



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA - UFBA

Programa de Pós-Graduação em Ecologia: Teoria, Aplicação e Valores
Mestrado em Ecologia

VERENA HENSCHEN MEIRA

**ONDA DE CALOR ALTERA MUDANÇA DE FASE EM
RECIFE DE CORAL**

Salvador, fevereiro de 2020

VERENA HENSCHEN MEIRA

**ONDA DE CALOR ALTERA MUDANÇA DE FASE EM
RECIFE DE CORAL**

Dissertação apresentada ao Programa
de Pós-Graduação em Ecologia:
Teoria, Aplicação e valores, como parte dos
requisitos exigidos para obtenção
do título de Mestre em
Ecologia.

Orientador: Dr. Igor Cristino Silva Cruz

Co-orientador: Dr. Francisco Carlos Rocha de Barros Júnior

Salvador, fevereiro de 2020

“Estamos vivos porque o oceano existe.”

(Sylvia Earle)

Dedico este trabalho aos recifes de corais e a todos que, de alguma forma, trabalham em prol da conservação da vida nos oceanos.

Agradecimentos

Agradeço à minha família pelo apoio incondicional durante este período da minha vida. Agradeço a meus pais, Yvonne e Rômulo, pelo incentivo, pelo amor e acolhimento a cada passo da minha caminhada. Sou muito agradecida ao meu irmão Antônio pelo carinho, pelas conversas engrandecedoras e trocas de experiências na vida e na ciência, além de agradecer, é claro, pela imensa ajuda na confecção do gráfico adaptado da NOAA. Agradeço ao meu namorado Marcos pelo carinho, pelo apoio, pelas meditações e pelas crises de riso que tornaram mais leve a reta final do mestrado. Agradeço à Ciça pela comida maravilhosa para que eu pudesse ter bastante energia para a conclusão deste trabalho. Agradeço à Joseni pelo apoio logístico e pela construção de alguns materiais que foram indispensáveis para a realização do trabalho de campo. Muito obrigada, família e agregados, pelo carinho!

Agradeço à UFBA, ao Instituto de Biologia e, em especial, ao Instituto de Geociências que se tornaram a minha segunda casa nos últimos dois anos. Agradeço aos professores da Pós-Graduação em Ecologia pelos ensinamentos, pelas trocas, vivências e pelo aprendizado.

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de pesquisa concedida para este mestrado.

Agradeço ao meu orientador, Dr. Igor Cruz, pela oportunidade, pelo aprendizado e pela paciência com minhas dificuldades. Agradeço ao meu co-orientador, Dr. Francisco Barros pelas ótimas sugestões e observações importantes feitas ao meu trabalho. Muito obrigada pela oportunidade de trabalhar com vocês!

Por fim, agradeço à José de Anchieta pelos conselhos estatísticos, pelo apoio moral e pela ajuda inestimável durante a reta final do mestrado. Agradeço à Jorge Galvão e Cezar

Falcão pelo apoio logístico com relação aos mergulhos realizados para a coleta de dados. Agradeço à Natália Menezes e à Sabrina pela ajuda, apoio moral e pela companhia durante os mergulhos. Agradeço aos oceanos, à Baía de Todos os Santos, aos recifes de coral e à natureza pela oportunidade de, não só apreciar sua beleza, como também de trabalhar para proteger o que ainda resta de toda a sua grandiosa e misteriosa existência.

ÍNDICE

TEXTO DE DIVULGAÇÃO	18
1. INTRODUÇÃO	23
2. MATERIAIS E MÉTODOS	26
2.1 Área de estudo	26
2.2 Coleta de dados	28
2.3 Análise de dados	29
2.3.1 Branqueamento e cobertura dos organismos	29
2.3.2 Estrutura da comunidade	31
3. RESULTADOS	32
3.1 Variação de longo prazo	32
3.1.1 Branqueamento de corais e <i>P. cf. variabilis</i>	32
3.1.2 Cobertura de corais, zoantídeos, <i>P. cf. variabilis</i> e <i>P. caribaeorum</i>	34
3.2 Teste de precedência	38
3.2.1 Cobertura de corais e zoantídeos entre 2017 e 2019	38
3.3 Estrutura da comunidade	40
4. DISCUSSÃO	42
5. AGRADECIMENTOS	46
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	46

ÍNDICE DAS FIGURAS

Figura 1: Gráfico adaptado da National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) mostrando a série temporal de 34 anos de monitoramento de branqueamento na Baía de Todos os Santos.....	27
---	----

Figura 2: Mapa da Baía de Todos os Santos com a localização dos recifes amostrados neste trabalho. Recifes normais são representados com o círculo vazado e os em mudança de fase são representados com círculos preenchidos.....	28
Figura 3: Comparação entre recifes normais e em mudança de fase para proporção de branqueamento de corais (a) e <i>Palythoa cf. variabilis</i> (b). Cada linha representa um recife, os nós representam as médias de cada recife para o ano específico e as barras mostram o erro padrão.....	34
Figura 4: Comparação entre recifes normais e em mudança de fase para a proporção de cobertura de coral (a), cobertura de zoantídeo (b). Cada linha representa um recife, os nós representam as médias de cada recife para o ano específico e as barras mostram o erro padrão.....	36
Figura 5: Comparação entre recifes normais e em mudança de fase para a proporção de cobertura de <i>Palythoa cf. variabilis</i> (a), cobertura de <i>Palythoa caribaeorum</i> (b). Cada linha representa um recife, os nós representam as médias de cada recife para o ano específico e as barras mostram o erro padrão.....	37
Figura 6: Comparação entre recifes normais e em mudança de fase para a proporção de cobertura de corais (a) e de zoantídeos (b) com dados de 2017, maio e outubro de 2019. Cada linha representa um recife, os nós representam as médias de cada recife para o ano específico e as barras mostram o erro padrão.....	39
Figura 7: Resultado da Análise de Coordenadas Principais (PCO). Cada símbolo representa um recife amostrado, símbolos preenchidos são recifes em mudança de fase e os vazados são recifes normais. Cada número representa um período no tempo no qual cada recife foi amostrado. O 3 corresponde ao ano de 2003, 07 ao ano de 2007, 11 corresponde ao ano de 2011.....	42

ÍNDICE DAS TABELAS

Tabela 1: Resultados das ANOVAs realizadas para branqueamento de coral e de <i>Palythoa cf. variabilis</i> , cobertura de coral, zoantídeo, <i>P. cf. variabilis</i> e <i>Palythoa caribaeorum</i> com os dados coletados em 2003, 2007, 2011, maio de 2019 e outubro de

2019. Os números destacados em negrito foram os valores significativos de p para um alfa corrigido de $\alpha = 0,0083$ para o grupo de ANOVAs “variação de longo prazo”.....33

Tabela 2: Valores de p do teste post-hoc de Tukey para a comparação entre períodos consecutivos para cada ANOVA para cada variável. Os números de 1 a 6 indicam os recifes e colunas sombreadas indicam recifes em mudança de fase. As linhas sombreadas mais claras destacam o período entre 2011 e maio de 2019. Os números da tabela são valores de p e os valores significativos foram destacados em negrito para um alfa corrigido de $\alpha = 0,0083$ para o grupo de ANOVAs “variação de longo prazo”.....35

Tabela 3: Resultados das ANOVAs realizadas com os dados dos foto quadrados feitos em 2017 e dos dados sorteados de maio e outubro de 2019. Os números destacados em negrito foram os valores significativos de p para um alfa corrigido de $\alpha = 0,025$ para o grupo de ANOVAs “teste de precedência de efeito”.....38

Tabela 4: Valores de p do teste post-hoc de Tukey para a comparação entre períodos consecutivos (2017 – maio 2019; maio – outubro 2019) para a ANOVA referente à cobertura de zoantídeos. Os números de 1 a 6 indicam os recifes e colunas sombreadas indicam recifes em mudança de fase. Os números destacados em negrito foram os valores significativos de p para um alfa corrigido de $\alpha = 0,025$ para o grupo de ANOVAs “teste de precedência de efeito”.....40

Tabela 5: Resultados da PERMANOVA realizada com dados de 2003, 2007, 2011, 2017, maio e outubro de 2019. Valores de p estão realçados em negrito. Consideramos o valor de p corrigido com o teste de Monte Carlo- p(MC).....40

Tabela 6: Resultados da PERMANOVA par a par comparando pares do termo Tempo dentro de cada nível (mudança de fase e normal) do fator Condição. As linhas sombreadas mostram os períodos que levamos em consideração (períodos consecutivos). O período em negrito (2017, maio 2019) indica o momento no tempo em que a estrutura da comunidade em mudança de fase foi alterada significativamente ($p(\text{MC}) = 0,003$). Não

há valores significativos de $p(MC)$ para as comparações entre períodos anteriores nem no período posterior.....41

ONDA DE CALOR ALTERA MUDANÇA DE FASE EM RECIFE DE CORAL**Verena Henschen Meira**

A mudança de fase é um fenômeno caracterizado pela alteração repentina na estrutura de uma comunidade em resposta a um distúrbio que foi capaz de quebrar a resistência do sistema. É um assunto que vem preocupando os cientistas desde a década de 1960 e já foram identificadas mudanças de fase em diversos ecossistemas, principalmente em resposta à impactos antrópicos. Este fenômeno causa diminuição da biodiversidade e altera o funcionamento dos ecossistemas, trazendo consequências negativas para a provisão de serviços ecossistêmicos dos quais a humanidade necessita. Nos últimos anos, figurando como um dos principais e mais abrangentes impactos antrópicos estão as mudanças climáticas, que têm tornado mais frequente a ocorrência de ondas de calor, resultando no aquecimento das águas superficiais dos oceanos. O aumento da temperatura da água do mar está diretamente relacionado à eventos de branqueamento em massa de corais, fenômeno apontado como o principal causador de degradação de recifes de coral em escala global. O branqueamento é um dos impactos capazes de desencadear mudanças de fase nestes ecossistemas, que são caracterizadas por uma diminuição abrupta da cobertura de corais construtores de recifes e um aumento simultâneo na dominância de organismos não construtores, como algas, corais moles e esponjas.

Durante uma forte onda de calor ocorrida no início de 2019, os recifes de corais da Baía de Todos os Santos (BTS) foram atingidos pelo fenômeno de branqueamento mais intenso já registrado para a região. Apesar de todos os impactos aos quais essa baía está

sujeita, ela ainda apresenta uma elevada cobertura de corais construtores de recifes e grande biodiversidade marinha associada, oferecendo importantes serviços ecossistêmicos para a região como o turismo e a pesca. Diante da importância da BTS e da magnitude deste evento de branqueamento de corais, o objetivo deste trabalho foi investigar como os recifes em diferentes condições (recifes normais e em mudança de fase para a dominância do zoantídeo *Palythoa cf. variabilis*) reagiriam a este impacto em termos de estrutura da comunidade. Para isso, nós filmamos os recifes em dois momentos em 2019 e analisamos as imagens com um software específico, obtendo assim dados sobre a comunidade dos recifes, incluindo a cobertura de corais e do zoantídeo. Para uma investigação mais completa, utilizamos dados dos mesmos recifes coletados em anos anteriores, a partir de 2003.

Nossos resultados mostraram que os zoantídeos nos recifes em mudança de fase sofreram mais com o branqueamento do que os corais em recifes normais. Observamos que a cobertura de zoantídeos foi bastante reduzida após o branqueamento de 2019, enquanto a cobertura de corais, apesar de já apresentar uma tendência de redução anterior a 2019, não foi influenciada por este impacto. Constatamos também que a estrutura da comunidade dos recifes em mudança de fase sofreu uma alteração significativa após a anomalia térmica recente, aproximando-se da configuração da comunidade dos recifes normais, que não apresentaram nenhuma variação importante em sua estrutura no mesmo período. Assim, concluímos que a resistência da comunidade dos recifes em mudança de fase foi quebrada. Embora nossos resultados indiquem uma possível reversão da mudança de fase, não podemos prever o futuro destes recifes baseados neste trabalho, seria necessário mais tempo de monitoramento para que pudéssemos vislumbrar alguma tendência real de recuperação. No entanto, este trabalho traz uma perspectiva importante e pouco explorada sobre o problema ao analisar o comportamento de sistemas fora de sua

condição normal diante de um impacto. A compreensão de como comunidades e ecossistemas em mudança de fase reagem à impactos pontuais, como ondas de calor, pode ajudar na compreensão da estabilidade destes sistemas, além de auxiliar na criação de planos de manejo e projetos de restauração dos recifes de corais da BTS.

ONDA DE CALOR ALTERA MUDANÇA DE FASE EM RECIFE DE CORAL

Verena Henschen Meira^{1,2*}, Francisco C. R. de Barros Jr.³, Igor C. S. Cruz^{1,2}

¹Laboratório de Oceanografia Biológica (LOB), Instituto de Geociências da Universidade Federal da Bahia, Rua Barão de Jeremoabo, s/n, Campus de Ondina, CEP 40170-115, Salvador, Bahia, Brasil

²Programa de Pós-Graduação em Ecologia: Teoria, Aplicação e valores - PPG ECOBIO – Universidade federal da Bahia, Rua Barão de Jeremoabo, 147, Ondina, CEP 40170-290, Salvador, BA, Brasil

³Laboratório de Ecologia Bentônica (LEB), Centro Interdisciplinar de Energia e Ambiente (CIENAM), Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia, Rua Barão de Jeremoabo, Campus de Ondina, CEP 40170-290 Salvador, Bahia, Brasil

E-mails: verenahm@gmail.com, igorcruz@gmail.com, franciscobarros.ufba@gmail.com

*Autor para correspondência

RESUMO

A mudança de fase é caracterizada por uma alteração abrupta na estrutura de uma comunidade em resposta a um distúrbio que seja capaz de romper a resistência do sistema, deslocando-o de sua variação natural. Este fenômeno foi reconhecido em diversos ecossistemas e, com frequência, os cientistas apontam as atividades humanas como causadoras da mudança de fase. Contudo, as reações das comunidades em mudança de fase à distúrbios antrópicos vêm sendo negligenciadas pela comunidade acadêmica. Nas últimas décadas, ondas de calor resultantes das mudanças climáticas têm se tornado cada vez mais frequentes e intensas, afetando especialmente os recifes de coral. Como resultado, eventos de branqueamento em massa de corais estão se tornando cada vez mais recorrentes, sendo reconhecidos como a principal causa do declínio das populações de corais nos ecossistemas recifais em escala global. Em 2019, uma onda de calor sem precedentes atingiu os recifes de coral da Baía de Todos os Santos (BTS) causando branqueamento em massa de corais, em recifes normais e em mudança de fase, numa intensidade nunca registrada em uma série histórica de 34 anos. Nós analisamos os efeitos desta anomalia térmica sobre a resistência dos recifes da BTS em mudança de fase para a dominância do zoantídeo *Palythoa cf. variabilis*.

Utilizando dados de cobertura bentônica de 2003, 2007, 2011, 2017 e 2019, analisamos 6 recifes da BTS: 3 normais e 3 em mudança de fase. Para cada recife, estimamos a cobertura de corais, de zoantídeos, de *P. cf. variabilis* e de *Palythoa caribaeorum* e o branqueamento de corais e de *P. cf. variabilis*. Houve redução na cobertura de corais em recifes normais no período anterior à anomalia térmica de 2019, porém, não houve variação significativa após a onda de calor e a estrutura da comunidade destes recifes não foi alterada. Nos recifes em mudança de fase, a cobertura de zoantídeos não se alterou significativamente no período anterior ao evento de 2019, porém, após este evento, houve redução na cobertura destes organismos nestes recifes. Nosso trabalho revelou que a resistência da comunidade em mudança de fase foi quebrada e sua estrutura foi alterada, indicando que os recifes nesta condição foram mais suscetíveis ao distúrbio do branqueamento do que os recifes normais.

*Autor correspondente: Tel: (71) 3369-4433
e-mail: verenahm@gmail.com (V. Meira)

Palavras-chave: Mudança de regime, Resiliência, Estabilidade, Estado Alternativo.

ABSTRACT

Phase shifts are characterized by an abrupt change in the structure of a community in response to a disturbance that can break the resistance of the system, displacing it from its natural variation. This phenomenon has been recognized in several ecosystems and scientists often point to human activities as causing phase shifts. However, the reactions of phase shifted communities to anthropogenic impacts have been neglected by the academic community. In the last few decades, heat waves resulting from climate change have become more frequent and intense, especially affecting coral reefs. As a result, mass coral bleaching events are becoming recurrent, being recognized as the main cause of the decline in coral populations in reef ecosystems on a global scale. In 2019, an unprecedented heat wave hit the Brazilian coral reefs causing massive coral

bleaching in normal and phase-shifted reefs of Todos os Santos Bay (TSB), at an intensity never recorded in a 34-year historical series. We analyzed the effects of this event on the resistance of TSB phase shifted reefs to the dominance of the zoanthid *Palythoa* cf. *variabilis*. Using benthic coverage data from 2003, 2007, 2011, 2017 and 2019, we analyzed 6 TSB reefs: 3 normal and 3 phase shifted. We estimated the coverage of corals, zoanthids, *P. cf. variabilis* and *Palythoa caribaeorum* and the bleaching of corals and *P. cf. variabilis* of each reef. There was a reduction in coral coverage in normal reefs before the 2019 mass bleaching, however, there was no significant coral cover variation after the event and the structure of normal reefs communities didn't change. In phase shifted reefs the coverage of zoanthids did not change significantly before the 2019 event, however, after the mass bleaching, there was a significant reduction in the coverage of these organisms. Here we revealed that the resistance of the phase shifted community was indeed broken, and its structure was altered, indicating that reefs in this condition were more susceptible to bleaching disturbance than normal reefs.

Keywords: Regime shift, Resilience, Stability, Alternative State.

1. INTRODUÇÃO

A mudança de fase, também conhecida como mudança de regime (Petraitis & Dudgeon 2004), está entre as consequências mais graves da degradação ambiental (Folke et al. 2004) e vem preocupando os cientistas desde a década de 1960 (Lewontin 1969). Este fenômeno é desencadeado quando um distúrbio, pontual ou crônico, é mais intenso do que resistência da comunidade (*i.e.*, capacidade de absorver o impacto mantendo-se dentro dos limites de sua variação natural *c.f.* Dudgeon et al. 2010). Quando o impacto quebra a resistência da comunidade, há uma mudança abrupta em sua estrutura, que se desloca de sua variação natural (Scheffer & Carpenter 2003). A partir desta ruptura, a estrutura da comunidade pode se alterar para um estado alternativo estável, ou, quando

ainda resiliente, pode se recuperar após a interrupção do distúrbio (Connell & Sousa 1983, Dudgeon et al. 2010). Este fenômeno já foi reconhecido em diversos ecossistemas, como florestas de algas (Estes et al. 1998), costões rochosos (Petraitis et al. 2009), recifes de coral (Done 1992; Hughes 1994), florestas tropicais (Hirota et al. 2011), pradarias (Wang & Eltahir 2000), bosques (Dublin et al. 1990) e lagos (Estes et al. 2011; Scheffer et al. 2001). A nova configuração da comunidade após a incidência do distúrbio é chamada de mudança de fase (Done 1992, Dudgeon et al. 2010). Em recifes de corais esta mudança é caracterizada por uma diminuição abrupta da abundância ou cobertura de corais construtores de recifes com um aumento simultâneo na dominância de organismos não construtores, como algas, corais moles e esponjas (Cruz et al. 2015a; Norström et al. 2009).

Com frequência, as atividades humanas são identificadas como causadoras da degradação ambiental que desencadeia o fenômeno de mudança de fase nos ecossistemas (Estes et al. 2011; Nyström et al. 2000; Pandolfi et al. 2003). As mudanças climáticas estão entre as principais e mais abrangentes causas da degradação ambiental no antropoceno (Hoegh-Guldberg 1999; Hughes et al. 2018a; Walther et al. 2002). Neste contexto, a ocorrência de ondas de calor extremo nos oceanos tem se tornado cada vez mais frequente e intensa nas últimas décadas, afetando diversos ecossistemas marinhos, principalmente os recifes de coral (Heron et al. 2016; Hughes et al. 2018b; Skirving et al. 2019). Eventos de branqueamento em massa de corais ocorrem como resultado do aumento anômalo da temperatura dos oceanos e são reconhecidos como a principal causa do declínio das populações de corais nos ecossistemas recifais em escala global (Hughes et al. 2019; Spalding & Brown 2015; Wilkinson 2008).

O branqueamento ocorre quando a relação simbiótica entre o coral e as microalgas que vivem em seus tecidos, as zooxantelas, é rompida em resposta a estresses ambientais

(Jaap 1979, Jokiel & Coles 1990). O coral branqueado pode morrer de inanição sem os carboidratos produzidos pelas microalgas, porém, é mais comum que a mortalidade dos corais ocorra devido a infecções e doenças subsequentes (Miller et al. 2009, Eakin et al. 2010). Eventos de branqueamento aumentam a suscetibilidade dos corais a estressores secundários que podem induzir a mortalidade e mudar a composição da comunidade recifal, eventualmente levando o ecossistema ao colapso (Hoegh-Guldberg et al. 2007; Hughes et al. 2019; Scheffer & Carpenter 2003). O branqueamento de corais está entre os gatilhos que levam à mudança de fase em ecossistemas recifais, que também incluem furacões, surtos de doenças, pesca com uso de explosivos, entre outros distúrbios (Bellwood et al. 2004; Nyström et al. 2000).

O aumento da temperatura dos oceanos causado pelas ondas de calor não atinge apenas os corais construtores de recifes, podendo causar branqueamento em outros organismos zooxantelados (Fromont & Garson 1999; Kemp et al. 2006; Marlow et al. 2018; Prada et al. 2010). Em recifes degradados, organismos zooxantelados não construtores de recifes podem se tornar dominantes como, por exemplo, a mudança de fase para a dominância de octocorais na Flórida (Davis 1982), de anêmonas em Taiwan (Chen & Dai 2004), de esponjas no mar do Caribe (Bell et al. 2013), de coralinomorfa no oceano Pacífico (Work et al. 2008), do zoantídeo *Palythoa tuberculosa* no Japão (Yang et al. 2013) e do zoantídeo *Palythoa* cf. *variabilis* na Baía de Todos os Santos (BTS) no nordeste do Brasil (Cruz et al. 2015a). Recifes dominados por corais construtores (*i.e.*, normais) e aqueles dominados por corais moles (*i.e.*, em mudança de fase) sofrem os impactos do branqueamento, nenhum deles é imune, embora possivelmente venham a apresentar respostas diferentes a este tipo de estresse.

No início do ano de 2019 uma anomalia térmica de forte intensidade e longa duração atingiu os oceanos do Atlântico Sul (Banha et al. 2019),

afetando os recifes de coral da BTS com um branqueamento em massa nunca registrado em uma série histórica de 34 anos para esta baía (https://coralreefwatch.noaa.gov/vs/timeseries/brazil.php#todos_os_santos, Fig. 1). Considerando que a BTS abriga recifes em condições normais e em mudança de fase, nosso objetivo foi compreender como cada comunidade recifal reagiria a este impacto. Para isso (i) verificamos como a onda de calor atingiu os recifes em condições normais e em mudança de fase em termos de branqueamento e cobertura de corais e de *Palythoa cf. variabilis*, cobertura de zoantídeos e em termos de estrutura da comunidade; e (ii) verificamos, em ambas as condições, se houve mudança significativa na estrutura da comunidade, indicando quebra de sua resistência.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O trabalho de campo foi realizado na Baía de Todos os Santos (BTS) (13° 00 '12 "S; 38° 31' 58" W), situada na costa nordeste do Brasil (Fig. 2). Com uma área de aproximadamente 1.235 km² de águas rasas (10-100m de profundidade) abrigadas e quentes (temperaturas $\approx 27^{\circ}\text{C}$, Cirano & Lessa 2007), a BTS apresenta condições ideais para o desenvolvimento de recifes de coral (Dutra et al. 2006). Os recifes em condições normais desta baía apresentam cobertura média do zoantídeo *Palythoa cf. variabilis* de menos de $0,1\% \pm 0,05$ (DP), enquanto esta média passa para $61\% \pm 22,4$ nos recifes em mudança de fase (Cruz et al. 2015a). A média da cobertura de corais nos recifes normais é de $23,3\% \pm 7,9$ (DP), enquanto nos recifes em mudança de fase esta média cai para $1,5\% \pm 0,8$ (Cruz et al. 2015a). A BTS sofre impactos ambientais locais como pesca com uso de explosivos, poluição industrial, ocupação urbana desordenada, despejo de esgoto

e sobrepesca (Dutra & Haworth 2008). Devido a estes múltiplos distúrbios, até o momento não foi possível identificar o gatilho da mudança de fase nos recifes desta baía.

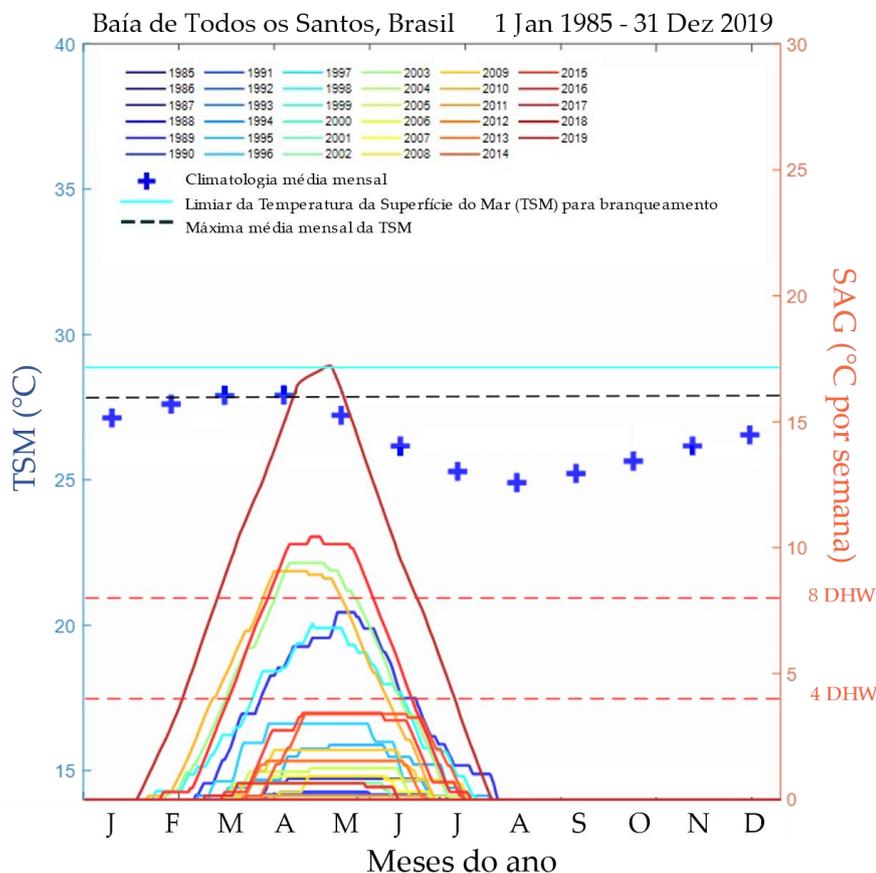


Fig. 1. Gráfico adaptado da National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) mostrando a série temporal de 34 anos de monitoramento de branqueamento na BTS. O eixo y, em azul, traz informações da temperatura média da superfície do mar (TSM). As cruzes em azul representam a climatologia média mensal da TSM para a BTS, cada cruz representa a média geral da TSM em 34 anos para cada mês. A linha sólida em azul claro representa a temperatura limite para que comece a ocorrer branqueamento de corais, esta temperatura é 1°C acima da máxima média mensal da TSM, que é a maior temperatura da climatologia mensal da TSM e está representada pela linha pontilhada preta. O eixo da direita, em cor de laranja, representa os valores da Semana de Aquecimento em Graus (SAG), termo adaptado livremente do inglês Degree Heating Week (DHW) que no gráfico estão representadas pelas linhas coloridas em que cada cor representa um ano. As semanas de aquecimento em graus (DHWs) são uma métrica usada pelo programa Coral Reef Watch da NOAA para monitorar o risco de branqueamento de corais no planeta. Este risco é determinado tanto pelo tamanho da anomalia térmica quanto pela sua duração (isto é, até que ponto a temperatura está acima do limiar de branqueamento e por quanto tempo permaneceu acima desse limiar). Uma DHW é equivalente a uma semana de temperaturas na superfície do mar um grau Celsius acima do máximo esperado no verão e a NOAA observa o limite mínimo e o máximo de DHW para classificação do risco de branqueamento e mortalidade de corais (no gráfico estes limites estão representados pelas linhas pontilhadas em cor de laranja). No 4 DHW, as condições se tornam estressantes para os corais, e os eventos de branqueamento são prováveis. Acima de 8 DHW, é provável que o estresse intenso cause branqueamento em massa e possivelmente a mortalidade dos corais. Nota-se que o ano de 2019, representado pela linha vermelha no tom mais escuro, destaca-se visivelmente dos demais.

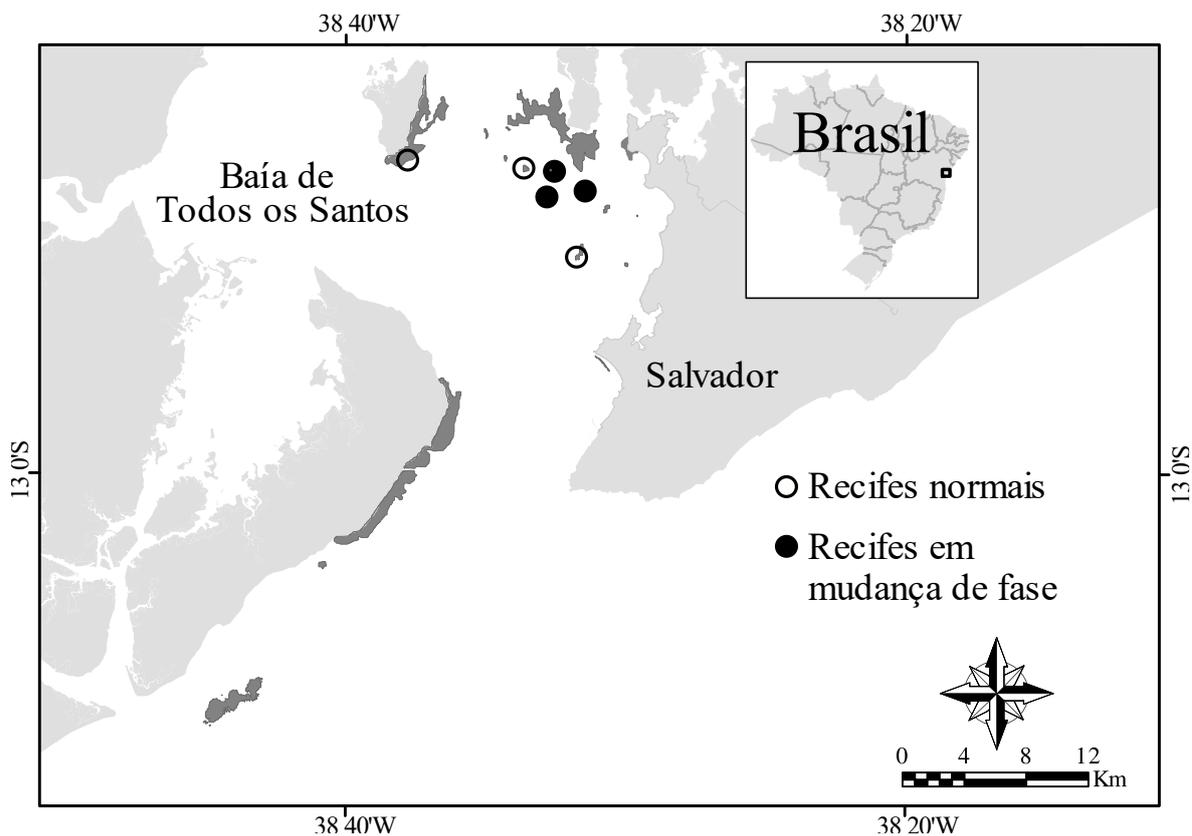


Fig. 2. Mapa da Baía de Todos os Santos com a localização dos recifes amostrados neste trabalho. Recifes normais são representados com círculos vazados e recifes em mudança de fase são representados com círculos preenchidos.

2.2 Coleta de dados

Coletamos dados das comunidades de 6 recifes da BTS (3 em condição normal e 3 em mudança de fase, numerados de 1 a 6) em maio e em outubro de 2019 (Fig. 2). Os mesmos recifes foram amostrados da mesma forma em 2003, 2007 e 2011. Utilizando a técnica de vídeo transecto (Carleton & Done 1995), em cada recife filmamos 6 transectos de 20 metros de comprimento por 40 centímetros de largura cada, resultando em uma área amostral de 8 m² por transecto e 48 m² por recife. Transformamos cada vídeo em um conjunto de aproximadamente 50 fotos (sem sobreposição de imagens) e, em uma grade de 450 pontos possíveis por imagem, sorteamos aleatoriamente 20 pontos para identificação dos organismos usando o programa Coral Point Count (CPCE) (Cruz et al. 2008; Cruz et al. 2015b; Cruz et al. 2016; Kohler & Gill 2006). Consideramos cada

transecto como uma amostra e os resultados foram representados em porcentagem da cobertura de organismos bentônicos e espécies de corais (*c.f.* Cruz et al. 2008). Os vídeos foram feitos usando uma câmera digital Canon Powershot G7X Mark II de alta resolução, protegida por uma caixa estanque Fantasea FG7X II.

Em nosso conjunto de dados existe uma janela temporal de 8 anos entre as amostragens de 2011 e 2019, o que não nos permitiria observar com maior precisão os efeitos da anomalia térmica de 2019 nos recifes. Buscando reduzir esta janela temporal e, com objetivo de analisarmos com maior detalhe o comportamento da cobertura de corais e zoantídeos em anos mais recentes, utilizamos dados de uma pesquisa realizada em 2017 que amostrou os mesmos recifes, porém, utilizando a técnica de fotoquadrado.

Enquanto cada recife amostrado utilizando vídeo transecto teve cerca de 300 imagens analisadas por ano (50 fotos de cada um dos 6 transectos por recife), sendo cada transecto tratado como uma amostra, com o uso do fotoquadrado este número foi de 18 imagens por recife, sendo cada imagem tratada como uma amostra. Para permitir a comparação entre as campanhas, nós padronizamos o número de fotos obtidas com vídeo transecto para o mesmo número das obtidas com fotoquadrado. Fizemos isso sorteando aleatoriamente 18 imagens por recife amostrado com vídeo transecto, tratando cada uma como uma amostra para a análise estatística. Ambas as técnicas utilizaram a mesma moldura para delimitar o tamanho da imagem a ser examinada, sendo assim, a área das fotos foi compatível.

2.3 Análise de dados

2.3.1 Branqueamento e cobertura dos organismos

Testamos se a onda de calor afetou de maneira distinta recifes normais e em mudança de fase quanto à sua proporção de branqueamento de corais, branqueamento de

Palythoa cf. *variabilis*, cobertura de corais, cobertura de zoantídeos, cobertura de *P.* cf. *variabilis* e cobertura de *Palythoa caribaeorum*. Para isto, fizemos seis análises de variância (ANOVA) aninhadas de 3 fatores, nas quais os recifes foram aninhados nas suas condições (normal e em mudança de fase) e estes aninhados no tempo. Nós utilizamos apenas dados amostrados com uso do vídeo transecto para estas análises, portanto, excluindo dados de 2017. Um recife em mudança de fase não foi amostrado em 2003 e em 2007, outro recife normal não foi amostrado em 2003, de modo que rodamos as ANOVAs com estas assimetrias. Para facilitar o entendimento das nossas interpretações, chamaremos este grupo de análises de “variação de longo prazo”.

Para testar se possíveis mudanças nas coberturas de corais e de zoantídeos foram decorrentes da anomalia térmica de 2019 ou anteriores a esta, realizamos duas análises de variância (ANOVA) aninhadas de 3 fatores, nas quais os recifes foram aninhados nas suas condições (normal e em mudança de fase) e estes aninhados no tempo. Para estas análises nós utilizamos apenas dados obtidos em 2017 e em maio e outubro de 2019 (18 imagens sorteadas para cada recife amostrada em cada período do ano de 2019). Para facilitar o entendimento das nossas interpretações, chamaremos este grupo de análises de “teste de precedência de efeito”.

Em ambos os grupos de ANOVAs nós utilizamos o método de Bonferroni (Quinn & Keough 2002) para a correção do valor de alfa e os valores ajustados foram $\alpha = 0,0083$ para “variação de longo prazo” e de $\alpha = 0,025$ para “teste de precedência de efeito”. Nos casos em que encontramos uma diferença significativa, aplicamos o teste de comparação de médias múltiplas de Tukey *a posteriori* para verificar quando as diferenças ocorreram no tempo (Gotelli & Ellinson 2004). Nós testamos as premissas de homocedasticidade com o teste de Levene e de normalidade através da distribuição de resíduos utilizando gráficos p-p plot (Gotelli & Ellinson 2004), entretanto nossos dados não passaram na

premissa de homocedasticidade da ANOVA (teste de Levene). Embora a violação deste pressuposto leve a uma maior probabilidade de cometermos o erro do tipo I (Underwood 1997), prosseguimos com as análises uma vez que os resultados foram claros, apresentando valores de *p* bastante reduzidos. Todos estes testes e análises foram realizados usando o software StatSoft STATISTICA, versão 8.0.

2.3.2 Estrutura da comunidade

Para testar se houve quebra da resistência da comunidade em decorrência da onda de calor de 2019, analisando o comportamento da estrutura da comunidade em ambas as condições (normal e mudança de fase) ao longo do tempo, fizemos uma análise de variância permutacional PERMANOVA (Anderson et al. 2008), com 9999 permutações utilizando o índice de similaridade de Bray-Curtis e o teste de Monte Carlo *a priori*. Neste caso, como os dados que utilizamos para este teste foram as médias das coberturas dos organismos por ano por recife, nós também incluímos os dados de 2017. Apesar de serem diferentes dos dados obtidos por vídeo transecto, a média e a variação encontrada para as 18 imagens sorteadas foram semelhantes à média e variação dos dados obtidos por vídeo transectos de seus respectivos recifes, tanto em maio quanto em outubro de 2019. Detectando que houve diferença significativa entre as condições ao longo do tempo, realizamos uma PERMANOVA par a par com o objetivo de identificar quando ocorreram diferenças significativas na estrutura da comunidade. Para identificarmos o comportamento destas diferenças ao longo do tempo, apenas levamos em consideração os valores de *p* para comparações entre períodos consecutivos (entre 2003 e 2007, 2007 e 2011, 2011 e 2017, 2017 e maio 2019, e maio e outubro de 2019). Devido ao baixo número de permutações possíveis na PERMANOVA par a par, realizamos o teste de Monte Carlo *a posteriori* para obtermos os valores corretos de *p* (Anderson & Braak 2003).

Para visualizar graficamente os padrões de mudança das comunidades em ambas condições ao longo do tempo evidenciados pelos resultados da PERMANOVA, utilizamos uma Análise de Coordenadas Principais (PCO, Gower 1966). Essas análises multivariadas foram realizadas usando o software PRIMER 6 + PERMANOVA (Anderson et al. 2008).

3. RESULTADOS

3.1 Variação de longo prazo

3.1.1 Branqueamento de corais e *P. cf. variabilis*

Nossos resultados mostraram que houve branqueamento em massa de corais durante a onda de calor de 2019 ($F = 33,7921$, $p < 0,0083$, Tabela 1, Fig. 3a). Todos os recifes apresentaram um aumento significativo no branqueamento de corais entre 2011 e maio de 2019 (teste de Tukey: $p < 0,0083$ para todos os recifes, Tabela 2) e uma redução significativa entre maio e outubro de 2019 (teste de Tukey: $p < 0,0083$ para todos os recifes, Tabela 2).

Detectamos que a anomalia térmica de 2019 teve relação com o branqueamento de *Palythoa cf. variabilis* ($F = 118,8775$, $p < 0,0083$, Tabela 1, Fig. 3b). Houve um aumento significativo do branqueamento deste zoantídeo em todos os recifes em mudança de fase entre 2011 e maio de 2019 (teste de Tukey: $p < 0,0083$ para todos os recifes em mudança de fase, Tabela 2) e uma redução entre maio e outubro de 2019 nestes mesmos recifes (teste de Tukey: $p < 0,0083$ para todos os recifes). Apenas um recife normal apresentou aumento na proporção de branqueamento de *P. cf. variabilis* entre 2011 e maio de 2019 (teste de Tukey: $p < 0,0083$, Tabela 2, recife 6) e posterior redução entre maio e outubro de 2019 (teste de Tukey: $p < 0,0083$, Tabela 2). Isto provavelmente se deve ao fato deste

ser o único recife normal no qual há cobertura deste zoantídeo acima de 1% (2011: $8\% \pm 5,3$ (EP), maio de 2019: $2\% \pm 0,3$, outubro de 2019: $1,2\% \pm 0,3$, Fig. 5a).

Tabela 1. Resultados das ANOVAs realizadas para branqueamento de coral e de *Palythoa cf. variabilis*, cobertura de coral, zoantídeo, *P. cf. variabilis* e *Palythoa caribaeorum* com os dados coletados em 2003, 2007, 2011, maio de 2019 e outubro de 2019. Os números destacados em negrito foram os valores significativos de p para um alfa corrigido de $\alpha = 0,0083$ para o grupo de ANOVAs “variação de longo prazo”.

Varição de longo prazo

ANOVA BRANQUEAMENTO DE CORAL					
	SQ	gl	MQ	F	p
Condição	508,5	1	508,5	2,1018	0,149500
Recife(Condição)	4436,7	4	1109,2	4,5848	0,001690
Tempo(Condição*Recife)	171679,9	21	8175,2	33,7921	0,000000
Erro	31934,4	132	241,9		
ANOVA BRANQUEAMENTO DE <i>Palythoa cf. variabilis</i>					
Condição	3496,9	1	3496,9	157,4847	0,000000
Recife(Condição)	3156,5	4	789,1	35,5389	0,000000
Tempo(Condição*Recife)	55432,5	21	2639,6	118,8775	0,000000
Erro	2931,0	132	22,2		
ANOVA COBERTURA DE CORAL					
Condição	7980,7	1	7980,7	405,6287	0,000000
Recife(Condição)	137,1	4	34,3	1,7418	0,144567
Tempo(Condição*Recife)	4266,6	21	203,2	10,3266	0,000000
Erro	2597,1	132	19,7		
ANOVA COBERTURA DE ZOANTÍDEO					
Condição	99797,2	1	99797,2	2222,7370	0,000000
Recife(Condição)	1192,2	4	298,1	6,6380	0,000067
Tempo(Condição*Recife)	48161,9	21	2293,4	51,0800	0,000000
Erro	5926,6	132	44,9		
ANOVA COBERTURA DE <i>Palythoa cf. variabilis</i>					
Condição	60974,4	1	60974,4	1618,5470	0,000000
Recife (Condição)	6441,8	4	1610,4	42,7490	0,000000
Tempo (Condição*Recife)	48606,9	21	2314,6	61,4410	0,000000
Erro	4972,8	132	37,7		
ANOVA COBERTURA DE <i>Palythoa caribaeorum</i>					
Condição	2553,7	1	2553,7	145,7007	0,000000
Recife(Condição)	5327,2	4	1331,8	75,9845	0,000000
Tempo(Condição*Recife)	3529,2	21	168,1	9,5885	0,000000
Erro	2313,6	132	17,5		

SQ – soma dos quadrados, gl – graus de liberdade, MQ – média dos quadrados, F – valor da estatística F, p – valor de probabilidade de significância.

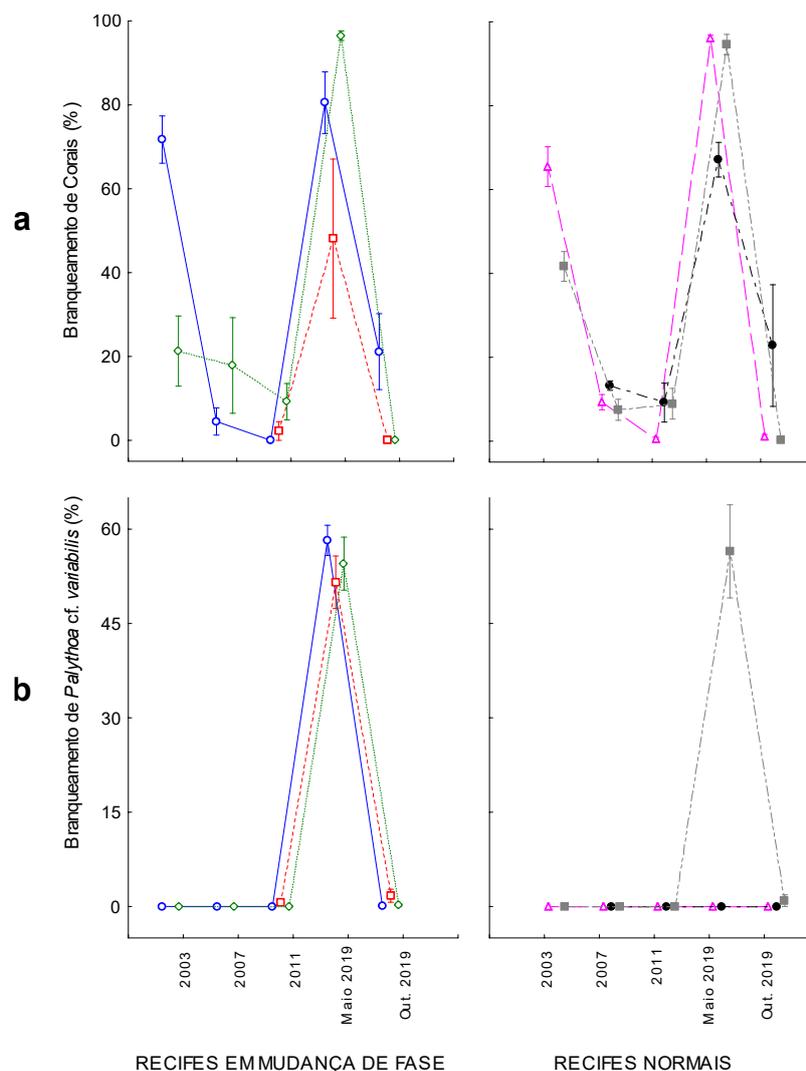


Fig. 3. Comparação entre recifes normais e em mudança de fase para proporção de branqueamento de corais (a) e *Palythoa cf. variabilis* (b). Cada linha representa um recife, os nós representam as médias de cada recife para o ano específico e as barras mostram o erro padrão.

3.1.2 Cobertura de corais, zoantídeos, *P. cf. variabilis* e *P. caribaeorum*

Detectamos que houve diferença na cobertura de corais entre as condições e ao longo dos anos ($F = 10,3266$, $p < 0,0083$, Tabela 1, Fig. 4a). Nos recifes em mudança de fase não houve diferença na cobertura de corais (teste de Tukey: $p > 0,0083$ para todos os recifes em mudança de fase, Tabela 2), no entanto, em todos os recifes normais houve uma redução significativa entre 2011 e maio de 2019 (teste de Tukey: $p < 0,0083$ para todos os recifes normais, Tabela 2).

Tabela 2. Valores de p do teste *post-hoc* de Tukey para a comparação entre períodos consecutivos para cada ANOVA para cada variável. Os números de 1 a 6 indicam os recifes e colunas sombreadas indicam recifes em mudança de fase. As linhas sombreadas mais claras destacam o período entre 2011 e maio de 2019. Os números da tabela são valores de p e os valores significativos foram destacados em negrito para um alfa corrigido de $\alpha = 0,0083$ para o grupo de ANOVAs “variação de longo prazo”.

BRANQUEAMENTO DE CORAL						
Condição	Mudança de fase			Normal		
Período / Recife	1	2	3	4	5	6
2003 - 2007	0,000021		1,000000	0,000021		0,033931
2007 - 2011	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
2011 - Maio 2019	0,000021	0,000123	0,000021	0,000021	0,000021	0,000021
Maio - Outubro 2019	0,000021	0,000047	0,000021	0,000021	0,000274	0,000021
BRANQUEAMENTO DE <i>Palythoa cf. variabilis</i>						
2003 - 2007	1,000000		1,000000	1,000000		1,000000
2007 - 2011	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
2011 - Maio 2019	0,000021	0,000021	0,000021	1,000000	1,000000	0,000021
Maio - Outubro 2019	0,000021	0,000021	0,000021	1,000000	1,000000	0,000021
COBERTURA DE CORAL						
2003 - 2007	0,976058		0,995588	1,000000		0,996376
2007 - 2011	1,000000		1,000000	0,999694	0,000024	0,979545
2011 - Maio 2019	1,000000	0,999998	0,999806	0,000021	0,000023	0,000055
Maio - Outubro 2019	1,000000	1,000000	0,999870	1,000000	0,999782	1,000000
COBERTURA DE ZOANTÍDEO						
2003 - 2007	0,000021		0,028557	1,000000		0,999961
2007 - 2011	1,000000		0,097885	1,000000	1,000000	1,000000
2011 - Maio 2019	0,000021	0,000021	0,000021	1,000000	1,000000	0,999082
Maio - Outubro 2019	0,727987	0,000021	0,096612	1,000000	1,000000	1,000000
COBERTURA DE <i>Palythoa cf. variabilis</i>						
2003 - 2007	0,000021		0,999286	1,000000		0,999803
2007 - 2011	1,000000		0,339514	1,000000	1,000000	1,000000
2011 - Maio 2019	0,000021	0,000021	0,000021	1,000000	1,000000	0,997083
Maio - Outubro 2019	0,662342	1,000000	0,988658	1,000000	1,000000	1,000000
COBERTURA DE <i>Palythoa caribaeorum</i>						
2003 - 2007	1,000000		0,021690	1,000000		1,000000
2007 - 2011	1,000000		0,970424	1,000000	1,000000	1,000000
2011 - Maio 2019	1,000000	0,007315	0,981664	1,000000	1,000000	1,000000
Maio - Outubro 2019	1,000000	0,000021	0,601837	1,000000	1,000000	1,000000

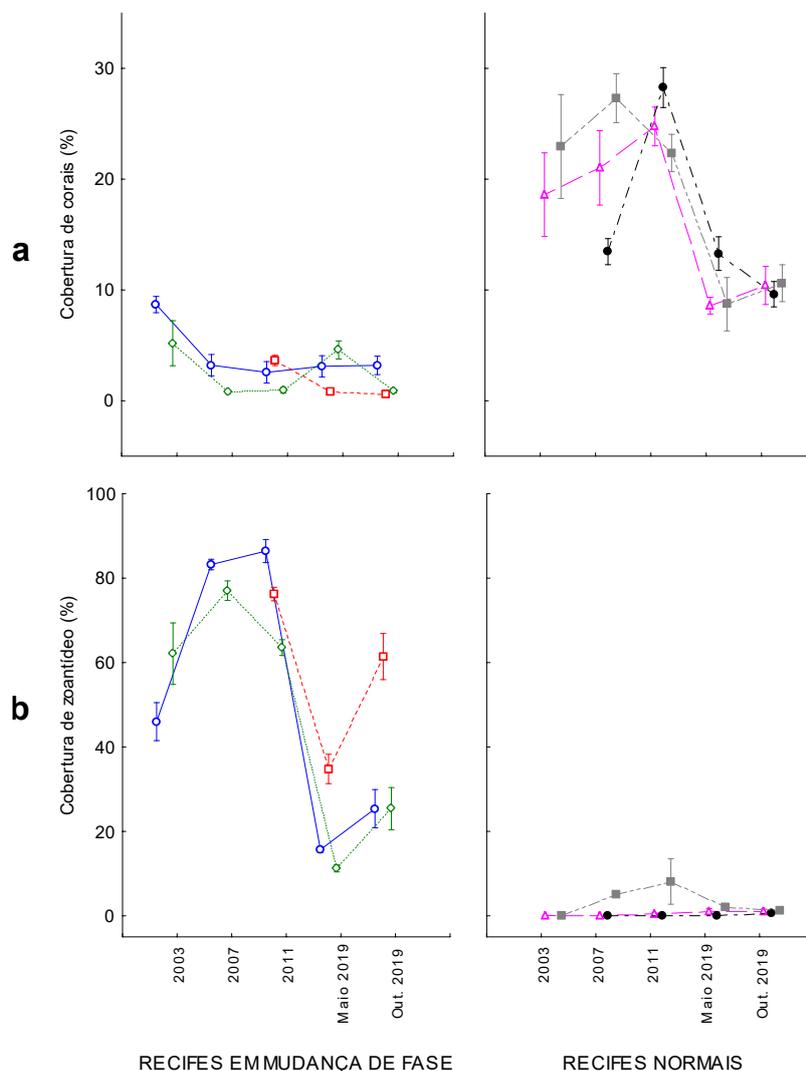


Fig. 4. Comparação entre recifes normais e em mudança de fase para a proporção de cobertura de coral (a), cobertura de zoantídeo (b). Cada linha representa um recife, os nós representam as médias de cada recife para o ano específico e as barras mostram o erro padrão.

O resultado da ANOVA mostrou que a onda de calor de 2019 está relacionada a redução na cobertura de zoantídeos ($F = 51,0800$, $p < 0,0083$, Tabela 1, Fig. 4b). Nos recifes em mudança de fase houve uma redução significativa na cobertura de zoantídeos entre 2011 e maio de 2019 (teste de Tukey: $p < 0,0083$ para todos os recifes em mudança de fase, Tabela 2). Nos recifes normais não houve diferença na cobertura de zoantídeos (teste de Tukey: $p > 0,0083$ para todos os recifes normais, Tabela 2). Entretanto, a cobertura destes organismos aumentou significativamente em um recife em mudança de fase entre maio e outubro de 2019 (teste de Tukey: $p < 0,0083$, Tabela 2, recife 2). A

ANOVA realizada para a cobertura de *Palythoa caribaeorum* ($F = 9,5885$, $p < 0,0083$, Tabela 1) revelou que foi esta espécie que contribuiu para o aumento na cobertura de zoantídeos neste período neste recife (teste de Tukey: $p < 0,0083$, Tabela 2, Fig. 5b). O teste realizado para a cobertura de *Palythoa cf. variabilis* ($F = 61,4410$, $p < 0,0083$, Tabela 1) mostrou que esta não apresentou mudanças no mesmo período em nenhum recife (teste de Tukey: $p > 0,0083$, Tabela 2, Fig. 5a).

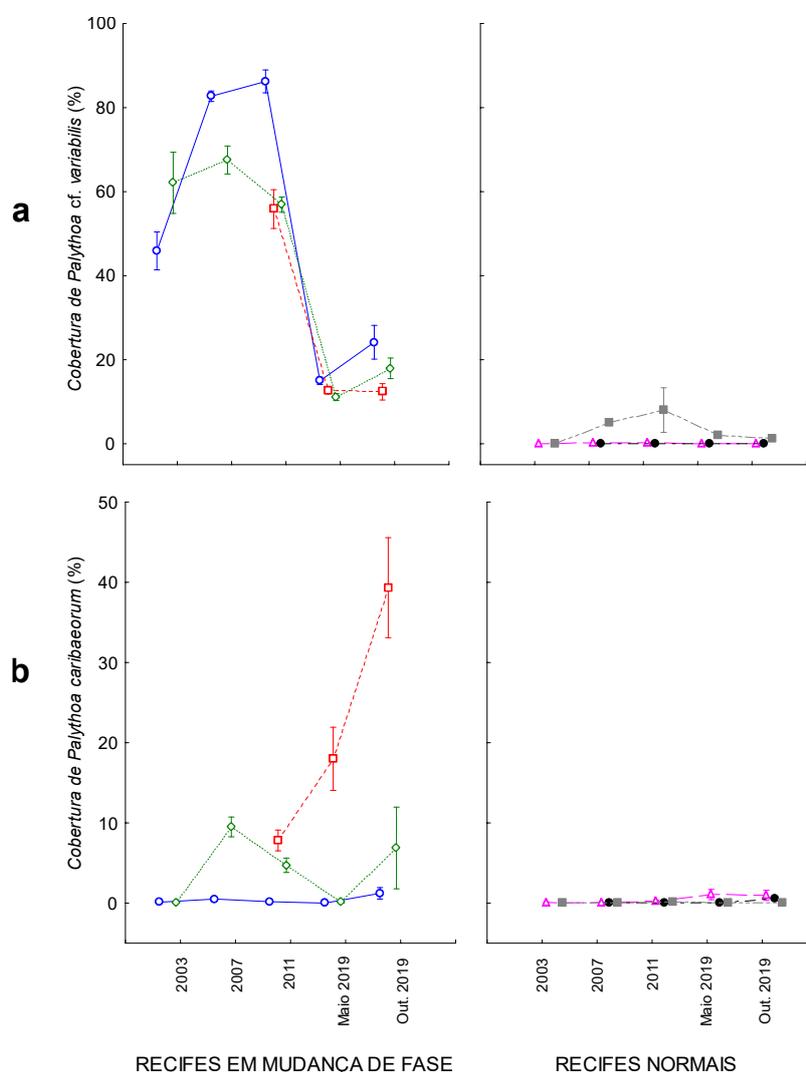


Fig. 5. Comparação entre recifes normais e em mudança de fase para a proporção de cobertura de *Palythoa cf. variabilis* (a), cobertura de *Palythoa caribaeorum* (b). Cada linha representa um recife, os nós representam as médias de cada recife para o ano específico e as barras mostram o erro padrão.

3.2 Teste de precedência

3.2.1 Cobertura de corais e zoantídeos entre 2017 e 2019

O teste de precedência (ANOVA) revelou que a redução observada na cobertura de corais nos recifes normais foi anterior à anomalia térmica de 2019 ($F = 1,6243$, $p > 0,025$, Tabela 3, Fig. 6a), não havendo diferença entre 2017 e maio de 2019, nem entre maio e outubro de 2019.

Tabela 3. Resultados das ANOVAs realizadas com os dados dos foto quadrados feitos em 2017 e dos dados sorteados de maio e outubro de 2019. Os números destacados em negrito foram os valores significativos de p para um alfa corrigido de $\alpha = 0,025$ para o grupo de ANOVAs “teste de precedência de efeito”.

Teste de precedência de efeito

ANOVA COBERTURA DE CORAL					
	SQ	gl	MQ	F	p
Condição	9391,8	1	9391,8	71,8260	0,000000
Recife(Condição)	493,3	4	123,3	0,9431	0,439258
Tempo(Condição*Recife)	2548,7	12	212,4	1,6243	0,083769
Erro	40012,0	306	130,8		

ANOVA COBERTURA DE ZOANTÍDEO					
	SQ	gl	MQ	F	p
Condição	135873,6	1	135873,6	682,8346	0,000000
Recife(Condição)	14903,6	4	3725,9	18,7246	0,000000
Tempo(Condição*Recife)	79790,0	12	6649,2	33,4155	0,000000
Erro	60889,3	306	199,0		

SQ – soma dos quadrados, gl – graus de liberdade, MQ – média dos quadrados, F – valor da estatística F, p – valor de probabilidade de significância.

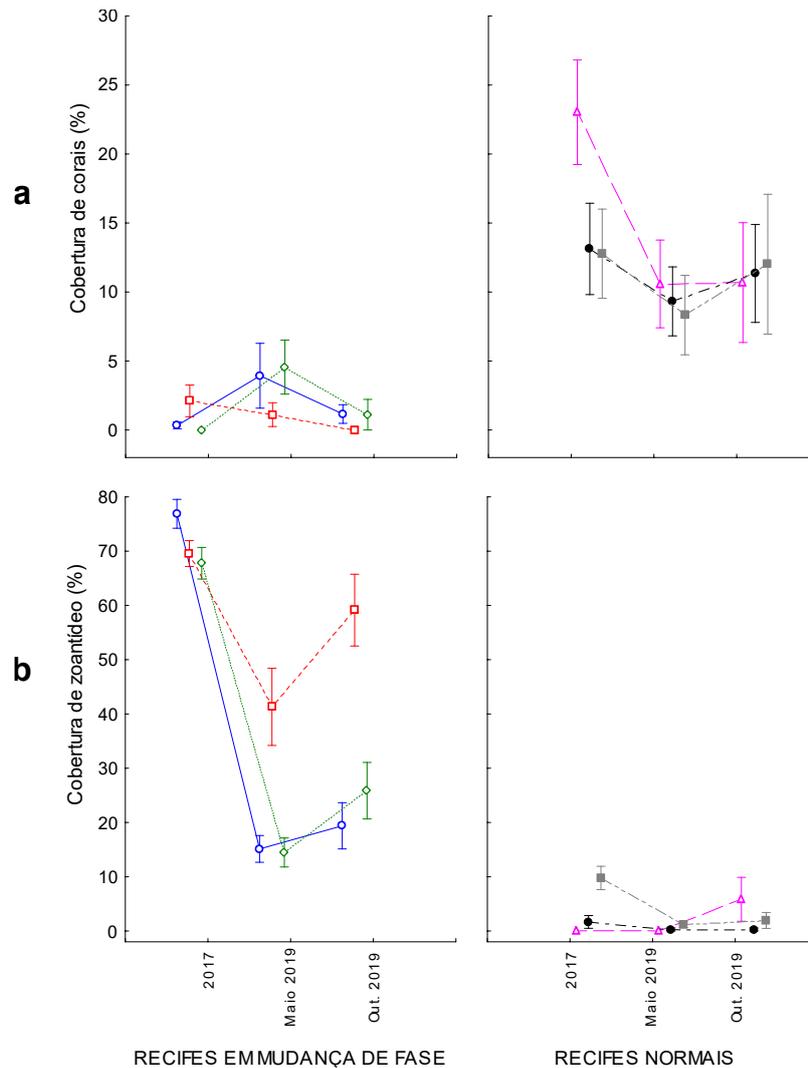


Fig. 6. Comparação entre recifes normais e em mudança de fase para a proporção de cobertura de corais (a) e de zoantídeos (b) com dados de 2017, maio e outubro de 2019. Cada linha representa um recife, os nós representam as médias de cada recife para o ano específico e as barras mostram o erro padrão.

Já para os zoantídeos, o teste de precedência revelou que a redução de sua cobertura está relacionada a onda de calor de 2019 ($F = 33,4155$, $p < 0,025$, Tabela 3, Fig. 6b). Todos os recifes em mudança de fase apresentaram redução significativa na cobertura de zoantídeos entre 2017 e maio de 2019 (teste de Tukey: $p < 0,025$ para todos os recifes em mudança de fase, Tabela 4). Apenas um recife em mudança de fase apresentou aumento na cobertura de zoantídeos entre maio e outubro de 2019 (teste de Tukey: $p < 0,025$, Tabela 4, recife 2). O teste de “variação de longo prazo” evidenciou que a espécie responsável pelo aumento na cobertura de zoantídeos no recife 2 não foi o *P. cf.*

variabilis, mas o *P. caribaeorum*. Nos recifes em condição normal não houve nenhuma variação na cobertura desses organismos neste período (teste de Tukey: $p > 0,025$ para todos os recifes normais, Tabela 4).

Tabela 4. Valores de p do teste *post-hoc* de Tukey para a comparação entre períodos consecutivos (2017 – maio 2019; maio – outubro 2019) para a ANOVA referente à cobertura de zoantídeos. Os números de 1 a 6 indicam os recifes e colunas sombreadas indicam recifes em mudança de fase. Os números destacados em negrito foram os valores significativos de p para um alfa corrigido de $\alpha = 0,025$ para o grupo de ANOVAs “teste de precedência de efeito”.

ANOVA COBERTURA DE ZOANTÍDEO						
Condição	Mudança de fase			Normal		
Período / Recife	1	2	3	4	5	6
2017 - Maio 2019	0,000036	0,000036	0,000036	1,000000	1,000000	0,933711
Maio - Outubro 2019	0,999987	0,017680	0,593114	0,999018	1,000000	1,000000

3.3 Estrutura da comunidade

O resultado da PERMANOVA indicou que houve diferença na estrutura da comunidade recifal ao longo dos anos e entre as condições (PseudoF = 3,489, $p(\text{MC}) < 0,05$, Tabela 5).

Tabela 5. Resultados da PERMANOVA realizada com dados de 2003, 2007, 2011, 2017, maio e outubro de 2019. Valores de p estão realçados em negrito. Consideramos o valor de p corrigido com o teste de Monte Carlo - $p(\text{MC})$.

	gl	SQ	MQ	Pseudo-F	p(perm)	Unique Perms	p(MC)
Condição	1	28308	28308	25,873	0,0014	9310	0,0001
Tempo(Condição)	10	11145	1114,5	3,489	0,0001	9906	0,0002
Resíduo	21	6707,9	319,42				
Total	32	46013					

gl – graus de liberdade, SQ – soma dos quadrados, MQ – média dos quadrados, PseudoF – valor da estatística pseudo-F, $p(\text{perm})$ – valor da probabilidade de significância para as permutações, Unique Perms – permutações únicas indicando quantos valores da estatística do teste foram obtidos por permutações, $p(\text{MC})$ - valor da probabilidade de significância do teste *post-hoc* de Monte Carlo.

Os resultados da PERMANOVA par a par evidenciaram que esta modificação na estrutura da comunidade ocorreu nos recifes em mudança de fase entre 2017 e maio de 2019 ($p(\text{MC}) = 0,003$, Tabela 6), apresentando, portanto, relação com o evento de branqueamento ocorrido em 2019. Não detectamos alterações significativas anteriores

nem posteriores nas comunidades em mudança de fase, assim como não houve modificações na comunidade dos recifes normais.

Tabela 6. Resultados da PERMANOVA par a par comparando pares do termo Tempo dentro de cada nível (mudança de fase e normal) do fator Condição. As linhas sombreadas mostram os períodos que levamos em consideração (períodos consecutivos). O período em negrito (2017, maio 2019) indica o momento no tempo em que a estrutura da comunidade em mudança de fase foi alterada significativamente ($p(\text{MC}) = 0,003$). Não há valores significativos de $p(\text{MC})$ para as comparações entre períodos anteriores nem no período posterior.

MUDANÇA DE FASE				
Comparação entre períodos	t	p(perm)	Unique perms	p(MC)
2003, 2007	2,4317	0,33	3	0,1117
2003, 2011	1,928	0,204	10	0,1086
2003, 2017	2,1929	0,1032	10	0,0685
2003, Maio 2019	2,9185	0,1003	10	0,0277
2003, Outubro 2019	1,2307	0,3032	10	0,2843
2007, 2011	0,40193	1	10	0,8088
2007, 2017	1,7497	0,1894	10	0,1311
2007, Maio 2019	4,6921	0,1006	10	0,0087
2007, Outubro 2019	1,9965	0,1987	10	0,0968
2011, 2017	0,98639	0,5044	10	0,3926
2011, Maio 2019	4,791	0,101	10	0,003
2011, Outubro 2019	2,2135	0,1039	10	0,0541
2017, Maio 2019	5,0264	0,0941	10	0,003
2017, Outubro 2019	1,8969	0,0988	10	0,0832
Maio 2019, Outubro 2019	1,5382	0,1938	10	0,1515
NORMAL				
2003, 2007	0,60651	1	10	0,6691
2003, 2011	1,0758	0,2994	10	0,3679
2003, 2017	0,7237	0,9	10	0,623
2003, Maio 2019	2,3041	0,1041	10	0,054
2003, Outubro 2019	1,8941	0,1034	10	0,0913
2007, 2011	0,93782	0,6994	10	0,4189
2007, 2017	0,57703	0,9004	10	0,7608
2007, Maio 2019	1,3304	0,0997	10	0,2329
2007, Outubro 2019	1,3436	0,1001	10	0,2078
2011, 2017	1,0357	0,6057	10	0,3766
2011, Maio 2019	2,5864	0,0998	10	0,0195
2011, Outubro 2019	2,2431	0,0941	10	0,0344
2017, Maio 2019	0,97363	0,7005	10	0,4241
2017, Outubro 2019	0,95323	0,5022	10	0,4539
Maio 2019, Outubro 2019	0,74322	0,604	10	0,6293

p(perm) – valor da probabilidade de significância para as permutações, Unique Perms – permutações únicas indicando quantos valores da estatística do teste foram obtidos por permutações, p(MC) - valor da probabilidade de significância do teste *post-hoc* de Monte Carlo.

O resultado da análise de ordenação PCO evidenciou graficamente que a variabilidade dos recifes em condições normais (Fig. 7, símbolos vazados com menor variabilidade, ou seja, mais próximos entre si) foi menor do que dos recifes na condição de mudança de fase (Fig. 7, símbolos preenchidos com maior variabilidade, ou seja, mais distantes uns dos outros). Além disso, a configuração dos recifes em mudança de fase amostradas no ano de 2019 ficou mais próxima da configuração dos recifes em condição normal.

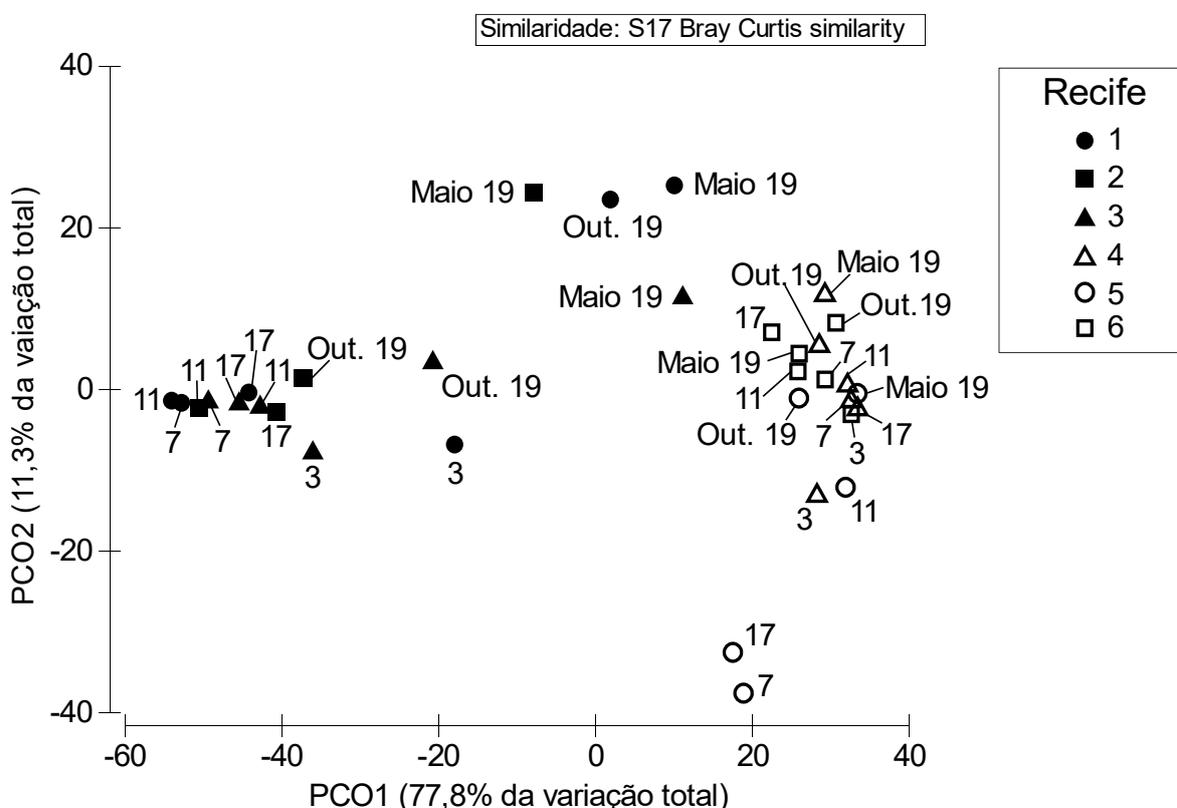


Fig. 7. Resultado da Análise de Coordenadas Principais (PCO). Cada símbolo representa um recife amostrado, símbolos preenchidos são recifes em mudança de fase e os vazados são recifes normais. Cada número representa um período no tempo no qual cada recife foi amostrado. O 3 corresponde ao ano de 2003, 07 ao ano de 2007, 11 corresponde ao ano de 2011.

4. DISCUSSÃO

A onda de calor ocorrida no início de 2019 causou branqueamento em massa em corais e zoantídeos nos recifes normais e em mudança de fase da Baía de Todos os Santos.

Nossas análises indicaram que a anomalia térmica, e o consequente evento de branqueamento de 2019, estão relacionados à redução significativa na cobertura de zoantídeos que verificamos nos recifes em mudança de fase (entre 2017 e maio de 2019 redução de: aprox. $76,89\% \pm 2,66$ (EP) para $15,13\% \pm 2,47$ no recife 1, de $69,55\% \pm 2,38$ para $41,31\% \pm 7,11$ no recife 2 e de $67,77\% \pm 2,91$ para $14,48\% \pm 2,67$ no recife 3). Nos recifes normais, apesar de ter havido uma redução na cobertura de corais entre 2011 e 2019, observamos que essa diminuição não está relacionada ao recente evento de branqueamento, sendo, portanto, anterior ao período entre 2017 e 2019. Desta forma, ficou evidente que os zoantídeos e os recifes em mudança de fase foram atingidos com maior intensidade pela anomalia térmica do que os corais e os recifes normais.

A menor sensibilidade dos corais ao branqueamento, e consequentemente dos recifes em condições normais, pode ser, em parte, devido à condição marginal dos recifes do sudoeste do Atlântico (*i.e.*, recifes que vivem no limite das condições ambientais para sua existência *c.f.* Perry & Larcombe 2003). Os recifes brasileiros vivem no limite superior de tolerância à sedimentação, inclusive os da Baía de Todos os Santos (Cruz et al. 2018). Recifes marginais são mais resistentes às anomalias térmicas resultantes das mudanças climáticas do que recifes não marginais, porém, são mais suscetíveis à impactos locais do que estes últimos (Cruz et al. 2018; Soares 2020). Historicamente os recifes de coral brasileiros mostraram-se resistentes a eventos intensos de branqueamento como os ocorridos desde o início da década de 1990 (Castro & Pires 2001; Ferreira et al. 2012; Leão et al. 2008; Migotto 1997), não havendo registros de mortalidade após estes eventos até 2010 (Leão et al. 2016; Tedesco et al. 2017). Banha e colaboradores (2019) registraram que houve baixa mortalidade de corais em recifes brasileiros após a onda de calor de 2019, reforçando sua alta tolerância à eventos de branqueamento em massa. Por este motivo, talvez nossos resultados não possam ser generalizados, contudo, o presente

trabalho foi capaz de mostrar que mudanças de fase também são suscetíveis a impactos, naturais ou antropogênicos.

Constatamos que a comunidade dos recifes em mudança de fase sofreu uma alteração abrupta em sua estrutura, indicando que houve a quebra de sua resistência. Além disso, registramos que a estrutura da comunidade destes recifes aproximou-se da configuração dos recifes normais em maio de 2019 (Fig. 7). Esse deslocamento sugere um possível retorno à condição normal. É importante salientar que a espécie *P. cf. variabilis* é competidor superior aos principais corais construtores da BTS (Cruz et al. 2016). Neste cenário, o recente fenômeno de branqueamento pode acabar trazendo um resultado positivo para os recifes da BTS, caso a população de *P. cf. variabilis* não se recupere, abrindo espaço para o recrutamento e crescimento de corais, possibilitando a reversão da mudança de fase. É importante frisar que existem poucos registros de reversão de mudanças de fase, sendo quase todos eles ocorridos em recifes dominados por macroalgas (Bellwood et al. 2006; Hunter & Evans 1995; Idjadi et al. 2006; Stimson 2015). Embora haja um entendimento de que a reversão de uma mudança de fase seja mais simples de ocorrer do que a reversão de um estado alternativo estável, nem sempre este é o caso (Cruz et al. 2014; Dudgeon et al. 2010).

Considerando que o fenômeno causador da quebra da resistência dos recifes em mudança de fase, o branqueamento em massa de corais, foi um fenômeno pontual, a capacidade de reorganização da comunidade (Jax 2006) dependerá de sua resiliência (*i.e.*, capacidade do sistema retornar à sua condição anterior após sofrer um distúrbio *c.f.* Dudgeon et al. 2010). Três trajetórias distintas são previstas para estes recifes em mudança de fase após o distúrbio do branqueamento e a mortalidade em massa dos zoantídeos. A primeira possibilidade é que a população de zoantídeos se recupere mantendo a sua dominância, caso a comunidade em mudança de fase ainda seja resiliente.

Outra trajetória possível é o deslocamento para a condição normal de dominância de corais construtores, caso a resiliência da comunidade também tenha sido quebrada e a mudança de fase seja, em realidade, um estado alternativo estável (Cruz et al. 2014). Ainda considerando uma quebra da resiliência dos recifes em mudança de fase, há também outro caminho, a comunidade pode se deslocar para uma terceira configuração estável de estrutura caso haja mais de dois atratores (*i.e.*, mais de duas configurações estáveis possíveis em um conjunto único de condições ambientais *c.f.* Dudgeon et al. 2010). Contudo, a janela temporal do nosso trabalho é insuficiente para constatar as reais consequências da perda da resistência ou discutir a resiliência destes recifes.

O fenômeno de mudança de fase não é uma preocupação apenas dos pesquisadores e conservacionistas dos recifes de coral, diversos outros ecossistemas marinhos e também terrestres vêm sofrendo com o aumento da frequência deste fenômeno (Estes et al. 2011, Hughes et al. 2013a). De recifes de corais no Caribe (Hughes et al. 1994), a costões rochosos na costa dos Estados Unidos (Petraitis et al. 2009) e bosques no Serengeti (Dublin et al. 1990), a mudança de fase tem se tornado um problema planetário (Hughes et al. 2013a) De fato, Barnosky e colaboradores (2012) chamaram a atenção para uma possível mudança de fase envolvendo a biosfera como um todo. Segundo os autores, o planeta estaria se aproximando de uma transição crítica como resultado da influência humana cada vez mais ubíqua (Steffen et al. 2011; Vitousek et al. 1997). As consequências da mudança de fase são graves, ao afetar negativamente a biodiversidade, este fenômeno pode trazer profundas consequências aos serviços ecossistêmicos dos quais a humanidade depende (Foley et al. 2005; Hughes et al. 2013b). Neste sentido, torna-se bastante relevante a busca por uma maior compreensão da dinâmica e das implicações deste fenômeno.

O presente trabalho demonstrou que comunidades em mudança de fase também são suscetíveis à impactos ambientais relacionados a mudanças climáticas. Nossos resultados evidenciam que ainda não temos conhecimento suficiente sobre os processos que regem a estabilidade dos sistemas. A maior parte dos estudos sobre mudança de fase e estados alternativos analisa a quebra da resistência e resiliência de sistemas em sua condição “normal”. Este trabalho traz uma perspectiva importante e pouco explorada sobre o problema ao mudar o foco e analisar o comportamento de sistemas fora de sua condição normal diante de um impacto. A compreensão de como comunidades e ecossistemas em mudança de fase reagem à impactos pontuais, como eventos de branqueamento decorrentes de ondas de calor, pode ajudar na compreensão da estabilidade destes sistemas, mostrar possibilidade de agravamento desses fenômenos, além de indicar possíveis caminhos de recuperação.

5. AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi realizado com recursos do projeto nº 4421872019-1 do CNPq. A primeira autora é bolsista de mestrado da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES). Os autores em conjunto agradecem à escola de mergulho Águas Abertas e a toda a sua equipe, em especial a Jorge Galvão pelas operações de mergulho realizadas para a coleta de dados para este trabalho, ao Laboratório de Oceanografia Biológica e ao Laboratório de Ecologia Bentônica.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adbo D, Burgess S, Coleman G, Osborne K (2004) Surveys of benthic reef communities using underwater video. Long-term Monit Gt Barrier Reef Stand Oper Procedure Number 2 3rd Revis Ed.
- Anderson M, Braak C Ter (2003) Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. J Stat Comput Simul 73:85–113.

- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR (2008) PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. In: *Plymouth, UK*. The University of Auckland, p 214
- Banha TNS, Capel KCC, Kitahara M V., Francini-Filho RB, Francini CLB, Sumida PYG, Mies M (2019) Low coral mortality during the most intense bleaching event ever recorded in subtropical Southwestern Atlantic reefs. *Coral Reefs*.
- Barnosky AD, Hadly EA, Bascompte J, Berlow EL, Brown JH, Fortelius M, Getz WM, Harte J, Hastings A, Marquet PA, Martinez ND, Mooers A, Roopnarine P, Vermeij G, Williams JW, Gillespie R, Kitzes J, Marshall C, Matzke N, Mindell DP, Revilla E, Smith AB (2012) Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature* 486:52–58.
- Bell JJ, Davy SK, Jones T, Taylor MW, Webster NS (2013) Could some coral reefs become sponge reefs as our climate changes? *Glob Chang Biol* 19:2613–2624.
- Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nyström M (2004) Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429:827–833.
- Bellwood DR, Hughes TP, Hoey AS (2006) Sleeping Functional Group Drives Coral-Reef Recovery. *Curr Biol* 16:2434–2439.
- Carleton JH, Done TJ (1995) Quantitative video sampling of coral reef benthos: large-scale application. *Coral Reefs* 14:35–46.
- Castro CB, Pires DO (2001) Brazilian coral reefs: What we already know and what is still missing. *Bull Mar Sci* 69:357–371.
- Chen C, Dai C-F (2004) Local phase shift from *Acropora*-dominant to *Condylactis*-dominant community in the Tiao-Shi Reef, Kenting National Park, southern Taiwan. *Coral Reefs*.
- Cirano M, Lessa GC (2007) Oceanographic characteristics of Baía de Todos os Santos, Brazil. *Rev Bras Geofísica* 25:363–387.
- Connell JH, Sousa WP (1983) On the Evidence Needed to Judge Ecological Stability or Persistence. *Am Nat* 121:789–824.
- Cruz ICS, Kikuchi RKP, Creed JC (2014) Improving the construction of functional models of alternative persistent states in coral reefs using insights from ongoing research programs: A discussion paper. *Mar Environ Res* 97:1–9.
- Cruz ICS, de Kikuchi RKP, Longo LL, Creed JC (2015a) Evidence of a phase shift to *Epizoanthus gabrieli* Carlgreen, 1951 (Order Zoanthidea) and loss of coral cover on reefs in the Southwest Atlantic. *Mar Ecol* 36:318–325.
- Cruz ICS, Kikuchi RKP, Leão ZMAN (2008) Use of the video transect method for characterizing the Itacolomis reefs, eastern Brazil. *Brazilian J Oceanogr* 56:271–280.
- Cruz ICS, Loiola M, Albuquerque T, Reis R, de Anchieta C. C. Nunes J, Reimer JD, Mizuyama M, Kikuchi RKP, Creed JC (2015b) Effect of Phase Shift from Corals to Zoantharia on Reef Fish Assemblages. *PLoS One* 10:e0116944.
- Cruz ICS, Meira VH, de Kikuchi RKP, Creed JC (2016) The role of competition in the phase shift to dominance of the zoanthid *Palythoa* cf. *variabilis* on coral reefs. *Mar Environ Res* 115:28–35.
- Cruz ICS, Waters LG, Kikuchi RKP, Leão ZMAN, Turra A (2018) Marginal coral reefs show

- high susceptibility to phase shift. *Mar Pollut Bull* 135:551–561.
- Davis GE (1982) A century of natural change in coral distribution at the Dry Tortugas: a comparison of reef maps from 1881 and 1976. *Deep Sea Res Part B Oceanogr Lit Rev* 29:790.
- Done TJ (1992) Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. *Hydrobiologia* 247:121–132.
- Dublin HT, Sinclair ARE, McGlade J (1990) Elephants and Fire as Causes of Multiple Stable States in the Serengeti-Mara Woodlands. *J Anim Ecol* 59:1147.
- Dudgeon SR, Aronson RB, Bruno JF, Precht WF (2010) Phase shifts and stable states on coral reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 413:201–216.
- Dutra LXC, J. Haworth R (2008) Human Disturbance, Natural Resilience and Management Futures: The Coral Reefs of Todos Os Santos Bay, Bahia, Brazil. *J Sustain Dev* 1.
- Dutra LXC, Kikuchi RKP, Leão ZMAN (2006) Todos os Santos Bay coral reefs, Eastern Brazil, revisited after 40 years. *Proc 10th Int Coral Reef Symp* 1095:1090–1095.
- Eakin CM, Morgan JA, Heron SF, Smith TB, Liu G, Alvarez-Filip L, Baca B, Bartels E, Bastidas C, Bouchon C, Brandt M, Bruckner AW, Bunkley-Williams L, Cameron A, Causey BD, Chiappone M, Christensen TRL, Crabbe MJC, Day O, de la Guardia E, Díaz-Pulido G, DiResta D, Gil-Agudelo DL, Gilliam DS, Ginsburg RN, Gore S, Guzmán HM, Hendee JC, Hernández-Delgado EA, Husain E, Jeffrey CFG, Jones RJ, Jordán-Dahlgren E, Kaufman LS, Kline DI, Kramer PA, Lang JC, Lirman D, Mallela J, Manfrino C, Maréchal J-P, Marks K, Mihaly J, Miller WJ, Mueller EM, Muller EM, Orozco Toro CA, Oxenford HA, Ponce-Taylor D, Quinn N, Ritchie KB, Rodríguez S, Ramírez AR, Romano S, Samhuri JF, Sánchez JA, Schmahl GP, Shank B V., Skirving WJ, Steiner SCC, Villamizar E, Walsh SM, Walter C, Weil E, Williams EH, Roberson KW, Yusuf Y (2010) Caribbean Corals in Crisis: Record Thermal Stress, Bleaching, and Mortality in 2005. *PLoS One* 5:e13969.
- Estes JA, Terborgh J, Brashares JS, Power ME, Berger J, Bond WJ, Carpenter SR, Essington TE, Holt RD, Jackson JBC, Marquis RJ, Oksanen L, Oksanen T, Paine RT, Pickett EK, Ripple WJ, Sandin SA, Scheffer M, Schoener TW, Shurin JB, Sinclair ARE, Soulé ME, Virtanen R, Wardle DA (2011) Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science* (80-) 333:301–306.
- Estes JA, Tinker MT, Williams TM, Doak DF (1998) Killer Whale Predation on Sea Otters Linking Oceanic and Nearshore Ecosystems. *Science* (80-) 282:473–476.
- Ferreira BP, Costa MBSF, Coxe MS, Gaspar ALB, Veeda D, Araujo M (2012) The effects of sea surface temperature anomalies on oceanic coral reef systems in the southwestern tropical Atlantic. *Coral Reefs* 32:441–454.
- Foley JA, DeFries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR, Chapin FS, Coe MT, Daily GC, Gibbs HK, Helkowski JH, Holloway T, Howard EA, Kucharik CJ, Monfreda C, Patz JA, Prentice IC, Ramankutty N, Snyder PK (2005) Global Consequences of Land Use. *Science* (80-) 309:570–574.
- Folke C, Carpenter S, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, Gunderson L, Holling CS (2004) Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35:557–581.

- Fromont J, Garson M (1999) Sponge bleaching on the West and East coasts of Australia. *Coral Reefs* 18:340–340.
- Gotelli NJ, Ellinson AM (2004) *A Primer of Ecological Statistics*. 415.
- Gower JC (1966) Some Distance Properties of Latent Root and Vector Methods Used in Multivariate Analysis. *Biometrika* 53:325.
- Heron SF, Maynard JA, Van Hooidonk R, Eakin CM (2016) Warming Trends and Bleaching Stress of the World's Coral Reefs 1985-2012. *Sci Rep* 6:1–14.
- Hirota M, Holmgren M, Van Nes EH, Scheffer M (2011) Global Resilience of Tropical Forest and Savanna to Critical Transitions. *Science* (80-) 334:232–235.
- Hoegh-Guldberg O (1999) Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar Freshw Res* 50:839–866.
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, Gomez E, Harvell CD, Sale PF, Edwards AJ, Caldeira K, Knowlton N, Eakin CM, Iglesias-Prieto R, Muthiga N, Bradbury RH, Dubi A, Hatzioios ME (2007) Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. *Science* (80-) 318:1737–1742.
- Hughes TP (1994) Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* (80-) 265:1547–1551.
- Hughes TP, Anderson KD, Connolly SR, Heron SF, Kerry JT, Lough JM, Baird AH, Baum JK, Berumen ML, Bridge TC, Claar DC, Eakin CM, Gilmour JP, Graham NAJ, Harrison H, Hobbs J-PA, Hoey AS, Hoogenboom M, Lowe RJ, McCulloch MT, Pandolfi JM, Pratchett M, Schoepf V, Torda G, Wilson SK (2018a) Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the Anthropocene. *Science* (80-) 359:80–83.
- Hughes TP, Baird AH, Bellwood DR, Card M, Connolly SR, Folke C, Grosberg R, Hoegh-Guldberg O, Jackson JBC, Kleypas J, Lough JM, Marshall P, Nyström M, Palumbi SR, Pandolfi JM, Rosen B, Roughgarden J (2003) Climate Change, Human Impacts, and the Resilience of Coral Reefs. *Science* (80-) 301:929–933.
- Hughes TP, Carpenter S, Rockström J, Scheffer M, Walker B (2013a) Multiscale regime shifts and planetary boundaries. *Trends Ecol Evol* 28:389–395.
- Hughes TP, Kerry JT, Baird AH, Connolly SR, Chase TJ, Dietzel A, Hill T, Hoey AS, Hoogenboom MO, Jacobson M, Kerswell A, Madin JS, Mieog A, Paley AS, Pratchett MS, Torda G, Woods RM (2019) Global warming impairs stock–recruitment dynamics of corals. *Nature* 568:387–390.
- Hughes TP, Kerry JT, Baird AH, Connolly SR, Dietzel A, Eakin CM, Heron SF, Hoey AS, Hoogenboom MO, Liu G, McWilliam MJ, Pears RJ, Pratchett MS, Skirving WJ, Stella JS, Torda G (2018b) Global warming transforms coral reef assemblages. *Nature* 556:492–496.
- Hughes TP, Linares C, Dakos V, van de Leemput IA, van Nes EH (2013b) Living dangerously on borrowed time during slow, unrecognized regime shifts. *Trends Ecol Evol* 28:149–155.
- Hunter CL, Evans CW (1995) Coral reefs in Kaneohe Bay, Hawaii: Two centuries of western influence and two decades of data. *Bull Mar Sci* 57:501–515.
- Idjadi JA, Lee SC, Bruno JF, Precht WF, Allen-Requa L, Edmunds PJ (2006) Rapid phase-shift reversal on a Jamaican coral reef. *Coral Reefs* 25:209–211.

- Jaap W (1979) Observations on Zooxanthellae Expulsion at Middle Sambo Reef, Florida Keys. *Bull Mar Sci* 29:414–422.
- Jax K (2006) Ecological Units: Definitions and Application. *Q Rev Biol* 81:237–258.
- Jokiel P, Coles S (1990) Response of Hawaiian and other Indo-Pacific reef corals to elevated temperature. *Coral Reefs* 8:155–162.
- Kemp DW, Cook CB, LaJeunesse TC, Brooks WR (2006) A comparison of the thermal bleaching responses of the zoanthid *Palythoa caribaeorum* from three geographically different regions in south Florida. *J Exp Mar Bio Ecol* 335:266–276.
- Kohler KE, Gill SM (2006) Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Comput Geosci* 32:1259–1269.
- Leão ZMAN, De Kikuchi RKP, De Oliveira MDDM (2008) Branqueamento de corais nos recifes da Bahia e sua relação com eventos de anomalias térmicas nas águas superficiais do oceano. *Biota Neotrop* 8:69–82.
- Leão ZMAN, Kikuchi RKP, Ferreira BP, Neves EG, Sovierzoski HH, Oliveira MDM, Maida M, Correia MD, Johnsson R (2016) Brazilian coral reefs in a period of global change: A synthesis. *Brazilian J Oceanogr* 64:97–116.
- Lewontin RC (1969) The meaning of stability. *Brookhaven Symp Biol* 22:13–24.
- Luck GW, Daily GC, Ehrlich PR (2003) Population diversity and ecosystem services. *Trends Ecol Evol* 18:331–336.
- Marlow J, Davy SK, Shaffer M, Haris A, Bell JJ (2018) Bleaching and recovery of a phototrophic bioeroding sponge. *Coral Reefs* 37:565–570.
- Migotto AE (1997) Anthozoan bleaching on the southeastern coast of Brazil in the summer of 1994. In: *International Conference on Coelenterate Biology*. The Netherlands
- Miller J, Muller E, Rogers C, Waara R, Atkinson A, Whelan KRT, Patterson M, Witcher B (2009) Coral disease following massive bleaching in 2005 causes 60% decline in coral cover on reefs in the US Virgin Islands. *Coral Reefs* 28:925–937.
- Norström A, Nyström M, Lokrantz J, Folke C (2009) Alternative states on coral reefs: beyond coral–macroalgal phase shifts. *Mar Ecol Prog Ser* 376:295–306.
- Nyström M, Folke C, Moberg F (2000) Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends Ecol Evol* 15:413–417.
- Pandolfi JM, Bradbury RH, Sala E, Hughes TP, Bjorndal KA, Cooke RG, McArdle D, McClenachan L, Newman MJH, Paredes G, Warner RR, Jackson JBC (2003) Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* (80-) 301:955–958.
- Perry CT, Larcombe P (2003) Marginal and non-reef-building coral environments. In: *Coral Reefs*. p 427–432
- Petraitis PS, Dudgeon SR (2004) Detection of alternative stable states in marine communities. *J Exp Mar Bio Ecol* 300:343–371.
- Petraitis PS, Methratta ET, Rhile EC, Vidargas NA, Dudgeon SR (2009) Experimental

- confirmation of multiple community states in a marine ecosystem. *Oecologia* 161:139–148.
- Prada C, Weil E, Yoshioka PM (2010) Octocoral bleaching during unusual thermal stress. *Coral Reefs* 29:41–45.
- Quinn GP, Keough MJ (2002) *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*.
- Scheffer M, Carpenter S, Foley JA, Folke C, Walker B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591–596.
- Scheffer M, Carpenter SR (2003) Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends Ecol Evol* 18:648–656.
- Skirving WJ, Heron SF, Marsh BL, Liu G, De La Cour JL, Geiger EF, Eakin CM (2019) The relentless march of mass coral bleaching: a global perspective of changing heat stress. *Coral Reefs* 38:547–557.
- Soares M de O (2020) Marginal reef paradox: A possible refuge from environmental changes? *Ocean Coast Manag* 185:105063.
- Spalding MD, Brown BE (2015) Warm-water coral reefs and climate change. *Science* (80-) 350:769–771.
- Steffen W, Persson Å, Deutsch L, Zalasiewicz J, Williams M, Richardson K, Crumley C, Crutzen P, Folke C, Gordon L, Molina M, Ramanathan V, Rockström J, Scheffer M, Schellnhuber HJ, Svedin U (2011) The anthropocene: From global change to planetary stewardship. *Ambio* 40:739–761.
- Stimson J (2015) Long-Term Record of Nutrient Concentrations in Kāneʻohe Bay, Oʻahu, Hawaiʻi, and Its Relevance to Onset and End of a Phase Shift Involving an Indigenous Alga, *Dictyosphaeria cavernosa*. *Pacific Sci* 69:319–339.
- Tedesco EC, Segal B, Calderon EN, Schiavetti A (2017) Conservation of Brazilian coral reefs in the Southwest Atlantic Ocean: a change of approach. *Lat Am J Aquat Res* 45:228–245.
- Underwood AJ (1997) *Experiments in Ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*, First Edit. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* (80-) 277:494–499.
- Walther G-R, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin J-M, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395.
- Wang G, Eltahir EAB (2000) Role of vegetation dynamics in enhancing the low-frequency variability of the Sahel rainfall. *Water Resour Res* 36:1013–1021.
- Wilkinson CR [Ed. . (2008) *Status of coral reefs of the world : 2008* / edited by Clive Wilkinson ; Global Coral Reef Monitoring Network.
- Work TM, Aeby GS, Maragos JE (2008) Phase Shift from a Coral to a Corallimorph-Dominated Reef Associated with a Shipwreck on Palmyra Atoll. *PLoS One* 3:e2989.
- Yang S-Y, Bourgeois C, Ashworth CD, Reimer JD (2013) *Palythoa* zoanthid 'barrens' in

Okinawa: examination of possible environmental causes. *Zool Stud* 52:1–11.