

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

ÉRICA PATRICIA DE LIMA

BIOLOGIA REPRODUTIVA DOS ZOANTÍDEOS (CNIDARIA:
ANTHOZOA) EM RECIFES COSTEIROS DE PERNAMBUCO,
BRASIL.

RECIFE

2022

ÉRICA PATRICIA DE LIMA

BIOLOGIA REPRODUTIVA DOS ZOANTÍDEOS (CNIDARIA:
ANTHOZOA) EM RECIFES COSTEIROS DE PERNAMBUCO,
BRASIL.

Tese apresentada à Coordenação do Programa
de Pós-Graduação em Biologia Animal, como
parte dos requisitos para obtenção do título de
Doutor em Zoologia.

Orientadora: Prof^a. Dra. Paula Braga Gomes

Recife

2022

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD

Lima, Érica Patrícia de

Biologia reprodutiva dos zoantídeos (Cnidaria: Anthozoa) em recifes costeiros de Pernambuco, Brasil / Érica Patrícia de Lima– 2022.

126 f. : il., fig., tab.

Orientadora: Paula Braga Gomes

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Recife, 2022.

Inclui referências.

1. Anthozoa 2. Recifes e ilhas de coral 3. Pernambuco I. Gomes, Paula Braga (orient.) II. Título

593.6 CDD (22.ed.) UFPE/CB – 2023 -206

ÉRICA PATRICIA DE LIMA

BIOLOGIA REPRODUTIVA DOS ZOANTÍDEOS (CNIDARIA:
ANTHOZOA) EM RECIFES COSTEIROS DE PERNAMBUCO,
BRASIL.

Tese apresentada à Coordenação do Programa
de Pós-Graduação em Biologia Animal, como
parte dos requisitos para obtenção do título de
Doutora em Zoologia.

Aprovada em: 04/11/2022

COMISSÃO EXAMINADORA

Dra. Ana Carla Asfora El-Deir

Dr. Felipe Ferreira Campos

Dra. Fernanda Maria Duarte do Amaral.

Dr. Sérgio Nascimento Stampar

Dr. Ulisses dos Santos Pinheiros

AGRADECIMENTOS

Gostaria inicialmente de agradecer a Deus, a espiritualidade que permitiu minha encarnação nessa vida, agradecer a todo amparo e amor durante todos os instantes. Em seguida, e no mesmo nível divino, quero agradecer a minha família, em especial meus pais e irmãos. Sem a minha base familiar nada teria sido, nada! Ao meu pai, sinônimo de trabalho, muito obrigada por ter lutado para que nunca nos faltasse nada, como o senhor mesmo gosta de repetir... “a sua filha será doutora, a filha de um vendedor de cachorro quente que virou pedreiro, conseguiu terminar o doutorado...” obrigada por sempre acreditar. A minha mãe, a mulher mais forte desse mundo, obrigada por ser TUDO na minha vida. Desde o primeiro instante que cheguei nesse mundo a senhora tem cuidado de mim (tarefa difícilíssima) e me amado incondicionalmente, muito obrigada! E a meus irmãos, em especial Évio, obrigada por ser meu companheiro, por todo apoio e amor, te amo! Eu amo vocês para sempre!

Quero agradecer a todos os meus amigos que me acompanharam durante essa longa jornada, e que jornada... muitas pessoas passaram pela minha vida e de alguma forma me ajudaram, mas algumas foram especiais. Obrigada Guilherme, Yago, Rafael, Alessandra, Kayke, Milena, João, Isabela, Camilla e Mychel vocês fizeram desse laboratório muito mais que um simples laboratório. Nossa amizade ultrapassou os muros da academia, ficou para vida. Muito obrigada por todo apoio, todo incentivo, pelas risadas que tantas vezes me ajudaram a enfrentar os problemas e aguentar as dores quando nenhum analgésico mais conseguia fazer. Obrigada pelo apoio nas pesquisas e nesse ponto eu preciso destacar Milena, João e acrescentar Isabela Vieira, por terem mergulhado de cabeça comigo, nesse trabalho tem pedacinhos especiais de vocês três, obrigada pelas coletas e por todo trabalho no laboratório, obrigada por aguentarem minhas chatices e minhas cobranças, muito obrigada. Aproveito e destaco também Alessandra e Yago, muito obrigada por toda ajuda nas imagens e fotos, obrigada por me socorrerem tantas vezes com as fotos, gráficos e tudo mais, minha eterna gratidão. Amo todos vocês demais.

A minha amiga da vida também estendo minha gratidão, Gerlaine (Gê), obrigada por escutar meus desabafos e lamentações, e por sempre me apoiar, te amo! A minha família apométrica, que tantas vezes me ajudaram material e espiritualmente, meu muito obrigada Beth, Rosa, Gorki, Belinda, Bettina, Nete, Gisélia, Fernandinha, Taciana, Cristiane, Cláudia e Fernanda Lúcia.

Quero agradecer ao Dr. Carlos Pérez por todas as oportunidades ao longo desses mais de 10 anos. E gostaria de agradecer à minha orientadora Dra. Paula Gomes. Paula, nessa minha jornada acadêmica você sempre esteve junto, muito do que me tornei como pesquisadora e professora devo a você. Obrigada por não ter desistido de mim lá atrás, ter tido a paciência de entender minhas limitações físicas e não físicas, obrigada por ter visto além do meu jeito atrapalhado e devagar. Obrigada pela amizade e carinho de sempre.

Gostaria de agradecer a todos os professores que de alguma forma me ajudaram a chegar até aqui. Obrigada ao programa de Pós Graduação em Biologia Animal e a todos os seus docentes, mas preciso destacar professor Ulisses e professora Bruna Bezerra. A maior parte do meu doutorado vocês dois estiveram de frente na coordenação e eu quero fazer um agradecimento muito especial aos dois. Obrigada por todo suporte, por toda ajuda, sem vocês eu não teria conseguido terminar... meu muito obrigada, vocês terão minha eterna gratidão. Obrigada pelo jeito humano e carinhoso que sempre agiram comigo e por terem compreendido minhas limitações e me ajudado em todos os momentos que precisei. Acredito que esse agradecimento seja também de Paula para com vocês. Muito, muito obrigada de verdade!

Ainda englobando o PPGBA, quero agradecer a Manoel. Meu amigo, obrigada por todo suporte, toda ajuda, pela atenção e carinho que sempre teve comigo. São pessoas como você que fazem a diferença.

Agradeço a toda UFPE pela oportunidade de concluir um doutorado com toda qualidade, mesmo vivendo dias tão sombrios, que a chama da educação e da pesquisa nunca se apague. Que o ensino público se mantenha forte e que sejamos resistência. A todos vocês que fazem a educação pública, meu respeito e minha gratidão! Que a Luz volte a brilhar!

Estendo meus agradecimentos a CAPES pela bolsa durante o doutorado, que muitas vezes foi a fonte de financiamento do meu projeto.

E por fim, quero fazer um agradecimento mais que especial, quero deixar aqui registrado para sempre o meu amor e gratidão a três pessoas. Mais uma vez preciso ressaltar minha mãe, sem ela nada poderia ter sido, sem ela eu não teria conseguido, ela é minha fonte de amor, de força, obrigada por nunca ter acreditado no futuro que os médicos diziam que eu teria, e principalmente, obrigada por não ter me deixado acreditar nisso. Na vida nós sempre enfrentamos muitos desafios, vencer esses obstáculos sozinha é uma missão muito difícil, então quero nesse momento agradecer ao meu companheiro da vida... meu amor, meu amigo, meu esposo e agora com a maior satisfação do mundo o pai do meu príncipe. Obrigada Thiago, você sempre foi um dos pilares da minha vida, eu não consigo imaginar minha vida sem você. Obrigada pela paciência, pelo amor, pela ajuda prática na vida e no laboratório, obrigada por sempre me apoiar e caminhar ao meu lado, nunca me deixando esmoirecer... acho que você acredita mais em mim, do que eu mesma, te amo para sempre! E quero agradecer ao meu amor maior, meu pequeno Gilberto! Betinho, você ainda é muito pequeno para ter noção de tudo que está ocorrendo, mas mesmo pequeno você me salvou com sua chegada e seu amor. Obrigada por ter aceitado ser meu filho. Você é meu melhor presente. Te amo para sempre!

*“Presentemente, eu posso me
Considerar um sujeito de sorte
Porque apesar de muito moço
Me sinto são, e salvo, e forte*

*E tenho comigo pensado
Deus é Brasileiro e anda do meu lado
E assim já não posso sofrer
No ano passado*

*Tenho sangrado demais
Tenho chorado pra cachorro
Ano passado eu morri
Mas esse ano eu não morro.*

*Ano passado eu morri
MAS ESSE ANO EU NÃO MORRO”.*

Belchior

*“Tem vez que as coisas pesam mais
Do que a gente acha que pode aguentar,
Nessa hora fique firme
Pois tudo isso logo vai passar...”*

Marcelo Jeneci

RESUMO

O Brasil possui os únicos recifes do Atlântico Sudoeste e que apresentam características peculiares, tornando-os únicos. Nesse ambiente os zoantídeos formam um grupo dominante, fundamentais para a estrutura e funcionamento das comunidades recifais. Apesar disso, os zoantídeos são pouco estudados, em especial no que se refere a reprodução, aspecto fundamental para entender a distribuição e dinâmica no ambiente. Esse projeto propõe a caracterização da reprodução sexuada, atrelada ao esforço reprodutivo e morfologia das espécies de zoantídeos abundantes no Brasil, investigando a gametogênese e aspectos sexuais das colônias. A coleta de amostras foi realizada na praia do Paiva, no Cabo de Santo Agostinho. Foram feitas coletas mensais num período de um ano e meio, onde foram coletados 20 pólipos de cada colônia, em cinco colônias diferentes. Em laboratório foram realizados procedimentos para obtenção de dados de fertilidade, gametogêneses (através de processos histológicos), fecundidade e esforço reprodutivo. Como resultados foram produzidos quatro capítulos englobando os aspectos reprodutivos de cada espécie. No primeiro capítulo foi realizada uma revisão sobre a reprodução sexual de zoantídeos, compilando e analisando informação de artigos científicos. Para tanto, realizamos um detalhado levantamento bibliográfico nas bases de periódicos científicos. O objetivo foi analisar a existência de padrões geográficos ou taxonômicos dos aspectos reprodutivos e identificar as lacunas de conhecimento. O segundo e terceiro capítulos tratam da reprodução sexual de *P. variabilis* e *Z. sociatus*, respectivamente. Nesses artigos analisamos e verificamos dados reprodutivos, além de tratar das relações do ambiente com a reprodução e possíveis influências. O quarto capítulo trata da comparação do esforço reprodutivo entre as espécies de zoantídeos, através de uma análise do fluxo e aporte energético adquirido por cada organismo dentro do ambiente. Os resultados trazem, pela primeira vez no Brasil, entendimento acerca da reprodução sexual de *Z. sociatus*. Além disso, construímos conhecimentos fundamentais para a ordem Zoantharia, pois esses dados servirão como base para diversos estudos por se tratar de informações básicas e importantes para qualquer grupo de organismo.

Palavras-chaves: Reprodução; Gametogênese; Esforço Reprodutivo; Zoantharia

ABSTRACT

Brazil has the only reefs in the South Atlantic and which have peculiar characteristics, making them unique. In this environment, zoanthids form a dominant group, fundamental to the structure and functioning of reef communities. Despite this, zoanthids are poorly studied, especially with regard to reproduction, a fundamental aspect to understand the distribution and dynamics in the environment. This project proposes the characterization of sexual reproduction, reproductive effort and morphology of the most abundant zoanthid species in Brazil, investigating gametogenesis, sex ratio, fertility and fecundity of colonies. Sample collection was carried out on Paiva beach, in Cabo de Santo Agostinho. Monthly collections were made over a period of one and a half years, where 20 polyps were collected from each colony, in five different colonies. In the laboratory, procedures were performed to obtain data on fertility, gametogenesis (through histological processes), fecundity and reproductive effort. As a result, four chapters were produced encompassing the reproductive aspects of each species. In the first chapter, a review was carried out on the sexual reproduction of zoanthids, compiling and analyzing information from scientific articles. For that, we carried out a detailed bibliographic survey in the databases of scientific journals. The objective was to analyze the existence of geographic or taxonomic patterns of reproductive aspects and to identify knowledge gaps. The second and third chapters deal with the sexual reproduction of *P. variabilis* and *Z. sociatus*, respectively. In these articles we analyze and verify data on gametogenesis, fertility and fecundity of colonies, in addition to dealing with the relationship between the environment and reproduction and possible influences. The fourth chapter deals with the comparison of the reproductive effort between the zoanthid species, through an analysis of the flow and energy input acquired by each organism within the environment. The results bring, for the first time in Brazil, an understanding about the sexual reproduction of *Z. sociatus*. In addition, we have built fundamental knowledge for the order Zoantharia, as these data will serve as a basis for several studies, as they are basic information but of fundamental importance for any group of organisms.

Keywords: Reproduction; Gametogenesis; Reproductive Effort; Zoantharia

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1- Geographical distribution of studies on zoantharian reproduction.-----32
- FIGURA 2- Regression between the maximum size of zoantharians oocytes in relation to temperature.-----40
- FIGURA 3- Regression between the maximum size of zoantharians is cyst spermatid in relation to temperature. -----43
- FIGURA 4- Relationship between oogenesis length (months) and depth in zoantharians species. E.ab. = *Epizoanthus abyssorum*; E.c. = *E. couchii*; E.p. = *E. paguriphilus*; E.ar. = *E. arenaceus*; P.c. = *Palythoa caribaeorum*; P.t. = *P. tuberculosa*; P.ax. = *Parazoanthus axinellae*; P.an. = *P. anguicomus*; P.p = *P. parasiticus*; P.h. = *Palythoa heliodiscus*; P.v. = *P. variabilis*; S.s. = *Savalia savaglia*; S.m. = *Sphenopus marsupialis*; Z.p. = *Zoanthus pacificus*; Z.sa. = *Z. sansibaricus*; Z.so. = *Z. sociatus*; Z.v. = *Z. vestitus*.-----44
-
- FIGURA 1- Mapa de localização das regiões de praias do Paiva em Pernambuco (PE) e São Sebastião em São Paulo (SP). -----75
- FIGURA 2- Relação entre tamanho de pólipos e a frequência de pólipos férteis em cada intervalo de tamanho.-----80
- FIGURA 3- Taxa mensal de fertilidade dos pólipos de *Palythoa variabilis* entre 2017 e 2018. A) Taxa mensal de fertilidade ao longo do período de coleta. B) Comparação da fertilidade entre pólipos do centro e borda das colônias.-82
- FIGURA 4- Comparação da taxa de fertilidade de *P. variabilis* e a taxa pluviométrica do Paiva, PE (A) e São Sebastião, SP (B). -----83
- FIGURA 5- A) oócitos e cistos espermáticos presentes no mesmo pólipos. B) taxa sexual dos pólipos de *Palythoa variabilis* na população do Paiva. -----84
- FIGURA 6- Histograma de frequência do tamanho de oócitos durante o período de gametogênese.-----85
- FIGURA 7. Médias mensais no diâmetro dos gametas de *P. variabilis*. A) médias do diâmetro de oócitos. B) médias do diâmetro de cistos espermáticos.-----85
- FIGURA 8- Secções dos mesentérios de *P. variabilis*. A) desenvolvimento assincrônico dos oócitos ao longo do mesentério. B) diferentes tamanhos de oócitos presentes nos mesentérios de pólipos. C) oócitos de *P. variabilis*. D) aspecto de cisto espermático em *P. variabilis*. n= nucléolo; m= mesentérios. Escala: 50µm. -----86

FIGURA 1- Número total de pólipos (A) e percentual de fertilidade (B) por intervalo de tamanho nas colônias de <i>Zoanthus sociatus</i> em Pernambuco. -----	102
FIGURA 2- Taxa de fertilidade da espécie <i>Zoanthus sociatus</i> entre janeiro de 2017 e junho de 2018 em Pernambuco. -----	103
FIGURA 3- Comparação entre a taxa de fertilidade de <i>Zoanthus sociatus</i> e a taxa de precipitação da região do Paiva, PE. -----	103
FIGURA 4- Formação inicial de gametas na ectoderme basal do póipo de <i>Zoanthus sociatus</i> . As setas vermelhas indicam a massa homogênea do gameta. ec = ectoderma; m = mesentérios.-----	104
FIGURA 5- (A) Imagem mostrando a distribuição dos gametas dentro do póipo de <i>Zoanthus sociatus</i> . (B) Oócito revelando o núcleo em sua periferia. (C) Cisto espermático destacando a aparência granular e os canais, no centro da região do lúmen. T= tentáculos; C= capitulum; Es= escápulo; Ac= actinofaringe; C.E.= cistos espermáticos; N= núcleo; n= nucléolo; Lu= Lúmen.-----	105
FIGURA 6- Histograma de frequência do tamanho de oócitos de <i>Zoanthus sociatus</i> ao longo da gametogênese. -----	106
FIGURA 7- Razão sexual dos pólipos (A) e distribuição sexual das colônias (B) de <i>Zoanthus sociatus</i> em Pernambuco.-----	107
FIGURA 1- Esforço reprodutivo comparado de <i>P. variabilis</i> e <i>Z. sociatus</i> . -----	119

LISTA DE TABELAS

TABELA 1- General reproductive aspects of zoanthid species -----34

TABELA 1- Comparação entre altura, volume e tamanho médio dos oócitos dos
pólipos de *P. variabilis* e *Z. sociatus* -----120

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	14
2 OBJETIVOS	16
2.1 Objetivo geral	16
2.2 Objetivos específicos	16
3 MATERIAL E MÉTODOS	16
3.1 Áreas de estudo	16
3.2 Procedimentos de amostragem	17
3.3 Procedimentos em laboratório	17
3.4 Estudos complementares	18
4 ESTRUTURAÇÃO DOS RESULTADOS	19
REFERÊNCIAS	20
5 ARTIGO 1 Comparative review of the sexual reproduction of Zoantharia (Cnidaria: Anthozoa)	25
6 ARTIGO 2 Reprodução sexuada do zoantídeo <i>Palythoa variabilis</i> (Cnidaria: Anthozoa) no nordeste brasileiro e a relação com fatores ambientais	75
7 ARTIGO 3 Biologia reprodutiva do zoantídeo <i>Zoanthus sociatus</i> (Cnidaria: Anthozoa) no nordeste do Brasil	98
8 ARTIGO 4 Comparação do esforço reprodutivo de zoantídeos (Cnidaria: Anthozoa) vivendo em simpatria no nordeste do Brasil	116

1 INTRODUÇÃO

O ambiente recifal é caracterizado por uma alta complexidade estrutural e funcional, sendo um dos ecossistemas mais diversos do mundo (BELLWOOD *et al.*, 2004). No Brasil, os habitats de recifes se estendem por cerca de 8.000 km ao longo da costa brasileira, abrangendo recifes da foz do rio Amazonas até o estado de Santa Catarina (FLOERTER *et al.*, 2008; AUED *et al.*, 2018), com peculiaridades que os diferem de outros recifes do mundo (SANTANA *et al.*, 2014). A pequena riqueza de corais construtores, alto grau de endemismo (42%), presença de poucas formas ramificadas, além de cobertura coralínea baixa (inferior a 50% ou até mesmo 25% em recifes costeiros de águas rasas) faz desses ecossistemas únicos, cuja dinâmica precisa ser compreendida (AUED *et al.*, 2018; FERREIRA; MAIDA, 2006).

Alguns dos organismos comumente encontrados ao longo dos recifes brasileiros são os zoantídeos (DURANTE; CRUZ; LOTUFO, 2018). São animais de morfologia corporal simples polipóide, na grande maioria colonial e que não ultrapassam alguns centímetros de altura (COSTA *et al.*, 2011). Anatomicamente estão classificados em duas grandes subordens: Macrocnemina, contendo o quinto mesentério ventral completo, incluindo as famílias Epizoanthidae, Hydrozoanthidae, Microzoanthidae, Nanozoanthidae e Parazoanthidae e Brachycnemina que apresenta o quinto mesentério ventral incompleto, representada pelas famílias Acrozoanthidae, Neozoanthidae, Sphenopidae e Zoanthidae (LOW; SINNIGER; REIMER, 2016). Em uma abordagem molecular, estudos revelaram que apenas a ordem Brachycnemina é monofilética, enquanto Macrocnemina é classificada como polifilética, não sustentando, dessa maneira, a existência das subordens como clados verdadeiros (POLISENO *et al.*, 2020).

No Brasil, os zoantídeos formam um grupo dominante sobre os recifes, perdendo em cobertura apenas para as macroalgas (AUED *et al.*, 2018; SILVA *et al.*, 2015). Eles estão distribuídos na costa do Nordeste (PÉREZ *et al.*, 2005), do Sudeste e do Sul, incluindo ilhas oceânicas (FRANCINI-FILHO *et al.*, 2010; SANTOS *et al.*, 2016). Nos recifes brasileiros, espécies de zoantídeos se destacam por sua abundância e algumas podem coexistir como é o caso de *Palythoa variabilis* (Duerden, 1898), *Palythoa caribaeorum* Duchassaing & Michelotti, 1864 e *Zoanthus sociatus* (Ellis, 1768) (CRUZ *et al.*, 2018; SILVA *et al.*, 2015). A abundância e predomínio desses animais é tamanha, que ao sul da Bahia foram relatados fenômenos de mudança de fase envolvendo a espécie

P. variabilis (CRUZ *et al.*, 2015). Esse fenômeno é caracterizado pela substituição de espécies construtoras, como os corais, por espécies não construtoras, como algas ou zoantídeos (DUDGEON *et al.*, 2010). Outra importância desse grupo para o ecossistema é o seu papel na transferência de energia dos pélagos ao bento (LONGO *et al.*, 2012; STAMPAR *et al.*, 2007). Os zoantídeos, de forma geral, são considerados suspensívoros e alimentam-se tanto de fitoplâncton, quanto de zooplâncton (SANTANA *et al.*, 2014) e por sua vez podem ser predados por inúmeros organismos servindo como elo na transferência energética. (PÉREZ; GOMES, 2012).

Apesar da importância ecológica dos zoantídeos, o grupo ainda é pouco estudado. O conhecimento taxonômico da ordem é confuso, consequência de descrições incompletas, simplicidade estrutural e alta plasticidade fenotípica (SWAIN *et al.*, 2014). Além dessa problemática, são animais de estrutura corporal simples e susceptíveis a sofrer com desequilíbrios e distúrbios ambientais (SOARES *et al.*, 2022). Todas essas questões interferem no desenvolvimento de estudos abordando o grupo, fazendo com que sejam o grupo menos estudado, se comparado às anêmonas-do-mar e corais (RABELO *et al.*, 2015).

O baixo número de pesquisas com zoantídeos, deixa lacunas em alguns campos de conhecimentos do grupo. Um aspecto pouco estudado de fundamental importância em qualquer organismo vivo é a reprodução. Dados sobre a biologia reprodutiva da ordem Zoantharia deve contribuir, tanto na compreensão dos padrões de dispersão das espécies, como também pode contribuir na delimitação das espécies, através do aporte e padronização de caracteres reprodutivos. Além claro, de favorecer o entendimento da dinâmica ecológica dessas espécies vitais para o bom desenvolvimento do ambiente recifal.

A ordem Zoantharia possui cerca de 250 espécies válidas, porém menos de 30 espécies tiveram seus dados reprodutivos sexuais estudados (KAWAMURA; JAMODIONG; REIMER, 2022). Zoantídeos apresentam uma reprodução sexuada com fecundação externa, contendo apenas duas exceções, *Palythoa tuberculosa* (Esper, 1805) no Japão (HIROSE *et al.*, 2011) e *Isozoanthus giganteus* Carlgren, 1923 na África do Sul, no Banco de Agulhas (CARLGREN, 1923). As espécies podem apresentar colônias hermafroditas e gonocóricas, com tempos de desovas variados, se desenvolvendo a partir de larvas plânulas (RYLAND *et al.*, 2000). No Brasil, apenas duas espécies tiveram sua biologia reprodutiva estudada, *P. caribaeorum* e *P. variabilis* na região Sudeste,

analisando exclusivamente a gametogênese (BOSCOLO; SILVEIRA, 2005). Os autores mostraram que *P. variabilis* e *P. caribaeorum* poderiam possuir uma desova do tipo “spawning”, transcorrendo durante todo o ano, porém nenhum outro estudo corroborou essa informação.

Com o intuito de levantar informações reprodutivas, que possam contribuir para o conhecimento sobre zoantídeos e seu papel na comunidade recifal, essa pesquisa fez uma revisão do conhecimento atual sobre a reprodução de zoantídeos, bem como avaliou a biologia reprodutiva das espécies mais abundantes nos ecossistemas recifais brasileiros. Abordamos e padronizamos termos relacionados ao tema, com o objetivo de favorecer e guiar futuras pesquisas, realizando por fim, um estudo integrado da biologia reprodutiva das espécies nos recifes brasileiros.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo Geral

Caracterizar a reprodução e o esforço reprodutivo das espécies *Palythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus* em águas tropicais no Brasil.

2.2. Objetivos Específicos

- Descrever a gametogênese de *P. variabilis* e *Z. sociatus*;
- Descrever aspectos reprodutivos (período reprodutivo, fertilidade, fecundidade, razão sexual, tamanho dos oócitos) de *P. variabilis* e *Z. sociatus*;
- Determinar os aspectos e esforços reprodutivos das espécies;
- Comparar a reprodução de *P. variabilis* em zonas climáticas distintas (Nordeste e Sudeste do Brasil).

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Área de estudo

O projeto foi desenvolvido na praia do Paiva (08° 17 '15"S – 35° 02' 00"O), na cidade do Cabo de Santo Agostinho, região metropolitana de Recife, Pernambuco. Essa praia foi escolhida devido à abundância das espécies em estudo, e por essas espécies

viverem em simpatria no ambiente. Além disso, a proximidade à linha de areia facilitou a coleta de amostras e diminui os riscos de erros ou insucesso durante a coleta.

3.2. Procedimentos de amostragem

As coletas foram mensais ao longo de um ano e meio, para que se tenha o acompanhamento completo da gametogênese. As amostras foram sempre coletadas de cinco colônias diferentes, distantes mais de 2m uma da outra. Foram coletados 20 pólipos de cada colônia (no caso de *Palythoa variabilis*, foram coletados 10 pólipos do centro, 10 pólipos da borda), totalizando 100 pólipos por mês para cada espécie. Essa diferenciação da posição dos pólipos (centro e borda) não foi possível ser feita em *Z. sociatus* pela incapacidade de delimitação das colônias da espécie em campo. As amostras *in situ* foram acondicionadas em potes devidamente identificados, contendo fixador histológico (álcool 70%), em seguida foram levados ao Laboratório de Ecologia e Conservação de Ecossistemas Marinhos – LECEM na UFRPE. Amostras hidrológicas foram coletadas para medições dos teores de salinidade, e a aferição da temperatura da água foi feita no momento das coletas através de termômetro de “leitura instantânea” (Incoterm). Esses dados ajudaram no acompanhamento dos parâmetros ambientais da região. Também foi realizada a morfometria dos pólipos, medindo comprimento, diâmetro do disco oral e diâmetro da coluna com uso de paquímetro digital.

3.3. Procedimentos em laboratório

Os 20 pólipos de cada colônia, foram dissecados sob estereomicroscópio para a observação quanto à presença ou ausência de tecido gamético, determinação da categoria sexual (macho, fêmea, hermafrodita, estéril). As proporções sexuais mensais e total foram calculadas para cada posição dentro da colônia (borda e centro), bem como para a colônia no geral. A proporção sexual determinada durante todo o período de estudo foi analisada usando o teste do qui-quadrado (SOKAL; ROHLF, 1996). O teste do qui-quadrado também foi utilizado para comparar as distribuições das categorias sexuais dentro das colônias (centro e borda). Também foi realizada uma comparação entre as colônias férteis e estéreis através do *Teste t de Student*, usando o software Systat 8.0 (WILKINSON, 1996). O nível de significância em todos os testes estatísticos foi de $\alpha = 0,05$.

Foram escolhidos aleatoriamente 10 pólipos de cada colônia (5 no centro e 5 na borda, no caso de *P. variabilis*), para caracterizar a gametogênese. Os pólipos passaram

por processamento histológico, seguindo Boscolo e Silveira (2005), até a produção de lâminas que foram coradas com Hematoxilina-Eosina, analisadas e fotografadas. Os ovócitos e os cistos espermáticos foram analisados e classificados em estágios de desenvolvimento, utilizando os critérios de Barbosa et al. (2014). A distribuição de frequência para cada fase de desenvolvimento com base no total dos gametas medidos foi plotada em relação ao tempo de estudo para avaliar o tempo da gametogênese e estimar o período de liberação.

Para cada pólip, o percentual de gametas dentro de cada classe de tamanho com intervalo de 100µm cada, foi calculado. A distribuição da frequência de tamanho de oócitos foi comparada entre os pólipos dentro da mesma colônia (sincronização intra-colônia) e entre os pólipos de diferentes colônias (sincronização inter-colônia).

A fertilidade das colônias masculinas e femininas foi calculada através da porcentagem de pólipos férteis. A fecundidade foi calculada através do número médio de oócitos maduros por pólip. Para a avaliação do esforço reprodutivo das espécies, foi calculada a seguinte métrica seguindo Fadlallah et al. (1984) com adaptações.

1. razão entre o número de gametas por mesentério e o volume do pólip.

O volume do pólip foi calculado usando os valores da altura e do diâmetro de cada pólip fértil, aplicando a fórmula de volume de um cilindro, formato similar ao pólip de zoantídeo. Através da análise, foi possível fazer a comparação intra e interespecífica ao longo do ano.

3.4. Estudos complementares

Paralelamente, foi realizado um estudo de revisão sobre a reprodução sexual de zoantídeos, compilando e analisando informações de artigos científicos. Para tanto, foi realizado um detalhado levantamento bibliográfico nas bases de periódicos científicos. Os dados foram analisados quanto à existência de padrões geográficos ou taxonômicos dos aspectos reprodutivos, bem como, foram identificadas as lacunas de conhecimento.

Durante o desenvolvimento dos estudos reprodutivos, foram coletados na costa de Pernambuco exemplares de outra espécie de zoantídeo da mesma família de *Zoanthus sociatus* para verificação de alguns aspectos reprodutivos e complementar o estudo de

revisão citado acima. A análise dos exemplares resultou em um artigo paralelo sobre a variabilidade de *Isaurus tuberculatus*.

4. ESTRUTURAÇÃO DOS RESULTADOS

Os resultados estão organizados em quatro capítulos.

Capítulo 1: Comparative review of the sexual reproduction of Zoantharia (Cnidaria: Anthozoa).

Traz uma compilação e atualização dos dados acerca da reprodução sexual de zoantídeos, comparando o avanço nas pesquisas, desde a última grande revisão do tema, feita por Ryland (1997).

Capítulo 2: Reprodução sexuada do zoantídeo *Palythoa variabilis* (Cnidaria: Anthozoa) no Nordeste brasileiro e a relação com pluviosidade e salinidade

Realizamos uma comparação da influência de aspectos abióticos relacionados à pluviosidade, na reprodução sexual de *Palythoa variabilis*, com estudos prévios realizados no Sudeste do Brasil.

Capítulo 3: Biologia reprodutiva do zoantídeo *Zoanthus sociatus* (Cnidaria: Anthozoa) no Nordeste do Brasil

Aqui trouxemos o primeiro estudo sobre a reprodução sexual de *Zoanthus sociatus* no Brasil, descrevemos sua gametogênese, taxa de fertilidade e fecundidade, além de trazer aspectos do desenvolvimento dos gametas e características gerais de reprodução da espécie.

Capítulo 4: Comparação do esforço reprodutivo de zoantídeos (Cnidaria: Anthozoa) vivendo em simpatria no Nordeste do Brasil

Análise comparativa do esforço reprodutivo sexual, realizado pelas espécies *Palythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus*, que habitam os recifes costeiros do Nordeste e Sudeste brasileiro.

ANEXO: Update on the distribution of *Isaurus tuberculatus* Gray, 1828 (Cnidaria, Zoantharia) and first insight into the microanatomy and cnidom of South Atlantic populations

Artigo publicado no periódico *Check List*, envolvendo a variabilidade morfológica de exemplares de *Isaurus tuberculatus*, além de verificar aspectos de sua reprodução. Esse trabalho fez uma compilação da distribuição da espécie no Nordeste brasileiro.

REFERÊNCIAS

AUED, A. W., SMITH, F., QUIMBAYO, J. P., CÂNDIDO, D. V., LONGO, G. O., FERREIRA, C. E. L., WITMAN, J. D., FLOETER, S. R., SEGAL, B. Large-scale patterns of benthic marine communities in the Brazilian province. **PLoS ONE**. v. 13, n. 6, p.1–15. 2018.

BARBOSA, T. M., GOMES, P.B., BERGERON, A.S., SANTOS, A.M.S., CHAGAS, C., FREITAS, E.M.S., PEREZ, C.D. Comparisons of sexual reproduction in *Carijoa riisei* (Cnidaria, Alcyonacea) in South Atlantic, Caribbean, and Pacific areas. **Hydrobiologia**. v. 734, p. 201–212. 2014.

BELLWOOD, D.R., HUGHES, T.P., FOLKE, C., NYSTRÖM, N. Confronting the coral reef crisis. **Nature**. v. 429, n. 24, p. 827-833. 2004.

BOSCOLO, H.K., SILVEIRA, F.L. Reproductive biology of *Palythoa caribaeorum* and *Protopalythoa variabilis* (Cnidaria, Anthozoa, Zoanthidea) from the southeastern coast of Brazil. **Brazilian Journal of Biology**. v. 65, p. 29–41. 2005.

CARLGREN, O. Ceriantharia una zoantharia der Deutschen tiefsee - Expedition. Wiss Ergebn. dt.Tiefsee-Expeded. **Valdivia**. v. 19, n. 7, p. 12–89. 1923.

COSTA, D. L., GOMES, P. B., SANTOS, A. M., VALENÇA, N. S., VIEIRA, N. A., PÉREZ, C. D. Morphological plasticity in the reef zoanthid *Palythoa caribaeorum* as an

adaptive strategy. **Annales Zoologic Fennici**. v. 48, p. 349 - 358. 2011.

CRUZ, I.C.S., LOIOLA, M., ALBUQUERQUE, T., REIS, R., NUNES, J.A.C.C., REIMER, J.D., MIZUYAMA, M., KIKUCHI, R.K.P., CREED, J.C. Effect of Phase Shift from Corals to Zoantharia on Reef Fish Assemblages. **Plos One**. p. 1-16. 2015.

CRUZ, I.C.S., WATERS, L.G., KIKUCHI, R.K.P., LEÃO, Z.M.A.N., TURRA, A. Marginal coral reefs show high susceptibility to phase shift. **Marine Pollution Bulletin**. v. 135, p. 551–561. 2018.

DUDGEON, S.R., ARONSON, R.B., BRUNO, J.F., PRECHT, W.F. Phase shifts and stable states on coral reefs. **Marine Ecology Progress Series**. v. 413, p. 201–216. 2010.

DURANTE, L.M., CRUZ, I.C.S., LOTUFO, T.M.C. The effect of climate change on the distribution of a tropical zoanthid (*Palythoa caribaeorum*) and its ecological implications. **PeerJ**. v. 6, p. 1-27. 2018.

FADLALLAH, Y.H., KARLSON, R.H., SEBENS, K.P. A comparative study of sexual reproduction in three species of Panamanian zoanthids (Coelenterata: Anthozoa). **Bulletin of Marine Science**. v. 35, p. 80–89. 1984.

FERREIRA B.P., MAIDA M. Monitoramento dos recifes de coral do Brasil: situação atual e perspectivas. **MMA, Série Biodiversidade**. v. 18, p. 250. 2006.

FLOETER, S.R.; ROCHA, L.A.; ROBERTSON, D.R.; JOYEUX, J.C.; SMITH-VANIZ, W.F.; WIRTZ, P.; EDWARDS, J.P.; BARREIROS, C.E.L.; FERREIRA, J.L.; GASPARINI, A.; BRITO, J.M.; FALCÓN, J.M.; BOWEN, B.W.; BERNARDI, G. Atlantic reef fish biogeography and evolution. **Journal of Biogeography**, v. 35, p. 22-47, 2008. [https://doi: 10.1111/j.1365-2699.2007.01790.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01790.x)

FRANCINI-FILHO, R.B., MOURA, R.L. Predation on the toxic zoanthid *Palythoa caribaeorum* by reef fishes in the Abrolhos bank, eastern Brazil. **Brazilian Journal of Microbiology**. v. 58, p. 8–10. 2010.

GILI, J.M., COMA R. Benthic suspension feeders: their paramount role in littoral marine webs. **Trends in Ecology and Evolution**. v.13, p. 316–321. 1998.

HIROSE, M., OBUCHI, M., HIROSE, E., REIMER, J. D. Timing of Spawning and Early Development of *Palythoa tuberculosa* (Anthozoa, Zoantharia, Sphenopidae) in Okinawa, Japan. **Biology Bulletin**. v. 220, p. 23–31. 2011.

KAWAMURA, I., JAMODIONG, E.A., REIMER, J.D. Sexual Reproduction in *Zoanthus kuroshio* and *Isaurus tuberculatus* (Cnidaria: Anthozoa: Zoanthidae) in Southern Japan. **Zoological Science**. v. 39, n. 5, p. 1-13. 2022.

LONGO, G.O., KRAJEWSKI, J.P., SEGAL B., FLOETER, S.R. First record of predation on reproductive *Palythoa caribaeorum* (Anthozoa: Sphenopidae): insights on the tradeoff between chemical defences and nutritional value. **Marine Biodiversity Records**. v. 29, n. 5, p. 1-3. 2012.

LOW, M.E.Y., SINNIGER, F., REIMER, J.D. The order zoantharia rafinesque, 1815 (Cnidaria, Anthozoa: Hexacorallia): Supraspecific classification and nomenclature. **ZooKeys**. v. 641, p. 1–80. 2016.

OIGMAN-PSZCZOL, S.S., FIGUEIREDO, M.A.O., CREED, J.C. Distribution of Benthic Communities on the Tropical Rocky Subtidal of Armação dos Búzios, Southeastern Brazil. **Marine Ecology**. v. 25, p. 173–190. 2004.

POLISENO, A., SANTOS, M.E.A., KISE, H., MACDONALD, B., QUATTRINI, A. M., MCFADDEN, C.S., REIMER, J.D. Evolutionary implications of analyses of complete mitochondrial genomes across order Zoantharia (Cnidaria: Hexacorallia). **Journal of Zoological Systematic and Evolutionary Research**. v. 00, p. 1-11. 2020.

PÉREZ, C.D., VILA-NOVA, D.A., SANTOS, A.M. Associated community with the zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Duchassaing & Michelotti, 1860) (Cnidaria, Anthozoa) from littoral of Pernambuco, Brazil. **Hydrobiologia**. v. 548, p. 207–215. 2005.

PÉREZ, C.D., GOMES, P.G. First record of the fireworm *Hermodice carunculata* (Annelida, Polychaeta) preying on colonies of the fire coral *Millepora alcicornis* (Cnidaria, Hydrozoa). **Biota Neotropical**. v.12, n. 2, p. 1-4. 2012.

RABELO, E.F., SOARES, M. DE O., BEZERRA, L.E.A., MATTHEWS-CASCON, H. Distribution pattern of zoanthids (Cnidaria: Zoantharia) on a tropical reef. **Marine Biology Research**. v. 11, n.6, p. 584–592. 2015.

RYLAND, J.S. Reproduction in Zoanthidea (Anthozoa: Hexacorallia). **Invertebrate Reproduction & Development**. v. 31, p. 177–188. 1997.

RYLAND, J. S., PUTRON, S., SCHELTEMA, R. S., CHIMONIDES, P. J., ZHADAN, D. G. Semper's (zoanthid) larvae: pelagic life, parentage and other problems. **Hydrobiologia**. v. 440, p. 191–198. 2000.

SANTOS, M.E.A., KITAHARA, M.V., LINDNER, A. REIMER, J.D. Overview of the order Zoantharia (Cnidaria: Anthozoa) in Brazil. **Marine Biodiversity**. v. 46, p. 547–559. 2016.

SILVA, J.F., GOMES, P.B., SANTANA, E.C., SILVA, J.M., LIMA, E.P., SANTOS, A.M.M., PÉREZ, C.D. Growth of the tropical zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Cnidaria: Anthozoa) on reefs in northeastern Brazil. **Anais Academia Brasileira de Ciências**. v. 87, n.2, p. 985–96. 2015.

SOKAL, R.R., ROHL, F.F. J. **Biometry**. Freeman & Company, New York. 1996.

SOARES, M.O., KITAHARA, M.V., SANTOS, M.E.A., BEJARANO, S., RABELO, E.F., CRUZ, I.C.S. The flourishing and vulnerabilities of zoantharians on Southwestern Atlantic reefs. **Marine Environmental Research**. v. 173, p. 1-11. 2022. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105535>

STAMPAR, S.N., SILVA, P.F., LUIZ, O.J JR. Predation on the zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Anthozoa, Cnidaria) by a Hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*) in Southeastern Brazil. **Marine Turtle Newsletter**. v. 117, p. 3–5. 2007.

SWAIN, T.D., SWAIN, L.M. Molecular parataxonomy as taxon description: examples from recently named Zoanthidea (Cnidaria: Anthozoa) with revision based on serial histology of microanatomy. **Zootaxa**. v. 3796, n. 1, p. 081–107. 2014.

WILKINSON, L., 1996. **Systat**, Version 6.0. SPSS, Chicago, IL.

5. CAPÍTULO 1

Capítulo 1

5. ARTIGO 1 A ser encaminhado à revista *Invertebrate Biology*

**Comparative review of the sexual reproduction of Zoantharia (Cnidaria:
Anthozoa).**

Érica Patricia de Lima¹ and Paula Braga Gomes²

¹ Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Programa de Pós-graduação em Biologia Animal. Rua Professor Nelson Chaves s/n – Cidade Universitária, Recife - PE, 52171-011. E-mail: epatricia.lima@gmail.com

² Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Biologia. Rua Dom Manuel de Medeiros, s/n - Dois Irmãos, Recife - PE, 52171-900. E-mail: paula.gomes.ufrpe@gmail.com

Corresponding author: epatricia.lima@gmail.com

Keywords: Zoantharia, zoantharians, reproductive pattern, gametogenesis, fecundity.

ABSTRACT

The zoantharians have a wide geographic and bathymetric distribution, they are part of coastal and deep reefs. This study gathers and updates reproductive data in animal species and assesses the existence of systematic, bathymetric, geographic trends in the group's reproduction. Only 11.6% of known species have been the subject of reproductive studies, mainly in shallow tropical waters and the Atlantic Ocean. Even with the gaps, we verified that species of Parazoanthidae and Epizoanthidae are gonochoric, while the Brackycnemina family is hermaphrodites. Almost all zoantharians release gametes in the water, only *Isozoanthus giganteus* (release juveniles) and *Palythoa tuberculosa*, release Zoanthella larvae. We observed that species with *Symbiodinium* sp. present larger oocytes (mainly in shallow waters) than species without symbiosis, showing the energetic contribution of zooxanthellae in gametogenesis. The development of mesentery folding the layer of gametogenic tissue and increasing the amount of oocytes per mesentery observed *Epizoanthus scotinus* and *Parazoanthus anguicomus*. We also observed that the species of Parazoanthidae and Epizoanthidae (deep waters) tend to release gametes in the fall, while Zoanthidae and Sphenopidae (shallow waters) release in the summer. Depth and temperature are strongly related to the observed reproductive strategies, indicating that they are more important than geographic patterns. There are still gaps about reproduction, studies in deep waters (> 50m), cold waters, and monthly studies to better assess gametogenesis are still lacking. Fertility and sex ratio data are ignored in most studies, and the terms used are not standardized. This survey gathered results about the reproduction of Zoantharia in the last 20 years and we show the need for works of this lineage to enrich the information about zoantharians.

1. INTRODUCTION

The Zoantharia Order (= Zoanthidea) represents a group of anthozoans, mainly colonial, that differs from other hexacorals by their mesenteries organization in coupled dimorphic pairs and tentacles always arranged in two lines or circle. The order is divided into two recognized suborders: Macrocnemina and Brachycnemina (Haddon & Shackleton, 1891), this classification is defined by the arrangement of the mesenteries. However, recent molecular analyses have shown that Macrocnemina is a paraphyletic clade and that the complete arrangement of the fifth mesentery within that clade is a symplesiomorphic trait (Swain, 2018; Poliseno et al., 2020), requiring further studies to clarify its taxonomy. Zoantharians are structurally simple organisms, but with great morphological plasticity (Ong, Reimer, & Todd, 2013), which allows a wide distribution from shallow waters to abyssal depths (5500 m) in all oceans (Reimer, Ono, Tsukahara, Takishita, & Maruyama, 2007; Reimer & Sinniger, 2010; Reimer, Foord, & Irei, 2012). About 250 valid species are recognized, distributed in 27 genera and nine families (Reimer & Sinniger, 2019).

In reef ecosystems, zoantharians can play a fundamental role in the dynamics of the benthic community, increasing the complexity of the ecosystem, microhabitat supply for the associated community (González-Delgado, López, Brito, & Clemente, 2018; Lewis & Finelli, 2015), and participation in energy transfer from the pelagic environment to the benthos (Leal, Rocha, Anaya-rojas, Cruz, & Ferrier-pagès, 2017; Santana et al., 2014). In shallow intertidal and deep waters with more than 200 m depth, many zoantharians, specially members of the families Epizoanthidae and Parazoanthidae, are epibionts on hydroids, octocorals, antipatharians, mollusks, and crustaceans (Ates, 2003; Carreiro-Silva et al., 2011; Carreiro-Silva et al., 2017; Reimer, Sinniger, & Hickman, 2008; Swain, 2009; Swain & Wulff, 2007). The lack of calcareous skeleton allows zoantharians to grow

fast, and actively participate in the dynamics of consolidated ecosystems such as reefs and rocky shores (Suchanek & Green, 1981), competing directly with corals and other organisms for substrate (Nasir, Khan, & Afsar, 2018; Silva et al., 2015). Indeed, in shallow reefs of the Southwest Atlantic the group is one of the most abundant, surpassing corals (Aued et al., 2018). Some zoantharians species seem to be more tolerant to the environmental changes caused by anthropogenic impacts, contrary to what is observed in other sessile organisms such as scleractinian corals, this tolerance allows the survival of zoantharians giving them a competitive advantage over more sensitive animals. (Castro, Segal, Negrão, & Calderon, 2012; Cruz, Waters, Kikuchi, Leão, & Turra, 2018). Thus, zoantharians can participate in the process of phase shift. In this process, due to environmental disturbances, builder species like scleractinian corals are replaced by non-builder species like zoantharians, modifying the whole ecosystem functioning (Cruz et al., 2015; Cruz, Kikuchi, Longo, & Creed, 2014; Cruz, Meira, Kikuchi, & Creed, 2016).

Despite their enormous ecological importance, zoantharians are still understudied if compared to other groups like scleractinian and octocorals. Most studies focus on taxonomy and systematic (e.g., Kumari, Zacharia, Sreenath, Kripa, & George, 2017; Poliseno et al., 2020; Reimer, Ono, Takishita, Tsukahara, & Maruyama, 2006; Sinniger, Montoya-Burgos, Chevaldonné, & Pawlowski, 2005; Swain, 2018), biotechnological aspects (e.g., Duan et al., 2018; Liao et al., 2018) and some studies have been evaluating growth, feeding behaviour and competitive strategies, especially in tropical areas (e.g., Cruz et al., 2016; Garrabou, 1999; Parrish & Roark, 2009; Rabelo, Soares, Bezerra, & Matthews-Cascon, 2015; Santana et al., 2014; Silva et al., 2015). Compared to taxonomic and ecological data, basic biological studies, such as reproduction, are few. The knowledge about their reproduction can help in understanding the enormous ecological success of the group.

The zoantharians, just like other modular cnidarians, have both sexual and asexual reproduction, which enables species to follow diverse ecological strategies. This is important, because the ability of a species to colonize a habitat and persist over time depends on its reproductive success (Polak, Loya, Brickner, Kramarski-Winter, & Benayahu, 2011). The asexual reproduction is crucial for colony growth (Silva et al., 2015) and thus dominance in some environments (Acosta, Sammarco, & Duarte, 2005; González-Delgado et al., 2018; Ono, Reimer, & Tsukahara, 2002), whereas the sexual reproduction and the consequent larval dispersion ensures the genetic variability and populations connectivity (Ryland, 1997). Gamete production occurs in complete non-directive mesenteries, except for *Paleozoanthus* which the second description presents all fertile mesenteries (Herberts, 1987) and also in *Thoracactis* in which, apparently, arise from any part of the column wall and develop free within endo and exocoels (Gravier, 1918). Carlgren's (1923) description shows that gametes appear in the endocel of the mesentery, where endodermal cells begin to differentiate into male and/or female gametes. After the appearance of gametes in the endoderm of the mesentery, cells migrate to the mesoglea, where they develop until release or fertilization (Muirhead, Tyler & Thurston, 1986).

The first zoantharians species to have its sexual reproduction studied was *Isozoanthus giganteus* in a study conducted by Carlgren (1923). Over the decades, several species were studied and the techniques improved. A review of general reproduction patterns of zoantharians was made in 1997 (Ryland, 1997). Ever since, there has been an increase of about 50% in the number of studied species. Early studies on reproductive aspects in zoantharians focused on larvae types and reproduction modes and are from the late nineteenth and early twentieth centuries (Duerden, 1898; Gravier, 1918; Menon, 1902; Semper, 1867; Van Beneden, 1897). Semper (1867) was the first one to

verify the existence of larvae other than planula commonly found in cnidarians. Later, Van Beneden (1897) noticed that there were two different larvae types which he called Zoanthina and Zoanthella, but popularized them by calling Semper's Larvae, in honor of its discoverer. He couldn't define to which genera each larva belonged, just that both were from Brachy cnemina species. Menon (1902) studying Semper's Larvae defined Zoanthina as belonging to the family Zoanthidae (*Zoanthus*, *Isaurus*, *Acrozoanthus*) and Zoanthella to the Sphenopidae family (*Palythoa* and *Sphenopus*). Today it is known that Semper's Larvae are only found in waters above 18°C and have an average dispersion of 190 days (Ryland, Putron, Scheltema, Chimonides, & Zhadan, 2000; Ryland, 2015). So far, no larvae have been related to the Macrocnemina species.

The present work updates the global knowledge of sexual reproduction of the Order Zoantharia and evaluates the existence of systematic, bathymetric, and geographical patterns or trends in the reproductive aspects. This kind of information is critical to understanding diversity, evolution, biogeographical aspects, competitive strategies and the role of zoantharians in the dynamics and functioning of the ecosystems they are part of.

2. METHODS

The data were obtained through an exhaustive search of the literature from 1900 to 2019. All available data were summarized in Table 1 and when some data was missing the table was filled with (--).

For systematic classification, we follow Low et al. (2016) and WoRMS - World Register of Marine Science. The division of climatic zones and temperature were based on a reproduction study developed with octocoral carried out by Kahng et al. (2011), which included species from around the world. According to Kahng et al. (2011), the

average temperature of the region was the basis for classification of the climatic zone in tropical ($> 25^{\circ}\text{C}$), subtropical (22° to 25°C) and temperate (below 21°C), deep areas above 50 m were considered cold ($<15^{\circ}\text{C}$). The average temperature of the sampling site was obtained through the website: <http://www.pt.climate-data.org>, as a way to standardize the average temperature of the seawater surface at the site during the period of collection and development of the study.

For each species studied, the following parameters were listed, when available: collection site, geographic coordinates, depth (shallow $<50\text{m}$; deep $> 50\text{m}$), climate zone, presence / absence of symbiont zooxanthellae, colony and polyp sexuality (gonochoric or hermaphroditic), sex ratio (for gonochoric species, the ratio of female to male colonies), mode of reproduction (broadcast spawner; internal brooder), maximum oocyte size (diameter in μm), fecundity (number of oocytes per polyp), oogenesis period (months or total duration), gamete release period (months when spawning or brooding occurs).

A regression was used to assess whether there was a relationship between the maximum oocyte diameter and the seawater temperature. The assumptions of normality were tested using the Shapiro – Wilk's test while the assumption of homoscedasticity was assessed using a Levene test. Normality and homoscedasticity were not satisfied. For this reason, the Mann Whithney (U) test of variance was performed in order to compare the average oocyte diameters of species with and without *Symbiodinium* sp. The analyses were conducted using the Statistica 12.0 Software ($\alpha = 0.05$).

To compare the diameter of the oocytes between the species analysed, the maximum diameter reported in the consulted publications was used. Those studies that did not report the maximum diameter value, but the average value, were not included in the regression analysis carried out in the present study. The period of collection of this information was also observed, with the objective of analysing and actually comparing

the maximum value of oocyte obtained over a study of months, which encompasses the entire period of oogenesis of the species, and not data from punctual analysis of only a few months, thus avoiding misinformation regarding the value of oocytes.

3. RESULTS

We found 24 studies on reproductive aspects of zoantharians species (Table 1), covering 29 of the 250 known species (11.6%), distributed in four of the nine families. Thirteen species were studied in the Atlantic Ocean, 11 in the Pacific Ocean, two in the Indian Ocean, one species was studied in the Gulf of Aqaba, Red Sea and four in the Mediterranean Sea (Fig. 1). Only five species were studied in more than one location (*Palythoa caribaeorum*, *P. tuberculosa*, *Zoanthus sociatus*, *Z. solanderi* and *Parazoanthus axinellae*). Of the species studied, 79.3% were collected in shallow water (<50 m).

The geographical distribution of studies on the reproduction of species of zoantharians reveals a deficit of studies for some areas (Fig. 1). Some oceans that have a large number of registered zoantharians (for example, the Indian Ocean) presented only two species with studied reproduction.

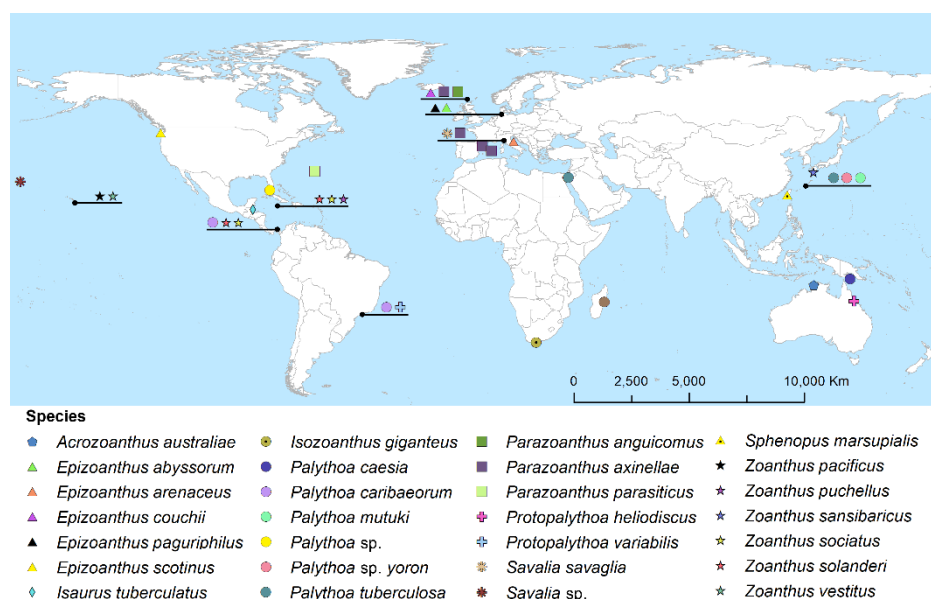


Figure 1. Geographical distribution of studies on zoantharian reproduction.

Regarding the climatic classification, there was a division in the number of species studied. Where 16 species in tropical zones and 16 species in temperate zones were studied, remembering that there are species that have been studied in more than one location with different climatic classification, such as *Parazoanthus axinellae* Italy (Herbert, 1972; Previati, Palma, Bavestrello, Falugi, & Cerrano, 2010) - British Isles (Ryland, 2000) and *Palythoa tuberculosa* Japan (Hirose et al., 2011; Shiroma & Reimer, 2010; Yamazato, Yoshimoto, & Yoshihara, 1973) - Israel, Gulf of Aqaba (Polak et al. , 2011). Based on the information collected, the results showed the following classification: tropical zone concentrates (33.3%) of reproduction studies, equal to the subtropical zone (33.3%), deep / cold zones (16.6%) and temperate zones (16.6%). Most of the species found (18 of the 29 studied) belong to the Brachycnemina clade, more common in shallow waters (Table 1).

Table 1. General reproductive aspects of zoanthid species. CZ = climat zone; ZX = zooxanthellat; M:F = males:females; MR = reproductive mode; F = fecunditat; S = Desove.

Species	Location	Depth (m)	CZ	ZX	M:F	Sexuality (P-polype) (C-colony)	MR	Oocyter Diameter (µm)	F	Cyst (µm)	S	Reference
<i>Palythoa caesia</i>	Torres Strait – Australia	20	Tr	P	--	--	--	450	--	--	--	Ryland, 1997
<i>Palythoa caribaeorum</i>	São Paulo – Brazil	3	STr	P	M>F	H (P/C)	EF	90	--	480*	May	Boscolo & Silveira, 2005
<i>Palythoa caribaeorum</i>	Panama	1	Tr	P	--	H (P/C)	EF	239*	--	--	July	Fadlallah et al., 1984
<i>Palythoa heliodiscus</i>	Australia	1	Tr	P	--	H (P)	EF	300	800 +- 2400	--	October at December	Ryland & Babcook, 1991
<i>Palythoa mutuki</i>	Ryukyus – Japan	1	STr	P	--	--	EF	--	--	--	September	Mizuyama et al., 2018
<i>Palythoa tuberculosa</i>	Ryukyus – Japan	1	STr	P	--	--	EF	--	--	--	November	Mizuyama et al., 2018
<i>Palythoa tuberculosa</i>	Okinawa – Japan	20	STr	P	--	--	EF	>500	--	--	July and August	Shiroma & Reimer, 2010
<i>Palythoa tuberculosa</i>	Okinawa – Japan	1	STr	P	M>F	H(P/C)	--	300+-500	--	170+-300	November	Yamazato et al., 1973
<i>Palythoa tuberculosa</i>	Okinawa – Japan	1	STr	P	--	G(P) H(C)	IF	--	--	--	August	Hirose et al., 2011
<i>Palythoa tuberculosa</i>	Gulf of Aqaba – Israel	3	Tr	P	--	H(P)	EF	479+-79	1196+-629	227+-72	June at August	Polak et al., 2011

<i>Palythoa</i> sp.	Madagascar	20	STr	P	--	--	--	--	--	--	January	Herberts, 1972
<i>Palythoa</i> sp.	Florida - EUA	10	Tr	P	--	--	--	250	--	--	--	Ryland, 1997
<i>Palythoa</i> sp. “ <i>yoron</i> ” ***	Ryukyus - Japan	1	STr	P	--	--	EF	--	--	--	November	Mizuyama et al., 2018
<i>Palythoa variabilis</i>	São Paulo - Brazil	3	Str	P	F>M	H(P/C)	EF	150	--	280	February and March	Boscolo & Silveira, 2005
<i>Sphenopus marsupialis</i>	Linbien - Taiwan	25	Te	A	M>F	H (P/C) G (P/C)	EF	200	--	--	August at October	Soong et al., 1999
<i>Acrozoanthus australiae</i>	Darwin – Australia	--	Tr	P	--	G (P)	--	300	--	--	--	Ryland, 1997
<i>Isaurus tuberculatus</i>	Belize	8	Tr	P	--	H (P/C)	EF	200**	--	100*	--	Larson & Larson, 1982
<i>Isaurus tuberculatus</i>	Okinawa / Kochi	1	STr	P	--	H(C/P)	EF	--	--	--	August	Kawamura et al., 2022
<i>Zoanthus kuroshio</i>	Okinawa – Japan	1	STr	P	--	H/G (C)	EF	--	--	--	July and August	Kawamura et al., 2022
<i>Zoanthus pacificus</i>	Coconut – Hawaii	1	Tr	P	--	H (C)	EF	280+-75	--	390+- 50	October	Cooke, 1976
<i>Zoanthus pulchellus</i>	Jamaica	intertida l	Tr	P	H>F> M	H(P/C)	EF	473	1484	414	July	Karlson, 1981
<i>Zoanthus sansibaricus</i>	Kagoshima – Japan	3	Te	P	F>M	G (P) H (C)	EF	220+-21	--	200	July	Ono et al., 2005
<i>Zoanthus sociatus</i>	Jamaica	1	Tr	P	M>F> H	H (P) G (P/C)	EF	296	274	374	January	Karlson, 1981

<i>Zoanthus sociatus</i>	Panama	1	Tr	P	--	G (P) H (C)	EF	208*	--	--	April at June	Fadlallah et al., 1984
<i>Zoanthus solanderi</i>	Jamaica	3	Tr	P	H>F> M	H (P)	EF	296	3218	236	June	Karlson, 1981
<i>Zoanthus solanderi</i>	Panama	1	Tr	P	--	H(P/C)	EF	157*	--	--	--	Fadlallah et al., 1984
<i>Zoanthus vestitus</i>	Coconut – Hawai	1	Tr	P	--	--	--	280+-75	--	390	September	Cooke, 1976
<i>Epizoanthus abyssorum</i>	Porcupine - Ireland	4400	Co	A	--	--	EF	280**	--	--	--	Muirhead et al., 1986
<i>Epizoanthus arenaceus</i>	Adriatic Sea – Italy	4 - 7	Co	A	F:M - 4:1	G (P/C)	--	108	446	145	August at October	Di Camillo et al., 2014
<i>Epizoanthus couchii</i>	British - Isles	150	Co	A	--	G (P/C)	EF	75	--	130	November	Ryland, 2000
<i>Epizoanthus paguriphilus</i>	Porcupine - Ireland	1065	Co	A	--	--	EF	180**	--	--	--	Muirhead et al., 1986
<i>Epizoanthus scotinus</i>	Puget Sound - EUA	1	Te	A	F>M	G (P/C)	EF	--	--	--	--	Wood, 1957
<i>Isozoanthus giganteus</i>	Agulhas Bank – South Africa	100	Co	A	--	G (C)	IF	600+-450	--	--	--	Carlgren, 1923
<i>Parazoanthus axinellae</i>	Medes Island - Spain	35	Te	A	--	--	--	--	--	--	December and January	Garrabou et al., 1999
<i>Parazoanthus axinellae</i>	Western Mediterranean	65	Te	A	--	--	--	--	--	--	November	Herberts, 1972
<i>Parazoanthus axinellae</i>	Ligurian Sea - Italy	10	Str	A	M>F = 1.35	G (P/C)	EF	157+-23	3000	281+- 67	November	Prevati et al., 2010

<i>Parazoanthus axinellae</i>	British - Isles	150	Co	A	--	G (P/C)	EF	50**	--	80**	October and November	Ryland, 2000
<i>Parazoanthus anguicomus</i>	British - Isles	150	Co	A	F>M	G (P/C)	EF	75**	--	--	October and November	Ryland, 2000
<i>Parazoanthus parasiticus</i>	Bermuda	5	Str	P	--	G (C)	EF	250	--	--	September	Ryland & Westphalen, 2004
<i>Savalia savaglia</i>	Ligurian Sea - Italy	67	Co	A	F>M = 0.3	G (P/C)	EF	147+-12	1000	188+-15	November and December	Previati et al., 2010
<i>Savalia</i> sp.	Honolulu - Hawaii	7	Tr	A	--	G (P/C)	--	300	--	200	September at December	Waller & Baco, 2007

* Measures of gametes acquired through smear, without histology.

** There was no monthly collection of this species.

*** Unofficial name, referring to the place where the species is found.

3.1. Sexuality, reproduction mode and sex ratio

Sexuality in the zoantharians studied showed a clear difference between the families: the studied species of the Parazoanthidae and Epizoanthidae families evaluated, all are gonochoric, while Sphenopidae and Zoanthidae, both belonging to the Brachycnemina clade are mainly hermaphroditic, simultaneous or protogenic. Only two of the 17 Brachycnemina species studied are gonochoric: *Acrozoanthus australiae* and *Zoanthus sociatus* (family Zoanthidae). *Z. sociatus* presented gonochoric and hermaphroditic colonies in the same study site, Panama (Fadlallah et al., 1984). Ryland (1997) mentions in his review that the colonies of *Sphenopus marsupialis* were exclusively gonochoric, based on the work of Soong et al. (1995), but the same authors in a study carried out later verified hermaphroditic colonies of *S. marsupialis* (Soong, Chiau, & Chen, 1999), following the sexuality pattern of the Sphenopidae family. In some cases, Brachycnemina species clade have gonochoric polyps, but colonies are hermaphroditic, as *Palythoa caribaeorum* in Brazil and Panama (Boscolo & Silveira, 2005; Fadlallah et al., 1984), *Palythoa heliodiscus* in Australia (Ryland & Babcock, 1991) and *Zoanthus sansibaricus* in Japan (Ono, Reimer, & Tsukahara, 2005). In *P. tuberculosa* from Gulf of Aqaba (Israel) colonies beginning as males, but developing into hermaphroditic as the colonies grew (protrandous in its life cycle) (Polak et al., 2011). In the annual cycle, colonies are protogynous since oocytes development starts 5 months prior to male gonads. In addition, colonies may have gonochoric and hermaphroditic polyps (Kimura et al., 1972; Polak et al., 2011)

Regarding the reproduction mode, almost all of the zoantharians studied perform gamete release (broadcast spawner), with fertilization occurring externally in the water column. However, Hirose et al. (2011) observed internal fertilization with zygotes

released in *Palythoa tuberculosa* from Okinawa, Japan. Nevertheless, previous studies with the same species in Okinawa (Yamazato et al., 1973) and also in Gulf of Aqaba, Israel (Polak et al., 2011) classified the species as spawner. Ryland (1997) cites *Isozoanthus giganteus* (South Africa) as the only zoanthid to have internal fertilization, which is not true because *P. tuberculosa* also has this characteristic, however, *I. giganteus* unlike *P. tuberculosa* does not release the zygote, but juvenile (Carlgren, 1923), this being the only species so far that presents this type of spawning.

Information on the sex ratio was scarce in the review carried out by Ryland (1997) and remains a neglected character in many studies on the reproduction of zoantharians. Only nine of the 24 articles analyzed contained this data from those, six were post Ryland (1997). Among the species, there were more males (33.3%) or more females (55.5%). We highlight the species *Epizoanthus arenaceus* that showed a sexual separation during its gametogenesis, in line with the region's bathymetry (Di Camillo, Bosato, & Cerrano, 2014). In these studies at a depth of 3 and 4 m, all colonies were female and at 6 and 7 m, all colonies were male. Previati et al. (2010) observed a similar result on a rocky wall in the Sea of Liguria in Italy, *Parazanthus axinellae* contained male colonies in the deeper region and female colonies in shallow water, showing a bathymetric separation of the sex ratio of these species.

3.2 Oocyte Size and Sperm Cysts

The size of the oocytes found in the zoantharians ranged from 50 μm to 600 μm . In general, the species studied in deep and cold waters ($> 50\text{m}$ and / or $<15^\circ\text{C}$) presents oocytes with smaller diameters (no more than 300 μm), except *Isozoanthus giganteus* studied at Agulhas Bank in deep coastal waters of South Africa with oocytes up to 600 μm , the largest diameter among oocytes (Table 1). The studied shallow and warm water species presented larger oocyte diameters compared to the colder water species, mainly

Parazoanthidae and Epizoanthidae families, but no direct relationship was found ($p = 0.05272$; Fig. 2). Although the results are not significant ($p = 0.2382$).

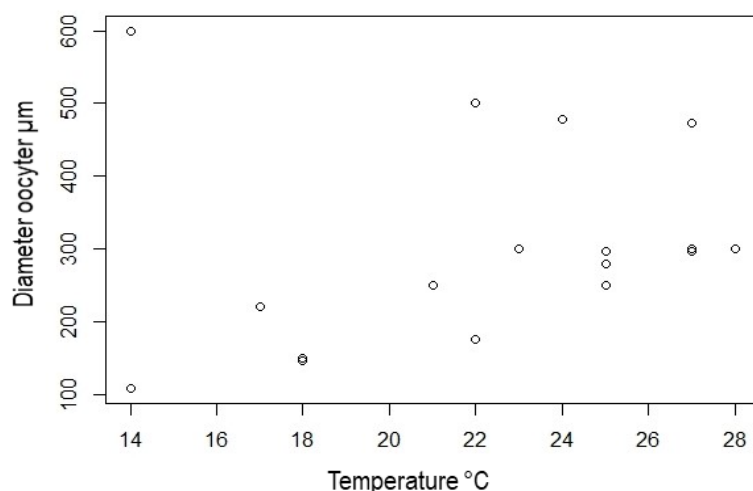


Figure 2. Regression between the maximum size of zoantharians oocytes in relation to temperature.

Among the four families, Sphenopidae (seven species studied) had oocytes greater than 300 µm and Zoanthidae (eight species studied) had oocytes less than 300 µm in diameter, except *Zoanthus pulchellus* (Jamaica), with maximum oocytes of 383 µm. Both families belong to clade Brachycnemina and common in shallow waters and temperatures above 25 °C, their representatives have symbiosis with *Symbiodinium* sp. The Parazoanthidae family (six species studied) had representatives in shallow and deep waters with variation in the diameter of the oocytes between 147 and 600 µm. Despite having representatives in shallow waters, individuals from this family are commonly found in deep, cold waters. In Epizoanthidae (five species studied), only *Epizoanthus arenaceus* had its gametogenesis monitored, with a maximum oocyte value of 108.12 µm. This family is also commonly found in deep waters and is always associated with other organisms (epibionts).

Species from both families showed the same phenomenon where swelling similar to ovaries developed in the macrocnemes mesentery, this swelling caused folds in these mesenteries leaving them with the shape of "S". This phenomenon occurred the first time with *Epizoanthus scotinus* Wood, 1957, described to Puget Sound USA. Despite being a novelty for the development of zoantharians gametes, this information was not presented by Ryland (1997). Later, Ryland (2000) registered the same fact for *Parazoanthus anguicomus* in the study carried out in the British Isles. *P. anguicomus* also evidenced a fact only seen before in *I. giganteus* when Carlgren (1923) described that gametes developed in both the endocel and exocel of the endoderm, Ryland recorded this in his review. Later, Ryland (2000) found that *P. anguicomus* presented the same gamete development process observed with Carlgren.

Parazoanthus axinellae and *Palythoa caribaeorum* were studied in two different locations, but the comparison of the oocyte diameters of *P. axinellae* is not possible due to differences in the form of analysis. This shows the lack of standardization in reproductive work involving species of zoantharians. *P. axinellae* was studied in the British Isles, at a depth of 150 m, where it presented oocytes with a maximum diameter of 50 μm and in Italy with a maximum diameter of 175 μm at a depth of 10 m. However, in the British Isles the data does not reveal the maximum diameter value of these oocytes, as there was no comparison of their gametogenesis. *P. caribaeorum* was studied in Brazil at a maximum depth of 3 m where it had maximum diameters of 112.5 μm and in Panama in an intertidal region at 1 m depth where it obtained oocytes with a maximum diameter of 429.5 μm . It is important to note that these values were found with the measurement of oocytes without the aid of histology. Ryland (1997) mentioned that the histological process reduces the original diameter of these gametes by up to 75%. The reduction was confirmed with a study carried out in Brazil (Boscolo & Silveira, 2005) which shows a

reduction from 112.5 μm to 90 μm after histology. Unlike *P. caribaeorum*, *P. tuberculosa* was analyzed in Japan and Israel, but showed no differences in the average size of its oocytes. In addition to *P. tuberculosa*, two other species of family Zoanthidae were studied in different locations, *Zoanthus sociatus* and *Z. solanderi* studied in Jamaica and Panama and also showed that there were no differences in the diameter of the oocytes in the studied locations.

A relevant factor in determining the diameter of oocysts of some species is the temperature as observed in studies in Italy for *E. arenaceus*, *P. axinellae* and *S. savaglia* (Di Camillo et al., 2014; Previati et al., 2010) and in Japan for *Z. sansibaricus* (Ono et al., 2005). These species are found in temperate or subtropical regions and the increase in the diameter of the oocytes was concomitant with the increase in the temperature of the sea water, due to the arrival of summer.

Symbiosis with zooxanthellae is a common feature of the Sphenopidae and Zoanthidae families. Ryland and Babcock (1991) revealed that *Palythoa heliodiscus* oocytes were transmitted vertically. This fact is confirmed once again in zoantharians with the study of *P. tuberculosa* in Japan (Shiroma & Reimer, 2010). This study does not bring the wealth of details in the development of symbiotes in oocytes as shown by *P. heliodiscus*, however, the information of containing *Symbiodinium* sp. in its oocytes is the first for *P. tuberculosa*.

Data on sperm zoantharians cysts are rarely reported in published studies. Ryland (1997) already called attention to the lack of data on male gametes in zoantharians. When we look at the data (Table 1), we see that many studies still neglect this information. However, the studies that analysed the diameter of the spermatocysts show that of the families with species studied only representatives of Sphenopidae bring the maximum diameter of the sperm cysts smaller than the maximum diameter of the oocytes. Among

the species of the families Parazoanthidae and Epizoanthidae, only three brought data on maximum diameter of spermatic cyst based on the monitoring of spermatogenesis, *Epizoanthus arenaceus* from Italy (Di Camilo et al., 2014) Epizoanthidae family, *Parazoanthus axinellae* and *Savalia savaglia* Italy (Previati et al., 2010) family Parazoanthidae. The lack of this information in many works leaves a gap in the information about reproduction of several species of zoantharians, future studies need to contemplate this data for a complete reproductive information of the species.

In the general comparison of the maximum diameter of the spermatic cysts, we observed a general trend that shallow water species have cysts significantly larger than deep-water species ($p = 0.0119$, fig. 3).

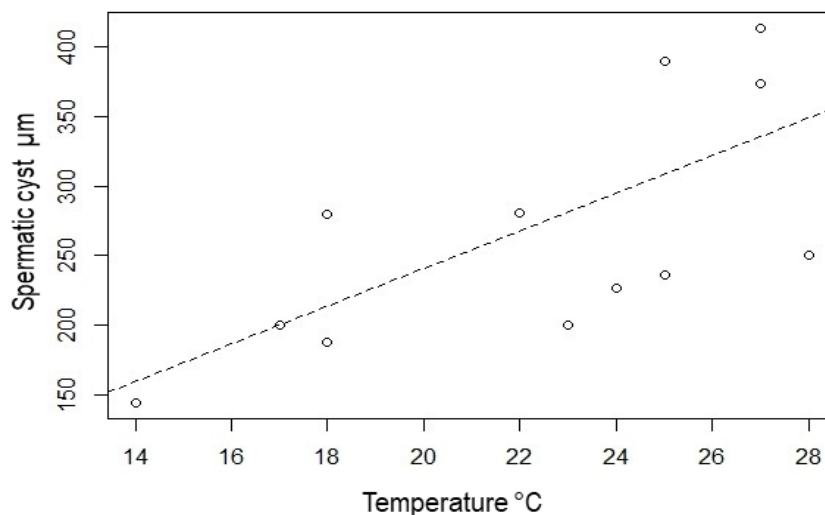


Figure 3. Regression between the maximum size of zoantharians is cyst spermatic in relation to temperature.

3.3. Gametogenesis and Gamete Release

Of the 18 species with data on the oogenesis period, six were collected at depths greater than 50 m, all belonging to the families Parazoanthidae and Epizoanthidae. Gametogenesis in these species lasts from 6 to 12 months (Fig. 4). The shallow and warm water species that presented data on the gametogenesis time regardless of the family they

belong to, show a greater variation in the gamete production time than those observed in deep waters, which may vary from 2 to 12 months (Fig. 4).

P. axinellae presented different times of oogenesis when collected in places with different depths and temperatures. Two other species showed differences in the time of oogenesis between sites. *P. caribaeorum* was studied in the Caribbean (tropical climate), where the oogenesis time was shorter and in Brazil (São Paulo - subtropical climate), where the oogenesis time was longer. On the other hand, *P. tuberculosa* presented higher oogenesis time in Japan (temperate climate) than in Israel (tropical climate). These variations in the time of oogenesis reinforce the reproductive plasticity of species of clade Brachycnemina.

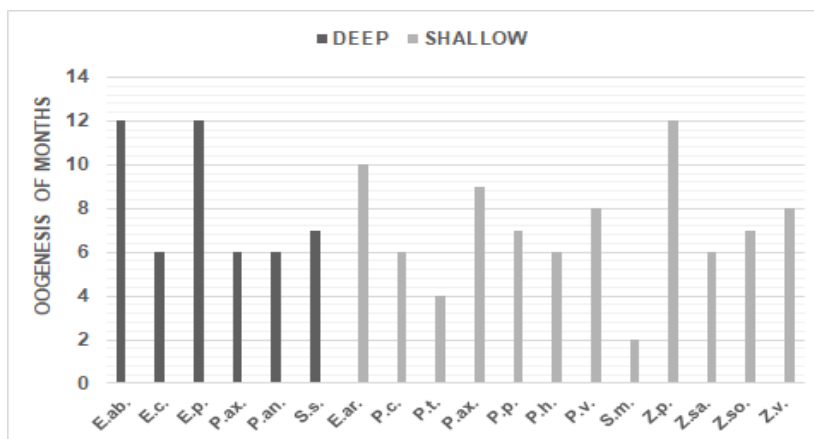


Figure 4. Relationship between oogenesis length (months) and depth in zoantharians species. E.ab. = *Epizoanthus abyssorum*; E.c. = *E. couchii*; E.p. = *E. paguriphilus*; E.ar. = *E. arenaceus*; P.c. = *Palythoa caribaeorum*; P.t. = *P. tuberculosa*; P.ax. = *Parazoanthus axinellae*; P.an. = *P. anguicomus*; P.p = *P. parasiticus*; P.h. = *Palythoa heliodiscus*; P.v. = *P. variabilis*; S.s. = *Savalia savaglia*; S.m. = *Sphenopus marsupialis*; Z.p. = *Zoanthus pacificus*; Z.sa. = *Z. sansibaricus*; Z.so. = *Z. sociatus*; Z.v. = *Z. vestitus*.

The spawning revealed a systematic pattern, with differences between families. Parazoanthidae and Epizoanthidae release gametes in the fall, only *Savalia* sp. had

continuous spawning. In contrast, most Sphenopidae and all Zoanthidae spawned in the summer. This shows a tendency of separation between families and suborders in relation to gamete release periods. Some gametes release are correlated with moon cycle. The species *Palythoa heliodiscus* in Australia (Babcock & Ryland, 1990), *Parazoanthus parasiticus* in Bermuda (Ryland & Westphalen, 2004), *Zoanthus sansibaricus* in Japan (Ono et al., 2005) release their gametes between one to five days after the full moon in Summer. The release are about the same time as scleractinians in some areas, like the Great Barrier Reef (Australia). However, *P. tuberculosa* in Japan release gametes one day before and on the night of the new moon in mid-summer (Hirose et al., 2011) while scleractinians corals in the same area release around the full moon.

When comparing the season in which spawning occurred, we saw that the climate zone where the species is located seems not to influence the release period (e.g. Parazoanthidae species release their gametes in the fall, regardless of their climate zone).

3.4. Semper's Larvae

Several articles describe the larvae of the Order Zoantharia and their distributions in the group without, however, addressing any particular species. For this reason, the data are not shown in Table 1. Only three studies have information on larvae of two species, *Palythoa heliodiscus* (Ryland & Babcock, 1991) and *Palythoa tuberculosa* (Hirose et al., 2011; Polak et al., 2011). These studies provide details about the larvae for these species, the metamorphosis process and the time to metamorphose, helping to understand the dispersal of the larva. A comprehensive review of zoantharians larvae was carried out by Ryland et al. (2000). Since then, almost nothing has been added.

Semper (1867) described two types of larvae, a 6 mm cylindrical planula presenting a ciliary band that runs from the blastopore to the anterior pole, called

Zoanthella, and another smaller oval-shaped larva with an equatorial ciliary band, called Zoanthina. Zoanthella is found where the genera *Palythoa* and *Sphenopus* (family Sphenopidae) are present and the larva Zoanthina follows the distribution of the genera *Isaurus* and *Zoanthus* (family Zoanthidae).

Semper's larvae are also distributed according to temperature. Zoanthella is found in waters above 22°C, while Zoanthina is restricted to temperatures between 18°C and 22°C. No larva has yet been associated with species considered to belong to Macrocnemina, although several studies have been developed over the years, no larva has been found.

4. DISCUSSION

Ryland (1997) performed the last review of sexual reproduction in zoantharians and over more than two decades, further studies on the subject have been developed in many places around the world. Despite the advance, there is still a shortage of information on reproduction in the Order Zoantharia. Of the approximately 250 species recognized, only 27 (10.8%) had their reproduction aspect investigated. This percentage is lower than other groups of Anthozoa, considering the most recent reviews: Antipatharia 20% (Wagner, Luck, & Toonen, 2012); Octocorallia 25.7% (Kahng et al., 2011); and Scleractinia 29.6% (Harrison, 2011). In regions with a high zoantharians richness, such as the Indian Ocean (Reimer, Lin, Fujii, Lane, & Hoeksema, 2012; Krishna & Gophane, 2013), few studies on the sexual reproduction of species have been carried out, highlighting the works of Herberts (1972; 1976) who analysed and studied Madagascar species. When we analyse the Pacific Ocean, although the numbers are larger than the Indian Ocean, there are still few if we compare the number of species that exist in that part of the world (Cook, 1976; Mizuyama, Masucci, & Reimer, 2018; Ono et al., 2005;

Ryland & Babcock, 1991; Shiroma & Reimer, 2010; Soong et al., 1999; Waller & Baco, 2007; Wood, 1957). This may be related to the fact that many zoantharians accumulate grains from the most varied sediments in the body tissue (Haywick & Muller, 1996), in some species such as *Palythoa variabilis* this assimilation occurs in the body wall and tentacles. This accumulation of sediments hinders the histological processing normally used to carry out various studies with zoanthids, including reproductive studies (Reimer, Nakachi, Hirose & Hashiguchi, 2010), in addition to the fact that there are few specialists in the group worldwide.

Zoantharia's reproductive data reveal some biases related to sampling aspects. There is a greater amount of information for shallow water species revealing the difficulty of continuous sampling and sufficient numbers for deep-water reproduction studies (Reimer et al., 2019). As Zoanthidae and Sphenopidae species are abundant in shallow regions, there are more studies with these species compared to representatives Parazoanthidae and Epizoanthidae (Karlson, 1988).

These gaps prevent the understanding of other aspects of zoantharian's life, as systematic, evolutionary, and biogeographic patterns, better known for others groups as in scleractinians corals (Baird, Guest, & Willis, 2009; Kerr, Baird, & Terry, 2011) and octocorals (Betti, Bo, Camillo, & Bavestrello, 2012; Kahng et al., 2011), reinforcing the importance of this knowledge.

4.1. Sexuality, mode of reproduction and sex ratio

Commonly species classified as Macrocnemina are considered gonochoric, while those considered Brachycnemina are mostly hermaphroditic (Ryland, 1997). The separation of suborders within Zoantharia was established through morphological characteristics linked to mesenterial organization (Haddon & Shackleton, 1891), however, molecular studies have shown that this separation is not supported, and

Macrocnemina is classified as a paraphyletic clade, and Brachycnemina is confirmed as monophyletic (Poliseno et al., 2020). However, our survey confirmed the trend that most species considered Brachycnemina are hermaphroditic, presenting only *Acrozoanthus australiae* (Ryland, 1997), *Zoanthus sociatus* (Karlson, 1981) and *Sphenopus marsupialis* (Soong et al., 1995) demonstrated as gonochoric but not exclusively. These data can help reinforce the monophyly of the Brachycnemina clade. Soong et al. (1995) had observed these exclusively gonochoric colonies in *S. marsupialis*, however, the same authors (1999) observed hermaphroditic colonies of the same species, in a more northern region. Soong et al. (1999) suggest that the populations of *S. marsupialis* in Taiwan constitute two distinct species because they present different sexual patterns, but without morphological differences capable of separating them. The sexual evidence found in the populations of Taiwan may contribute to molecular analyses in the separation of the species of *S. marsupialis*. Some studies with scleractinians corals show that phylogenies can be corroborated using aspects of reproduction such as reproductive mode and sexuality (Baird et al., 2009; Kerr et al., 2011). To corroborate molecular data, reproductive patterns can serve to enrich the data and strengthen the phylogeny of the Zoantharia group.

The Macrocnemina clade appears as paraphyletic in several phylogenies (Poliseno et al., 2020; Sinniger et al., 2005; Swain, 2010). The species supposedly belonging to Macrocnemina are mostly classified as gonochoric, but Herbert (1972) shows in the description of *Epizoanthus arenaceus* that the colonies showed hermaphroditic condition. This fact may help to explain the paraphyletic condition of the Macrocnemina clade; however, more species need to have their reproduction investigated.

In evolutionary terms, sexuality can be an important factor that contributes to explain the evolution of animal groups. Ryland (1997) discusses the idea of

Brachycnemina considered ancestral based on the gonochoric condition, raising doubts, as there is also the hypothesis that the hermaphrodite may be ancestral. Later, authors working with scleractinian corals proposed that the gonochoric condition would be ancestral in relation to hermaphroditic (Baird et al., 2009). However, Ryland's question (1997) remains valid, since these studies have not performed with zoantharians and, although they are in phylogenetically close groups, new studies with zoantharians species are necessary for the hypothesis of ancestral gonochoric condition be adopted or not by the order Zoantharia.

Ryland (1997) proposes that the sexuality of zoantharians should be considered from their colonies. However, part of the work does not provide this information. Ideally researches provide information on the sexuality of the polyp and colony, so that the data is complete. In addition, we find species that have the gonochoric polyp and the hermaphroditic colony, such as *Zoanthus sansibaricus* and *Palythoa caribaeorum* (Fadlallah et al., 1984; Ono et al., 2005). If only data on the polyps of these species were presented, we would mistakenly consider the sexual condition to be gonochoric, since both are hermaphroditic, and if we consider only the sex of the colony, the information that the polyps are gonochoric would be obscured. This could make it difficult to understand spawning data, as the gamete release period is linked to the sex of the animal (Baird et al., 2009). Moreover, not informing the sex of the colony causes another problem when dealing with hermaphroditic species, since we can find two types of hermaphroditic, simultaneous and protogynic (Ryland, 1997). A study of sex in scleractinians coral colonies showed that data on the sexuality of the colonies and the determination of the type of hermaphroditic could assist in the phylogeny studies of this group (Kerr et al., 2011). Reproductive characteristics are also ideal to guide the

systematics of various groups, as sexuality is a highly conserved character (Baird et al., 2009).

Although the data obtained confirmed the general pattern cited for zoantharians on gamete release and external fertilization in the water column, two species with internal fertilization were found: *Isozoanthus giganteus* and *Palythoa tuberculosa*. However, there are important differences between them. In *I. giganteus* gamete fertilization occurs inside the polyp, with the release of the juvenile rather than the larva (internal brooding) (Carlgren, 1923) this has been the only case of internal fertilization in zoanthids recorded by Ryland (1997). However, *P. tuberculosa* in Japan also showed internal fertilization, yet performs zygote release (Hirose et al., 2011). There is, this same species studied in another location and showed external fertilization in these studies (Polak et al., 2011; Shiroma & Reimer, 2010; Yamazato et al., 1973). There are two possible explanations for this. It may be an indication of reproductive plasticity, which is rare in aspects as conservative as sexuality, but would be in accordance with the morphological plasticity commonly found in zoantharians (Costa, Gomes, Santos, Valença, Vieira, & Pérez, 2011). Another possibility would be that populations were distinct species. Cryptic species or misidentifications in Zoantharia are common due to the few diagnostic characters available and the large morphological variability found (Reimer et al. 2006; Swain, Strimaitis, Reuter & Boudreau, 2016).

Some abiotic factors, such as temperature, salinity, food availability, lunar and tidal cycles, can influence gametogenesis and gamete release, especially in shallow and warm invertebrate populations (Pearse, McClintick, & Bosch, 1991; Sebens, 2002). Among the abiotic factors, temperature is the one that most influences the reproductive process of several species of marine invertebrates (Airi et al., 2014; Di Camillo et al., 2012; Epelbaum, Herborg, Therriault, & Pearce, 2009). A study in Italy showed that the

lower temperature of seawater served as a trigger to start the process of gametes releasing *Parazoanthus axinellae* (Previati et al., 2010). In the Promontory region of Italy, the increase in temperature during spring and summer favours the development of sperm and oocytes of *Epizoanthus arenaceus*, while the decrease in gamete size and reproductive effort of species begins in autumn, with a decrease in temperature (Di Camillo et al., 2014). These examples show the importance of temperature in the regulation of gametogenesis and release of gametes in Zoantharia.

Temperature is more important for the species Sphenopidae and Zoanthidae, when found in temperate regions. These species produce larvae that are released in waters with temperatures above 18 °C (Zoanthidae) and 22 °C (Sphenopidae) (Ryland, 2015). As shown for *P. tuberculosa* in Japan, which had an increase in gamete production during the summer period and spawned the Zoanthina larvae during autumn while the temperature had not yet plummeted in the region (Hirose et al., 2011). In addition, during the increase in temperature in cold or temperate regions, there is also an increase in the availability of food for suspensory species, allowing a greater energy supply, which can, among other functions, used for the development of gametes during gametogenesis (Sebens, 2002). This becomes clear when we observe that during the increase in the temperature of the seawater, there is an increase in the production and diameter of the gametes, especially oocytes that require a greater amount of available energy (Di Camillo et al., 2014; Ono et al., 2005; Polak et al., 2010).

In protogynous hermaphroditic species, the time of development and release of gametes are different within the same population, requiring greater attention in the monitoring of colonies. Sperm develop faster than oocytes (Boscolo & Silveira, 2005), causing colonies to have only one sex for a few months, giving misinformation that they are gonochoric. This is observed in *Z. sansibaricus* (Ono et al., 2005), *Palythoa*

heliodiscus (Ryland & Babcock, 1991), *P. caribaeorum*, *P. variabilis* (Boscolo & Silveira, 2005) and *P. tuberculosa* (Polak et al., 2011). Thus, studies that do not cover a long period or do not evaluate this aspect may erroneously determine the sexual condition of the colonies and the sex ratio in the population.

The sex ratio is an important piece of information to structure the zoantharians community, but it is neglected by many researchers in the creation work. Of the articles surveyed, 63.6% did not bring this information. These data are also essential for research aimed at understanding the ecology of the zoantharians populations. The few data available show that the sexual organization of some species is directly related to temperature. *Epizoanthus arenaceus* in the Adriatic Sea - Italy (Di Camilo et al., 2014) and *Parazoanthus axinellae* in the Sea of Liguria - Italy (Previati et al., 2010) showed the same behavior where female colonies are located at a lower depth than male colonies, showing a distinct separation between the sexes and a structural organization of the population of these species. This happens in function of the temperature, the period in which this total separation of the colonies was portrayed was also the period of higher temperature in the studied places. Marine invertebrates, especially in temperate regions, use the period of temperature increase during the summer to intensify the production of female gametes and as these cells require a greater amount of energy, the shallower regions in periods of high temperature become richer in food, also increasing the energy supply (Ramirez-Llodra, 2002; Sebens, 2002).

4.2. Oocyte Size, Spermatic cyst, Temperature and Depth

The data show a tendency that species of families Parazoanthidae and Epizoanthidae have generally smaller oocytes (<300 µm) than representatives of the families Sphenopidae and Zoanthidae. The low number of species studied may not reveal

significant differences in the comparison between oocyte diameter and temperature, but studies will corroborate and support the results found here.

Some studies show that the size of oocytes and the gametogenesis time of sea anemones and zoantharians (Davy, Lucas & Turner, 1996) and ascidians (Tarjuelo & Turonsa, 2004) are directly related to energy available for these processes. In modular organisms such as zoantharians, corals scleractinians and octocoral, energy can be obtained through two processes, heterotrophy (via feeding) and autotrophy (via symbiosis with zooxanthellae) (Pacherres, Schmidt, & Richter, 2013). In symbiosis, the zooxanthellae of some zoantharians tissues may account for up to 60% of all photosynthetic carbon acquired by the animal (Costa et al., 2011), and this represents an important energy source used in processes such as reproduction, growth and physical repair (Rinkevich, 1996). Part of the energy used in reproduction is directed to the development of gametes, thus obtaining larger oocytes and requiring more allocated energy (Airi et al., 2014). The relationship between the energy obtained via symbionts and the development of the oocyte is evident from the fact that the species of Sphenopidae and Zoanthidae, which are mostly zooxanthellae, have larger oocytes compared to most of the studied species that do not have symbionts. Ecologically, families have differences in bathymetric distribution. Families with zooxantellade representatives are commonly found in shallow waters, whereas species without a symbiote are, in general, inhabiting deep waters (Ryland et al., 2000). A study with deep-sea invertebrates revealed that deep-sea species tend to be larger than those in shallow waters, due to the greater availability of food in the shallows, which favours obtaining heterotrophic energy (Ramirez-Llodra et al., 2010). The acquired energy in different benthic invertebrates, combined with a lower metabolic expenditure, due to the small body size, implies more energy directed at sexual reproduction (Sebens, 2002). When the heterotrophic energy input is added to the

energy obtained through zooxanthellae it can observe the production of larger gametes (Ramirez-Llodra, 2002). Gori et al. (2013) show that well-fed octocoral colonies have increasingly larger oocytes compared to starving colonies. Shallow and warm water regions have a greater availability of food and light, favouring heterotrophic and autotrophic energy pathways obtained by the host coral scleractinian species of *Symbiodinium* sp., causing more accumulated energy (Rinkevich, 1989).

Two species showed differences in their gamete sizes when compared at different sites. *Parazoanthus axinellae* has been studied at two different locations and depths (Previati, Scinto, Stagnaro, & Cerrano, 2009; Ryland, 2000). Shallow-water specimens (depth <10 m) that inhabit regions with the highest average water temperature in the Mediterranean Sea, although not symbiosis with zooxanthellae, have larger oocytes than those in deep regions (150 m) in the British Isles. As they do not have zooxanthellae *P. axinellae* obtains its energy only by heterotrophic pathway, and being in a shallow water tropical region the greater availability of food favors the obtaining of energy used for reproduction. Tropical environments favor the development and mainly reproduction of marine organisms when compared to temperate environments (Betti et al., 2012; Epelbaum et al., 2009). *Palythoa caribaeorum* also showed variation in oocyte diameter, but unlike *P. axinellae* has not been studied at different depths, as it is a typical species of shallow and coastal environments. However, the places where the specimens were studied are from different climates, one tropical (Caribbean - Panama) (Fadlallah et al., 1984) and another subtropical (São Paulo - Brazil) (Boscolo & Silveira, 2005). Caribbean specimens have larger oocytes compared to the Brazilian population. According to Sebens (2002), the nutritional supply linked to temperature are the main factors that control the energy accumulation of shallow and intertidal species, energy used for body growth and gamete production. *P. caribaeorum* is a zooxanthellae species, this symbiosis,

linked to the conditions already mentioned in the tropical region, favor the greater energy supply and consequently larger oocytes. The trend observed from the oocyte diameter may contribute to the taxonomy of zoantharians species, so further studies are needed so that the results obtained here can be corroborated. Our survey showed specific gamete size ranges in the four families that had studied representatives, and these ranges can be valuable data for a group that has a difficult and character-poor taxonomy (Ryland, 2015).

Regarding the analysis of the spermatic cyst, few studies bring this information, only 14 species had this data recorded in studies, it was possible to verify a significant relationship between the increase in the diameter of these cyst with the sea water temperature, however it is worth noting that the amount of study is little and that more research should be done to reinforce this trend.

However, even with the low number of studies providing information on sperm zoantharians cysts, it is possible to observe important information. For the species of zoantharians with gonochoric colonies that were analyzed, it is clear that there is a temporal space separation regarding the development of female and male gametes. *Epizoanthus arenaceus* in the Adriatic Sea presented oocytes developed in colonies located in shallower waters and the period of greatest development in the summer, while sperm cells developed in colonies that were deeper than the female ones, in addition, the development of cysts occurred especially in the spring culminating in spawning in early summer (Di Camilo et al., 2014). The main hypothesis raised to explain this separation is that the gametogenesis of *E. arenaceus* follows the rhythm and temperature cycle of the region.

Ryland (1997) had already shown that there was a clear separation of female and male populations from some cold-water zoantharians such as the case of *Parazoanthus* sp. in the British Isles related to temperature. What we can contribute with the information

brought by Ryland is that this separation indicates a structuring of the population of zoantharians for temperate areas where gonochoric species are predominant. In the Ligurian Sea, Italy, colonies of *Parazoanthus axinellae* show very clear sexual segregation with male colonies in the background and female colonies in shallower areas (Previati et al. 2010). The confirmation of this structure will directly contribute to studies on the management of these populations and areas containing these organisms. In addition to bringing knowledge to zoantharians ecology in general. Therefore, the development of research involving the sexual proportion of zoantharians is extremely urgent.

This construction of sexual segregation was also recorded in the octocoral *Eunicella singularis* (Esper, 1971) of the Mediterranean Sea, where deeper populations were composed of male colonies, while shallower areas were formed by assemblies of females (Gori et al., 2012). This strengthens the idea that temperature has a direct influence on the development of a range of marine benthic organisms, acting directly on the gametogenesis of these organisms and thus being a factor in the sexual structuring of temperate populations.

4.3. Gametogenesis and Gamete Release

Shallow water species have greater variation in gamete production time than deep-water species that are mostly belonging to the Parazoanthidae and Epizoanthidae families. However, even those representatives of these families, when present in shallow waters, also showed greater variation. These data reveal that bathymetry has a great influence on the patterns of gametogenesis of zoantharians. In environments with shallow water reefs, cnidarians have favourable environmental conditions for the occurrence of gametogenesis; mainly due to the availability of light and food that contribute to the energy for photosynthesis carried out by symbiotic microalgae and heterotrophic energy input (Fritzenwanker & Technau, 2002). The more available energy acquired by the

zoantharians, the larger its gametes and the longer the period of gametogenesis. Cooke (1976) assumed in his study that a higher incidence of radiation could provide the condition of greater energy production by the symbionts present in *Zoanthus* sp. This idea is confirmed by *Isozoanthus sulcatus* Gosse, 1860 who, with satisfactory irradiation volumes, obtained sufficient autotrophic energy to supply his carbon consumption during the reproduction process (Davy et al., 1996). Di Camillo et al. (2014) confirmed this idea with polyps of *Epizoanthus arenaceus*, which showed greater energy effort for the production of oocytes in the summer when there is a greater incidence of sunlight. Due to the accumulation of energy we can observe that species with greater gametogenesis have larger oocytes. Longer gametogenesis allows more energy to be directed towards the development of gametes, as already observed in ascidians (Tarjuelo & Turonsa, 2004), octocorals (Baillon, Hamel & Mercier, 2015) and antipatarians (Rakka et al., 2017).

However, the representatives of Parazoanthidae and Epizoanthidae studied release their gametes in the fall, indicating that the development of the gametes occurs during the summer when the seawater temperature increases. The increase in the temperature of seawater in summer provides ideal conditions for the maturation of oocytes and consequently the release (Di Camillo et al., 2014). In colonies of the coral *Acropora* sp. the difference in the release months contributed to the reproductive isolation of several species (Gilmour, Underwood, Howells, Gates & Heyward, 2016) and is a key point for speciation analysis. Some species of zoantharians *Palythoa mutuki*, *P. tuberculosa* and *P. sp yoron* in Japan had different periods of gamete release in sympatric populations (Mizuyama, Masucci & Reimer, 2018), favoring speciation by reproductive isolation (prezygotic).

Gamete release data revealed differences between families. While Epizoanthidae and Parazoanthidae are released in the fall, Sphenopidae and Zoanthidae release their

gametes in the summer. This information not only enriches knowledge about the reproduction of this order, but also brings important data that can help in understanding other aspects, such as the taxonomy and ecology of zoantharians.

4.4. Semper Larvae

The fact that most species of Sphenopidae and Zoanthidae (Brachycnemina) release their gametes in summer, corroborates the hypothesis that Semper larvae belong to these families, typically found in shallow water and tropical climate. During the summer the temperature of the water warms, thus transforming the environment into an ideal nursery for larval development (Di Camillo et al., 2014) thus ensuring the perpetuation of the Zoantharia order. Several studies later confirmed the data obtained by Menon (1902, 1926) for the distribution of larvae according to the genera of the suborder Brachycnemina (Babcock & Ryland, 1990; Ryland et al., 2000; Ryland, 2015; Scheltema, 1986) and according to the thermal tolerance limit of these larvae.

To date, no study has proven the existence of Semper larva in Macrocnemina species. Because of this a gap in the knowledge about the development of this suborder exists and further research is needed. Only two species had their larvae studied for embryogenesis, *Palythoa tuberculosa* in Japan (Hirose et al., 2011) and *Palythoa heliodiscus* in Australia (Ryland et al., 1991). These are the only two papers that describe the embryological process of zoantharians species from larval development, which is very little compared to the amount of work about reproduction in Zoantharia and the number of species within the order.

5. CONCLUSIONS

More than half of the work on the sexual reproduction of zoantharians has been done in the past 20 years. This shows the importance of new research that contemplates

these recent data and updates information about this biological aspect of the order Zoantharia. All results obtained in the review by Ryland (1997) were presented in this work, with an emphasis on comparisons between families.

Despite the increase in the number of studies, it is still necessary to standardize the terminology adopted, as well as the aspects to be evaluated. Some important and easily obtained information is not reported in many studies, such as the sexual proportion of the population or whether sexuality refers to the polyp or colony. Another variable is the size of the oocyte. Some studies do not report whether the measurement was made by smear or histological slide; which can cause a reduction of about 60% in the size of the oocytes after histological processing (Boscolo & Silveira, 2005).

The data show that research on reproduction is concentrated in some regions of the planet, leaving other areas of great biodiversity of zoanthids with few studies such as the Indian Ocean. We also reveal trends observed among families. These trends were observed in sexuality and the pattern observed in the size of the oocytes seems to be an important data to assist in the Zoantharian taxonomy and in the understanding of its phylogeny.

Reproduction data cannot affirm the existence of suborders as valid clades, since molecular phylogeny proved that the suborders Macrocnemina is a polyphyletic clade. However, ecological studies, especially those involving geographic and bathymetric distribution, in addition to temperature parameters, show that zoanthid families have distinct characteristics between their species. The study by Poliseno et al. (2020) shows that the review of several families previously included as Macrocnemina is necessary to clarify the systematics of these zoanthids. Reproductive studies can help to describe or separate species, becoming an additional tool in the solution of the taxonomy of the Zoantharia Order.

In this comparison study, we can emphasize the lack of data on the reproduction of zoanthids, which requires an effort to generate more knowledge on the subject. However, it also reveals that, despite the small number of species studied, a significant amount of information can be obtained. However, more studies are needed so that the results observed here can be confirmed.

6. REFERENCES

- Acosta, A., Sammarco, P. W., & Duarte, L. F. (2005). New fission processes in the zoanthid *Palythoa caribaeorum*: Description and quantitative aspects. *Bulletin of Marine Science*, 76(1), 1–26.
- Airi, V., Gizzi, F., Falini, G., Levy, O., Dubinsky, Z., & Goffredo, S. (2014). Reproductive efficiency of a mediterranean endemic zooxanthellate coral decreases with increasing temperature along a wide latitudinal gradient. *PLoS ONE*, 9(3), 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091792>
- Ates, R. M. L. (2003). A Preliminary review of zoanthid-hermit crab symbiosis. *Zoological Verh*, 345, 41–48.
- Aued, A. W., Smith, F., Quimbayo, J. P., Cândido, D. V., Longo, G. O., Ferreira, C. E. L., Witman, J. D., Floeter, S. R., & Segal, B. (2018). Large-scale patterns of benthic marine communities in the Brazilian province. *PLoS ONE*, 13(6), 1–15.
- Babcock, R. C., & Ryland, J. S. (1990). Larval development of a tropical zoanthid (*Protopalythoa* sp.). *Invertebrate Reproduction & Development*, 17(3), 229–236. <https://doi.org/10.1080/07924259.1990.9672115>
- Baillon, S., Hamel, J. F., & Mercier, A. (2015). Protracted oogenesis and annual reproductive periodicity in the deep-sea pennatulacean *Halipteris finmarchica* (Anthozoa, Octocorallia). *Marine Ecology*, 36, 1364–1378.

<https://doi.org/10.1111/maec.12236>

- Baird, A. H., Guest, J. R., & Willis, B. L. (2009). Systematic and biogeographical patterns in the reproductive biology of scleractinian corals. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic*, 40, 551–571.
- Betti, F., Bo, M., Di Camillo, C. G., & Bavestrello, G. (2012). Life history of *Cornularia cornucopiae* (Anthozoa: Octocorallia) on the Conero Promontory (North Adriatic Sea). *Marine Ecology*, 33, 49–55. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2011.00456.x>
- Bocharova, E. S., & Kozevich, I. A. (2011). Modes of Reproduction in Sea Anemones (Cnidaria, Anthozoa). *Biology Bulletin*, 38(9), 849–860. <https://doi.org/10.1134/S1062359011090020>
- Boscolo, H. K., & Silveira, F. L. (2005). Reproductive biology of *Palythoa caribaeorum* and *Protopalythoa variabilis* (Cnidaria, Anthozoa, Zoanthidea) from the southeastern coast of Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 65(1), 29–41.
- Carlgren, O. (1923). Ceriantharia una zoantharia der Deutschen tiefsee - Expedition. *Wiss Ergebn. dt. Tiefsee-Exped. Valdivia*, 19(7), 12–89.
- Carreiro-Silva, M., Braga-Henriques, A., Sampaio, I., De Matos, V., Porteiro, F. M., & Ocaña, O. (2011). *Isozoanthus primnoidus*, a new species of zoanthid (Cnidaria: Zoantharia) associated with the gorgonian *Callogorgia verticillata* (Cnidaria: Alcyonacea). *ICES Journal of Marine Science*, 68(2), 408–415. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq073>
- Carreiro-Silva, M., Ocaña, O., Stanković, D., Sampaio, Í., Porteiro, F. M., Fabri, M.-C., & Stefanni, S. (2017). Zoantharians (Hexacorallia: Zoantharia) Associated with Cold-Water Corals in the Azores Region: New Species and Associations in the Deep Sea. *Frontiers in Marine Science*, 4, 1–21.

<https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00088>

- Castro, C. B., Segal, B., Negrão, F. C., & Calderon, E. N. (2012). Four-year monthly sediment deposition on turbid southwestern Atlantic coral reefs, with a comparison of benthic assemblages. *Journal of Oceanography*, 60(1), 49–63.
- Costa, D. L., Gomes, P. B., Santos, A. M., Valença, N. S., Vieira, N. A., & Pérez, C. D. (2011). Morphological plasticity in the reef zoanthid *Palythoa caribaeorum* as an adaptive strategy. *Annales Zoologic Fennici*, 48, 349 - 358.
- Cruz, I. C. S., Loiola, M., Albuquerque, T., Reis, R., Anchieta C. C., Nunes, J., Reimer, J. D., Creed, J. C. (2015). Effect of Phase Shift from Corals to Zoantharia on Reef Fish Assemblages. *Plos One*, 10(1), 1–16.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116944>
- Cruz, I. C.S., Kikuchi, R. K. P., Longo, L. L., & Creed, J. C. (2014). Evidence of a phase shift to *Epizoanthus gabrieli* Carlgreen, 1951 (Order Zoanthidea) and loss of coral cover on reefs in the Southwest Atlantic. *Marine Ecology*, 36(3), 318–325.
<https://doi.org/10.1111/maec.12141>
- Cruz, I. C. S., Meira, V. H., Kikuchi, R. K. P., & Creed, J. C. (2016). The role of competition in the phase shift to dominance of the zoanthid *Palythoa* cf. *variabilis* on coral reefs. *Marine Environmental Research*, 115.
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2016.01.008>
- Cruz, I. C.S., Waters, L. G., Kikuchi, R. K. P., Leão, Z. M. A. N., & Turra, A. (2018). Marginal coral reefs show high susceptibility to phase shift. *Marine Pollution Bulletin*, 135, 551–561. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.07.043>
- Davy, S. K., Lucas, I. A. N., & Turner, J. R. (1996). Carbon budgets in temperate anthozoan-dinoflagellate symbioses. *Marine Biology*, 126, 773–783.
- Di Camillo, C. G., Coppari, M., Bartolucci, I., Bo, M., Betti, F., Bertolino, M., Calcini,

- B., Cerrano, C., De Grandis, G., & Bavestrello, G. (2012). Temporal variations in growth and reproduction of *Tedania anhelans* and *Chondrosia reniformis* in the North Adriatic Sea. *Hydrobiologia*, 687(1), 299–313.
<https://doi.org/10.1007/s10750-011-0877>
- Di Camillo, C. G., Bosato, S., & Cerrano, C. (2014). Reproductive ecology of *Epizoanthus arenaceus* (Delle Chiaje, 1823) (Cnidaria: Anthozoa) from the North Adriatic Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 461, 144–153.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.07.023>
- Duan, X., Xie, M., Peng, Y., Hu, L., Yu, J., Zeng, S., Wang, Y., Lu, G., Lin, G., & Sun, Y. (2018). Generation of a human embryonic stem cell line expressing tetrameric *Zoanthus* sp. green fluorescent protein: NERCe002-A-1. *Stem Cell Research*, 28, 6–10. <https://doi.org/10.1016/j.scr.2018.01.033>
- Duerden, J. E. (1898). Jamaican Actiniaria Part. I - Zoantheae. *Royal Dublin Society*, 6, 508.
- Epelbaum, A., Herborg, L. M., Therriault, T. W., & Pearce, C. M. (2009). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology Temperature and salinity effects on growth, survival, reproduction, and potential distribution of two non-indigenous botryllus ascidians in British Columbia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 369(1), 43–52. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.10.028>
- Fadlallah, Y. H., Karlson, R. H., & Sebens, K. P. (1984). A Comparative study of sexual reproduction three species of Panamanian zoanthids (Coelenterata: Anthozoa). *Bulletin of Marine Science*, 35(1), 80–89.
- Fautin, D. G. (2018). <http://hercules.kgs.ku.edu/hexacoral/anemone2/index.cfm>
Hexacorallians of the World.
- Fritzenwanker, J. H., & Technau, U. (2002). Induction of gametogenesis in the basal

- cnidarian *Nematostella vectensis* (Anthozoa). *Development Genes Evolution*, 212, 99–103. <https://doi.org/10.1007/s00427-002-0214-7>
- Gaino, E., Bo, M., Boyer, M., & Scocia, F. (2008). Sperm morphology in the black coral *Cirrhipathes* sp. (Anthozoa, Antipatharia). *Invertebrate Biology*, 127(3), 249–258.
- Garrabou, J. (1999). Life-history traits of *Alcyonium acaule* and *Parazoanthus axinellae* (Cnidaria, Anthozoa), with emphasis on growth. *Marine Ecology Progress Series*, 178, 193–204.
- Gilmour, J. P., Underwood, J. N., Howells, E. J., Gates, E., & Heyward, A. J. (2016). Biannual Spawning and Temporal Reproductive Isolation in *Acropora* Corals. *PLOS One*, 1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150916>
- González-Delgado, S., López, C., Brito, A., & Clemente, S. (2018). Marine community effects of two colonial zoanthids in intertidal habitats of the Canary Islands. *Regional Studies in Marine Science*, 23, 23–31. <https://doi.org/10.1016/J.RSMA.2018.03.006>
- Gori, A., Linares, C., Rossi, N. V., Clavero, A., Orejas, C., Fiorillo, I., Ambroso, S., Gili, J. M., & Rossi, S. (2013). Effects of food availability on sexual reproduction and biochemical composition of the Mediterranean gorgon *Paramuricea clavata*. *Biology Marine Experiment Ecology*, 444, 38–45.
- Gori, A., Viladrich, N., Gili, J.-M., Kotta, M., Cucio, C., Magni, L., Bramanti, L., & Rossi, S. (2012). Reproductive cycle and trophic ecology in deep versus shallow populations of the Mediterranean gorgonian *Eunicella singularis* (Cap de Creus, northwestern Mediterranean Sea). *Coral Reefs*, 31, 823–837. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0904-1>
- Gravier, C. (1918). Note sur une Actinie (*Thoracactis* n. g, *Topsenti* n. sp.) et un

- Annélide Polychète (Hermadion Fauveli n. sp.), commensaux d'une Éponge siliceuse (Sarostegia oculata Topsent). *Bulletin Institute Oceanographique*. 344, 1–20.
- Haddon, A. C., & Shackleton, A. M. (1891). A revision of the British Actiniæ. *Royal Dublin Society*, 701.
- Harrison, P. L. (2011). Sexual reproduction of scleractinian corals. In *Coral Reefs: An ecosystem in transition*. 59–85.
- Haywick, D. W., & Mueller, E. M. (1997). Sediment retention in encrusting Palythoa spp.—a biological twist to a geological process. *Coral Reefs*, 16, 39–46.
- Herberts, C. (1972). Contribution a l'étude biologique de quelques zoanthaires tempérés et tropicaux II e relation entre la reproduction sexuée, la croissance somatique et le bourgeonnement. *Tethys*, 4 (3), 711–728.
- Herberts, C. (1976). Sur trois zoanthaires nouveaux pour Tuléar, Madagascar. *Beaufortia*, 25 (320), 33 - 47.
- Hirose, M., Obuchi, M., Hirose, E., & Reimer, J. D. (2011). Timing of Spawning and Early Development of Palythoa tuberculosa (Anthozoa, Zoantharia, Sphenopidae) in Okinawa, Japan. *Biology Bulletin*, 220, 23–31.
- Kahng, S. E., Benayahu, Y., & Lasker, H. R. (2011). Sexual reproduction in octocorals. *Marine Ecology Progress Series*, 443, 265–283.
<https://doi.org/10.3354/meps09414>
- Karlson, R. H. (1988). Size-Dependent Growth in Two Zoanthid Species: A Contrast in Clonal Strategies. *Ecology*, 69, 4, 1219–1232.
- Kerr, A. M., Baird, A. H., & Terry, P. (2011). Correlated evolution of sex and reproductive mode in corals (Anthozoa: Scleractinia). *Proceedings of the Royal Society*, 278, 75–81. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1196>

- Kumari, S., Zacharia, P. U., Sreenath, K. R., Kripa, V., & George, G. (2017). First record of *Zoanthus gigantus* Reimer & Tsukahara, 2006 (Anthozoa, Hexacorallia) from Indian Waters, South Asia. *Check List*, 13(6), 945–950.
<https://doi.org/10.15560/13.6.945>
- Leal, M. C., Rocha, R. J. M., Anaya-rojas, J. M., Cruz, I. C. S., & Ferrier-pagès, C. (2017). Trophic and stoichiometric consequences of nitrification for the intertidal tropical zoanthid *Zoanthus sociatus*. *Marine Pollution Bulletin* 119, 169–175.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.03.054>
- Lewis, T. B., & Finelli, C. M. (2015). Epizoic zoanthids reduce pumping in two Caribbean vase sponges. *Coral Reefs*, 34(1), 291–300.
<https://doi.org/10.1007/s00338-014-1226-2>
- Liao, Q., Gong, G., Siu, S. W. I., Wong, C. T. T., Yu, H., Tse, Y. C., Rádis-Baptista, G., & Lee, S. M. Y. (2018). A novel ShK-like toxic peptide from the transcriptome of the cnidarian *Palythoa caribaeorum* displays neuroprotection and cardioprotection in zebrafish. *Toxins*, 10(6), 1 - 16. <https://doi.org/10.3390/toxins10060238>
- Low, M. E. Y., Sinniger, F., & Reimer, J. D. (2016). The order zoantharia rafinesque, 1815 (Cnidaria, Anthozoa: Hexacorallia): Supraspecific classification and nomenclature. *ZooKeys*, 641, 1–80. <https://doi.org/10.3897/zookeys.641.10346>
- MacIntosh, H., Althaus, F., Williams, A., Tanner, J. E., Alderslade, P., Ah Yong, S. T., Bax, N., Criscione, F., Crowther, A. L., Farrelly, A. C., Finn, J. K., Goudie, L., Gowlett-Holmes, K., Hosie, A. M., Kupriyanova, E., Mah, C., MacCallum, A. W., Merrim, K. L., Miskelly, A., Mitchell, M. L., Molodtsova, T., Murray, A., O'Hara, T. D., O'Loughlin, P. M., Paxton, H., Reid, A. L., Sorokin, S. J., Staples, D., Walker-Smith, G., Whitfield, E., & Wilson, R. S. (2018). Invertebrate diversity in the deep Great Australian Bight (200–5000 m). *Marine Biodiversity Records*,

- 11(1), 1–21. <https://doi.org/10.1186/s41200-018-0158-x>
- Menon, K. R. (1902). Notes on Semper's larval. Proceedings of the Cambridge Philosophical Society. *Biological Sciences*, 11, 407–4017.
- Menon, K. R. (1926). On the adults of Zoanthella and Zoanthina. *Records of the Indian Museum (Calcutta)*, 28, 61–64.
- Mizuyama, M., Masucci, G. D., & Reimer, J. D. (2018). Speciation among sympatric lineages in the genus Palythoa (Cnidaria: Anthozoa: Zoantharia) revealed by morphological comparison, phylogenetic analyses and investigation of spawning period. *PeerJ*, 6, e5132, 1-29. <https://doi.org/10.7717/peerj.5132>
- Mythili Krishna, J., & Gophane, A. (2013). Cnidarian from the Coast of Goa – Identified to the Species Level. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 2(1), 209–218.
- Nasir, S. S., Khan, H., & Afsar, N. (2018). Zoanthids (Cnidaria: Verrill, 1865) Dwelling four rocky habitats along the Pakistan Coast. *Initial Journal Biological Biotechnological*, 15(4), 765–772.
- Ong, C. W., Reimer, J. D., & Todd, P. A. (2013). Morphologically plastic responses to shading in the zoanthids *Zoanthus sansibaricus* and *Palythoa tuberculosa*. *Marine Biology*, 160, 1053–1064. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2158-4>
- Ono, S., Reimer, J. D., & Tsukahara, J. (2002). Seasonal changes in *Zoanthus* spp. in the infra-littoral zone at Taisho Lava Field, Sakurajima, Kagoshima, Japan. *South Pacific Study*, 22, 41–52.
- Ono, S., Reimer, J. D., & Tsukahara, J. (2005). Reproduction of *Zoanthus sansibaricus* in the Infra-Littoral Zone at Taisho Lava Field, Sakurajima, Kagoshima, Japan. *Zoological Science*, 22, 247–255. <https://doi.org/10.2108/zsj.22.247>
- Pacherres, C. O., Schmidt, G. M., & Richter, C. (2013). Autotrophic and heterotrophic

- responses of the coral *Porites lutea* to large amplitude internal waves. *The Journal of Experimental Biology*, 216, 4365–4374. <https://doi.org/10.1242/jeb.085548>
- Parrish, F. A., & Roark, E. B. (2009). Growth validation of gold coral *Gerardia* sp. in the Hawaiian archipelago. *Marine Ecology Progress Series*, 397, 163–172. <https://doi.org/10.3354/meps08299>
- Pearse, J. S., McClintick, J. B., & Bosch, I. (1991). Reproduction of Antarctic benthic marine invertebrate tempos, modes and timing. *American Zoology*, 31, 65–80.
- Polak, O., Loya, Y., Brickner, I., Kramarski-Winter, E., & Benayahu, Y. (2011). The widely-distributed Indo-Pacific zoanthid *Palythoa tuberculosa*: a sexually conservative strategist. *Bulletin of Marine Science*, 87(3), 605–621.
- Poliseno, A., Santos, M. E. A., Kise, H., Macdonald, B., Quattrini, A. M., McFadden, C. S., & Reimer, J. D. (2020). Evolutionary implications of analyses of complete mitochondrial genomes across order Zoantharia (Cnidaria: Hexacorallia). *Journal of Zoological Systematic and Evolutionary Research*, 00, 1 - 11.
- Previati, M., Palma, M., Bavestrello, G., Falugi, C., & Cerrano, C. (2010). Reproductive biology of *Parazoanthus axinellae* (Schmidt, 1862) and *Savalia savaglia* (Bertoloni, 1819) (Cnidaria, Zoantharia) from the NW Mediterranean coast. *Marine Ecology*, 1–11. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2010.00390.x>
- Previati, M., Scinto, A., Stagnaro, L., & Cerrano, C. (2009). Reproductive strategies of *Parazoanthus axinellae* (Schmidt, 1862) in the Ligurian Sea. *Biology Marine Mediterraneo*, 16(1), 294–295.
- Rabelo, E. F., Soares, M. de O., Bezerra, L. E. A., & Matthews-Cascon, H. (2015). Distribution pattern of zoanthids (Cnidaria: Zoantharia) on a tropical reef. *Marine Biology Research*, 11(6), 584–592. <https://doi.org/10.1080/17451000.2014.962542>
- Rakka, M., Orejas, C., Sampaio, I., Monteiro, J., Parra, H., & Carreiro-Silva, M. (2017).

- Reproductive biology of the black coral *Antipathella wollastoni* (Cnidaria: Antipatharia) in the Azores (NE Atlantic). *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 145, 131–141.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.05.011>
- Ramirez-Llodra, E. (2002). Fecundity and life - history strategies in marine invertebrates. *Advances in Marine Biology*, 43, p. 88 - 154. ISBN 0-12-026143 - X
- Ramirez-Llodra, E., Brandt, A., Danovaro, R., De Mol, B., Escobar, E., German, C. R., L. A. Levin, L. A., Martinez Arbizu, P., Menot, L., Buhl-Mortensen, P., Narayanaswamy, B. E., C. R. Smith, C. R., Tittensor, D. P., Tyler, P. A., Vanreusel, A., & Vecchione, M. (2010). Deep, diverse and definitely different: unique attributes of the world's largest ecosystem. *Biogeosciences*, 7, 2851–2899.
<https://doi:10.5194/bg-7-2851-2010>
- Reimer, J. D., Foord, C., & Irei, Y. (2012). Species Diversity of Shallow Water Zoanthids (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia) in Florida. *Journal of Marine Biology*, 1, 1–14. <https://doi.org/10.1155/2012/856079>
- Reimer, J. D., Lin, M., Fujii, T., Lane, D. J. W., & Hoeksema, B. W. (2012). The phylogenetic position of the solitary zoanthid genus *Sphenopus* (Cnidaria: Hexacorallia). *Contributions to Zoology*, 81(1), 43–52.
- Reimer, J. D., Kise, H., Santos, M. E. A., Lindsay, D. J., Pyle, R. L., Copus, J. M., Bowen, B. W., Nonaka, M., Higashiji, T., & Benayahu, Y. (2019). Exploring the biodiversity of understudied benthic taxa at mesophotic and deeper depths: Examples from the order Zoantharia (Anthozoa: Hexacorallia). *Frontiers in Marine Science*, 6, 305, 1 - 12. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00305>
- Reimer, J. D., Nakachi, S., Hirose, M., Hirose, E., & Hashiguchi, S. (2010). Using Hydrofluoric Acid for Morphological Investigations of Zoanthids (Cnidaria:

- Anthozoa): A Critical Assessment of Methodology and Necessity. *Marine Biotechnology*, 12(5), 605–617. <https://doi.org/10.1007/s10126-009-9249-3>
- Reimer, J. D., Ono, S., Takishita, K., Tsukahara, J., & Maruyama, T. (2006). Molecular Evidence Suggesting Species in the Zoanthid Genera *Palythoa* and *Protopalythoa* (Anthozoa: Hexacorallia) Are Congeneric. *Zoological Science*, 23(1), 87–94. <https://doi.org/10.2108/zsj.23.87>
- Reimer, J. D., Ono, S., Tsukahara, J., Takishita, K., & Maruyama, T. (2007). Non-seasonal clade-specificity and subclade microvariation in symbiotic dinoflagellates (*Symbiodinium* spp.) in *Zoanthus sansibaricus* (Anthozoa: Hexacorallia) at Kagoshima Bay, Japan. *Phycological Research*, 55, 58–65.
- Reimer, J. D., & Sinniger, F. (2010). Unexpected diversity in Canadian Pacific zoanthids (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia): a molecular examination and description of a new species from the waters of British Columbia. *Marine Biodiversity*, 40, 249–260. <https://doi.org/10.1007/s12526-010-0045-0>
- Reimer, J. D., & Sinniger, F. (2019). *World list of Zoantharia*. Zoantharia. Accessed through World Register of Marine Species. Retrieved from <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=607338> on 2020-05-06
- Reimer, J. D., Sinniger, F., & Hickman, C. P. (2008). Zoanthid diversity (Anthozoa: Hexacorallia) in the Galapagos Islands: A molecular examination. *Coral Reefs*, 27(3), 641–654. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0376-5>
- Reimer, J. D., Takishita, K., Ono, S., Tsukahara, J., & Maruyama, T. (2007b). Molecular Evidence Suggesting Interspecific Hybridization in *Zoanthus* spp. (Anthozoa: Hexacorallia). *Zoological Science*, 24(4), 346–359. <https://doi.org/10.2108/zsj.24.346>
- Rinkevich, B. (1989). The contribution of photosynthetic products to coral

- reproduction. *Marine Biology*, 101, 259–263.
- Rinkevich, B. (1996). Do reproduction and regeneration in damaged corals compete for energy allocation? *Marine Ecology Progress Series*, 143, 297–302.
- Ryland, J. S. (1997). Reproduction in Zoanthidea (Anthozoa: Hexacorallia). *Invertebrate Reproduction & Development*, 31(1–3), 177–188.
- Ryland, J. S. (2000). Reproduction in British zoanths, and an unusual process in *Parazoanthus anguicomus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80, 943–944.
- Ryland, J. S. (2015). Size-defined morphotypes in *Zoanthus* (Hexacorallia: Zoantharia) populations on shores in KwaZulu-Natal, South Africa. *Zootaxa*, 3986(2), 332–356.
- Ryland, J. S., Babcock, R. C., & Reef, G. B. (1991). Annual cycle of gametogenesis and spawning in a tropical zoanthid, *Protopalythoa* sp. *Hydrobiologia*, 216/217, 117–123.
- Ryland, J. S., Putron, S. De., Scheltema, R. S., Chimonides, P. J., & Zhadan, D. G. (2000). Semper's (zoanthid) larvae: pelagic life, parentage and other problems. *Hydrobiologia*, 440, 191–198.
- Santana, E. C., Alves, A. L., Santos, A. M., Cunha, M. G. G. S., Pérez, C. D., & Gomes, P. B. (2014). Trophic ecology of the zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Cnidaria: Anthozoa) on tropical reefs. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 95(2), 301–309. <https://doi.org/10.1017/S0025315414001726>
- Scheltema, R. S. (1986). On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: an eclectic overview and summary of problems. *Bulletin of Marine Science*, 39(2), 290–322.
- Semper, C. (1867). Ueber einige tropische Larvenformen. *Zt. Wiss. Zoological*, 17, 407–428.

- Shiroma, E., & Reimer, J. D. (2010). Investigations into the Reproductive Patterns, Ecology and Morphology in the genus *Palythoa* (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia) in Okinawa, Japan. *Zoological Studies*, 49(2), 182–194.
- Silva, J. F., Gomes, P. B., Santana, E. C., Silva, J. M., Lima, É. P., Santos, A. M. M., & Pérez, C. D. (2015). Growth of the tropical zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Cnidaria: Anthozoa) on reefs in Northeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 87(2), 985–996. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201520140475>
- Sinniger, F., Montoya-Burgos, J. I., Chevaldonné, P., & Pawlowski, J. (2005). Phylogeny of the order Zoantharia (Anthozoa, Hexacorallia) based on the mitochondrial ribosomal genes. *Marine Biology*, 147(5), 1121–1128. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0016-3>
- Soong, K., Shiau, Y. S., & Chen, C. P. (1995). Morphological and reproductive variations of the zoanthid, *Sphenopus marsupialis*, from two locations in Taiwan. In: *6th International Conference on Coelenterate Biology, Abstracts*, p. 91.
- Soong, K., Shiau, Y. S., & Chen, C. P. (1999) Morphological and Life History Divergence of the Zoanthid, *Sphenopus marsupialis* off the Taiwanese Coast. *Zoological Studies*, 38, 333–343.
- Suchanek, T. H., & Green, D. J. (1981). Interspecific competition between *Palythoa caribaeorum* and other sessile invertebrates on St. Croix Reef, U.S. Virgin Island. *Proceeding of the Fourth International Coral Reef Symposium*, Manila, 2, 679 - 684.
- Swain, T. D. (2009). *Isozoanthus antumbrosus*, a new species of zoanthid (Cnidaria: Anthozoa: Zoanthidea) symbiotic with Hydrozoa from the Caribbean, with a key to hydroid and sponge-symbiotic zoanthid species. *Zootaxa*, 48(2051), 41–48.

- Swain, T. D. (2018). Revisiting the phylogeny of Zoanthidea (Cnidaria: Anthozoa): Staggered alignment of hypervariable sequences improves species tree inference. In *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 118, 1-12.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.09.008>
- Swain, T. D., & Swain, L. M. (2014). Molecular parataxonomy as taxon description: Examples from recently named Zoanthidea (Cnidaria: Anthozoa) with revision based on serial histology of microanatomy. *Zootaxa*, 3796(1), 81–107.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3796.1.4>
- Swain, T. D., & Wulff, J. L. (2007). Diversity and specificity of Caribbean sponge-zoanthid symbioses: A foundation for understanding the adaptive significance of symbioses and generating hypotheses about higher-order systematics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92(4), 695–711. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00861.x>
- Tarjuelo, I., & Turonsa, X. (2004). Resource allocation in ascidians: reproductive investment vs. other life-history traits. *Invertebrate Biology*, 123(2), 168–180.
- Van Beneden, E. (1897). Les Anthozoaires de la “Plankton - Expedition”. *Ergebn Plankton - Exped. Humboldt*, 2, 458–521.
- Wagner, D., Luck, D., & Toonen, R. (2012). The Biology and Ecology of Black Corals (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia: Antipatharia). *Advances in Marine Biology*, 63, 67–132.
- Yamazato, K., Yoshimoto, F., & Yoshihara, N. (1973). Reproductive cycle in a zoanthid *Palythoa tuberculosa* Esper. *Kurenai*, 20, 275–283.

6. CAPÍTULO 2

Capítulo 2

6. ARTIGO 2 Reprodução sexuada do zoantídeo *Palythoa variabilis* (Cnidaria: Anthozoa) no Nordeste brasileiro e a relação com pluviosidade e salinidade

Érica P. Lima, Isabela V. Carvalho, João A. da Silva, Paula B. Gomes

Introdução

Os zoantídeos (Cnidaria: Anthozoa) estão entre os invertebrados mais abundantes nos recifes brasileiros (AUED *et al.*, 2018), podendo ser encontrados do Maranhão (Nordeste) até o Sul, em Santa Catarina (SANTOS *et al.*, 2016). Zoantídeos possuem estrutura corporal simples, com mesentérios dimórficos, distribuídos de forma pareada, o que caracteriza essa ordem como distinta das outras encontradas na classe Anthozoa (HADDON; SHACKLETON, 1891). Zoantídeos influenciam de forma direta a dinâmica do ecossistema de recifes rasos no Brasil, sendo parte fundamental da estruturação das comunidades viventes nesse ambiente, agindo diretamente nas interações tróficas e nas relações de competição entre os organismos da comunidade (CASTRO *et al.*, 2012; CRUZ *et al.*, 2015; DURANTE; CRUZ; LOTUFO, 2018; SANTANA *et al.*, 2014; SILVA *et al.*, 2015).

Entre as espécies com maior taxa de cobertura no Brasil, está *Palythoa variabilis* (Duerden, 1898) (SANTOS *et al.*, 2016), pertencente à família Sphenopidae e com ampla distribuição no Atlântico Ocidental, sendo encontrada das Bahamas até o Sul do Brasil (REIMER; FOORD; IREI, 2012). Essa espécie pertencia ao gênero *Protopalythoa*, que recentemente, foi sinonimizado com o gênero *Palythoa* (LOW; SINNIGER; REIMER, 2016). No sul da Bahia (Nordeste brasileiro), *P. variabilis* (espécie citada no artigo como *Epizoanthus gabrieli*) participa do processo de mudança de fase, sendo o primeiro registro de zoantídeos no fenômeno (CRUZ *et al.*, 2014). Assim, além de abundante nos recifes brasileiros, *P. variabilis* tem papel importante no funcionamento da comunidade bentônica costeira e nas suas respostas aos impactos antrópicos (CRUZ *et al.*, 2015; 2018). Além da importância natural, *P. variabilis* tem sido alvo de diversos estudos biotecnológicos, com identificação de inúmeras substâncias capazes de ser utilizadas nas indústrias farmacêutica e química (HUANG *et al.*, 2016; MORLIGHEM *et al.*, 2018).

O sucesso dos zoantídeos em algumas comunidades tem sido relacionada à sua elevada taxa de crescimento (NASIR; KHAN; AFSAR, 2018; SILVA *et al.*, 2015), competitividade, inclusive com uso de substâncias químicas (BASTIDAS; BONE, 1996),

plasticidade fenotípica que permite adequar-se a distintos ambientes (COSTA *et al.*, 2011; ONG; REIMER; TODD, 2013), além das estratégias reprodutivas (DI CAMILLO; BOSATO; CERRANO, 2014; POLAK *et al.*, 2011; SHIROMA, REIMER, 2010). Zoantídeos apresentam a reprodução assexuada com um importante papel na conquista e dominância de espaço (ACOSTA; GONZÁLEZ, 2007; CAPEL *et al.*, 2017), já a reprodução sexuada assegura a variação genética e a conectividade entre as diversas populações (ALBINSKY *et al.*, 2018; RYLAND, 2015). Apesar da importância da reprodução para o sucesso do grupo, uma revisão recente revela que apenas cerca de 11% das espécies de zoantídeos tiveram algum aspecto reprodutivo estudado (LIMA; GOMES *em prep*).

A reprodução da Ordem Zoantharia também reflete a plasticidade do grupo mostrando grande variação na sexualidade (colônias gonocóricas, hermafroditas com pólipos hermafroditas e hermafroditas com pólipos gonocóricos), modos de reprodução (apesar da maior parte das espécies liberar gametas na água, algumas liberam os ovos já fecundados), período de oogênese (contínua ou não), tamanho de oócitos e outros (para revisão ver: RYLAND, 1997 e LIMA; GOMES *em prep*). É sabido que, o equilíbrio do ambiente é importante para que funções biológicas dos seres vivos sejam mantidas, isso é ainda mais importante num ambiente tão instável quanto o marinho (DANKO; SCHAIBLE; DANKO, 2020). Os fatores ambientais como temperatura e aporte de água doce interferindo na taxa de salinidade, servem como gatilhos que modelam e influenciam diretamente aspectos biológicos de invertebrados marinhos (MENDES; WOODLEY, 2002). Esses fatores, podem ainda, serem ampliados devido a diferenças latitudinais, que potencializam os efeitos abióticos, os quais agem sobre a fisiologia dos organismos (HARRISON, 2011).

Boscolo e Silveira (2005) mostraram que o aumento da temperatura serviu de gatilho para o início da espermatogênese em colônias de *Palythoa caribaeorum* Duchassaing & Michelotti, 1860, e outros estudos com zoantídeos também demonstraram que a temperatura tem a função de controlar gametogênese e desova das espécies (KAWAMURA; JAMODIONG; REIMER, 2022; PREVIATI *et al.*, 2010; RYLAND; BABCOCK, 1991).

Os ambientes de águas rasas em recifes tropicais, tendem a ser estáveis mantendo taxas de salinidade e temperatura dentro de uma pequena faixa de variação, quando

comparados a ambientes temperados, que possuem variações de maior amplitude (ROSSI *et al.*, 2019). Contudo, fatores como a pluviosidade podem alterar outros aspectos, como a salinidade e isso pode refletir em uma demanda energética extra para os animais que habitam tais ambientes (DANKO; SCHAIBLE; DANKO, 2020). A mudança no padrão de fatores abióticos, traz prejuízos de caráter energético aos invertebrados marinhos, por comprometer aspectos fisiológicos como crescimento e reprodução, devido a sobrecarga nos processos osmorreguladores desses animais (SOLOKOVA *et al.*, 2012). Diante disso, estudos englobando fatores que sustentam a vida dos organismos, como a reprodução, realizados em diferentes ambientes, com o intuito de comparação da influência ambiental, é fundamental para enriquecer o conhecimento de qualquer grupo de indivíduos. A mesma espécie, quando estudada em locais distintos, com variação batimétrica e/ou de temperatura da água pode apresentar diferenças no tempo de oogênese, desova de gametas e tamanho de oócitos (BOSCOLO; SILVEIRA, 2005; FADLALLAH; KARLSON; SEBENS, 1984; PREVIATI *et al.*, 2009; RYLAND, 2000).

No Brasil, até o momento, apenas duas espécies tiveram sua reprodução sexual estudada, *Palythoa caribaeorum* e *P. variabilis*, ambas espécies habitando costões rochosos em águas subtropicais, com temperaturas entre 19°C e 27°C no litoral Sudeste do Brasil (BOSCOLO; SILVEIRA, 2005). No Nordeste brasileiro, onde *P. variabilis* é abundante, habita recifes costeiros, com importante papel na dinâmica recifal em águas tropicais (acima de 25°C) (CRUZ *et al.*, 2014; RABELO *et al.*, 2015), não existia nenhuma investigação sobre seus padrões reprodutivos. A comparação de dados entre diferentes regiões permite entender a reprodução sexual de *P. variabilis* e como fatores ambientais podem influenciá-la.

O conhecimento das características reprodutivas de diferentes espécies é uma informação básica, que contribui para uma compreensão mais profunda e auxilia no entendimento da identidade taxonômica, ecologia, evolução, dinâmica populacional e comportamento das espécies (KAWAMURA; JAMODIONG; REIMER, 2022). Nessa perspectiva, nós avaliamos a reprodução de *P. variabilis* em recifes tropicais do Nordeste brasileiro, com o objetivo de comparar com os dados reprodutivos obtidos em ambiente subtropical e discutir a influência ambiental na sua reprodução.

Metodologia

Área de estudo e amostragem

As amostras de *Palythoa variabilis* foram coletadas em recifes costeiros na praia do Paiva (08° 17' 15"S – 35° 02' 00"O), litoral sul de Pernambuco (PE), Nordeste do Brasil (fig. 1). As coletas foram realizadas mensalmente no período de janeiro de 2017 a junho de 2018, sempre em maré baixa, na faixa intertidal. Na maioria das vezes, as colônias estavam localizadas em poças de maré. A região é caracterizada por um clima tropical úmido com temperatura média anual de 25°C e pouca variação (inferior a 5°C) e precipitação média de 2200 mm. Há grande variação na distribuição de chuvas com 70% da precipitação ocorrendo entre março e agosto, caracterizando o período chuvoso (MEDEIROS *et al.*, 1999). Durante o estudo, a temperatura e a salinidade da água foram medidas mensalmente (usando termômetro de leitura instantânea e refratômetro, respectivamente), com valores dentro da variação histórica para a área (MEDEIROS *et al.*, 1999). Dados pluviométricos para a região durante o período de coleta e para região de São Sebastião no período do estudo de Boscolo e Silveira (2005) (fig.1), foram obtidos respectivamente na Agência Pernambucana de Águas e Climas - APAC (www.apac.pe.gov.br) e no Instituto Nacional de Meteorologia - INMET (www.inmet.gov.br). O intuito da obtenção de dados pluviométricos de São Paulo é para caracterizar o clima da área usada na comparação com os dados referentes a Pernambuco. O artigo referente ao estudo de São Sebastião também disponibilizou dados de temperatura que foram utilizados em nossa comparação.

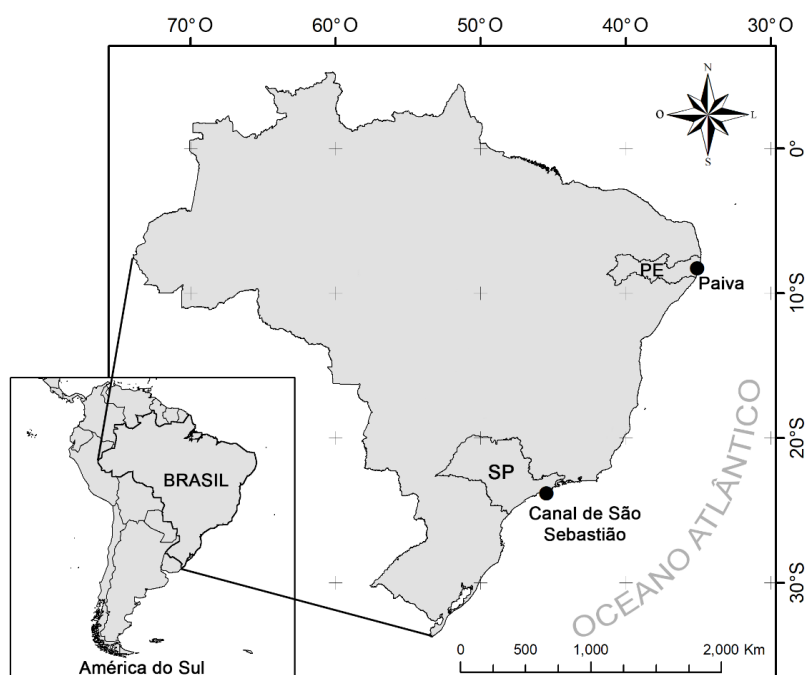


Figura 1. Mapa de localização das regiões de praias do Paiva em Pernambuco (PE) e São Sebastião em São Paulo (SP).

Foram coletados 100 pólipos por mês de cinco colônias distintas (20 pólipos por colônia), separadas uma das outras por no mínimo 2 metros de distância, com o objetivo de aumentar a variabilidade dos dados e evitar a coleta de clones. Todas as amostras coletadas foram armazenadas em potes de plástico e fixadas em álcool 70%, ainda em campo, posteriormente foram levadas ao laboratório para análise morfométrica e histológica.

Análise das amostras

Inicialmente todos os pólipos foram medidos em relação à altura e diâmetro do disco oral, com auxílio de paquímetro digital para calcular o tamanho mínimo de primeira maturação (menor pólipo com presença de tecido gametogênico). Em seguida foi realizado corte longitudinal em cada pólipo para retirada de fragmento do mesentério e confecção de lâminas, com o objetivo de verificar a presença de gametas (pólipo fértil) e assim determinar a taxa de fertilidade com o percentual de pólipos férteis e estéreis, e quando possível, identificar o sexo do pólipo.

Após a análise de fertilidade, os pólipos férteis foram encaminhados para o processamento histológico, iniciando com a retirada da sílica e do carbonato de cálcio da parede do corpo do zoantídeo, através do uso de ácido fluorídrico (15%) por 48h e EDTA por 24h. Após esse procedimento, parte da parede, base e disco oral dos pólipos foram raspados com auxílio de bisturi, para retirar resquício de sedimento que possa ter ficado nos tecidos de *P. variabilis*. Em seguida, os pólipos passaram por banhos de álcool e xilol e foram incluídos em parafina, para posterior corte, seguindo o protocolo realizado por Swain e Swain (2014). Foram feitos cortes de 9 µm com uso de micrótomo, e em seguida corados com Hematoxilina de Harris e Eosina.

Para a análise e descrição da gametogênese foram medidos até 100 oócitos por pólipo e agrupados em intervalos de 100 micrômetros: 0 a 100 µm – 101 a 200 µm – 201 a 300 µm – acima de 301 µm. Com esses intervalos de tamanho foi possível elaborar um histograma de frequência de distribuição de gametas ao longo dos meses. O valor de diâmetro dos gametas femininos e masculinos foram plotados no gráfico para elaboração do histograma de tamanho e frequência de gametas, através do qual foi possível identificar o período de gametogênese de *P. variabilis* e o período de desova.

Com uso de microscópio óptico, contendo ocular micrométrica, os gametas tiveram seus diâmetros medidos e o pólipó foi classificado em macho, fêmea ou hermafrodita. A taxa de fecundidade por pólipó foi obtida através do número de oócitos por mesentério. Foram escolhidos cinco pólipós de cada local (centro e borda das colônias) e foi contabilizada a média total de oócitos de três mesentérios em seguida, esse valor foi multiplicado pelo total de mesentérios completos da espécie *P. variabilis* (30 mesentérios) os quais são portadores de gametas. O valor obtido corresponde à taxa de fecundidade encontrada nos meses que apresentaram pólipós férteis.

Análise estatística

A fertilidade dos pólipós do centro e da borda da colônia foi comparada usando o teste *t* de Student. As frequências das categorias sexual, fêmea, macho e hermafrodita foram analisadas com um teste de qui-quadrado. Todos os testes foram realizados utilizando o software *BioStat 5.0* e o nível de significância de $p = 0,05$.

Resultados

Morfometria e Fertilidade

Os pólipós de *Palythoa variabilis* tiveram altura entre 3,13 e 33,13 mm e diâmetro entre 2,87 e 9,03 mm. A classe de altura mais frequente foi 8,1-12 mm, porém a probabilidade de se encontrar pólipós férteis foi maior no intervalo 12,1 - 16 mm (Fig. 2). O menor pólipó encontrado fértil tinha altura de 5,63 mm e diâmetro de 7,43 mm e o maior pólipó fértil teve altura de 25,25 mm e diâmetro de 8,18 mm.

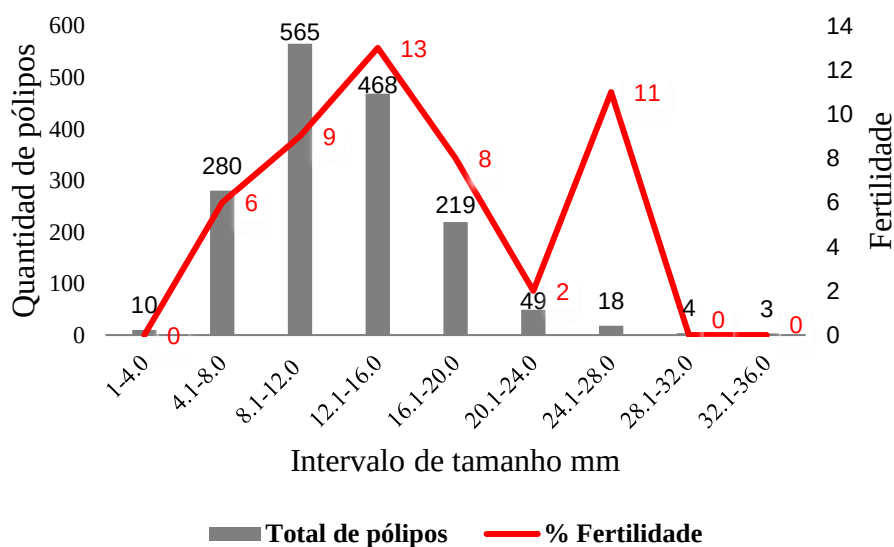
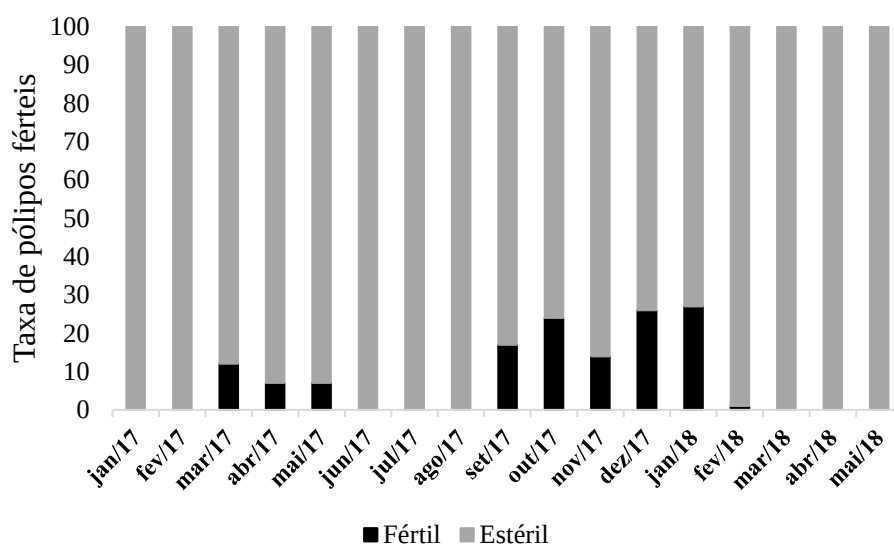
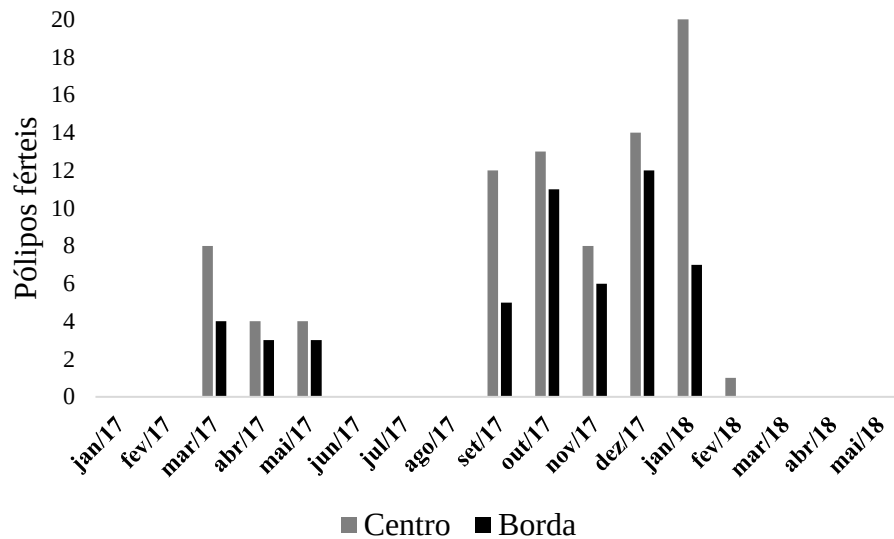


Figura 2. Relação entre tamanho de pólipos e a frequência de pólipos férteis em cada intervalo de tamanho nas populações de PE.

Foram encontrados pólipos férteis entre março e maio, com um intervalo de esterilidade entre junho e agosto, seguido de um novo ciclo iniciado em setembro de 2017 até fevereiro de 2018. O período de setembro a janeiro possui os maiores percentuais de pólipos férteis na população, com pico em janeiro quando 35% dos pólipos estiveram férteis (Fig. 3A). A região do centro da colônia possui um número significativamente maior de pólipos férteis em comparação a região da borda da colônia ($p = 0,019$; Fig. 3B). Através da obtenção de dados de pluviosidade e temperatura nas regiões do Paiva (PE) e São Sebastião (SP) realizamos uma comparação entre o período de fertilidade e a estação chuvosa dessas regiões. O período de maior fertilidade coincide com valores mais baixos de pluviosidade (período seco de outubro a março) no Paiva, onde a temperatura se manteve alta, variando entre 27°C e 30°C. Ao longo do período de coleta, a menor temperatura registrada no Paiva foi de 25°C, ocorrendo durante a estação chuvosa da região. Porém no canal de São Sebastião não há um padrão claro de relação da fertilidade com a pluviosidade (fig. 4). No tocante a temperatura, São Sebastião apresentou uma variação de 19°C a 26°C durante o tempo de estudo e concentrou as menores temperaturas durante o inverno da região, de junho a setembro.

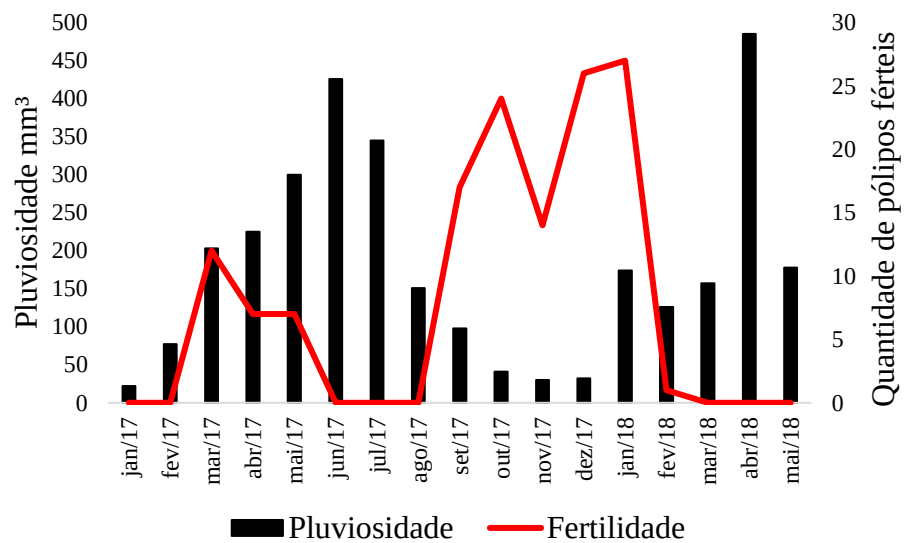


A



B

Figura 3. Taxa mensal de fertilidade dos pólipos de *Palythoa variabilis* entre 2017 e 2018. A) Taxa mensal de fertilidade ao longo do período de coleta. B) Comparação da fertilidade entre pólipos do centro e borda das colônias.



A

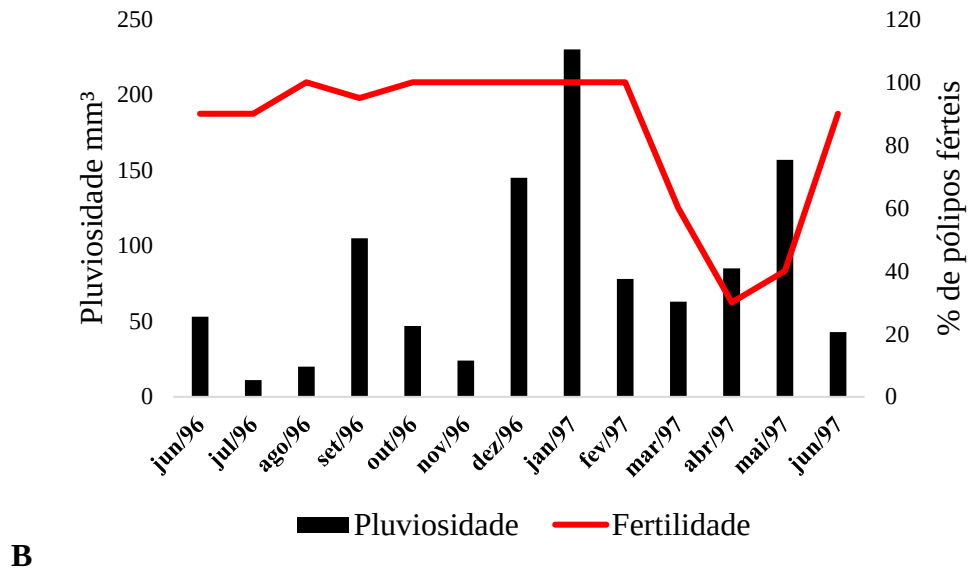
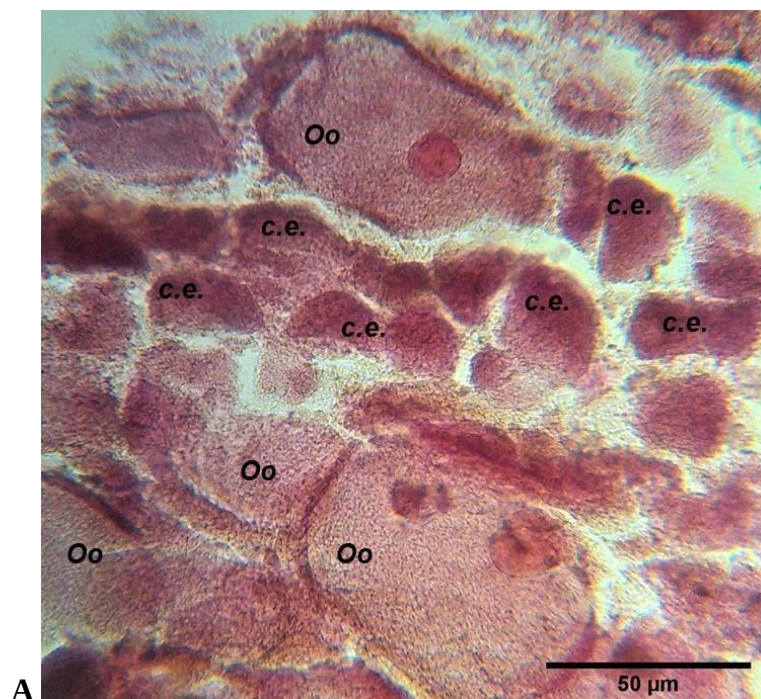
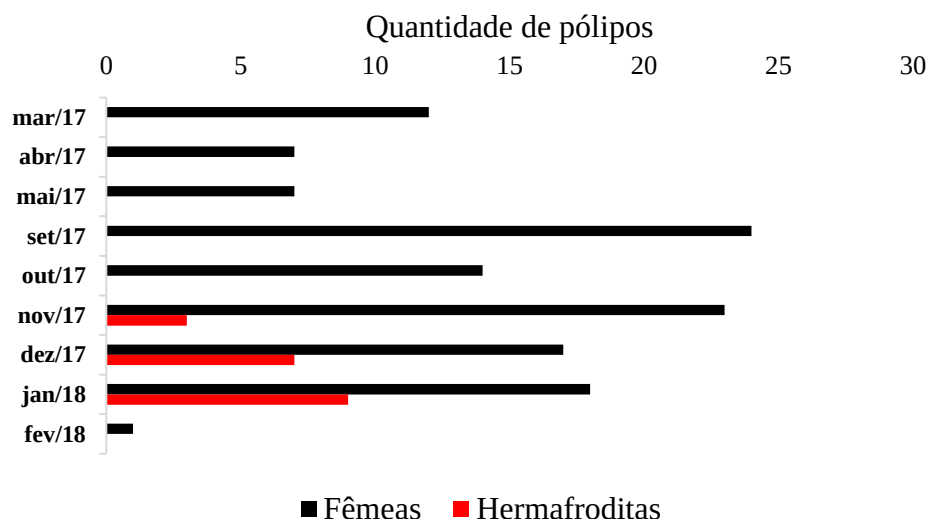


Figura 4. Comparação da taxa de fertilidade de *P. variabilis* e a taxa pluviométrica do Paiva, PE (A) e São Sebastião, SP (B).

A população de *P. variabilis* na região do Paiva (PE) se caracterizou como hermafrodita protogínica (fig. 5A), produzindo na maior parte do período, pólipos e colônias femininas, seguidas por um curto tempo de produção de gametas masculinos, de novembro a janeiro (Fig. 5B). Não foram observados meses com pólipos contendo apenas gametas masculinos, a produção de cistos espermáticos ocorre junto com a presença de oócitos caracterizando o estado hermafrodita.





B

Figura 5. A) oócitos (*Oo*) e cistos espermáticos (*c.e.*) presentes no mesmo pólipos. B) taxa sexual dos pólipos de *Palythoa variabilis* na população do Paiva.

Gametogênese

A presença de gametas femininos foi observada durante um período de nove meses, apenas de junho a agosto não foram registrados nenhum oócito. O tamanho dos oócitos nos pólipos de *P. variabilis* aumentou de forma gradativa ao longo do tempo de gametogênese (fig. 6). A produção de cistos espermáticos foi registrada apenas entre novembro e janeiro.

O maior oócito teve diâmetro de 435 μm , registrado no mês de janeiro de 2018. Contudo, foram as amostras de fevereiro que registraram as maiores médias no diâmetro de oócitos para todos os meses de gametogênese (Fig. 7A). Os cistos espermáticos apresentaram as maiores medidas durante o mês de dezembro (Fig. 7B). Não houve diferença significativa no diâmetro de oócitos e cistos espermáticos entre pólipos do centro e da borda da colônia. De acordo com o período de gametogênese e o tamanho médio dos oócitos, a liberação dos gametas ocorre entre os meses de fevereiro a maio, quando foram registradas as menores médias na quantidade de oócitos.

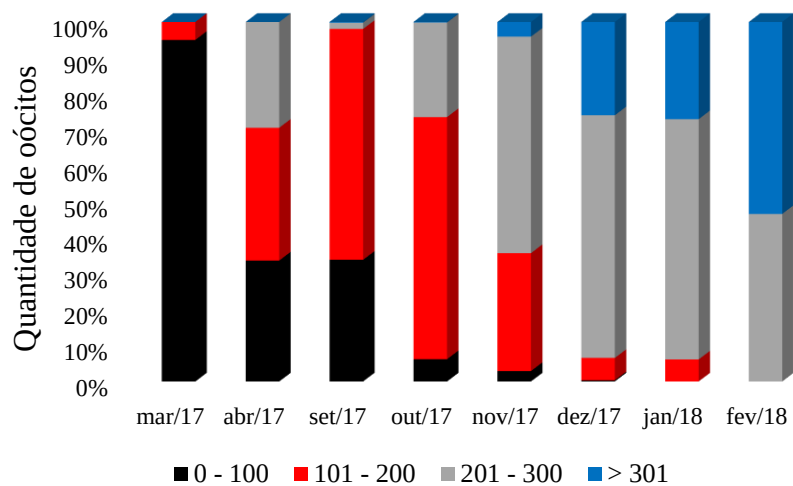


Figura 6. Histograma de frequência do tamanho de oócitos durante o período de gametogênese.

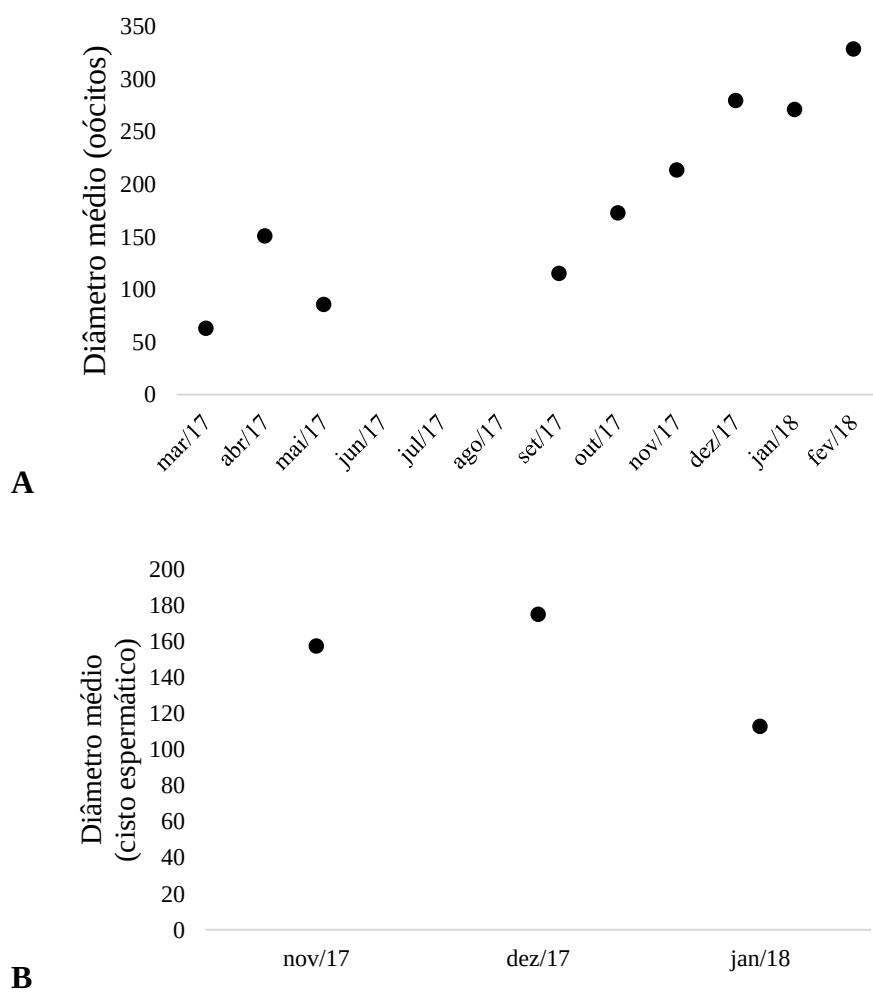


Figura 7. Médias mensais no diâmetro dos gametas de *P. variabilis*. A) médias do diâmetro de oócitos. B) médias do diâmetro de cistos espermáticos.

A produção de gametas acontece de forma assincrônica nos mesentérios de *P. variabilis*. Observamos em um mesmo mesentério oócitos de diferentes diâmetros, revelando que a produção acontece de forma contínua durante a gametogênese (Fig. 8B). Os oócitos são células basófilas que possuem afinidade pelo corante eosina apresentando uma coloração rosa claro em seu citoplasma, com núcleo e membrana plasmática em tom mais escuro de rosa (Fig. 8A). O núcleo está localizado na periferia do citoplasma (Fig. 8C). Os cistos espermáticos são acidófilos e têm preferência pelo corante hematoxilina, devido a isso possuem uma pigmentação roxa, em especial na periferia do cisto, enquanto no centro se tornam mais claros com um lúmen central formando canais característicos dos espermatócitos, fazendo com que o cisto tenha um aspecto granular (Fig. 8D).

Não foram registradas presença de zooxantelas em nenhum oócito durante o tempo de análise da gametogênese. As taxas de fecundidade durante toda a pesquisa, apresentaram média de 2050 ± 320 oócitos por pólip.

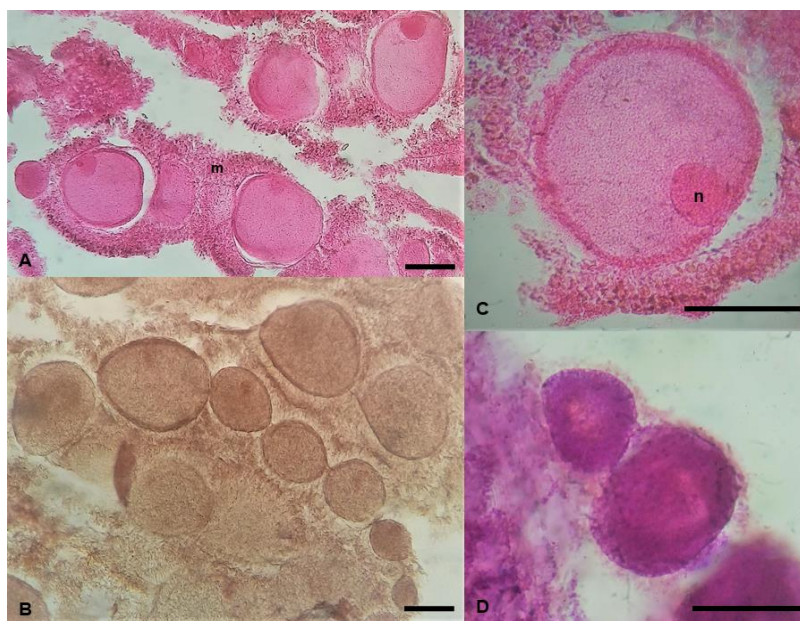


Figura 8. Secções dos mesentérios de *P. variabilis*. A) desenvolvimento assincrônico dos oócitos ao longo do mesentério. B) diferentes tamanhos de oócitos presentes nos mesentérios de pólipos. C) oócitos de *P. variabilis*. D) aspecto de cisto espermático em *P. variabilis*. n= núcleo; m= mesentérios. Escala: 50µm.

Discussão

Palythoa variabilis apresentou baixa fertilidade ao longo do ano, com pico reprodutivo entre setembro e janeiro, coincidindo com período de menor pluviosidade na zona tropical em Pernambuco. O padrão difere das populações do Sudeste do Brasil que tiveram fertilidade mais elevada com reprodução contínua, apresentando redução apenas entre fevereiro e maio. Não foram encontrados endossimbiontes nos oócitos, ao contrário do que foi registrado para *Protopalythoa* sp. nas ilhas Orpheus, Austrália (RYLAND; BABCOCK, 1991).

Os pólipos de *P. variabilis* apresentaram ampla variação no tamanho (altura e diâmetro) ao longo do período estudado. Essa variação morfométrica caracteriza a plasticidade morfológica comum encontrada nos zoantídeos e que sofre influência de fatores ambientais (ONG; REIMER; TODD, 2013). A amplitude do tamanho geral dos pólipos é refletida na morfometria de pólipos férteis, com grande variação no tamanho entre o menor e o maior pólipos contendo gametas na população de Pernambuco, o que contrasta com as populações de São Paulo que obtiveram pólipos com o máximo de 15 mm (BOSCOLO; SILVEIRA, 2005). A plasticidade morfológica é uma resposta do organismo às mudanças do ambiente, sem incluir variação por diferenciação genética (TODD, 2008). Devido a isso, o tamanho pode ser influenciado pelas condições ambientais dos recifes de Pernambuco. Em recifes costeiros próximos a região estudada, a sedimentação elevada levou a mudanças na morfologia do zoantídeo *Palythoa caribaeorum* (COSTA *et al.*, 2011). Alta taxa de sedimentação é uma característica comum nos recifes costeiros da região Nordeste do Brasil.

Zoantídeos são animais susceptíveis a sofrer com alterações no ambiente em que vivem (DURANTE; CRUZ; LOTUFO, 2018). As consequências desse impacto vêm sendo estudadas há alguns anos, porém quase sempre com foco nas respostas ecológicas (KARLSON, 1991; RABELO *et al.*, 2015; SOARES; SOUZA, 2013; SUCHANEK; GREEN, 1981; YANG *et al.*, 2013). Pouco estudos abordam a influência dos fatores ambientais sobre a reprodução do grupo (DI CAMILLO; BOSATO; CERRANO, 2014; KARLSON, 1981; POLAK *et al.*, 2011). Para vários grupos de cnidários como corais e octocorais, as variações na temperatura, salinidade e pureza da água podem interferir no desenvolvimento reprodutivo de algumas espécies (AIRI *et al.*, 2014; BAILLON; HAMEL; MERCIER, 2015; WALLER; TYLER; GAGE, 2005). A alteração na

salinidade do ambiente traz danos aos antozoários por causar estresse osmótico (DURANTE; CRUZ; LOTUFO, 2018), esse estresse faz com que o organismo utilize a energia para reparar a fisiologia de seus pólipos, deixando de alocar energia para produção de gametas (DOWNS *et al.*, 2009; KRAMARSKY-WINTER, 2016). O zoantídeo *P. variabilis* é uma espécie que libera seus gametas para fertilização na água. Devido a isso, alterações ambientais bruscas como mudança repentina de temperatura ou salinidade, causadas pelo aumento das chuvas, pode comprometer não só os pólipos parentais como o sucesso da sobrevivência e do assentamento das larvas. Pesquisa com o hidróide *Eleutheria dicotoma* revelou que alterações na salinidade, comprometeu não apenas o desenvolvimento reprodutivo sexual da espécie, como também a idade de maturação das medusas e a liberação das plânulas (DANKO; SCHAIBLE; DANKO, 2020). Em anêmonas do mar, estresse causado por condições de hipersalinidade causou mudanças osmóticas, que ocasionou perda energética do organismo na tentativa de manter o equilíbrio osmótico (AMADO *et al.*, 2011). Em zoantídeos alterações na salinidade levam a perda de endossimbiontes, ocasionando processos de branqueamento e morte dos pólipos (SOARES; SOUZA, 2011; SINGH; THAKUR; SHEIKH, 2022). Essa perda de microalgas simbióticas causa uma diminuição no aporte energético do zoantídeo, visto que parte de sua nutrição vem da autotrofia, e isso pode alterar ciclos reprodutivos.

É sabido que o período de chuvas, em especial na zona intertidal, altera a salinidade superficial da água do mar e isso interfere diretamente no processo reprodutivo de cnidários (RIPPINGALE; KELLY, 1995). O período de gametogênese de *P. variabilis* é diferente nas regiões do Paiva (PE) e no Canal de São Sebastião (SP). A fertilidade foi bem mais elevada na população do Sudeste e também a produção de gametas ocorreu ao longo de todo o ano, enquanto que na população da zona tropical a fertilidade foi mais baixa e concentrada entre os meses de setembro a janeiro. Mesmo apresentando valores de fertilidade diferentes em Pernambuco e São Paulo, é possível observar que a produção de gametas por *P. variabilis* nas duas localidades apresentou os maiores valores nos meses de menor incidência pluviométrica. Um estudo com o coral *Montastrea annularis* revelou que a chuva causa interferência não apenas no desenvolvimento de gametas, mas também nas larvas, devido a mudança na taxa de salinidade, comprometendo o sucesso reprodutivo da espécie (MENDES; WOODLEY, 2002).

As alterações ambientais movidas pelo acúmulo de água doce da chuva, atreladas ao dinamismo no ambiente recifal, modelam o processo reprodutivo de *P. variabilis*. A região litoral de PE é marcada por chuvas abundantes (ultrapassando 400 mm mensais) mais concentradas em um período, ao contrário do que é visto no litoral de SP, onde as chuvas são mais espaçadas durante um intervalo de tempo maior ao longo do ano e com valores bem mais baixos (menos de 250 mm mensais). Essa concentração de água doce no litoral Pernambucano, causa impacto nas populações do Paiva (PE), isso pode explicar a baixa taxa de fertilidade observada em *P. variabilis*. As espécies de cnidários precisam contornar os transtornos causados por variações ambientais, investindo seus aportes energéticos para manter sua sobrevivência, apresentando estratégias diferentes para garantir a reprodução (DANKO; SCHAIBLE; DANKO, 2020). A energia utilizada para reparar os desequilíbrios fisiológicos causados por alterações ambientais, faz com que menos energia seja direcionada à produção de gametas (KRAMARSKY-WINTER, 2016), isso pode influenciar não apenas a taxa de gametogênese, mas também o crescimento dos gametas, em especial de oócitos que necessitam de mais energia para se desenvolver (LLODRA, 2002). Apesar de ser um organismo mixotrófico, *P. variabilis* adquire maior aporte energético via heterotrofia (LEAL *et al.*, 2017; STEEN; MUSCATINA, 1984). É sabido que no ambiente tropical as taxas de presas são inferiores em relação a habitats subtropicais ou temperados, essa baixa taxa de nutrientes torna-se um obstáculo na aquisição de presas, em especial para invertebrados bentônicos (LLODRA, 2002).

Em dois estudos realizados com *Palythoa caribaeorum*, um no Panamá (FADLALLAH; KARLSON; SEBENS, 1984) e outro do Sudeste do Brasil (BOSCOLO; SILVEIRA, 2005), foram observadas diferenças quanto ao tamanho dos oócitos. As populações do Brasil tiveram menores oócitos quando comparadas com a população do Panamá. Assim como encontrado em *Palythoa caribaeorum*, alguns dados observados para as populações de *P. variabilis* em Pernambuco não condizem com o encontrado por Boscolo e Silveira (2005) para as populações de São Paulo. O tamanho máximo dos oócitos foi um pouco menor do que aquele encontrado em São Paulo (450 μm), e a quantidade de pólipos férteis, juntamente com o período de fertilidade, foram diferentes. Acreditamos que o regime de chuvas atrelado à temperatura são os principais fatores que influenciam esses aspectos. Estudos mostram que populações de corais tiveram sua taxa de fertilidade alterada por influência da temperatura (GLYNN *et al.*, 1991; AIRI *et al.*,

2014), e o aporte de chuvas durante o período de desova reduziu o sucesso reprodutivo de *Monstastrea annularis* (MENDES; WOODLEY, 2002). Mesmo com taxas de fertilidade inferiores um padrão foi seguido por *P. variabilis* verificamos que os pólipos localizados na borda da colônia, apresentaram menor percentual de fertilidade, quando comparado aos pólipos do centro. Isso é explicado pelo fato que na borda, os pólipos gastam muita energia com competição por substrato, para defesa da colônia, reservando um menor aporte energético para produção de gametas, diminuindo assim a taxa de fertilidade dos pólipos da borda (FADLALLAH; KARLSON; SEBENS, 1984; BOSCOLO; SILVEIRA, 2005; POLAK *et al.*, 2011).

A maioria das colônias de *P. variabilis* são femininas, durante maior parte do período de gametogênese, seguido por colônias hermafroditas, cujo pólipos apresentaram gametas masculinos e femininos. Esse resultado foi igual aos resultados obtidos nas populações do Sudeste. Esse padrão de colônias fêmeas pode ser explicado pelo fato de que os gametas femininos necessitam de mais tempo para serem produzidos, fazendo com que a probabilidade de se coletar colônias contendo apenas oócitos aumente (RYLAND, 1997; DI CAMILLO; BOSATO; CERRANO, 2014).

Os dados de gametogênese, fecundidade e razão sexual, mostram que mesmo com pequenas diferenças a espécie *P. variabilis* apresenta um padrão em seu processo reprodutivo sexuado, isso é consequência de sua história de vida e de aspectos que são predominantes para todas as espécies. Contudo, fica claro que fatores ambientais, como pluviosidade, seguidos da alteração de salinidade, modelam aspectos da reprodução, sem, no entanto, mudar a caracterização primária desse processo. Uma comparação do esforço reprodutivo dessa espécie com outras espécies de zoantídeos é aconselhável para que as respostas ecológicas e energéticas a esses impactos possam de fato ser mensuradas.

Referências

- ACOSTA, A.; GONZÁLEZ, A.M. Fission in the Zoantharia *Palythoa caribaeorum* (Duchassaing and Michelotti, 1860) populations: A latitudinal comparison. **Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras**, v. 36, p. 151–66. 2007.
- AIRI, V.; GIZZI, F.; FALINI, G.; LEVY, O.; DUBINSKY, Z.; GOFFREDO, S. Reproductive efficiency of a mediterranean endemic zooxanthellate coral decreases with increasing temperature along a wide latitudinal gradient. **PLoS ONE**, v.9, n. 3, p. 1–8, 2014.

ALBINSKY, D.; WHAM, D.; SHINZATO, N.; REIMER, J.D. Population Connectivity in the Common Reef Zoantharian *Zoanthus sansibaricus* (Anthozoa: Hexacorallia) in Southern Japan. **Zoological Science**, v. 35, p. 321–329. 2018. <https://doi.org/10.2108/zs180007>

AMADO, E.M.; VIDOLIN, D.; FREIRE, C.A.; SOUZA, M.M. Distinct patterns of water and osmolyte control between intertidal (*Bunodosoma caissarum*) and subtidal (*Anemonia sargassensis*) sea anemones. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, v. 158, p. 542–551. 2011 <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.12.019>

AUED, A.W.; SMITH, F.; QUIMBAYO, J.P.; CÂNDIDO, D.V.; LONGO, G.O.; FERREIRA, C.E.L.; WITMAN, J.D.; FLOETER, S.R.; SEGAL, B. Large-scale patterns of benthic marine communities in the Brazilian province. **PLoS ONE**, v.13, n.6, p. 1–15. 2018.

BAILLON, S.; HAMEL, J.F.; MERCIER, A. Protracted oogenesis and annual reproductive periodicity in the deep-sea pennatulacean *Halipteris finmarchica* (Anthozoa, Octocorallia). **Marine Ecology**, v. 36, p. 1364–1378. 2015. <https://doi.org/10.1111/maec.12236>

BASTIDAS, C; BONE, D. Competitive strategies between *Palythoa caribaeorum* and *Zoanthus sociatus* (Cnidaria: Anthozoa) at a reef flat environment in Venezuela. **Bulletin of Marine Science**, v. 59, n. 3, p. 543-555, 1996.

BOSCOLO, H.K.; SILVEIRA, F.L. Reproductive biology of *Palythoa caribaeorum* and *Protopalythoa variabilis* (Cnidaria, Anthozoa, Zoanthidea) from the southeastern coast of Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 65, n. 1, p. 29-41, 2005.

CAPEL, K.C.C.; TOONEN, R.J.; RACHID, C.T.C.C.; CREED, J.C.; KITAHARA, M.V.; FORSMAN, Z.; ZILBERBERG, C. Clone wars: asexual reproduction dominates in the invasive range of *Tubastraea* spp. (Anthozoa: Scleractinia) in the South-Atlantic Ocean. **PeerJ**, v. 5, n.3873, p. 1-21. 2017. DOI 10.7717/peerj.3873

CASTRO, C.B.; SEGAL, B.; NEGRÃO, F.C.; CALDERON, E.N. Four-year monthly sediment deposition on turbid southwestern Atlantic coral reefs, with a comparison of benthic assemblages. **Journal of Oceanography**, v. 60, n.1, p. 49–63. 2012.

COSTA, D.L.; GOMES, P.B.; SANTOS, A.M.; VALENÇA, N.S.; VIEIRA, N.A.; PÉREZ, C.D. Morphological plasticity in the reef zoanthid *Palythoa caribaeorum* as an adaptive strategy. **Annales Zoologic Fennici**, v. 48, p. 349 - 358. 2011.

CRUZ, I.C.S.; KIKUCHI, R.K.P.; LONGO, L.L.; CREED, J.C. Evidence of a phase shift to *Epizoanthus gabrieli* Carlgreen, 1951 (Order Zoanthidea) and loss of coral cover on reefs in the Southwest Atlantic. **Marine Ecology**, v.36, n.3, p. 318–25. 2014.

CRUZ, I.C.S.; LOIOLA, M.; ALBUQUERQUE, T.; REIS, R.; NUNES, J.A.C.C.; REIMER, J.D.; MIZUYAMA, M.; KIKUCHI, R.K.P.; CREED, J.C. Effect of Phase Shift from Corals to Zoantharia on Reef Fish Assemblages. **Plos One**, v.10, n.1, p. 1–16. 2015.

CRUZ, I.C.S.; MEIRA, V.H.; KIKUCHI, R.K.P.; CREED, J.C. The role of competition in the phase shift to dominance of the zoanthid *Palythoa* cf. *variabilis* on coral reefs. **Marine Environmental Research**, p. 115. 2016. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2016.01.008>

CRUZ, I.C.S.; WATERS, L.G.; KIKUCHI, R.K.P.; LEÃO, Z.M.A.N.; TURRA, A. Marginal coral reefs show high susceptibility to phase shift. **Marine Pollution Bulletin**, v.135, p. 551–561. 2018. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.07.043>

DANKO, A.; SCHAIBLE, R.; DANKO, M.J. Salinity Effects on Survival and Reproduction of Hydrozoan *Eleutheria dichotoma*. **Estuaries and Coasts**, v. 43, p. 360–374. 2020. <https://doi.org/10.1007/s12237-019-00675-2>

DI CAMILO, C.G.; BOSATO, S.; CERRANO, C. Reproductive ecology of *Epizoanthus arenaceus* (Delle Chiaje, 1823) (Cnidaria: Anthozoa) from the North Adriatic Sea. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 461, p. 144–153. 2014. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.07.023>

DOWNS, A.C.; KRAMARSKY-WINTER, E.; WOODLEY, C.M.; DOWNS, A.; WINTERS, G.; LOYA, Y.; OSTRANDER, G.K. Cellular pathology and histopathology of hypo-salinity exposure on the coral *Stylophora pistillata*. **Science of the Total Environment**, v. 407, p. 4838–4851. 2009. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2009.05.015>

DURANTE, L.M.; CRUZ, I.C.S.; LOTUFO, T.M.C. The effect of climate change on the distribution of a tropical zoanthid (*Palythoa caribaeorum*) and its ecological implications. **PeerJ**, v. 6, p. 1-27. 2018.

FADLALLAH, Y.H.; KARLSON, R.H.; SEBENS, K.P. A Comparative study of sexual reproduction three species of Panamanian zoanthids (Coelenterata: Anthozoa). **Bulletin of Marine Science**, v. 35, n. 1, p. 80–89. 1984.

GLYNN, P.W.; GASSMAN, N.J.; EAKIN, C.M.; CORTES, J.; SMITH, D.B.; GUZMAN, H.M. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Islands (Ecuador). **Marine Biology**, v. 109, p. 355-368. 1991.

HADDON, A.C.; SHACKLETON, A.M. A revision of the British Actiniae. **Royal Dublin Society**, 701. 1891.

HARRISON, P.L. Sexual reproduction of Scleractinian Corals. In “Coral Reefs: An Ecosystem in Transition” Ed by Z Dubinsky, N Stambler, **Springer**, Dordrecht, pp 59–85. 2011.

HUANG, Y.C.; JEAN-E'TIENNE, R.L.; MORLIGHEM, V.; ZHOU, H.; LIMA, É.P.; GOMES, P.B.; CAIL, J.; LOU, I.; PÉREZ, C.D.; LEE, S.M.; RÁDIS-BAPTISTA, G. The Transcriptome of the Zoanthid *Protopalythoa variabilis* (Cnidaria, Anthozoa) Predicts a Basal Repertoire of Toxin-like and Venom-Auxiliary Polypeptides. **Genome Biology Evolution**, v. 8, n. 9,3 p. 3045–3064. 2016. doi:10.1093/gbe/evw204

KARLSON, R.H. Reproductive patterns in *Zoanthus* spp. from Discovery Bay, Jamaica. In: **Proceeding of Fourth International Coral Reef Symposium**, Manila. p. 699-704, 1981.

KARLSON, R.H. Fission and the dynamics of genets and ramets in clonal cnidarian populations. **Hydrobiologia**, v. 216/217, p. 235-240, 1991.

KAWAMURA, I.; JAMODIONG, E.A.; REIMER, J.D. Sexual Reproduction in *Zoanthus kuroshio* and *Isaurus tuberculatus* (Cnidaria: Anthozoa: Zoanthidae) in Southern Japan. **Zoological Science**, v. 39, n. 5, p. 1-13. 2022.

KRAMARSKY-WINTER, E. Morphological, Physiological and Cytological Aspects of Reproduction in Scleractinian Corals. **Diseases of Coral**. 1ª Edition. Ed: Cheryl M. Woodley, Craig A. Downs, Andrew W. Bruckner, James W. Porter and Sylvia B. Galloway. pp. 108-124. 2016.

LEAL, M.C.; ROCHA, R.J.M.; ANAYA-ROJAS, J.M.; CRUZ, I.C.S.; FERRIER-PAGÈS. Trophic and stoichiometric consequences of nitrification for the intertidal tropical zoanthid *Zoanthus sociatus*. **Marine Pollution Bulletin**, v. 119, n. 1, p. 169–175, 2017.

LLODRA, E.R. Fecundity and life - history strategies in marine invertebrates. **Advances in Marine Biology**, v. 43, p. 88 – 154. 2002.

LOW, M.E.Y.; SINNIGER, F.; REIMER, J.D. The order zoantharia rafinesque, 1815 (Cnidaria, Anthozoa: Hexacorallia): Supraspecific classification and nomenclature. **ZooKeys**, v. 641, p. 1–80. 2016.

MEDEIROS, C.; MACEDO, S.J.; FEITOSA, F.A.N.; KOENING, M.L. Hydrography and phytoplankton biomass and abundance of North-East Brazilian waters. **Archive of Fishery and Marine Research**, v.47, p. 133–51. 1999.

MENDES, J.M.; WOODLEY, J.D. Timing of reproduction in *Montastraea annularis*:

relationship to environmental variables. **Marine Ecology Progress Series**, v. 227, p. 241-251. 2002.

MORLIGHEM, J.R.L.; HUANG, C.; LIAO, Q.; GOMES, P.B.; PÉREZ, C.D.; PRIETO-DA-SILVA, Á.R.B.; LEE, S.M.; RÁDIS-BAPTISTA, G. The Holo-Transcriptome of the Zoantharian *Protopalythoa variabilis* (Cnidaria: Anthozoa): A Plentiful Source of Enzymes for Potential Application in Green Chemistry, Industrial and Pharmaceutical Biotechnology. **Marine Drugs**, v. 16, n. 207, p. 1-20. 2018. doi:10.3390/md16060207

NASIR, S.S.; KHAN, H.; AFSAR, N. Zoanthids (Cnidaria: Verril, 1865) Dwelling four rocky habitats along the Pakistan Coast. **Initial Journal Biological Biotechnological**, v. 15, n.4, p. 765–772. 2018.

ONG, C.W.; REIMER, J.D.; TODD, P.A. Morphologically plastic responses to shading in the zoanthids *Zoanthus sansibaricus* and *Palythoa tuberculosa*. **Marine Biology**, v.160, p. 1053–1064. 2013. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2158-4>

POLAK, O.; LOYA, Y.; BRICKNER, I.; KRAMARSKI-WINTER, E.; BENAYAHU, Y. The widely-distributed Indo-Pacific zoanthid *Palythoa tuberculosa*: a sexually conservative strategist. **Bulletin of Marine Science**, v. 87, n.3, p. 605–621. 2011.

PREVIATI, M.; PALMA, M.; BAVESTRELLO, G.; FALUGI, C.; CERRANO, C. Reproductive biology of *Parazoanthus axinellae* (Schmidt, 1862) and *Savalia savaglia* (Bertoloni, 1819) (Cnidaria, Zoantharia) from the NW Mediterranean coast. **Marine Ecology**, p.1–11. 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2010.00390.x>

PREVIATI, M.; SCINTO, A.; STAGNARO, L.; CERRANO, C. Reproductive strategies of *Parazoanthus axinellae* (Schmidt, 1862) in the Ligurian Sea. **Biology Marine Mediterraneo**, v. 16, n. 1, p. 294–295. 2009.

RABELO, E.F.; SOARES, M. de O.; BEZERRA, L.E.A.; MATTHEWS-CASCON, H. Distribution pattern of zoanthids (Cnidaria: Zoantharia) on a tropical reef. **Marine Biology Research**, v. 11, n. 6, p. 584–592. 2015. <https://doi.org/10.1080/17451000.2014.962542>

REIMER, J.D.; FOORD, C.; IREI, Y. Species Diversity of Shallow Water Zoanthids (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia) in Florida. **Journal of Marine Biology**, v. 1, p. 1–14. 2012. <https://doi.org/10.1155/2012/856079>

ROSSI, S.; GRAVILI, C.; MILISENDA, G.; BOSCH-BELMAR, M.; DE VITO, D.; PIRAINO, S. Effects of global warming on reproduction and potential dispersal of Mediterranean cnidarians. **The European Zoological Journal**, v. 86, n. 1, p. 255-271. 2019. <https://doi.org/10.1080/24750263.2019.1631893>

RYLAND, J.S. Reproduction in Zoanthidea (Anthozoa: Hexacorallia). **Invertebrate Reproduction & Development**, v. 31, n. 1–3, p. 177–188. 1997.

RYLAND, J.S. Reproduction in British zoanthids, and an unusual process in *Parazoanthus anguicomus*. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 80, p. 943–944. 2000.

RYLAND, J.S. Size-defined morphotypes in *Zoanthus* (Hexacorallia: Zoantharia) populations on shores in KwaZulu-Natal, South Africa. **Zootaxa**, v. 3986, n. 2, p. 332–356. 2015.

RYLAND, J.S.; BABCOCK, R.C. Annual cycle of gametogenesis and spawning in a tropical zoanthid, *Protopalythoa* sp. **Hydrobiologia**, v. 216/217, p. 117–123. 1991.

SANTOS, M.E.A.; KITAHARA, M.V.; LINDNER, A.; REIMER, J.D. Overview of the order Zoantharia (Cnidaria: Anthozoa) in Brazil. **Marine Biodiversity**, v. 46, p. 547–559. 2016.

SHIROMA, E.; REIMER, J.D. Investigations into the Reproductive Patterns, Ecology, and Morphology in the genus *Palythoa* (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia) in Okinawa, Japan. **Zoological Studies**, v. 49, n.2, p.182–194. 2010.

SILVA, J. F.; GOMES, P. B.; SANTANA, E. C.; SILVA, J. M.; LIMA, É. P.; SANTOS, A. M., PÉREZ, C. D. Growth of the tropical zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Cnidaria: Anthozoa) on reefs in northeastern Brazil. **Annals of the Brazilian Academy of Sciences**, v. 87, n. 2, p. 985-996, 2015.

SINGH, A.; THAKUR, N.L.; SHEIKH, F. Differential tolerance capacity of intertidal organisms (sponge and zoanthid) to the environmental stresses: Preliminary findings from a rockpool transplantation experiment. **Journal of Earth System Science**, v. 131, n.1 p. 1-12. 2022. <https://doi.org/10.1007/s12040-021-01739-3>

RIPPINGALE, R.J.; KELLY, S.J. Reproduction and survival of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria: Rhizostomeae) in a seasonally fluctuating salinity regime in Western Australia. **Marine and Freshwater Research**, v. 46, p. 1145–1151. 1995. <https://doi.org/10.1071/mf9951145>

SOARES, M.O.; SOUZA, L.P. Effects of salinity on *Zoanthus sociatus* (Cnidaria: Anthozoa): Is low salinity a limiting factor? **Revista Biociências, Unitaú**, v. 17, n. 1, p. 33-39. 2011.

SOARES, M.O.; SOUZA, L.P. Osmoregulation in tropical zoanthid *Protopalythoa variabilis* (Cnidaria: Anthozoa). **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 35, n. 1, p.

123-127, Jan.-Mar., 2013.

SOLOKOVA, I.M.; FREDERICH, M.; BAGWE, R.; LANNIG, G.; SUKHOTIN, A.A. Energy homeostasis as an integrative tool for assessing limits of environmental stress tolerance in aquatic invertebrates. **Marine Environmental Research**, v. 79, p. 1–15. 2012. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2012.04.003>.

SUCHANEK, T.H.; GREEN, D.J. Interspecific competition between *Palythoa caribaeorum* and other sessile invertebrates on St. Croix Reef, U.S. Virgin Island. **Proceeding of the Fourth International Coral Reef Symposium**, Manila, v.2, p. 679 - 684. 1981.

STEEN, R.G.; MUSCATINE, L. Daily budgets of photosynthetically fixed carbon in symbiotic zoanthids. **Biology Bulletin**, v.167, p. 477–487. 1984.

SWAIN, T.D.; SWAIN, L.M. Molecular parataxonomy as taxon description: Examples from recently named Zoanthidea (Cnidaria: Anthozoa) with revision based on serial histology of microanatomy. **Zootaxa**, v. 3796, n. 1, p. 81–107. 2014. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3796.1.4>

TOOD, P.A. Morphological plasticity in scleractinian corals. **Biological Reviews**, v. 83, p. 315–337. 2008. <https://doi:10.1111/j.1469-185X.2008.00045.x>

YANG, S.; BOURGEOIS, C.; ASHWORTH, C.D.; REIMER, J.D. *Palythoa* zoanthid ‘barrens’ in Okinawa: examination of possible environmental causes. **Zoological Studies**, v. 52 n. 39, p. 1-11. 2013. <https://doi:10.1186/1810-522X-52-39>

WALLER, R.G.; TYLER, P.A.; GAGE, J.D. Sexual reproduction in three hermaphroditic deep-sea *Caryophyllia* species (Anthozoa: Scleractinia) from the NE Atlantic Ocean. **Coral Reefs**, v. 24, p. 594–602. 2005. <https://doi:10.1007/s00338-005-0031-3>

Capítulo 3

7. ARTIGO 3 **Biologia reprodutiva do zoantídeo *Zoanthus sociatus* (Cnidaria: Anthozoa) no Nordeste do Brasil**

Érica P. Lima, Milena C. F. Pereira, Paula B. Gomes

Introdução

Os zoantídeos são cnidários coloniais (Anthozoa: Hexacorallia) comuns em águas rasas e zonas entre marés em oceanos tropicais e ao longo da costa brasileira onde são predominantes, formando extensos tapetes em determinados locais (AUED *et al.*, 2018; ROHLFS de MACEDO; BELÉM, 1994). A dominância e crescimento rápido desses animais demonstra que são ávidos competidores por espaço e, portanto, possuem significativa importância para dinâmica do ambiente, sendo fundamentais para a compreensão da ecologia de seus habitats (SILVA *et al.*, 2015). Em algumas áreas o crescimento acelerado dos zoantídeos levou a um processo de mudança de fases, onde a cobertura coralínea foi substituída por colônias do zoantídeo *Palythoa variabilis* (CRUZ *et al.*, 2014; 2015).

Assim como em outros organismos modulares, os zoantídeos apresentam reprodução assexuada e sexuada, estando a reprodução assexuada responsável pela conquista e dominância de espaço (ACOSTA *et al.*, 2005; ACOSTA; GONZALÉZ, 2007). Esse predomínio de zoantídeos nos recifes brasileiros acontece com três espécies principais *Palythoa caribaeorum* Duchassaing & Michelotti, 1860, *Palythoa variabilis* (Duerden, 1898) e *Zoanthus sociatus* (Ellis, 1768). Esta última é a mais abundante em recifes do Nordeste (SILVA *et al.*, 2015; STEINER *et al.*, 2015). Além disso, *Z. sociatus* se caracteriza por alta tolerância à dessecação de até 9 horas (SEBENS, 1982) e por se comportar como voraz competidor, inclusive com outras espécies de zoantídeos (BASTIDAS; BONE, 1996; RABELO *et al.*, 2015). Apesar de sua relevância na dinâmica ambiental *Z. sociatus* ainda é pouco estudado. Apesar de ser uma das espécies mais ocorrentes na costa brasileira, não existem trabalhos realizados no Brasil envolvendo a reprodução sexuada ou assexuada de *Z. sociatus*. As espécies de *Zoanthus* protagonizam dúvidas e confusões taxonômicas em consequência de descrições inadequadas e plasticidade morfológica. Adicionalmente, a falta de dados reprodutivos impede a compreensão da dispersão e recrutamento das suas larvas (RYLAND, 2015). A correta apresentação de dados reprodutivos pode ajudar no processo de delimitação de espécies de invertebrados marinhos, como ocorreu no Japão, onde *Palythoa yoron* foi

descrita com auxílio de dados reprodutivos que indicavam o isolamento pré-zigótico com outras espécies simpátricas (MIZUYAMA; MASUCCI; REIMER, 2018).

A reprodução sexuada dos zoantídeos em geral assegura a variação genética e a conectividade entre as diversas populações (KAWAMURA; JAMODIONG; REIMER, 2022; RYLAND, 2015). De forma básica, estes invertebrados possuem morfologia simples em forma de cilindro, em seu interior são encontrados mesentérios que abrigam as células reprodutivas, os gametas, onde se desenvolvem até o ponto de serem expelidos via actinofaringe (ONO; REIMER; TSUKAHARA, 2005). O sexo é designado à colônia, de acordo com a classificação dos pólipos em gonocóricos ou hermafroditas (RYLAND, 1997). Apenas dois trabalhos no mundo abordaram aspectos reprodutivos de *Z. sociatus*, ambos feitos no Caribe (FADLALLAH; KARLSON; SEBENS, 1984; KARLSON, 1981) e ainda que tenham auxiliado na expansão de informações, o sucesso e período reprodutivo bem como sua ecologia podem sofrer influências ambientais bióticas e abióticas como disponibilidade de nutrientes, variação na temperatura, (CORREIA; SOVIERZOSKI, 2005) e salinidade (BARRADAS *et al.* 2010; RABELO *et al.*, 2007; SOARES; SOUSA, 2011).

Vários trabalhos demonstram a interferência de fatores abióticos no processo reprodutivo de espécies de cnidários em geral. Gorgônias tiveram suas taxas de fecundidade dependentes da profundidade (WEST *et al.* 1993). A temperatura aparece como um fator de gatilho para liberação de gametas em zoantídeos no mar Mediterrâneo (POLAK *et al.*, 2011; PREVIATI *et al.*, 2010). A salinidade de alguns ambientes interage diretamente com organismos bentônicos levando a mudanças no período de gametogênese e desova (DANKO; SCHAIBLE; DANKO, 2020; PEARSE *et al.*, 1991). E o aumento da sedimentação age no processo de colonização e reprodução assexuada de anêmonas-do-mar (DURÁN-FUERTES; GRACIA; GONZÁLEZ-MUÑOZ, 2022). Esses exemplos mostram que influências ambientais levam a uma variação na compensação fisiológica desses organismos, devido a uma variação na disponibilidade de nutrientes e consequente alocação de energia para outras funções, como crescimento, competição, controle do estresse causado por impactos do ambiente, diminuindo o aporte energético utilizado para reprodução sexuada e assexuada em geral (AIRI *et al.*, 2014). Dessa maneira, a investigação sobre a reprodução da mesma espécie em locais diferentes possibilita entender, como a fisiologia do organismo responde aos variados habitats e se mantém o seu padrão reprodutivo.

Frente à relevância de *Z. sociatus* para a dinâmica ambiental na costa brasileira, a realização de um trabalho que caracteriza a biologia reprodutiva desse organismo, pode auxiliar na compreensão de sua ecologia, fazendo entender como ocorre a dinâmica e predominância desse organismo no habitat. O presente estudo poderá ainda contribuir em diversas áreas da biologia marinha à medida que proporcionará um melhor entendimento dos fatores que atuam no ciclo reprodutivo de *Z. sociatus*, uma vez que procura determinar características, possíveis semelhanças e diferenças reprodutivas dentro de uma mesma espécie submetida a diferentes ambientes.

Materiais e métodos

Coleta de amostras

As amostras de *Zoanthus sociatus* foram coletadas em recifes costeiros na praia do Paiva (08° 17 '15"S – 35° 02' 00"O) litoral sul de Pernambuco, Nordeste do Brasil. As coletas foram realizadas mensalmente no período de janeiro de 2017 a junho de 2018, sempre em maré baixa, na região intertidal. A região é caracterizada por um clima tropical úmido com temperatura média anual de 25°C e pouca variação (inferior a 5°C) e precipitação média de 2200 mm. Há grande variação na distribuição de chuvas com 70% da precipitação ocorrendo entre março e agosto, caracterizando o período chuvoso (MEDEIROS *et al.*, 1999). Durante o estudo, a temperatura e a salinidade da água foram medidos mensalmente (usando termômetro de leitura instantânea e refratômetro, respectivamente). A temperatura variou entre 25°C e 33°C e a salinidade ficou entre 33 e 41. Esses intervalos estão dentro da variação histórica da região (MEDEIROS *et al.*, 1999).

Análise das amostras

Em laboratório os pólipos de cada amostra foram individualizados e foram medidos altura e diâmetro de cada indivíduo, em seguida foi realizada a análise da fertilidade através de cortes longitudinais dos pólipos para retirada de fragmentos dos mesentérios que foram colocados sob lâminas para esfregaço, a fim de observar a presença ou ausência de gametas, caracterização do pólipo como fértil ou estéril, e sempre que possível foi identificado a condição sexual de macho, fêmea ou hermafrodita. Após a análise de fertilidade, os pólipos foram preparados para o processo histológico.

O material foi acondicionado em cassetes identificados e colocados no *Histotécnico MOD 808* para realização dos banhos de álcool (70%, 80%, 90% e 100%), xilol e parafina, em seguida os pólipos foram emblocados e cortados em secções de 7 μm . Essas secções foram coradas com Hematoxilina e Eosina, pigmentos padrões para estudos reprodutivos. Com a preparação das lâminas permanentes foi possível confirmar a condição sexual dos pólipos. Em seguida os oócitos foram contabilizados para se obter o dado de fecundidade e medidos para criação do histograma de frequência e tamanhos. Um total de até 100 oócitos por pólipo foram medidos e agrupados em intervalos de 100 micrômetros: 0 a 100 μm – 101 a 200 μm – 201 a 300 μm – acima de 301 μm . A medição dos oócitos foi realizada através do programa *ImageJ*.

A fertilidade das colônias foi calculada como a porcentagem de pólipos férteis, contendo gametas. Os valores de razão sexual foram analisados usando Teste Binomial e a fecundidade foi calculada como o número médio de oócitos por pólipo, através da média total de oócitos de três mesentérios, em seguida, esse valor foi multiplicado pelo total de mesentérios completos da espécie *Z. sociatus* (25 mesentérios), aqueles que possuem gametas. O valor obtido corresponde à taxa de fecundidade encontrada nos meses de fertilidade. Todos os testes foram feitos utilizando o programa *BioEst 5.0*, com um nível de significância de $\alpha = 0,05$.

Resultados

Morfometria e fertilidade

O menor pólipo encontrado de *Zoanthus sociatus* teve altura de 2,04 mm e diâmetro de 3,33 mm, o maior pólipo obteve altura de 16,42 mm e diâmetro de 3,67 mm, sendo esse também o maior pólipo fértil encontrado. O menor pólipo fértil apresentou altura de 2,18 mm e 2,29 mm de diâmetro. Isso demonstra, portanto, que é possível encontrar pólipos férteis em todos os intervalos de tamanho da espécie. O intervalo de altura entre 5,1 e 8 mm conteve o maior número de pólipos, porém o intervalo que conteve maior percentual de pólipos férteis foi entre 14,1 e 17 mm (Fig. 1A, B).

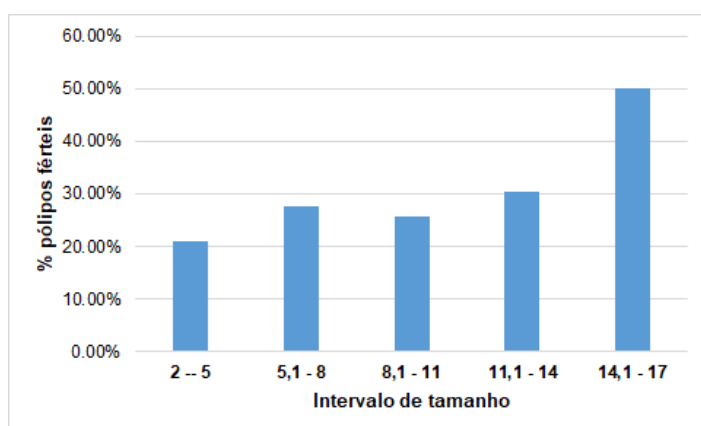
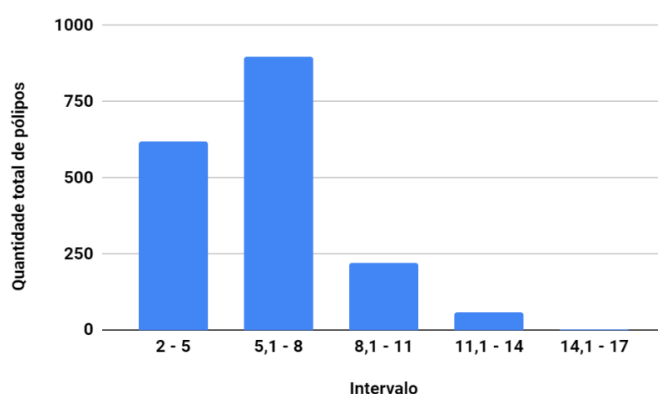
A**B**

Figura 1. Número total de pólipos (A) e percentual de fertilidade (B) por intervalo de tamanho (mm) nas colônias de *Zoanthus sociatus* em Pernambuco.

O período de fertilidade de *Z. sociatus* acontece de setembro a maio, com picos entre dezembro e fevereiro, ocorrendo esterilidade quase total entre os meses de junho a agosto (Fig. 2). O período de baixa fertilidade coincide com o aumento da precipitação na região do Paiva, observado através da média dos últimos 30 anos (Fig. 3). A temperatura, por outro lado, foi mais estável, não mostrando o mesmo padrão.

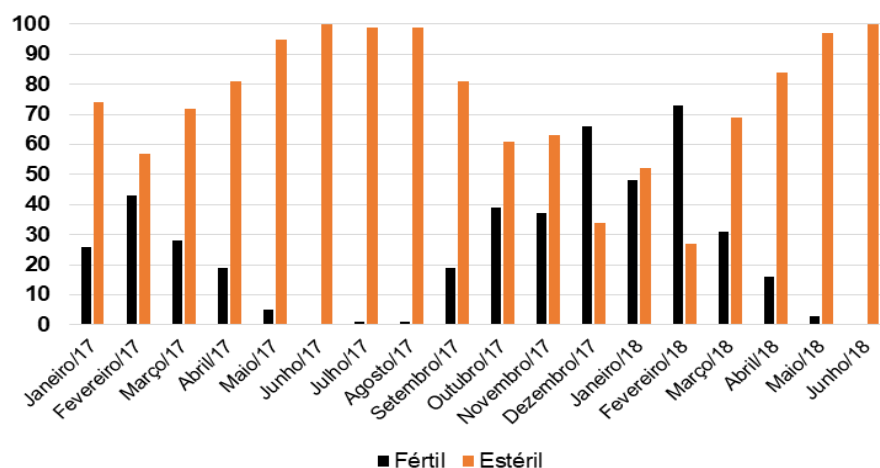


Figura 2. Taxa de fertilidade da espécie *Zoanthus sociatus* entre janeiro de 2017 e junho de 2018 em Pernambuco.

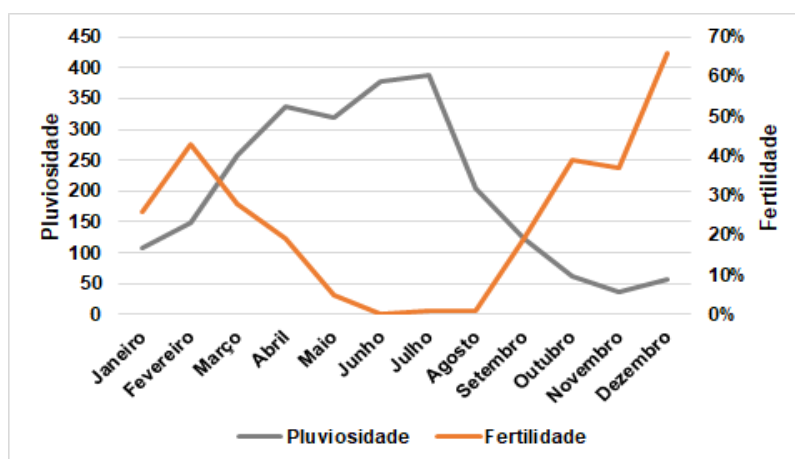


Figura 3. Comparação entre a taxa de fertilidade de *Zoanthus sociatus* e a taxa de precipitação da região do Paiva, PE.

Gametogênese e razão sexual

Os gametas começam a ser formados na ectoderme da base do pólip, como uma massa homogênea sem diferenças de áreas (Fig. 4), esses gametas migram para a endoderme dos mesentérios completos já na região mediana do pólip. Em seguida, o desenvolvimento continua até chegar na maturação completa, nesse período os gametas já ocupam a região próximo a actinofaringe. O gameta se desloca em direção a cavidade oral por onde é expelido no momento propício da desova. Ao final da gametogênese toda a cavidade gastrovascular do pólip está repleta de gametas, embutidos nos filamentos mesentéricos (Fig. 5A).

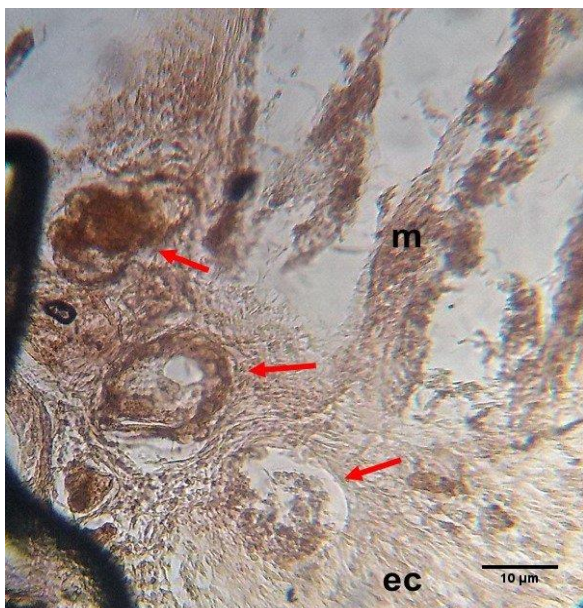


Figura 4. Formação inicial de gametas na ectoderme basal do pólipo de *Zoanthus sociatus*. As setas vermelhas indicam a massa homogênea do gameta. ec = ectoderma; m = mesentérios.

Os oócitos são células basófilas que possuem afinidade pelo corante eosina apresentando uma coloração rosa claro em seu citoplasma, com núcleo e membrana plasmática em tom mais escuro de rosa. O núcleo está sempre localizado na periferia do citoplasma (Fig. 5B). Os cistos espermáticos são acidófilos e têm preferência pela hematoxilina, possuem uma pigmentação roxa, em especial na periferia do cisto, em direção ao centro vai se tornando mais clara com um lúmen central formando canais característicos dos espermatócitos, fazendo com que o cisto tenha um aspecto granular (Fig. 5C).

Circundando o oócito encontramos um aglomerado de células, formando uma camada ligando o gameta às células do mesentério, esse aglomerado se assemelha ao trofonema, camada de célula capaz de nutrir o gameta, já observado em outras espécies de zoantídeos.

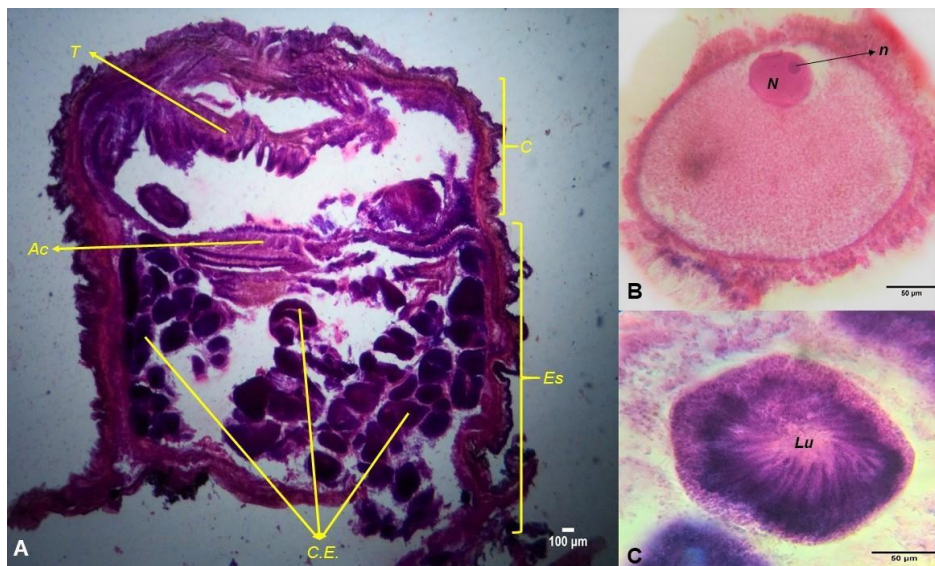


Figura 5. (A) Imagem mostrando a distribuição dos gametas dentro do pólipo de *Zoanthus sociatus*. (B) Oócito revelando o núcleo em sua periferia. (C) Cisto espermático destacando a aparência granular e os canais, no centro da região do lúmen. T= tentáculos; C= capitulum; Es= escápulo; Ac= actinofaringe; C.E.= cistos espermáticos; N= núcleo; n= nucléolo; Lu= Lúmen.

A gametogênese ocorreu em 15 dos 18 meses de acompanhamento com um decréscimo na fertilidade entre junho e agosto de 2017. A frequência dos tamanhos de oócitos de *Z. sociatus*, aponta para o padrão de gametogênese contínua devido à presença de oócitos em diferentes estágios de desenvolvimento ao longo dos meses de estudo. Os tamanhos de oócitos variaram entre 54.7 µm e 384.4 µm. Os padrões reprodutivos elucidados pelas taxas de fertilidade e frequência dos tamanhos dos oócitos em *Z. sociatus* indicam que a desova ocorreu de forma contínua, porém com pico entre os meses de abril e junho de 2018, durante os quais se observou maior quantidade de oócitos em estágios finais de desenvolvimento (Fig. 6), seguidos de meses com aumento de pólipos estéreis.

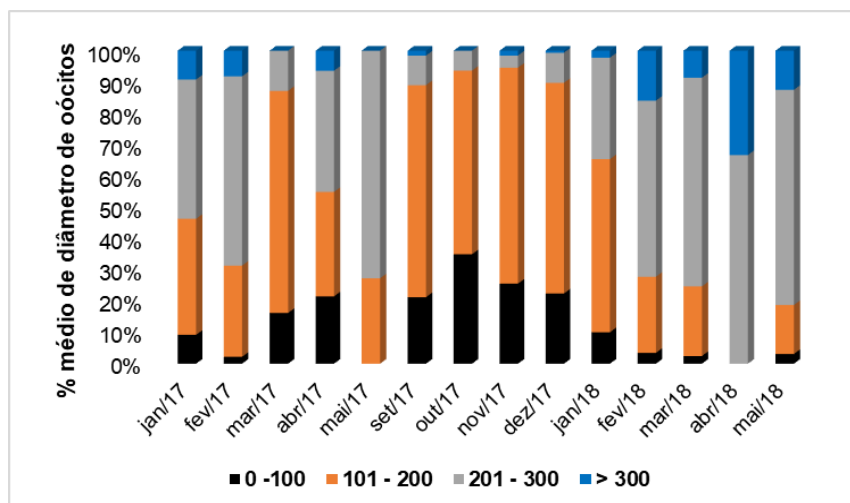


Figura 6. Histograma de frequência do tamanho de oócitos de *Zoanthus sociatus* ao longo da gametogênese.

Zoanthus sociatus apresenta pólipos gonocóricos de ambos os sexos na mesma colônia, porém a quantidade de pólipos fêmeas é significativamente maior que pólipos machos ($p = 0,0001$; $F > M = 1.76$). Não foram detectados pólipos hermafroditas, baseado nisto podemos definir que o status das colônias é hermafrodita simultâneo para *Z. sociatus*, porém os pólipos são sempre gonocóricos (Fig. 7A).

As colônias femininas foram encontradas em maior quantidade, todavia não foi constatada diferença significativa ($p = 0,789$) em relação a quantidade de colônias masculinas ou hermafroditas. As colônias masculinas só foram visualizadas nos meses coexistindo com colônias femininas (novembro a março), não houve mês com produção apenas de colônias masculinas. Foram encontradas colônias hermafroditas nos meses de novembro a abril (Fig. 7B).

As taxas de fecundidade dentro das colônias de *Z. sociatus*, revelaram valores de 865 ± 57 oócitos por pólio durante o período em que se desenvolveu esse estudo.

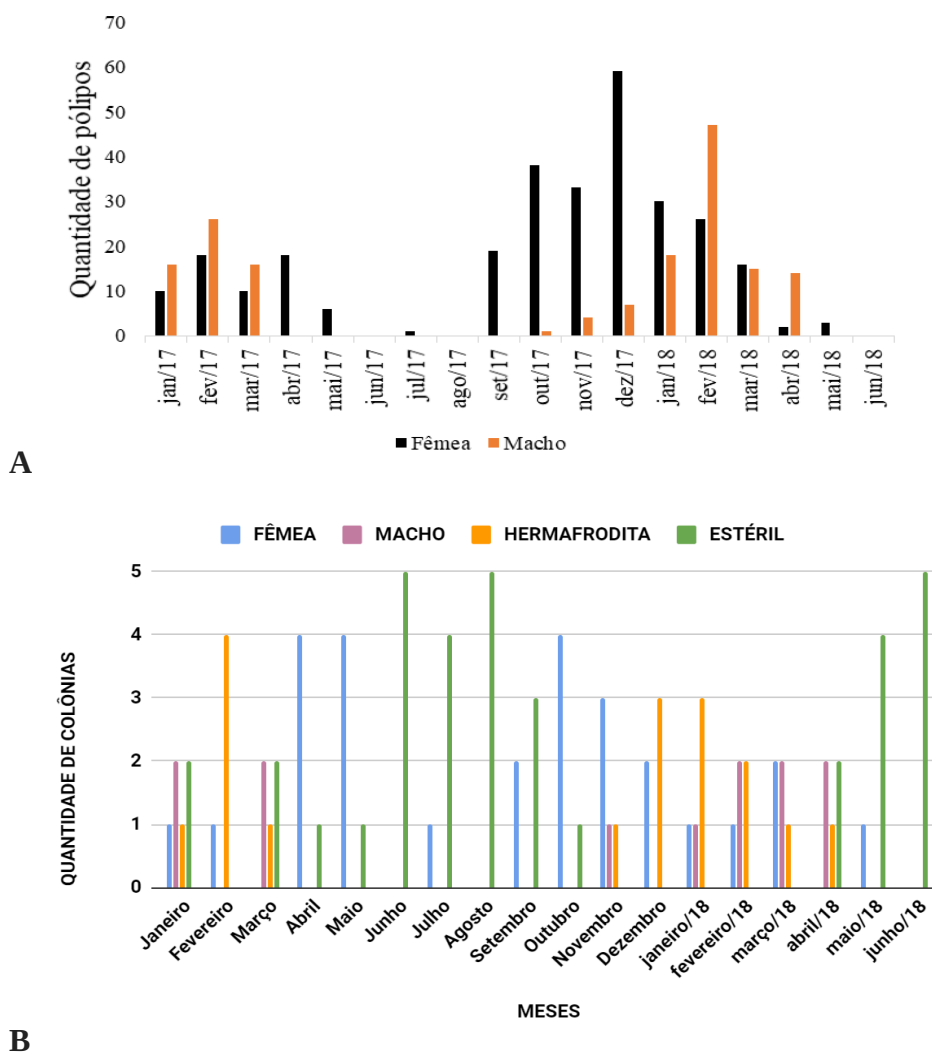


Figura 7. Razão sexual dos pólipos (A) e distribuição sexual das colônias (B) de *Zoanthus sociatus* em Pernambuco.

Discussão

Zoanthus sociatus teve produção contínua de gametas em pólipos gonocóricos, mas com colônias hermafroditas e pico de liberação de gametas no verão (período seco de baixa pluviosidade). Na espécie houve produção de gametas em todos os tamanhos de pólipos encontrados. Os pólipos encontrados nas colônias de Pernambuco foram menores que os encontrados por Karlson (1981) na Jamaica, porém, na pesquisa em questão não foram relacionados tamanho e fertilidade. Apesar disso, a fertilidade na população de Pernambuco foi equivalente ao encontrado no Caribe (KARLSON, 1981). Para organismos que vivem em regiões intertidais a temperatura influencia diretamente o tamanho corporal, por fazer com que o metabolismo desses organismos aumente com a temperatura e a exposição aos raios solares, gastando mais energia (LLODRA, 2002).

Dessa maneira, animais bentônicos que vivem em regiões tropicais têm uma tendência a apresentar menor tamanho corporal (SEBENS, 2002). Karlson (1988) afirma que os pólipos maiores gastam mais energia para crescer e se manter alocando menos energia para reprodução sexual. O que faz sentido já que a taxa metabólica desses pólipos seria maior e necessitaria de mais energia, em contrapartida os pólipos menores apesar de possuírem maior taxa de fertilidade apresentam menor fecundidade por possuírem corpos menores. Como nos estudos com *Z. sociatus* na Jamaica (KARLSON, 1981) e no Panamá (FADLALLAH; KARLSON; SEBENS, 1984) não foram feitas análise de fecundidade, não será possível realizar uma comparação desse aspecto, mas acreditamos que apesar de encontrarmos mais pólipos férteis, a taxa de fecundidade seja menor devido ao menor tamanho corporal dos organismos.

O período reprodutivo observado para *Z. sociatus* ocorre de setembro a maio com pico entre dezembro e fevereiro, ocorrendo decréscimo da fertilidade a partir do mês de maio até agosto. Esses dados não corroboram com Karlson (1981) e Fadlallah *et al.* (1984), que detectaram o pico de fertilidade nos meses em que houve um decréscimo nas colônias de Pernambuco. Contudo, é importante destacar que os estudos anteriores foram realizados na região do Caribe, na Jamaica e Panamá, ou seja, no hemisfério Norte onde as estações se encontram de forma antagônicas. Enquanto no hemisfério Sul nos encontramos no inverno, e para região do Paiva isso significa período chuvoso, no Norte será verão com temperatura elevadas. Então apesar de ocorrer em meses diferentes, a gametogênese, e consequentemente a fertilidade, seguem o padrão de maior pico no verão, em períodos de temperatura mais elevada. Esse resultado corrobora com o que propôs Cook (1976), que relacionou a maturação sexual e o pico reprodutivo aos meses de verão, o que indica que a temperatura funciona como gatilho para o início do desenvolvimento sexual. Outro parâmetro importante que deve ser observado é a taxa de pluviosidade da região do Paiva, o aumento das chuvas pode interferir diretamente no desenvolvimento dos gametas de espécies de *Zoanthus* (COOK, 1976). O aumento das chuvas diminui a salinidade na água do mar na zona intertidal e estudos demonstram que a salinidade pode interferir na sobrevivência e desenvolvimento de espécies de zoantídeos fazendo com que essas espécies gastem mais energia para manter seu metabolismo (SOARES; SOUSA, 2011; 2013; WEE; KOBAYASHI; REIMER, 2021), seu crescimento e vencer o estresse causado pela variação na salinidade (SEBENS, 1982). Dessa forma, diminuem assim o aporte energético para outras atividades como produção de gametas. Nossos resultados mostram claramente que o período de aumento das chuvas

(março a agosto) é o período de declínio na produção de gametas (maio a agosto), isso pode indicar uma relação entre o período chuvoso e a produção de gametas de *Z. sociatus*. Em pesquisa paralela observamos o mesmo padrão de produção de gametas para outra espécie de zoantídeo, que também apresentou período diferente a estudos anteriores, mas que segue o mesmo padrão encontrado para *Z. sociatus*, reforçando a ideia de que o período chuvoso pode ser o principal responsável pelo regime de gametogênese dos zoantídeos nessa região do nordeste brasileiro.

Em relação à sexualidade, foram encontrados apenas pólipos gonocóricos de ambos os sexos, muitas vezes dentro de uma mesma colônia, o que caracteriza um estado sexual de hermafroditismo simultâneo, já que o sexo da espécie é dado de acordo com o sexo da colônia (RYLAND, 1997). Tanto a sexualidade quanto as características morfológicas das células reprodutivas estão de acordo com as observadas em outras espécies da família Zoanthidae a qual pertence *Z. sociatus* (KAWAMURA; JAMODIONG; REIMER, 2022). Foram encontradas colônias femininas em todos os meses que havia colônias férteis, o que pode ser explicado pelo fato de que a produção de gametas femininos requer mais tempo e energia para o desenvolvimento completo (DI CAMILLO; BOSATO; CERRANO, 2014). Os gametas femininos de *Z. sociatus* começam a ser produzidos cerca de três meses antes das primeiras colônias masculinas surgirem, isso acontece também com outras espécies de zoantídeos como *Palythoa tuberculosa* em Eilat, Israel (POLAK *et al.* 2011) e parece ser uma tendência para alguns zoantídeos Brachycnemina (BOSCOLO; SILVEIRA, 2005; MIZUYAMA; MASUCCI; REIMER, 2018). O fato de ter sido encontrado muitas colônias e pólipos contendo oócitos revela que *Z. sociatus* tem alocado grande quantidade de energia para reprodução desses gametas, pois sua produção requer um esforço energético maior que para a produção de espermatozoides (SOONG; LANG, 1992).

Dois fatores são importantes para definir o sexo das colônias de zoantídeos, a temperatura e o aporte energético, como visto que baixas temperaturas favorecem a produção de espermatozoides em *Epizoanthus arenaceus*, o que implicaria em maior quantidade de colônias masculinas, enquanto que temperaturas mais elevadas contribui para produção de oócitos (DI CAMILLO; BOSATO; CERRANO, 2014). A energia alocada pelas espécies para reprodução pode ser alterada por fatores ambientais diversos como temperatura, salinidade, disponibilidade alimentar e tudo isso interage com a gametogênese e desova (PREVIATI *et al.* 2010; SEBENS, 2002), especialmente em organismos de águas rasas (PEARSE *et al.* 1991), devido ao ambiente ser mais suscetível

a mudanças. O padrão encontrado em *Z. sociatus* segue o de outras espécies de zoantídeos Brachycnemina de águas rasas onde o número de colônias femininas supera a quantidade de colônias masculinas (BOSCOLO; SILVEIRA, 2005; RYLAND, 1997). Como a espécie predomina em locais tropicais de temperatura acima de 25°C onde o ambiente favorece um maior aporte energético, é esperado que colônias femininas sejam encontradas em maiores quantidades. A reprodução contínua e o elevado aporte energético alocado para as colônias podem contribuir para explicar o sucesso da espécie em recifes costeiros no Nordeste do Brasil. Além disso, o fato da região apresentar temperatura elevada durante todo o ano, favorece *Z. sociatus* que é um organismo mixotrófico, e tem em sua fonte autotrófica a maior obtenção de energia entre as espécies de zoantídeos comumente encontradas na costa brasileira (LEAL *et al.*, 2017; STEEN; MUSCATINE, 1984). Esse aporte autotrófico é consequência do elevado número de zooxantelas que essa espécie possui em seus tecidos, permitindo assim uma vantagem no ganho energético (ROSA *et al.*, 2018) e consequente sucesso reprodutivo.

Este trabalho traz informações importantes sobre a reprodução de uma das espécies mais dominantes dos recifes nordestinos. Compreender a biologia reprodutiva de uma espécie como *Z. sociatus*, está diretamente relacionado à compreensão do ecossistema e sua dinâmica como um todo, visto que, por ser um grupo ainda pouco estudado, as noções sobre seu papel no ambiente recifal não são claras. Desta maneira, os resultados mostrados aqui visam esclarecer informações básicas, porém relevantes sobre a reprodução dessa espécie, enriquecendo os dados reprodutivos para a ordem Zoantharia, servindo como referência para futuros trabalhos explorarem aspectos até então ainda desconhecidos desse grupo.

Referências

ACOSTA, A.; GONZÁLEZ, A.M. Fission in the Zoantharia *Palythoa caribaeorum* (Duchassaing and Michelotti, 1860) populations: A latitudinal comparison. **Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras**, v. 36, p. 151–66. 2007.

ACOSTA, A.; SAMMARCO, P.W.; DUARTE, L.F. New fission processes in the zoanthid *Palythoa caribaeorum*: description and quantitative aspects. **Bulletin of Marine Science**, v. 76, n. 1, p. 1-26, 2005.

AIRI, V.; GIZZI, F.; FALINI, G.; LEVY, O.; DUBINSKY, Z.; GOFFREDO, S. Reproductive efficiency of a mediterranean endemic zooxanthellate coral decreases with

increasing temperature along a wide latitudinal gradient. **PLoS ONE**, v.9, n. 3, p. 1–8, 2014.

AUED, A. W.; SMITH, F.; QUIMBAYO, J. P.; CÂNDIDO, D. V.; LONGO, G. O.; FERREIRA, C. E. L.; WITMAN, J. D.; FLOETER, S. R.; SEGAL, B. Large-scale patterns of benthic marine communities in the Brazilian province. **PLoS ONE**, v.13, n.6, p. 1–15. 2018.

BARRADAS, J. I.; AMARAL, F. D.; HERNANDEZ, M. I. D.; FLORES-MONTES, M. J.; STEINER, A. Q. Spatial distribution of benthic macroorganisms on reef flats at Porto de Galinhas Beach (northeastern Brazil), with special focus on corals and calcified hydroids. **Biotemas** (UFSC), Florianópolis, v. 23, p.1-11, 2010.

BASTIDAS, C; BONE, D. Competitive strategies between *Palythoa caribaeorum* and *Zoanthus sociatus* (Cnidaria: Anthozoa) at a reef flat environment in Venezuela. **Bulletin of Marine Science**, v. 59, n. 3, p. 543-555, 1996.

BOSCOLO, H.K.; SILVEIRA, F.L. Reproductive biology of *Palythoa caribaeorum* and *Protopalythoa variabilis* (Cnidaria, Anthozoa, Zoanthidea) from the southeastern coast of Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 65, n. 1, p. 29-41, 2005.

COOKE, W.J. Reproduction, growth, and some tolerances of *Zoanthus pacificus* and *Palythoa vestitus* in Kaneohe bay, Hawaii. **Coelenterate Ecology and Behavior**, v. 1, p. 281 – 288, 1976.

CORREIA, M.D.; SOVIERZOSKI, H.H. **Ecosystemas Marinhos**: recifes, praias e manguezais. Maceió: Edufal, 2005.

CRUZ, I.C.S.; KIKUCHI, R.K.P.; LONGO, L.L.; CREED, J.C. Evidence of a phase shift to *Epizoanthus gabrieli* Carlgreen, 1951 (Order Zoanthidea) and loss of coral cover on reefs in the Southwest Atlantic. **Marine Ecology**, v.36, n.3, p. 318–25, 2014.

CRUZ, I.C.S.; LOIOLA, M.; ALBUQUERQUE, T.; REIS, R.; NUNES, J.A.C.C.; REIMER, J.D.; MIZUYAMA, M.; KIKUCHI, R.K.P.; CREED, J.C. Effect of Phase Shift from Corals to Zoantharia on Reef Fish Assemblages. **Plos One**, v.10, n.1, p. 1–16. 2015.

DANKO, A.; SCHAIBLE, R.; DANKO, M.J. Salinity Effects on Survival and Reproduction of Hydrozoan *Eleutheria dichotoma*. **Estuaries and Coasts**, v. 43, p. 360–374. 2020. <https://doi.org/10.1007/s12237-019-00675-2>

DI CAMILLO, C.G.; BOSATO, S.; CERRANO, C. Reproductive ecology of *Epizoanthus arenaceus* (Delle Chiaje, 1823) (Cnidaria: Anthozoa) from the North Adriatic Sea. **Journal of experimental marine biology and ecology**, v. 461, p. 144-153, 2014.

DURÁN-FUENTES, J.; GRACIA, A.; GONZÁLEZ-MUÑOZ, R. Sea anemones (Cnidaria, Anthozoa, Actiniaria) in high sedimentation environments influenced by the Magdalena River (Colombian Caribbean). **Annals of the Brazilian Academy of Sciences**, v.94, n.1, e20190862, 2022. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202120190862>

FADLALLAH, Y.H.; KARLSON, R.H.; SEBENS, K.P.A. Comparative study of sexual reproduction in three species of Panamanian zoanthids (Coelenterata: Anthozoa). **Bulletin of Marine Science**, v. 35, n. 1, p. 80-89, 1984.

KARLSON, R.H. Reproductive patterns in *Zoanthus* spp. from Discovery Bay, Jamaica. In: **Proceeding of Fourth International Coral Reef Symposium**, Manila. p. 699-704, 1981.

KARLSON, R.H. Size-dependent growth in two zoanthids species: a contrast in clonal strategies. **Ecology**, v. 69, n. 4, p. 1219 – 1232, 1988.

KAWAMURA, I.; JAMODIONG, E.A.; REIMER, J.D. Sexual Reproduction in *Zoanthus kuroshio* and *Isaurus tuberculatus* (Cnidaria: Anthozoa: Zoanthidae) in Southern Japan. **Zoological Science**, v. 39, n. 5, p. 1-13. 2022.

LEAL, M.C.; ROCHA, R.J.M.; ANAYA-ROJAS, J.M.; CRUZ, I.C.S.; FERRIER-PAGÈS. Trophic and stoichiometric consequences of nutrification for the intertidal tropical zoanthid *Zoanthus sociatus*. **Marine Pollution Bulletin**, v. 119, n. 1, p. 169–175, 2017.

LLODRA, E.R. Fecundity and life - history strategies in marine invertebrates. **Advances in Marine Biology**, v. 43, 88 – 154, 2002.

MEDEIROS, C.; MACEDO, S.J.; FEITOSA, F.A.N.; KOENING, M.L. Hydrography and phytoplankton biomass and abundance of North-East Brazilian waters. **Archive of Fishery and Marine Research**, v.47, p. 133–51, 1999.

MIZUYAMA, M.; MASUCCI, G.D.; REIMER, J.D. Speciation among sympatric lineages in the genus *Palythoa* (Cnidaria: Anthozoa: Zoantharia) revealed by morphological comparison, phylogenetic analyses and investigation of spawning period. **PeerJ**, v.6, n.5132, p. 1-29, 2018. <https://doi.org/10.7717/peerj.5132>

ONO, S.; REIMER, J.D.; TSUKAHARA, J. Seasonal changes in *Zoanthus* spp. in the infra-littoral zone at Taisho Lava Field, Sakurajima, Kagoshima, Japan. **South Pacific Study**, v. 22, p. 41–52, 2002.

PEARSE, J.S.; MCCLINTHICK, J.B.; BOSCH, I. Reproduction of Antarctic benthic

marine invertebrate tempos, modes and timing. **American Zoology**, v. 31, p. 65–80, 1991.

POLAK, O.; LOYA, Y.; BRICKNER, I.; KRAMARSKI-WINTER, E.; BENAYAHU, Y. The widely-distributed Indo-Pacific zoanthid *Palythoa tuberculosa*: a sexually conservative strategist. **Bulletin of Marine Science**, v. 87, n. 3, p. 605-621, 2011.

PREVIATI, M.; PALMA, M.; BAVESTRELLO, G.; FALUGI, C.; CERRANO, C. Reproductive biology of *Parazoanthus axinellae* (Schmidt, 1862) and *Savalia savaglia* (Bertoloni, 1819) (Cnidaria, Zoantharia) from the NW Mediterranean coast. **Marine Ecology**, v. 1, p. 1–11, 2010.

RABELO, E.F.; RABAY, S.G.; MATTHEWS-CASCON, H.; FORTES-XAVIER A.C.M. Distribuição de Zoantídeos (Cnidaria:Zoanthidea) em Recifes de Arenito: Influência da Competição com Macroalgas. In: **Congresso Latino Americano de Ciencias del Mar – COLACMAR, XII**. Florianópolis. Livro de resumos. v. 2, p. 213-214. 2007.

RABELO, E.F.; SOARES, M.O.; BEZERRA, L.E.A.; MATTHEWS-CASCON, H. Distribution pattern of zoanthids (Cnidaria: Zoantharia) on a tropical reef. **Marine Biology Research**, v.11, n.6, p. 584–92, 2015.

ROHLFS DE MACEDO, C.M.R.; BELÉM, M.J.C. The genus *Zoanthus* in Brazil: 50 Characterization and Anatomical revision of *Zoanthus sociatus* (Cnidaria, Zoanthinaria, Zoanthidae). **Iheringia**, 77: 135-144. 1994.

ROSA, I. C.; ROCHA, R. J. M.; CRUZ, I.; LOPES, A.; MENEZES, N.; BANDARRA, N.; KIKUCHI, R.; SERÔDIO, J.; SOARES, A. M.V. M.; ROSA, R. Effect of tidal environment on the trophic balance of mixotrophic hexacorals using biochemical profile and photochemical performance as indicators. **Marine Environmental Research**, v. 135, p. 55– 62, 2018.

RYLAND, J. S. Reproduction in Zoanthidea (Anthozoa: Hexacorallia). **Invertebrate Reproduction & Development**, v. 31, n. 1-3, p. 177-188, 1997.

RYLAND, J. S. Size-defined morphotypes in *Zoanthus* (Hexacorallia: Zoantharia) populations on shores in KwaZulu-Natal, South Africa. **Zootaxa**, v. 3986, n.2, p. 332–56. 2015.

RYLAND, J.S.; BISHOP, J.D.D. Internal fertilization in hermaphroditic colonial invertebrates. **Oceanography Marine Biology Annual Review**, v. 31, p. 445-477, 1993.

SEBENS, K.P. Intertidal distribution of zoanthids on the Caribbean coast of Panama: effects of predation and desiccation. **Bulletin of Marine Science**, v. 32, n. 1, p. 316 – 335, 1982.

SEBENS, K.P. Energetic constraints, size gradients and size limits in benthic marine invertebrate. **Integrative and Comportament Biology**, v. 42, p. 853 – 861, 2002.

SILVA, J. F.; GOMES, P. B.; SANTANA, E. C.; SILVA, J. M.; LIMA, É. P.; SANTOS, A. M., PÉREZ, C. D. Growth of the tropical zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Cnidaria: Anthozoa) on reefs in northeastern Brazil. **Annals of the Brazilian Academy of Sciences**, v. 87, n. 2, p. 985-996, 2015.

SOARES, M.O.; SOUSA, L.P. Effects of salinity on *Zoanthus sociatus* (Cnidaria: Anthozoa): Is low salinity a limiting factor? **Revista Biociências**, v. 17, n. 1, p. 33-39, 2011.

SOONG, K.Y.; LANG, J.C. Reproductive integration in reef corals. **Biology Bulletin**, v. 183, p. 418-431, 1992.

STEEN, R.G.; MUSCATINE, L. Daily budgets of photosynthetically fixed carbon in symbiotic zoanthids. **Biology Bulletin**, v.167, p. 477–487. 1984.

STEINER, A.Q.; AMARAL, F.M.D.; AMARAL, J.R.B.C.; SASSI, R.; BARRADAS, J.I. Zonação de recifes emersos da área de proteção ambiental costa dos corais, nordeste do brasil. **Iheringia**, Série zoologia, v. 105, p. 184-192, 2015.

WEE, H.B.; KOBAYASHI, Y.; REIMER, J.D. Effects of temperature, salinity and depth on Symbiodiniaceae lineages hosted by *Palythoa tuberculosa* near a river mouth. **Marine Ecology Progress Series**, v. 667, p. 43-60. 2021. <https://doi.org/10.3354/meps13706>.

WEST, J.M.; HARVELL, C.D.; WALLS, A.M. Morphological plasticity in a gorgonian coral (*Briareum asbestinum*) over a depth cline. **Marine Ecology Progress Series**, v. 94, p. 61–69, 1993.

8. CAPÍTULO 4

Capítulo 4

8. ARTIGO Comparação do esforço reprodutivo de zoantídeos (Cnidaria: Anthozoa) vivendo em simpatria no Nordeste do Brasil

Érica P. Lima, Milena C. F. Pereira, Paula B. Gomes

Introdução

O ambiente de recifes costeiros está entre os locais com maior biodiversidade e produtividade energética do ecossistema marinho (VINAGRE *et al.*, 2018). Dentro desse habitat o fluxo de energia peregrina por inúmeros níveis tróficos, realizando um elo de ligação entre os ambientes terrestres e marinhos (ELLIS *et al.*, 2007). Entre os organismos presentes nesse ecossistema, os zoantídeos têm importante destaque, pois, além de abundantes, desempenham um papel fundamental na transferência de energia dentro das teias alimentares, isso favorece não apenas a troca energética, mas também o funcionamento geral do ambiente (CRUZ *et al.*, 2015; SANTOS *et al.*, 2021).

Zoantídeos são cnidários coloniais de morfologia simples pertencentes a ordem Zoantharia, encontrados em todos os oceanos e em várias profundidades (REIMER *et al.*, 2019; 2021). A ordem se divide em duas subordens baseada em caracteres morfológicos, Brachycnemina e Macrocnemina. As espécies Brachycnemina, em sua maioria, são mixotróficas, ou seja, adquirem energia através da via autotrófica e heterotrófica (ROSSI *et al.*, 2020; SANTANA *et al.*, 2014). Essa diversidade de fontes alimentares permite que os zoantídeos povoem recifes de todo o mundo, seja em áreas tropicais, subtropicais e temperadas (SOARES *et al.*, 2022). Em recifes costeiros tropicais, onde as águas são mais pobres de nutrientes, quando comparado com áreas profundas ou temperadas, essa estratégia trófica mista (mixotrofia) é fundamental para a predominância dos zoantídeos nesses locais (ROSA *et al.*, 2018; SCHUBERT, BROWN; ROSSI, 2017). Essa condição mixotrófica é conturbada por situações como diferenças na descarga de nutrientes (LEAL *et al.*, 2017), fenômeno de branqueamento (SANTOS *et al.*, 2021), diversidade de simbiontes (SCHEUFEN; IGLESIAS-PRIETO; ENRÍQUEZ, 2017) e alterações físico-químicas da água do mar (PACHERES *et al.*, 2013).

O aporte energético advindo da mixotrofia é utilizado pelos zoantários em seus mais variados processos metabólicos, como crescimento, respiração e reprodução (SANTANA *et al.*, 2014). Além claro, da utilização dessa energia em ações como competição direta por substratos e presas, e para defesa e reparo de tecidos, oriundo das pelejas competitivas com outros animais (SCHUBERT, BROWN; ROSSI, 2017).

No Brasil, a cobertura de zoantídeos se estende desde a região Nordeste no estado do Maranhão, até a região Sul em Santa Catarina (SANTOS *et al.*, 2016). Três espécies se destacam pela sua predominância nos recifes costeiros *Palythoa caribaeorum* Duchassaing & Michelotti, 1860, *Palythoa variabilis* (Duerden, 1898) e *Zoanthus sociatus* (Ellis, 1768). Esses animais têm conquistado mais visibilidades nos estudos ecológicos, em especial devido a sua importância nos recifes do Atlântico Sul Ocidental. Essa importância fica retratada nos processos de mudanças de fase, onde pela primeira vez se registrou esse fenômeno ocorrendo com zoantídeos (CRUZ *et al.*, 2014). Esses organismos desempenham papel ímpar nas teias alimentares, participando ativamente na transferência energética, contribuindo para o bom funcionamento dos recifes (CRUZ *et al.*, 2016; SANTOS *et al.*, 2021). No Brasil, estudos que relacionam a carga energética com processos metabólicos, como reprodução sexual de zoantídeos são inexistentes. E poucos estudos tratam da parte energética da reprodução desses organismos ao redor do mundo (FADLALLAH *et al.*, 1984).

Uma forma eficiente de avaliar o teor energético da reprodução em invertebrados é através do esforço reprodutivo desempenhado pelos organismos (GRANT; TYLER, 1983). Esse esforço fica definido como a porção de energia destinada à, nesse caso, a reprodução (ERESKOVSKY *et al.*, 2013). Uma das formas de obter esse dado é com o valor de fecundidade dos indivíduos, ou seja, a quantidade de gametas produzidos pelo pólipo (HARRISON; WALLACE, 1990). Infelizmente, essa não é uma informação comumente encontrada nos trabalhos envolvendo reprodução sexual das espécies de zoantídeos.

P. variabilis e *Z. sociatus* são espécies hermafroditas, com a diferença de que *P. variabilis* possui pólipos também hermafroditas, já *Z. sociatus* apresenta pólipos gonocóricos. Ambas as espécies no Nordeste desovam entre março e abril, no período seco. *P. variabilis* possui em período menor de gametogênese se comparado a *Z. sociatus*, no entanto as duas espécies concentram sua produção de gametas nos meses mais quentes do ano para a região. No Brasil, nenhum trabalho contempla dados de fecundidade ou esforço reprodutivo das espécies citadas, o que seria útil para entender a dinâmica energética nos recifes costeiros. Nosso objetivo é avaliar e comparar o esforço reprodutivo de *P. variabilis* e *Z. sociatus* em recifes costeiros do nordeste brasileiro.

Metodologia

1. Coleta e triagem

A coleta de amostras foi realizada mensalmente de janeiro de 2017 a junho de 2018, na praia do Paiva (08° 17' 15"S – 35° 02' 00"O) na cidade do Cabo de Santo Agostinho (PE), sempre em maré baixa. Dados de temperatura e a salinidade da água foram medidos mensalmente. Para cada espécie, foram coletadas amostras de cinco colônias diferentes, distantes mais de 2m umas das outras. De cada colônia, foram coletados 20 pólipos, totalizando 100 pólipos de cada espécie por mês. As amostras *in situ* foram acondicionadas em potes devidamente identificados contendo álcool 70% para fixá-las e em seguida foram levadas ao Laboratório de Ecologia e Conservação de Ecossistemas Marinhos – LECEM, na UFRPE. Os pólipos foram individualizados e medidos quanto à altura e diâmetro do disco oral e, posteriormente, dissecados sob estereomicroscópio para a averiguação da fertilidade (classificando-os em fértil ou estéril) e identificação, quando possível, da categoria sexual (macho, fêmea, hermafrodita).

2. Esforço reprodutivo

Escolheram-se aleatoriamente 10 pólipos férteis de cada colônia para caracterizar a gametogênese e quantificar e medir os gametas. Os pólipos passaram por processamento histológico, seguindo Boscolo e Silveira (2005), até a produção de lâminas que foram analisadas e fotografadas. Os oócitos e os cistos espermáticos foram medidos e classificados em estágios de desenvolvimento, utilizando os critérios de Boscolo e Silveira (2005). A distribuição de frequência para cada fase de desenvolvimento, com base no total de gametas medidos, foi plotada em relação ao tempo de estudo. Para cada pólipo, o percentual gamético dentro de cada classe foi calculado. A fecundidade foi calculada como o número médio de oócitos maduros por pólipo. O nível de significância em todos os testes estatísticos foi de $\alpha = 0,05$. Dentre os pólipos cuja fecundidade foi calculada, foram escolhidos aleatoriamente 3 de cada colônia para estimar a fecundidade e volume médios dos pólipos por colônia. Para calcular o volume dos pólipos, aplicou-se os dados de altura e raio do disco oral obtidos pela morfometria na fórmula matemática do volume do cilindro, sólido geométrico ao qual se assemelha os pólipos de zoantídeos. Foi, então, utilizada a razão entre o número de gametas por mesentérios e o volume do pólipo, para avaliar o esforço reprodutivo seguindo Fadlallah et al. (1984). De acordo com essa métrica, foi possível comparação intra e interespecífica ao longo do ano.

Resultados

A taxa de esforço médio total investido por *Palythoa variabilis* na reprodução sexuada foi de 1,01 gametas por unidade volumétrica (cm^3) e atingiu seu pico em outubro de 2017, mês a partir do qual pôde-se observar a diminuição progressiva do esforço reprodutivo até a desova (Fig. 1). O investimento de *P. variabilis* em reprodução sexuada foi breve se observado o aspecto temporal, com duração de apenas seis meses ante o período estudado (18 meses), o que sugere alocação de energia em outros processos metabólicos. Vale ressaltar que os dados obtidos tanto para *P. variabilis* quanto *Z. sociatus* mostram valores crescentes conforme o avanço da gametogênese (Fig. 1), culminando no ápice do aporte energético em reprodução sexuada pelas espécies num período entre de 3 - 4 meses antes da desova.

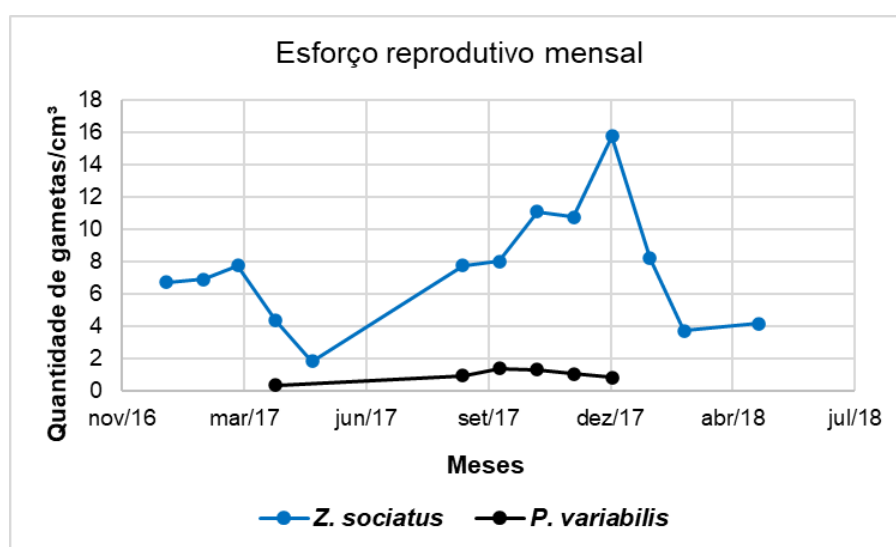


Figura 1. Esforço reprodutivo comparado de *Palythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus*.

Zoanthus sociatus obteve taxa de esforço reprodutivo médio total de aproximadamente 7,5 gametas/ cm^3 , cerca de 6,5 vezes maior que a obtida por *P. variabilis*, indicando uma alocação energética em reprodução sexuada significativamente superior (Fig. 1). Quanto à perspectiva temporal, o esforço reprodutivo mensal de *Z. sociatus* demonstrou aporte energético variável, o que é natural levando-se em consideração flutuações em parâmetros ambientais externos e fatores internos que modulam a priorização dos processos reprodutivos. Apesar disso, a alocação de energia em reprodução sexuada por *Z. sociatus* foi constante e alongou-se durante 15 dos 18 meses de observação, culminando em seu ápice no mês de janeiro de 2018. A partir da

análise dos dados é possível observar, ainda, um aparente aumento no investimento energético da espécie em reprodução sexuada nos meses de verão em 2018 em relação aos mesmos meses (janeiro e fevereiro) em 2017. A disparidade nas taxas de esforço reprodutivo das espécies sugere maior eficiência reprodutiva de *Z. sociatus*, cujos pólipos são menores, sobre *P. variabilis*, cujos pólipos obtiveram maior tamanho e volume e elucidada a relação entre alocação de energia, manutenção metabólica e reprodução, refletida também no tamanho médio de oócitos produzidos por cada espécie (Fig. 1 e Tab. 1).

Tabela 1. Comparação entre altura, volume e tamanho médio dos oócitos dos pólipos de *Palythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus*.

Espécie	Altura média dos pólipos nos meses de gametogênese (cm)	Volume médio dos pólipos nos meses de gametogênese (cm ³)	Diâmetro médio dos oócitos (µm)	Taxa de fecundidade
<i>P. variabilis</i>	± 14,22	± 860,23	± 186,58	2050+/-320
<i>Z. sociatus</i>	± 6,33	± 47,08	± 328,72	865+/-57

Discussão

O esforço reprodutivo de *Palythoa variabilis* e *Zoanthus sociatus* foi medido através da taxa de fecundidade de cada espécie, revelando um esforço maior de *Z. sociatus* na produção de gametas. Resultado semelhante foi obtido no Panamá com espécies de *Zoanthus* (FADLALLAH *et al.*, 1984), onde *Z. sociatus* também apresentou maior esforço quando comparado a *Z. solanderi*. Apesar de apresentar uma maior taxa de fecundidade, *P. variabilis* desenvolveu menor esforço reprodutivo, o que pode ser consequência do seu elevado tamanho, em média o dobro do tamanho dos pólipos de *Z. sociatus*. *P. variabilis* utiliza maior parte dos recursos energéticos para o crescimento da colônia, com formação de clones (RABELO *et al.*, 2015). Dessa maneira, menos energia é encaminhada para o desenvolvimento de gametas. Isso acontece devido a tendência das espécies modulares, que possuem colônias de tamanhos menores, prover mais energia para seu crescimento, aumentando o tamanho e quantidade dos pólipos, ao invés de direcionar energia para processos metabólicos como a produção de gametas (LLODRA, 2002; PIRES; SEGAL; CAPARELLI, 2011). Esse processo é uma forma de garantir a existência da espécie no ambiente. Quando comparamos, *P. variabilis* tem colônias

menores em diâmetros que *Z. sociatus* (RABELO *et al.*, 2015) e menor cobertura sobre os recifes (*observação pessoal*). E pequenas colônias de invertebrados tendem a investir menos em reprodução e mais em crescimentos, devido à alta taxa de mortalidade (PIRES; SEGAL; CAPARELLI, 2011).

A energia utilizada nos processos de reprodução em Zoantharia advém de duas formas, através de fontes heterotróficas e autotróficas (SANTANA *et al.*, 2014). No caso das espécies de *Zoanthus* e *Palythoa*, os dois caminhos de obtenção de energia é possível, já que se tratam de organismos mixotróficos (LEAL *et al.*, 2017; ROSA *et al.*, 2018). Isso é uma vantagem energética que possibilita a esses animais realizarem a melhor estratégia alimentar. Contudo, observamos um esforço maior na reprodução de *Z. sociatus* em relação a *P. variabilis* e a estratégia alimentar desempenhada por *Z. sociatus* ajuda a elucidar essa questão.

Z. sociatus apresenta mais endossimbiontes em seus tecidos que *P. variabilis*, permitindo assim um maior aporte de fonte autotrófica (SOROKIN, 1991; LEAL *et al.*, 2017). Isso é uma excelente estratégia em um ambiente com baixo índice de nutrientes, porém com excesso de fonte luminosa e alta temperatura na maior parte do ano, como são os recifes costeiros (BETTI *et al.*, 2012; FRITZENWANKER; TECHNAU, 2002). Os endossimbiontes presentes nos tecidos de *Z. sociatus* consegue translocar até 95% da energia fotossintética que o hospedeiro necessita, isso é superior a 50% da energia utilizada em seu metabolismo (LEAL *et al.*, 2017; STEEN; MUSCATINE, 1984).

A estratégia autotrófica demonstrada por *Z. sociatus* ajuda a explicar também a maior média de diâmetro dos oócitos. A formação e desenvolvimento de gametas é um procedimento dispendioso do ponto de vista energético, e necessita de grande esforço do organismo na conquista dessa energia e direcionamento para tal processo (AIRI *et al.*, 2014). Além disso, o período de gametogênese de *Z. sociatus* é maior, quando comparado a *P. variabilis*, sendo necessário maior aporte energético para esse fim.

Numa perspectiva temporal observamos uma variação no esforço reprodutivo de *Z. sociatus* ao longo do período estudado. Atribuímos esse fato a flutuação de parâmetros ambientais. Essa flutuação se destaca com o aporte de água doce oriundo das chuvas, que influencia a salinidade, mudando o equilíbrio do ambiente (MENDES, WOODLEY, 2002). Pois é sabido que a região do estudo é acometida de períodos com chuvas fortes, concentradas (MEDEIROS *et al.*, 1999), que influenciam e causam desordem no equilíbrio dinâmico dos recifes por interferir nos componentes abióticos (GREGO *et al.*, 2009). Isso é corroborado com dados de mortalidade de zoantídeos que tiveram altas taxas

de branqueamento durante o período das chuvas (COSTA *et al.*, 2011; SILVA *et al.*, 2015). Esses estudos não retratam a morte demasiada de colônias de *Z. sociatus*, porém, durante o aumento da pluviosidade é possível observar colônias branqueadas (*observação pessoal*). Considerando sua natureza autotrófica, *Z. sociatus* pode sofrer danos energéticos devido à perda dos endossimbiontes (LEAL *et al.*, 2017), comprometendo inclusive sua abundância sobre os recifes (SANTOS *et al.*, 2021).

As estratégias energéticas utilizadas por ambas as espécies de zoantídeos esclarece o papel de *P. variabilis* e *Z. sociatus* dentro do ambiente de recifes costeiros. *P. variabilis* despende menor esforço reprodutivo para produção de gametas, porque foca sua energia em processos de clonagem e crescimento de seus pólipos. Por sua vez, *Z. sociatus* concentra seu aporte energético na gametogênese e tem na fonte autotrófica a força necessária para isso. A dinâmica utilizada por *Z. sociatus* além de trazer sucesso reprodutivo, permite que a espécie se estabeleça nos recifes e se mantenha como organismo predominante e abundante das comunidades bentônicas dos recifes no nordeste do Brasil.

Referências

- AIRI, V.; GIZZI, F.; FALINI, G.; LEVY, O.; DUBINSKY, Z.; GOFFREDO, S. Reproductive efficiency of a Mediterranean endemic zooxanthellate coral decreases with increasing temperature along a wide latitudinal gradient. **PLoS One**, v. 9, n. 3, p. e91792, 2014.
- BETTI, F.; BO, M.; DI CAMILLO, C.G.; BAVESTRELLO, G. Life history of *Cornularia cornucopiae* (Anthozoa: Octocorallia) on the Conero Promontory (North Adriatic Sea). **Marine Ecology**, v. 33, p. 49–55, 2012.
- BOSCOLO, H.K.; SILVEIRA, F.L. Reproductive biology of *Palythoa caribaeorum* and *Protopalythoa variabilis* (Cnidaria, Anthozoa, Zoanthidea) from the southeastern coast of Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 65, n. 1, p. 29-41, 2005.
- COSTA, D.L.; GOMES, P.B.; SANTOS, A.M.; VALENÇA, N.S.; VIEIRA, N.A.; PÉREZ, C.D. Morphological plasticity in the reef zoanthid *Palythoa caribaeorum* as an adaptive strategy. **Annales Zoologici Fennici**, v. 48, p. 349-358. 2011.
- CRUZ, I.C.S.; KIKUCHI, R.K. P.; LONGO, L.L.; CREED, J.C. Evidence of a phase shift to *Epizoanthus gabrieli* Carlgreen, 1951 (Order Zoanthidea) and loss of coral cover on reefs in the Southwest Atlantic. **Marine Ecology**, v. 36, p. 318-325, 2014.

CRUZ, I.C.S., LOIOLA, M.; ALBUQUERQUE, T.; REIS, R.; NUNES, J.A.C.C.; REIMER, J.D.; MIZUYAMA, M.; KIKUCHI, R.K.P.; CREED, J.C. Effect of Phase Shift from Corals to Zoantharia on Reef Fish Assemblages. **Plos One**, v.10, n.1, p. 1–16. 2015.

CRUZ, I.C.S.; MEIRA, V.H.; KIKUCHI, R, K.P.; CREED, J.C. The role of competition in the phase shift to dominance of the zoanthid *Palythoa* cf. *variabilis* on coral reefs. **Marine Environmental Research**, v. 115, p. 28–35, 2016.

ELLIS, J.C.; SHUMLMAN, M.J.; WOOD, M.; WITMAN, J.D.; LOZYNIK, S. Regulation of intertidal food webs by avian predators on New England rocky shores. **Ecology**, v. 88, p. 853–863. 2007.

ERESKOVSKY, A.V.; DUBOIS, M.; EVIC, J.I.; GAZAVE, E.; LAPEBIE, P.; TOKINA, D.; PÉREZ, T. Pluri-annual study of the reproduction of two Mediterranean *Oscarella* species (Porifera, Homoscleromorpha): cycle, sex-ratio, reproductive effort and phenology. **Marine Biology**, v. 160, p. 423–438. 2013.
DOI 10.1007/s00227-012-2100-9

FADLALLAH, Y.H., KARLSON, R.H., SEBENS, K.P. A Comparative study of sexual reproduction three species of Panamanian zoanthids (Coelenterata: Anthozoa). **Bulletin of Marine Science**, v. 35, n. 1, p. 80–89. 1984.

FRITZENWANKER, J.H.; TECHNAN, U. Induction of gametogenesis in the basal cnidarian *Nematostella vectensis* (Anthozoa). **Development genes and evolution**, v. 212, n. 2, p. 99-103, 2002.

GRANT, A.; TYLER, P.A. The analysis of data in studies of invertebrate reproduction. I. Introduction and Statistical analysis of gonad indices and maturity indices. **International Journal of Invertebrate Reproduction**, v.6, p. 169-259. 1983.

GREGO, C.K.S.; FEITOSA, F.A.N.; SILVA, M.H.; CUNHA, M.G.G.S.; NASCIMENTO-FILHO, G.A. Fitoplâncton do ecossistema estuarino do rio Ariquindá (Tamandaré, Pernambuco, Brasil): variáveis ambientais, biomassa e produtividade primária. **Atlântica**, v. 31, n. 2, p. 183-198. 2009. <https://doi:10.5088/atl.2009.31.2.183>

HARRISON, P.L.; WALLACE, C.C. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. 133-207. In: Dubinsky, Z. (ed). **Ecosystems of the world 25: Coral Reefs**. Elsevier, Amsterdam 550pp. 1990.

LEAL, M.C.; ROCHA, R.J.M.; ANAYA-ROJAS, J.M.; CRUZ, I.C.S.; FERRIER-PAGÈS. Trophic and stoichiometric consequences of nitrification for the intertidal tropical zoanthid *Zoanthus sociatus*. **Marine Pollution Bulletin**, v. 119, n. 1, p. 169–175, 2017.

LLODRA, E.R. Fecundity and life - history strategies in marine invertebrates. **Advances in Marine Biology**, v. 43, p. 88 – 154. 2002.

KARLSON, R.H. Reproductive patterns in *Zoanthus* spp. from Discovery Bay, Jamaica. In: **Proceeding of Fourth International Coral Reef Symposium**, Manila. p. 699-704, 1981.

MEDEIROS, C.; MACEDO, S.J.; FEITOSA, F.A.N.; KOENING, M.L. Hydrography and phytoplankton biomass and abundance of North-East Brazilian waters. **Archive of Fishery and Marine Research**, v.47, p. 133–51. 1999.

MENDES, J.M.; WOODLEY, J.D. Timing of reproduction in *Montastraea annularis*: relationship to environmental variables. **Marine Ecology Progress Series**, v. 227, p. 241-251. 2002.

PACHERRES, C.O.; SCHMIDT, G.M.; RICHTER, C. Autotrophic and heterotrophic responses of the coral *Porites lutea* to large amplitude internal waves. **The Journal of Experimental Biology**, v. 216, p. 4365-4374. 2013. <https://doi.org/10.1242/jeb.085548>

PIRES, D.O.; SEGAL, B.; CAPARELLI, A.C. Reproductive effort of an endemic major reef builder along an inshore–offshore gradient in south-western Atlantic. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 91, n.8, p. 1613–1616. 2011. <https://doi.org/10.1017/S0025315410000767>

RABELO, E.F.; SOARES, M.O.; BEZERRA, L.E.A.; MATTHEWS-CASCON, H.H. Distribution pattern of zoanthids (Cnidaria: Zoantharia) on a tropical reef. **Marine Biology Research**, v.11, n.6, p. 584–92, 2015.

REIMER, J.D.; KISE, H.; SANTOS, M.E.A.; LINDSAY, D.J.; PYLE, R.L.; COPUS, J.M.; BOWEN, B.W.; NONAKA, M.; HIGASHIJI, T.; BENAYAHU, Y. Exploring the biodiversity of understudied benthic taxa at mesophotic and deeper depths: Examples from the order Zoantharia (Anthozoa: Hexacorallia). **Frontiers in Marine Science**, v. 6, n. 305, p. 1 - 12. 2019. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00305>

REIMER, J.D.; WEE, H.B.; LOPEZ, C.; BEGER, M.; CRUZ, I.C.S. Widespread *Zoanthus* and *Palythoa* dominance, barrens and phase shifts in shallow water subtropical and tropical marine ecosystems. **Oceanography and Marine Biology: An Annual Review**, v. 59, p. 533-558. 2021. <https://doi.org/10.1201/9781003138846-7>

ROSA, I. C.; ROCHA, R. J. M.; CRUZ, I.; LOPES, A.; MENEZES, N.; BANDARRA, N.; KIKUCHI, R.; SERÔDIO, J.; SOARES, A. M.V. M.; ROSA, R. Effect of tidal environment on the trophic balance of mixotrophic hexacorals using biochemical profile and photochemical performance as indicators. **Marine Environmental Research**, v.

135, p. 55– 62, 2018.

ROSSI, S.; SCHUBERT, N.; BROWN, D.; GONZALEZ-POSADA, A.; SOARES, M. O. Trophic ecology of Caribbean octocorals: autotrophic and heterotrophic seasonal trends. **Coral Reefs**, v. 39, p. 433–449, 2020.

SANTANA, E.C.; ALVES, A.L.; SANTOS, A.M.; CUNHA, M.G.G.S.; PÉREZ, C. D.; GOMES, P. B. Trophic ecology of the zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Cnidaria: Anthozoa) on tropical reefs. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 95, n. 2, p. 301–309. 2014.
<https://doi.org/10.1017/S0025315414001726>

SANTOS, M.E.A.; KITAHARA, M.V.; LINDNER, A.; REIMER, J.D. Overview of the order Zoantharia (Cnidaria: Anthozoa) in Brazil. **Marine Biodiversity**, v. 46, p. 547–559. 2016.

SANTOS, M.E.A.; BAKER, D.M.; CONTI-JERPE, I.E.; REIMER, J.D. Populations of a widespread hexacoral have trophic plasticity and flexible syntrophic interactions across the IndoPacific Ocean. **Coral Reefs**, v. 40, p. 543–558, 2021.
<https://doi.org/10.1007/s00338-021-02055-4>.

SCHUBERT, N.; BROWN, D.; ROSSI, S. Symbiotic versus nonsymbiotic octocorals: physiological and ecological implications. In: Rossi S, Bramanti L, Gori A, Orejas C (eds) **Marine animal forests: the ecology of benthic biodiversity hotspots**. Springer, Switzerland, pp 887–918, 2017.

SCHEUFEN, T.; IGLESIAS-PRIETO, R.; ENRÍQUEZ, S. Changes in the Number of Symbionts and Symbiodinium Cell Pigmentation Modulate Differentially Coral Light Absorption and Photosynthetic Performance. **Frontiers in Marine Science**, v. 4, n. 309, 2017.

SILVA, J. F.; GOMES, P. B.; SANTANA, E. C.; SILVA, J. M.; LIMA, É. P.; SANTOS, A. M. M.; PÉREZ, C. D. Growth of the tropical zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Cnidaria: Anthozoa) on reefs in Northeastern Brazil. **Annals of the Brazilian Academy of Sciences**, v. 87, n.2, p. 985–996. 2015.
<https://doi.org/10.1590/0001-3765201520140475>

SOARES, M.O., KITAHARA, M.V., SANTOS, M.E.A., BEJARANO, S., RABELO, E.F., CRUZ, I.C.S. The flourishing and vulnerabilities of zoantharians on Southwestern Atlantic reefs. **Marine Environmental Research**, v. 173, p. 1-11. 2022.
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105535>

SOROKIN, Y.I. Biomass, metabolic rates and feeding of some common reef zoantharians and octocorals. **Australian Journal of Marine and Freshwater Research**, v. 42, p. 729–741, 1991.

STEEN, R.G.; MUSCATINE, L. Daily budgets of photosynthetically fixed carbon in symbiotic zoanthids. **Biology Bulletin**, v.167, p. 477–487. 1984.

VINAGRE, C.; MENDONÇA, V.; FLORES, A. A.; BAETA, A.; MARQUES, J. C. Complex food webs of tropical intertidal rocky shores (SE Brazil) An isotopic perspective. **Ecological Indicators**, v. 95, p. 485-491, 2018.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.065>