1995. Coral in Space & Time: The biogeography & evolution of the Scleratina. Cornell University Press. New York. 321p.il.
- VERON, J.E.N. & KELLEY, R. 1988. Species stability in reef corals of Papua New Guinea and the Indo Pacific. *Assoc Aust Paleotol Mem*, 6:1-69.
- VERON, J.E.N., ODORICO, D.M., CHEN, C.A.; MILLER, D.J. 1996. Reassessing evolutionary relationships of scleractinian corals. *Coral reefs*, 15:1-9.

- WARE, J.R.; FAUTIN, D.G. e BUDDEMEIER, R.W. 1996. Patterns of coral bleaching: modeling the adaptive bleaching hypothesis. *Ecol. Mod.* 84:199-214.
- WELLS, J.W. 1956. Scleractinia. In Moore, R.C. (ed) *Treatise on Invertebrate Paleontology. Coelenterata*. Geological society of America and University of Kansas Press:328-440p.
- WIGLEY, T.M.L. & RAPER, S.C.B. 1992. Implications for climate and sea level of revised IPCC emissions scenarios. *Nature*. 357: 293-300.
- WILKERSON, F.P.; KOBAYASHI, D.; MUSCATINE, L. 1988. Mitotic index and size of symbiotic algae in Caribbean reef corals. *Coral Reefs*, 7: 29-36.
- WILLIAMS, E.H. Jr. & BUNKLEY-WILLIAMS, L. 1990. The world-wide coral reef bleaching cycle and related sources of coral mortality. *Atoll Res Bull* 335: 1-71.
- WORREST, R.C. 1982. Review of literature concerning the impact of UV-B radiation upon marine organisms. In: CALKINS, J. ed. *The role of solar ultraviolet radiation in marine ecosystems*. New York, Plenum. p. 429-457.
- YAMAGUSHI, M. 1975. Sea level fluctuations and mass mortalities of reef animals in Guam, Mariana Islands. *Micronesica*, 11: 227-243.
- YONGE, C.M. 1930. *A year on the Great Barrier Reef*. London, New York, Putnam. 246 p.
- YONGE, C.M. & NICHOLLS, A.G. 1931. Studies on the physiology of corals. IV. The structure, distribution and physiology of the zooxanthellae. *Sci Rep Gr Barrier Reef Exped* 1928-29 1: 135-176.

ANEXOS

