

**A influência dos fatores ambientais e do El Niño (2015-2016) sobre a
reprodução de *Cladocroce caelum* (Haplosclerida) na Baía de Todos os
Santos (Salvador, Bahia)**

Por

JULIANA SOUZA DA CRUZ RÊGO



Salvador – Bahia

2023



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
CURSO DE GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

A influência dos fatores ambientais e do El Niño (2015-2016) sobre a
reprodução de *Cladocroce caelum* (Haplosclerida) na Baía de Todos os Santos
(Salvador, Bahia)

Por

JULIANA SOUZA DA CRUZ RÊGO

Trabalho de Conclusão do Curso
apresentado ao Instituto de Biologia da
Universidade Federal Bahia como exigência
para obtenção do grau de Bacharel em
Ciências Biológicas

Salvador - BA

2023

Data da Defesa: 07/12/2023

Banca Examinadora:

Emilio de Lanna Neto

Universidade Federal da Bahia

Fernanda F. Cavalcanti

Universidade Federal da Bahia

Vivian Vasconcellos

Universidade Federal da Bahia

RESUMO

Vivemos um período de intensas modificações no clima do planeta. Estas alterações estão influenciando em diversos aspectos da vida dos organismos. Portanto, entender como eventos ainda mais pronunciados, como o El niño, afetam a biologia dos animais é de extrema importância. Neste trabalho, nós utilizamos técnicas histológicas para investigar amostras de tecidos da espécie *Cladocroce caelum* (Haplosclerida) pertencente ao filo Porifera. Estas esponjas foram coletadas na praia do Porto da Barra (Salvador, Bahia) entre outubro/2015 e março/2017, quando ocorreu um forte evento de El Niño. A partir da análise destas lâminas, com o objetivo de entender a reprodução da espécie em meio ao El Niño, foi realizada a quantificação de elementos reprodutivos masculinos (cistos espermáticos) e femininos (ovócitos, embriões e larvas). Testes estatísticos foram rodados a fim de entender a relação entre a temperatura e outros fatores ambientais sobre a reprodução desta espécie. Essa investigação é importante, pois, entender como as mudanças ambientais afetam a reprodução desses organismos, nos permite prever como as populações poderão se comportar em cenários similares futuramente, visto que o ambiente está passando por muitas mudanças devido ao aquecimento global. Observamos que a reprodução ocorreu de forma contínua ao longo do período estudado, com elementos reprodutivos ocorrendo em todos os meses amostrados, com maior ocorrência de ovócitos, seguido de cistos espermáticos, e em menor quantidade, de embriões. Não foi observada a presença de larvas. Além disso, o El niño teve influência sobre a produção de ovócitos e sobre o grau de fecundidade da população estudada enquanto ainda estava em curso e também no período

posterior. Outros fatores ambientais utilizados nas análises também influenciaram na produção de elementos reprodutivos, como as marés baixas influenciando positivamente os cistos espermáticos, a temperatura influenciando negativamente a produção de ovócitos e fecundidade, e positivamente para os embriões, que também sofreram influência negativa da concentração de clorofila-a e pluviosidade. Os resultados sugerem que a temperatura exerce influência sobre a reprodução de *C. caelum*, porém não é a única variável ambiental que tem efeito sobre a reprodução desta espécie.

Palavras chave: Demospongiae, variável ambiental, reprodução, El Niño

ABSTRACT

We are living in a period of intense climate changes on the planet. These changes are influencing various aspects of organisms' lives. Therefore, understanding how even more pronounced events, such as El Niño, affect the biology of animals is of utmost importance. In this study, we used histological techniques to investigate tissue samples of the species *Cladocroce caelum* (Haplosclerida), belonging to the phylum Porifera, collected at Porto da Barra Beach (Salvador, Bahia) between October 2015 and March 2017. We analysed these slides, aiming to comprehend the species reproduction amid a climatic event, El Niño, to quantify male (spermatic cysts) and female (oocytes, embryos, and larvae) reproductive elements. Later, we conducted statistical tests to understand the relationship between different environmental factors, including temperature, and the reproduction of this species. This investigation is crucial because understanding how environmental changes affect the reproduction of these organisms allows us to predict how populations might behave in similar scenarios in the future, given that the environment is undergoing significant changes due to global warming. We observed that reproduction occurred continuously throughout the studied period, with reproductive elements present in all sampled months, predominantly oocytes, followed by spermatic cysts, and in smaller quantities, embryos. The presence of larvae was not observed. Additionally, this climatic event influenced the production of oocytes and the fecundity of the studied population while it was still ongoing and also in the subsequent period. Other environmental factors also influenced the production of reproductive elements, such as the low tides positively affecting spermatic cysts, temperature

negatively affecting oocyte production and fecundity, and positively influencing embryos, which were also negatively influenced by chlorophyll-a concentration and rainfall. The results suggest that temperature influences the reproduction of *C. caelum*, but it is not the only environmental variable that affects the reproduction of this species.

Palavras chave: Demospongiae, environmental variables, reproduction, El Niño

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal da Bahia, incluindo todo o corpo docente, direção, administração e demais funcionários por tornar possível a realização do curso de Ciências Biológicas no campus de Ondina, que sem eles não teria chegado até aqui.

Aos órgãos fomentadores que me possibilitaram desenvolver a atual pesquisa: CNPq, PIBIC-UFBA.

A todos meus colegas e coordenadores do Laboratório de Biologia Evolutiva e do Desenvolvimento – LABED, que estiveram sempre à disposição para ajudar seja academicamente, seja emocionalmente.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Emilio Lanna, por toda confiança, paciência, empatia, apoio e a todos os momentos de ensinamento, não apenas sobre nosso objeto de trabalho, mas sobre a carreira profissional para além da universidade.

À minha amiga, Vanessa Carvalho, que já foi membro do laboratório outrora, que mesmo de muito longe, sempre me ajudou quando precisava de conselhos sobre este trabalho e o curso de biologia em si. Às amigas Milena Temporal, Ingra Botelho, Juliana Pereira, Luiza Garcia, Liz Blagojevic e Beatriz Brito, que conseguiram me aturar em todos os momentos mais caóticos ao longo de toda essa jornada, muito obrigada a todas.

Ao meu namorado, Wesley Gomes, que me acompanha desde o início desta graduação até o fechamento deste ciclo, com todo amor e paciência.

Às minhas tias Cláudia e Jussara Rêgo por todos os conselhos e encorajamentos, que sempre que precisava ouvir, elas estavam lá para ajudar e dar um puxãozinho de orelha quando necessário.

E aos meus pais, que me ajudaram a chegar até o final deste curso.

Muito obrigada a todos!

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	12
2. MATERIAL E MÉTODOS	19
2.1 Área de estudo e coleta	19
2.2 Processamento das amostras	19
2.3 Obtenção dos dados biológicos.....	21
2.4 Coleta dos dados ambientais	21
2.5 Análises estatísticas	23
3. RESULTADOS	26
3.1 VARIÁVEIS AMBIENTAIS	27
3.1.1 Clorofila-a	28
3.1.2 Temperatura.....	28
3.1.3 Marés baixas	28
3.1.4 Pluviosidade	29
3.2 ELEMENTOS REPRODUTIVOS	29
3.2.1 Cistos espermáticos	29
3.2.2 Ovócitos	33
3.2.3 Embriões	36
3.2.4 Fecundidade	39
4. DISCUSSÃO	40
4.1 ASPECTOS GERAIS DA REPRODUÇÃO	40
4.2 MODELAGEM COM OS FATORES AMBIENTAIS	44
4.3 COMPARAÇÃO COM O ESTUDO PRÉ-EL NIÑO	49
4.3.1 Cistos espermáticos	49

4.3.2 Ovócitos	51
4.3.3 Embriões	52
4.4 EFEITO DO EL NIÑO NA REPRODUÇÃO DE <i>C. caelum</i>	53
5. CONCLUSÕES	56
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	57

Introdução

Existe uma interação entre o oceano e a atmosfera que tem o poder de interferir no clima tanto global como regional, resultando em alterações da temperatura da água do mar, em que, dependendo do contexto, esta pode aumentar ou diminuir. Ao componente oceânico, quando o efeito é positivo, ou seja, há um aumento da temperatura, é dado o nome de “El Niño”, o qual resulta em anomalias, e ao componente atmosférico, “Oscilação Sul” (Molion, 2017). Segundo Bell e colaboradores (2017), o El Niño Oscilação Sul (ENSO, sigla em inglês) é uma oscilação periódica e irregular nos ventos e na temperatura da água do mar ao longo do leste do Oceano Pacífico, que pode influenciar fortemente ambientes tropicais e subtropicais de forma global.

Este evento climático pode durar, segundo Barber e Chavez (1983), durar de seis a dezoito meses. Contudo, devido à sua irregularidade, é difícil de prever quando acontecerá com precisão. Apesar disso, nas últimas décadas, este evento tem sido cada vez mais comum (Bell et al., 2017).

Embora o ENSO seja relativamente bem caracterizado do ponto de vista meteorológico, o efeito deste tipo de evento global ainda é pobremente investigado em diversos grupos da fauna e da flora (Kelmo et al., 2013; Bell et al., 2017; Dillon e Rundel, 1990; Jaksic et al., 1997), mas pode variar na intensidade, e os impactos causados à vida marinha até hoje foram devastadores (Bell et al., 2017), como observado em grupos como equinodermos, ascídias, briozoários e corais (Kelmo et al., 2013). Porém, é importante aprofundarmos nosso conhecimento sobre o efeito do ENSO nos organismos marinhos, pois é sabido que, diversos fatores ambientais (que são afetados direta ou

indiretamente pelo ENSO) influenciam em aspectos fisiológicos de invertebrados marinhos. Dentre esses aspectos, a atividade reprodutiva é particularmente afetada pela temperatura, principalmente em animais que não possuem gônadas definidas e tecidos especializados no controle da atividade reprodutiva (Riesgo, 2007). Diversos grupos de invertebrados marinhos, incluindo as esponjas (Porifera), dependem de um intervalo específico desta variável ambiental para que possam dar início à fase reprodutiva, para a manutenção do processo da gametogênese e para que esta seja concluída e, assim, possa ocorrer a reprodução (Lanna et al., 2021; Riesgo & Maldonado, 2008). Isso pode ter como consequência a limitação da atividade reprodutiva de algumas espécies a determinados intervalos de tempo ao longo do ano (Riesgo, 2007), ou seja, a reprodução ocorreria sazonalmente. A temperatura é um fator ambiental tão importante para a reprodução que, sofrendo mudanças nos ciclos anuais durante as estações, pode resultar num início dessa resposta fisiológica em um momento que não deveria ocorrer (Lawrence & Soame, 2004).

As esponjas, considerado como o filo mais basal entre os animais (Ereskovsky, 2010), é um destes grupos de invertebrado marinhos que não apresentam gônadas para a realização da atividade (Riesgo & Maldonado, 2008). Apesar disso, estes organismos conseguem se reproduzir de forma muito similar a outros metazoários, através da reprodução sexuada, no qual o processo da gametogênese segue as mesmas sequências básicas de desenvolvimento, em que a produção de gametas femininos é chamado de ovogênese, e a de gametas masculinos, espermatogênese. O que difere a gametogênese de Porifera da de outros animais é que, neste grupo, é necessário que células somáticas, ou seja, as células que compõem todos os tecidos dos animais, exceto aquelas que

são especializadas na reprodução, sofrem transformações que as tornem células germinativas e assim possam participar deste importante processo fisiológico (Maldonado & Riesgo, 2008), enquanto que outros grupos de metazoários possuem linhagens celulares destinadas para essa função.

A partir do momento em que os gametas são produzidos, as esponjas podem ser classificadas como gonocóricas, quando o indivíduo é macho ou fêmea; ou hermafroditas, apresentando ambos os gametas (Brusca et al., 2016). Em Porifera, o hermafroditismo pode se dar de forma sequenciada, em que, no mesmo indivíduo, os gametas masculinos e femininos aparecem em sequência, porém a mudança da condição de macho e fêmea ocorre uma única vez; ou alternada, em que o organismo ora é macho ora é fêmea (Brusca et al., 2016).

Em termos de modos reprodutivos, as esponjas podem ser ovíparas, sendo aquelas que fazem a liberação de ovos com o desenvolvimento embrionário ocorrendo fora do corpo parental. De forma contrária, elas também podem ser classificadas como vivíparas, quando todo o desenvolvimento embrionário ocorre no interior do corpo parental, o qual fornece todos os nutrientes necessários durante este processo, diferente das ovíparas, nas quais os ovos são nutridos por reservas nutricionais (vitelo) presentes no ovo (Ereskovsky, 2010). Nas vivíparas, após o período de maturação do embrião, este se desenvolve em uma larva a qual é liberada no meio externo através de um sistema de canais inalantes e exalantes, chamado de sistema aquífero, que dentre outras funcionalidades, atua também como meio de liberação deste produto da reprodução sexuada, ou por uma ruptura na parede do corpo do

genitor. A larva, por sua vez, assenta no substrato mais adequado, se desenvolvendo até atingir a forma adulta de sua espécie (Brusca et al., 2016).

Além da reprodução sexuada, as esponjas também são capazes de realizar a reprodução assexuada por meio de brotamento, gemulação, mais comum em espécies de água doce ou fragmentação (Maldonado & Riesgo, 2008).

Como componentes importantes das comunidades bentônicas, nas quais são as maiores competidoras espaciais por substrato (Bell & Smith, 2004), e portanto, organizadoras dessas comunidades (Lanna et al., 2018), as esponjas transferem nutrientes da coluna d'água para o bentos, participam do ciclo de carbono e sílica, além de liberar partículas orgânicas de carbono no meio, servindo como fonte de alimento para microrganismos (Becerro, 2008; Da Hora et al., 2018; Lanna et al., 2018). Elas também servem de abrigo para outros animais, como por exemplo procariotos, camarões, poliquetas, hidrozoários e peixes (Cajado & Lanna, 2021; Van Soest et al., 2012), são fontes de compostos bioativos de importância econômica, que com suas diversas estruturas químicas, podem ser utilizadas para tratamentos de câncer, obesidade, diabetes entre outras comorbidades (Pangestuti, 2017).

Dividido em 4 classes monofiléticas (Homoscleromorpha, Calcarea, Hexactinellida e Demospongiae), Porifera é um grupo monofilético (Ereskovsky, 2010), o mais antigo entre os metazoários vivos, e seu sucesso na sobrevivência está associado à aparente adaptabilidade às mudanças drásticas no ambiente e na biota competitiva (Van Soest et al., 2012). Segundo Hooper & Van Soest (2002), é um grupo que está entre os filos mais diversos e de maior

sucesso entre os 28 filos de invertebrados aquáticos, tanto em termos de número de espécies como de variações de caracteres morfológicos.

Das quatro classes, a mais representativa é a classe Demospongiae (Brusca et al., 2016), com cerca de 7.000 espécies descritas (Van Soest et al., 2012), a maioria vivendo no ambiente marinho. Esta representatividade é reflexo da diversidade morfológica e estrutural, das capacidades reprodutivas e das adaptações fisiológicas do grupo (Asa et al., 2000). A classe Demospongiae é caracterizada por seu esqueleto composto por fibras de esponjina ou por associação das fibras de esponjina com espículas de sílica, elementos que compõem o esqueleto mineral nas esponjas (Ereskovsky, 2010). Por sua grande representatividade, espécies de Demospongiae são facilmente encontradas no ambiente marinho, e dentre elas, podemos destacar *Cladocroce caelum* Santos, Silva, Alliz and Pinheiro, 2014 (Haplosclerida). Essa espécie foi a primeira do gênero *Cladocroce* a ser encontrada no Atlântico Sul, no qual o holótipo foi coletado na região nordeste do Brasil (Santos et al., 2014), e já foi encontrada no Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Alagoas, Pernambuco, Bahia e Rio de Janeiro (Silva, 2015). É comumente encontrada em regiões de entremarés e infralitoral (Da Hora et al., 2018).

Apesar de ela ter sido recentemente descrita, já há um pequeno esforço para compreender diferentes aspectos da biologia de *C. caelum* (Cajado, B, 2022; Da Hora, 2016; Da Hora et al., 2018; Lanna et al., 2018). Em relação aos aspectos reprodutivos, a espécie, até então, é gonocórica, ou seja, sexos masculino e feminino em indivíduos distintos, e vivípara, em que todo o desenvolvimento embrionário ocorre dentro do corpo parental (Da Hora, 2016). De acordo com Lanna e colaboradores (2018), ela se reproduz de forma contínua

ao longo do ano. É importante frisar que, pelo fato de até o momento a espécie ser classificada como gonocórica, não se pode descartar a possibilidade de a mesma ser hermafrodita alternada, ou seja, o mesmo indivíduo apresentar gametas feminino e masculino, porém em momentos distintos entre si (Brusca et al., 2016; Lanna et al., 2018). Além disso, essa espécie serviu como modelo para estudar a regionalização do corpo em Porifera na dissertação de Mestrado de Bruno Cajado (Cajado, 2022). Essa espécie apresenta diferenças no crescimento, na composição celular e no padrão de expressão gênica entre a parte mais antiga (região proximal) e as partes mais novas (região distal). Interessante notar que o transcriptoma da espécie apresenta todos os genes relacionados ao desenvolvimento e das células-tronco observadas em outras esponjas e na maioria dos metazoários. Desta forma, esta espécie parece uma boa candidata para ser utilizada em investigações que buscam entender como a reprodução é afetada por mudanças de larga escala, como o ENSO.

Como uma extensão do estudo feito por Lanna e colaboradores (2018), no qual além de *C. caelum*, foram estudadas outras quatro espécies de Demospongiae (*Desmapsamma anchorata* Carter, 1882; *Tedania ignis* Duchassaing and Michelotti, 1864; *Dysidea janiae* Duchassaing & Michelotti, 1864 e *Aplysina solangeae* Pinheiro, Hajdu and Custódio, 2007), as quais foram coletadas entre março/2013 a julho/2015, neste trabalho temos como objetivo entender a reprodução da espécie em meio ao evento climático El Niño que ocorreu durante os anos de 2015 e 2016, comparando com os resultados obtidos por Lanna e colaboradores (2018), os quais estudaram os mesmos aspectos de *C. caelum*, levando em consideração também outras variáveis ambientais como marés baixas, concentração de clorofila-a e pluviosidade.

Entender como as mudanças ambientais afetam na reprodução desses organismos, nos permite prever como as populações poderão se comportar em cenários similares futuramente, visto que o ambiente está passando por muitas mudanças graças ao aquecimento global.

Material e Métodos

Área de estudo e coleta

Para realizar o presente trabalho foi feita uma amostragem de fragmentos de tecido de 10 indivíduos de esponjas da espécie *Cladocroce caelum*. Tais coletas foram feitas na região do infralitoral da Baía de Todos os Santos – BTS, mais especificamente na Praia do Porto da Barra (Salvador, Bahia, Brasil). A BTS é a segunda maior baía do Brasil e está localizada entre a latitude de 12°50' S e a longitude de 38°38' W. A região é classificada como pertencente ao clima tropical atlântico (de acordo com a classificação de Köppen-Geiger), e apresenta estações chuvosas e secas bem marcadas ao longo do ano, sendo o período entre os meses de Abril e Agosto, chuvoso; e o período entre Setembro e Março, seco (Lanna et al., 2018).

As esponjas foram coletadas de forma aleatórias mensalmente, no período entre outubro/2015 a março/2017. As amostras foram obtidas através de mergulho livre em apneia utilizando ferramentas como snorkel, facas e tesouras. Todos os fragmentos coletados foram armazenados em tubos falcon e, ainda em campo, fixados em solução salina de formalina 4% por 24 h.

Processamento das amostras

No laboratório, as amostras foram enxaguadas com água do mar filtrada para eliminar a solução fixadora e depois tiveram a remoção manual de grãos de areia remanescentes utilizando lupa e pinça, e, então, conservadas em álcool 70%. Para preparar os fragmentos para as etapas posteriores (histologia),

realizamos a dessilicificação (remoção das espículas de sílica), na qual as amostras ficaram imersas em solução de ácido fluorídrico a 5% ao longo de 12 h. Após este período, cada fragmento foi lavado com água destilada pelo menos 10 vezes para total remoção do ácido fluorídrico.

Uma vez removido o ácido, as amostras passaram para banhos de uma série alcóolica para desidratação que se iniciou na concentração de 50% por 15 minutos, e posteriormente, seguiram para as concentrações de 70, 80, 90 e 100% por 30 minutos cada. Em seguida, foram clarificadas em dois banhos de xilol por 30 minutos cada um, e ao final desse tempo, passaram para o primeiro e segundo banho de parafina na estufa a cerca de 60 °C por 30 minutos cada um. Por fim, foi feito o emblocamento das amostras em blocos histológicos identificados pelo indivíduo, mês e ano de coleta.

Os cortes histológicos foram feitos utilizando micrótomo rotativo para obter secções seriadas com espessura de 5 µm, e então colocados em banho-maria para distensão do tecido e posterior montagem das lâminas histológicas, as quais foram produzidas duas para cada indivíduo de cada mês coletado. Estas foram aquecidas na estufa a cerca de 60 °C por 30 a 40 minutos para remoção do excesso de parafina e, assim, iniciar o processo da coloração, que foi direcionado pelo protocolo padrão de hematoxilina de Harris e eosina. Ao final deste processo, as lâminas histológicas foram montadas com Entellan e lamínulas de vidro.

Todo o procedimento da histologia foi baseado na metodologia utilizada por Lanna et al. (2018).

Obtenção dos dados biológicos

As lâminas histológicas foram analisadas em microscópio de luz para reconhecer e verificar se elementos reprodutivos estavam presentes, sendo eles gametas femininos (ovócitos) e masculino (cistos espermáticos), embriões e larvas. Os indivíduos engajados na reprodução apresentavam pelo menos um elemento reprodutivo em suas lâminas histológicas. Após esta primeira análise, utilizamos uma câmera CCD montada em microscópio composto para, de forma aleatória, tirar 5 fotos de cada indivíduo com aumento de 20x, com a maior distância possível entre os cortes na lâmina, e posterior quantificação dos elementos, se presentes, utilizando o programa ImageJ (<http://rsb.info.nih.gov/ij/index.html>). A densidade dos elementos reprodutivos (cistos espermáticos, ovócitos e embriões) foi calculada pela área da foto (elementos reprodutivos.mm⁻²). Além disso, calculamos a fecundidade de cada indivíduo somando a densidade de ovócitos e de embriões (Cajado & Lanna, 2021). Após calcular a média de cada indivíduo, a média mensal para cada elemento reprodutivo foi estabelecida e utilizada nas análises estatísticas.

Coleta dos dados ambientais

Para analisar o efeito de variáveis ambientais na reprodução de *C. caelum*, foram coletados, no total, quatro diferentes fatores ambientais (Lanna et al. 2018), sendo eles temperatura da superfície da água do mar (te), pluviosidade (pl), concentração de clorofila-a (cl) e marés baixas (ma). A temperatura da superfície da água do mar será referenciada apenas como “temperatura” daqui para frente.

Os dados para cada variável foram coletados com três meses a mais (julho a setembro/2015) em relação aos meses de amostras coletadas, para

avaliar se as variáveis ocorrentes em cada um desses meses influenciaram na reprodução das esponjas no período mais avançado (o período da coleta), o que chamamos de “lag”. Tais meses serão referenciados, a partir de agora como lag, e serão representados pelo número corresponde ao mês relacionado. Por exemplo, a temperatura do mesmo mês da coleta será referenciada como “te0”, a temperatura com um lag de um mês, “te1”, com lag de dois meses, “te2”, e com lag de três meses (“te3”). Testamos este lag porque as esponjas podem levar um tempo para responder às mudanças ambientais que ocorrem ao longo do ano, como foi visto em análises feitas em estudos anteriores (Cajado & Lanna, 2021; Calazans & Lanna, 2019; Lanna et al., 2018; 2021). Também foram coletados os dados do período completo das coletas dos fragmentos de tecido, ou seja, de outubro/2015 a março/2017.

Os dados de temperatura foram coletados a partir de um datalogger conhecido como iButton Termochron, instalado em uma marina localizada a 500 m da região de coleta, e realizava o registro em °C a cada 60 minutos. Os dados de pluviosidade foram coletados da plataforma do Centro Brasileiro de Previsão do Tempo e Estudos Climáticos, e medidos como um acumulado em mm por mês ($\text{mm}\cdot\text{month}^{-1}$) (<http://bancodedados.cptec.inpe.br/>).

A concentração de clorofila-a, medida em $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$, foi obtida a partir de dados espaciais do site “OceanColor” (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/browse.pl>) diariamente, e as imagens obtidas foram analisadas utilizando o software SeaDAS (<http://seadas.gsfc.nasa.gov/>) para mensurar a concentração de clorofila-a em um pixel da imagem (área de $1,1 \text{ km}^2$) no qual a praia do Porto da Barra, na Baía de Todos os Santos, estava presente.

E por fim, os dados para a maré baixa, medidos em metros, foram coletados do Banco Nacional de Dados Oceanográficos (<http://www.mar.mil.br/dhn/chm/box-previsao-mare/tabuas>). Para calcular a média mensal dessa variável, selecionamos os valores de maré baixa diários a partir da tábua de marés. Com exceção da pluviosidade, calculamos a média mensal para todos os valores obtidos em cada um dos fatores ambientais.

Análises estatísticas

Inicialmente, os dados gerados a partir da análise e quantificação de elementos reprodutivos nas lâminas histológicas, bem como os dados dos fatores ambientais, foram testados para normalidade e homocedasticidade antes de iniciar as análises estatísticas.

Para testar se os dados das variáveis ambientais e se a densidade de elementos reprodutivos dos espécimes seria diferente entre as estações seca (setembro a fevereiro) e chuvosa (março a agosto), realizamos o teste de variância hierárquica (“nested ANOVA”) com os meses hierarquicamente abaixo das estações seca e chuvosa.

Utilizamos Modelos Lineares Generalizados (GLM, em inglês) para fazer o ajuste dos dados com o objetivo de investigar os possíveis efeitos das variáveis ambientais sobre a porcentagem de indivíduos em reprodução e a densidade de elementos reprodutivos dos espécimes. Como alguns dados não apresentaram distribuição normal, que é a probabilidade da distribuição ser simétrica em relação à média, mostrando que dados próximos à média têm ocorrência mais frequente do que dados distantes da média, os dados da porcentagem de espécimes engajados na reprodução, da densidade de elementos reprodutivos

e das quatro variáveis ambientais (e suas variações de lag) foram transformados em escala antes das análises utilizando a função “scale” no R (R Development Core Team, 2023).

Usando a biblioteca “MuMIn” no R (Bartón, 2023), diferentes modelos foram desenvolvidos a partir do modelo global, que abrange a porcentagem de espécimes engajados na reprodução ou a densidade de cada elemento reprodutivo em relação às variáveis ambientais a seguir:

Densidade de elemento reprodutivo (ou porcentagem):

$$\begin{aligned} &= te_0 + pl_0 + cl_0 + ma_0 + te_1 + pl_1 + cl_1 \\ &\quad + ma_1 + te_2 + pl_2 + cl_2 + ma_2 + te_3 \\ &\quad \quad + pl_3 + cl_3 + ma_3 \end{aligned}$$

em que te—temperatura, pl—pluviosidade, cl—clorofila-a, e ma—maré. Os números ao final de cada variável correspondem ao “lag” de 0, 1, 2 ou 3 meses em relação a densidade/porcentagem para cada mês.

Utilizamos os diferentes modelos para calcular o modelo médio, baseado nos valores do critério de informação de Akaike com correção para amostra finitas (AICc) menor que 2. Além do AICc, evidências a favor de modelos diferentes foram baseadas no peso das variáveis “AICc weights” (w). (Burnham & Anderson, 2002). Depois, calculamos os coeficientes médios e 95% de intervalo de confiança para cada variável explanatória; evidências mais fortes a favor de uma variável ambiental foram identificadas a partir dos intervalos de confiança que não se sobrepunham a zero e pela importância relativa da variável (RVI) (Burnham & Anderson, 2002; Anderson, 2008; Darling et al., 2017; Lanna et al.,

2017). Todas as análises foram feitas no ambiente do R (R Development Core Team, 2023).

A comparação das densidades dos elementos reprodutivos e da fecundidade nos dois anos anteriores ao ENSO (pre Y1 e pre Y2, junho/2013 a maio/2014 e junho/2014 a maio/2015, respectivamente), no ano em que ocorreu o ENSO (el niño, entre junho/2015 e maio/2016) e no ano após o ENSO (post, entre junho/2016 e março/2017) foi realizada usando os dados produzidos aqui (el niño e post) e dados obtidos anteriormente (Lanna et al., 2018). Para checar essa diferença, foram feitas análises de variância (ANOVA) comparando os quatro diferentes anos e levando em consideração os meses dos anos como réplicas para cada um dos elementos reprodutivos e para a fecundidade.

Resultados

A população de *Cladocroce caelum* investigada no período estudado (outubro/2015 a março/2017) se reproduziu de forma contínua, ou seja, em todos os meses deste período houve a ocorrência de pelo menos um elemento reprodutivo (cistos espermáticos, ovócitos e embriões) em pelo menos um indivíduo por mês. O mês de dezembro/2015 foi o mês que apresentou maior percentual de indivíduos se reproduzindo, enquanto abril/2016, teve o menor percentual (Figura 1). Dentre os 169 indivíduos analisados, apenas 9 indivíduos (5,32%) não apresentaram qualquer elemento reprodutivo.

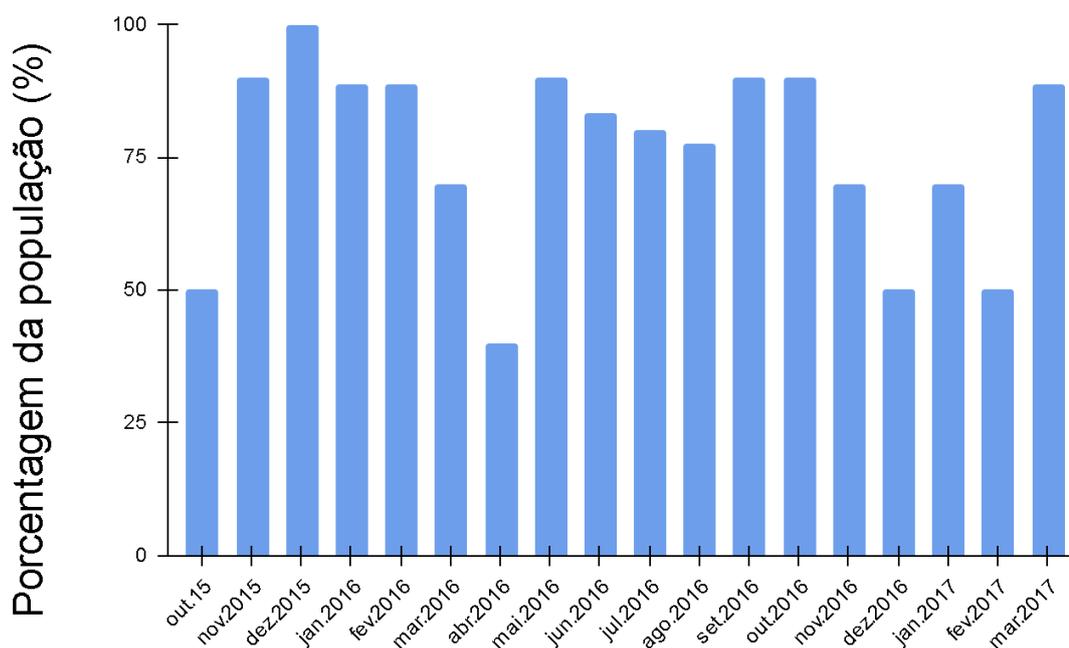


Figura 1. Porcentagem de indivíduos se reproduzindo durante o período estudado da população de *C. caelum* da praia do Porto da Barra, Salvador, Bahia.

Variáveis ambientais

Temperatura, pluviosidade, clorofila-a e marés baixas foram as variáveis ambientais analisadas neste estudo, as quais serviram de base para a criação de modelos afim de entender qual ou quais deles mais explicaria o comportamento reprodutivo de *C. caelum* ao longo do período estudado, considerando que este compreende ambas as estações seca e chuvosa. A estação seca abrange os meses de setembro a fevereiro, e a estação chuvosa, os meses de março a agosto.

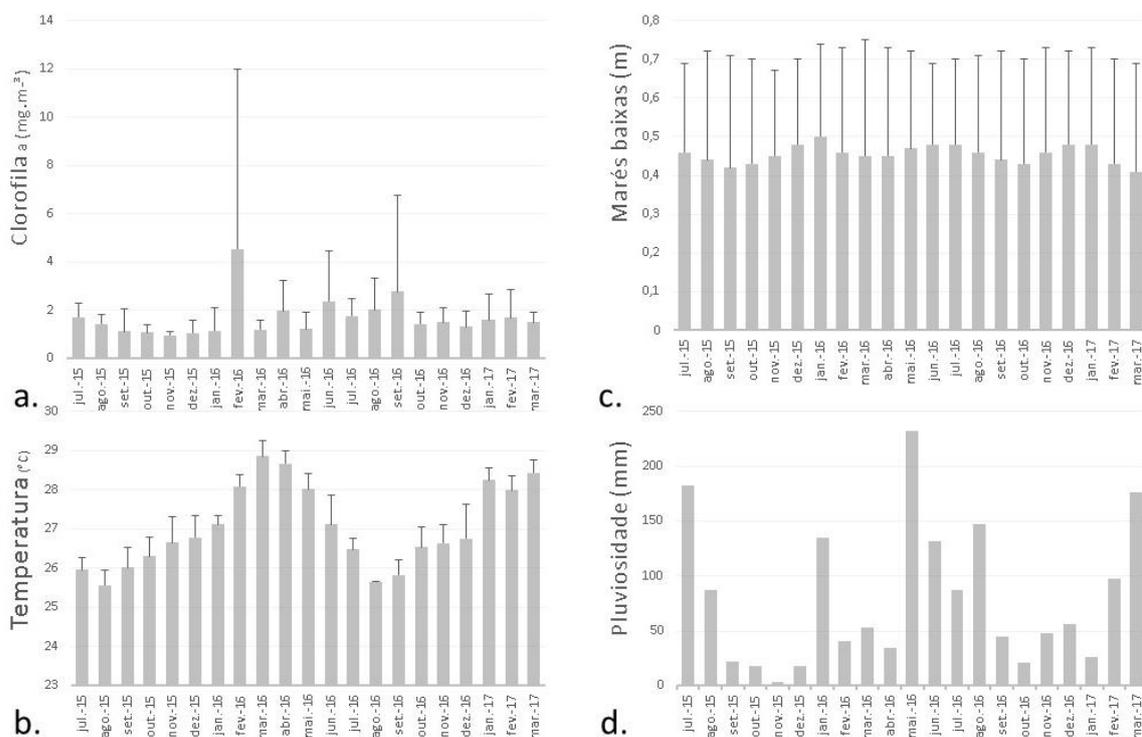


Figura 2. Dinâmica das variáveis ambientais em Salvador, Bahia, durante o período analisado (julho/2015 a março/2017) usadas para fazer os modelos da reprodução de *C. caelum*: **a** clorofila-a; **b** temperatura, **c** marés baixas e **d** pluviosidade. As barras denotam as médias mensais e os traços o desvio-padrão, exceto para a pluviosidade que mostra o acumulado mensal.

Clorofila-a

A maior concentração de clorofila-a ocorreu durante a estação seca no mês de fevereiro/2016 com uma média mensal de 4,54 mg.m⁻³, e atingiu o segundo maior pico em setembro/2016, com uma média mensal de 2,78 mg.m⁻³, também no período da estação seca do ano. Houve pouca variação na concentração desta variável ambiental ao longo dos meses, apresentando uma média de 1,51 mg.m⁻³ e um desvio padrão de 1,64 (Figura 2a).

Temperatura da superfície da água do mar

No período analisado neste estudo, a temperatura em Salvador, Bahia, apresentou pouca variação, com uma mínima de aproximadamente 25,7 °C em agosto/2016 e uma máxima de aproximadamente 28,9 °C em março/2016. A média da variação deste período de julho/2015 a março/2017 foi de 26,8 °C e o desvio padrão de 0,17 °C (Figura 2b).

Marés baixas

Dentre as quatro variáveis ambientais analisadas, as marés baixas foram o fator ambiental que teve menor variação ao longo dos meses. O menor registro para esta variável ocorreu em março/2017, com uma média mensal de 0,41 m, e o maior registro, com uma média de 0,48 m ocorreu nos meses de dezembro/2015, junho, julho e dezembro/2016 e janeiro/2017 (Figura 2c). A média de todo o período foi de 0,46 m e um desvio padrão de 0,03 m.

Pluviosidade

Como esperado, o período que teve valor mais baixo de pluviosidade, ocorreu durante a estação da seca, no mês de novembro/2015, atingindo uma média de 3,4 mm. O valor mais alto, ocorreu durante a estação chuvosa no mês de maio/2016 atingindo uma média de 231,8 mm. O valor médio para o período total de estudo foi de 53,2 mm (Figura 2d).

Elementos Reprodutivos

Cistos espermáticos

A ocorrência de cistos espermáticos (Figura 3a), local em que os gametas masculinos (espermatozoides) são formados na espécie, foi observado em 26 espécimes distribuídos em 12 meses, entre novembro/2015 a junho/2016, setembro e novembro/2016 e entre janeiro e março/2017 (Figura 4a), representando 15,4% da população amostrada. Dessa forma, este elemento foi observado tanto na estação seca como na chuvosa. Não houve diferença significativa entre as estações do ano (seca x chuvosa) para a densidade deste elemento reprodutivo, porém, entre os meses, foi observada diferença significativa ($p < 0,001$) (Tabela 1).

A produção de cistos espermáticos atingiu um pico na densidade em janeiro/2016 (1.54 cistos espermáticos/mm²) (Figura 5a) e uma média de 0,41 e desvio padrão de 0,6 cistos para este mês. A menor densidade encontrada foi de 0,075 cistos/mm², em dezembro/2015, fevereiro e setembro/2016 cada, com uma média de 0,02 cistos e um desvio padrão de 0,07 cistos para cada mês. Não houve ocorrência deste elemento reprodutivo para os meses de outubro e novembro/2015 e em julho, agosto, outubro e dezembro/2016 (Figura 5a). A

média do período total para este elemento reprodutivo foi de 0,03 cistos e um desvio padrão de 0,1 cistos.

Tabela 1. Resultado da análise da variância (anova) hierárquica comparando a densidade dos elementos reprodutivos dos espécimes estudados de *C. caelum* entre as estações (chuvosa x seca) com os meses estando no segundo nível hierárquico (dentro de estações). *DF*– graus de liberdade na análise. (* $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$).

	<u>Estação</u>			<u>Mês</u>		
	<i>Df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>Df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Cistos esp.	1	0.390	0.533483	16	2.796	0.000563***
Ovócitos	1	4.988	0.02698 *	16	2.243	0.00604 **
Embriões	1	1.983	0.1611	16	1.974	0.0181 *

Em relação aos modelos encontrados, nenhum deles pode ser considerado para melhor explicar a dinâmica deste elemento reprodutivo, pois dentre os melhores modelos, havia um modelo nulo o qual não apresenta nenhuma variável ambiental, e mesmo assim, explicaria tanto quanto os outros modelos (Tabela 2). Apesar disso, a produção dos cistos espermáticos apresentou relação com a maré do mês (t_{i0}), sendo esta relação positiva sobre a produção de cistos espermáticos (Figura 6a). Todas as outras variáveis não pareceram exercer efeito neste elemento reprodutivo (Figura 6a). O ENSO pareceu não influenciar na produção deste elemento reprodutivo, não havendo diferença entre os anos analisados: antes (junho/2014 a maio/2015), durante

(junho/2015 a maio/2016) e após (junho/2016 a março/2017) o ENSO ($p>0,05$) (Figura 7a).

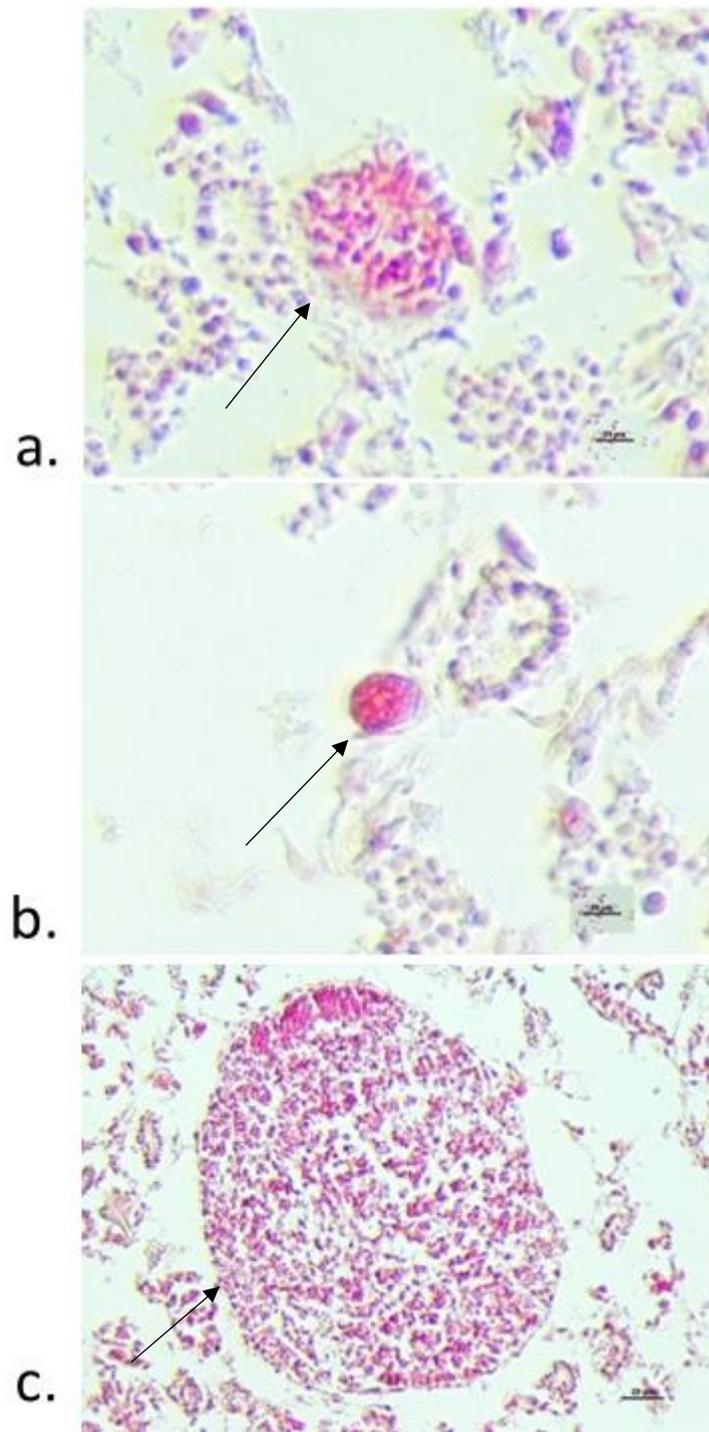


Figura 3. Elementos reprodutivos de *C. caelum* no coanossoma da esponja: **a.** cisto espermático em amadurecimento; **b.** ovócito em amadurecimento; **c.** embrião em desenvolvimento. Todas as fotografias foram tomadas no aumento

de 40x.

Tabela 2. Melhores modelos calculados a partir do modelo global (GLM) contendo todos os fatores ambientais e seus diferentes lags para os diferentes elementos reprodutivos de *Cladocroce caelum* em Salvador (BA). Legenda: df – número de parâmetros estimados em um modelo aproximado +1, logLik – log likelihood, AICc – Akaike Information Criterion para amostras finitas; delta – mudança relativa no AICc, weight – peso do AIC; cl– chlorofila-a; pl – pluviosidade; te – temperatura; ti – marés baixas. Os números ao lado dos fatores ambientais indicam o lag de 0, 1, 2 ou 3 meses).

Modelos	df	logLik	AICc	delta	weight
Cistos espermáticos					
cl0+pl2+ti0+ti2	6	1.79	16.05	0.00	0.16
pl0+te0+te2+ti0	6	1.77	16.09	0.03	0.16
cl0+pl2+ti1	5	-0.73	16.46	0.40	0.13
ti0	3	-4.41	16.54	0.48	0.13
te0+ti0	4	-3.17	17.42	1.36	0.08
pl0+te3+ti0	5	-1.23	17.47	1.41	0.08
(Null)	2	-6.51	17.83	1.77	0.07
cl0+ti1	4	-3.40	17.87	1.81	0.07
pl2+ti0	4	-3.45	17.97	1.91	0.06
pl0+ti0	4	-3.46	18.00	1.95	0.06
Ovócitos					
pl3+te0	4	-20.91	52.90	0.00	0.19
te0	3	-22.87	53.45	0.56	0.14
pl3+te0+te3	5	-19.34	53.68	0.78	0.13
pl3+te0+te2	5	-19.52	54.03	1.13	0.11
te1+te3	4	-21.58	54.24	1.35	0.10
te1+te2	4	-21.63	54.33	1.43	0.09
te0+te3	4	-21.65	54.38	1.48	0.09
te0+te2	4	-21.79	54.66	1.76	0.08
(Null)	2	-25.03	54.85	1.95	0.07
Embriões					
cl0+pl0+pl2+te3	6	-8.94	37.52	0.00	0.65
cl1+cl3+pl2+te3+ti2	7	-6.77	38.74	1.22	0.35
Fecundidade					
pl3+te0	4	-21.19	53.47	0.00	0.15

te0	3	-23.09	53.90	0.43	0.12
pl3+te0+te2	5	-19.51	54.03	0.56	0.11
pl3+te0+te3	5	-19.57	54.15	0.68	0.11
te1+te2	4	-21.66	54.39	0.92	0.09
te0+te2	4	-21.79	54.65	1.18	0.08
te0+te3	4	-21.82	54.73	1.26	0.08
(Null)	2	-25.03	54.85	1.39	0.07
te1+te3	4	-21.90	54.88	1.41	0.07
te0+ti0	4	-22.06	55.20	1.74	0.06
ti0	3	-23.86	55.44	1.98	0.05

Ovócitos

Os gametas femininos (ovócitos) foram os elementos reprodutivos de *C. caelum* mais abundantes durante este estudo com 71,6% de ocorrência na população amostrada (169 indivíduos), sendo observado na maior parte da população ao longo de todo o período estudado (Figura 4b).

A densidade de ovócitos atingiu o pico em julho/2016 (a estação seca) com aproximadamente 2,85 ovócitos/mm² (Figura 5b), apresentando uma média de 0,76 e um desvio padrão de 0,8 ovócitos/mm². Houve diferença significativa das estações de seca e chuva ($p < 0,05$) e entre os meses para a produção de ovócitos, ainda mais significativo ($p < 0,01$) (Tabela 2). Em fevereiro/2017 foi observada o menor percentual deste elemento reprodutivo (Figura 4b) e também a menor densidade de 0,37 ovócitos/mm², e apresentando uma média de 0,1 ovócitos e um desvio padrão de 0,15 (Figura 5b).

Em relação aos fatores ambientais, assim como foi observado para os cistos espermáticos, não houve modelo algum que pudesse explicar a dinâmica desse elemento reprodutivo, pois foi encontrado um modelo nulo entre os principais modelos indicando que as variáveis que explicariam a dinâmica dos ovócitos podem não ser informativas (Tabela 2). Apesar de ter sido encontrado

modelo nulo, a temperatura do mês (te0) foi a variável que pareceu exercer efeito sobre a produção de ovócitos negativamente (Figura 6b).

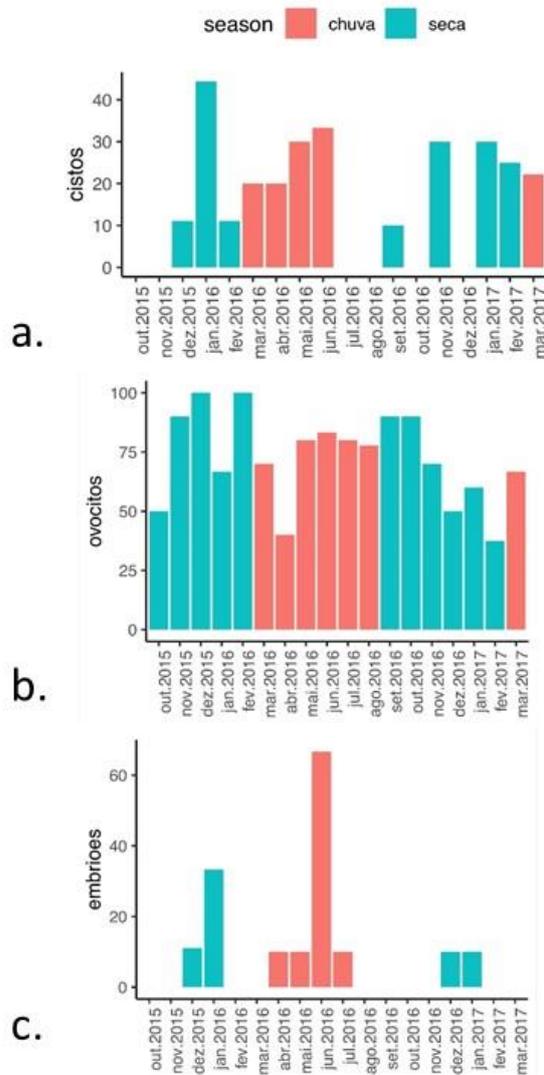


Figura 4. Variação temporal da porcentagem de espécimes engajados na reprodução (machos e fêmeas) de *C. caelum* em Salvador, Brasil, durante o período estudado: **a.** cistos espermáticos; **b.** ovócitos; **c.** embriões.

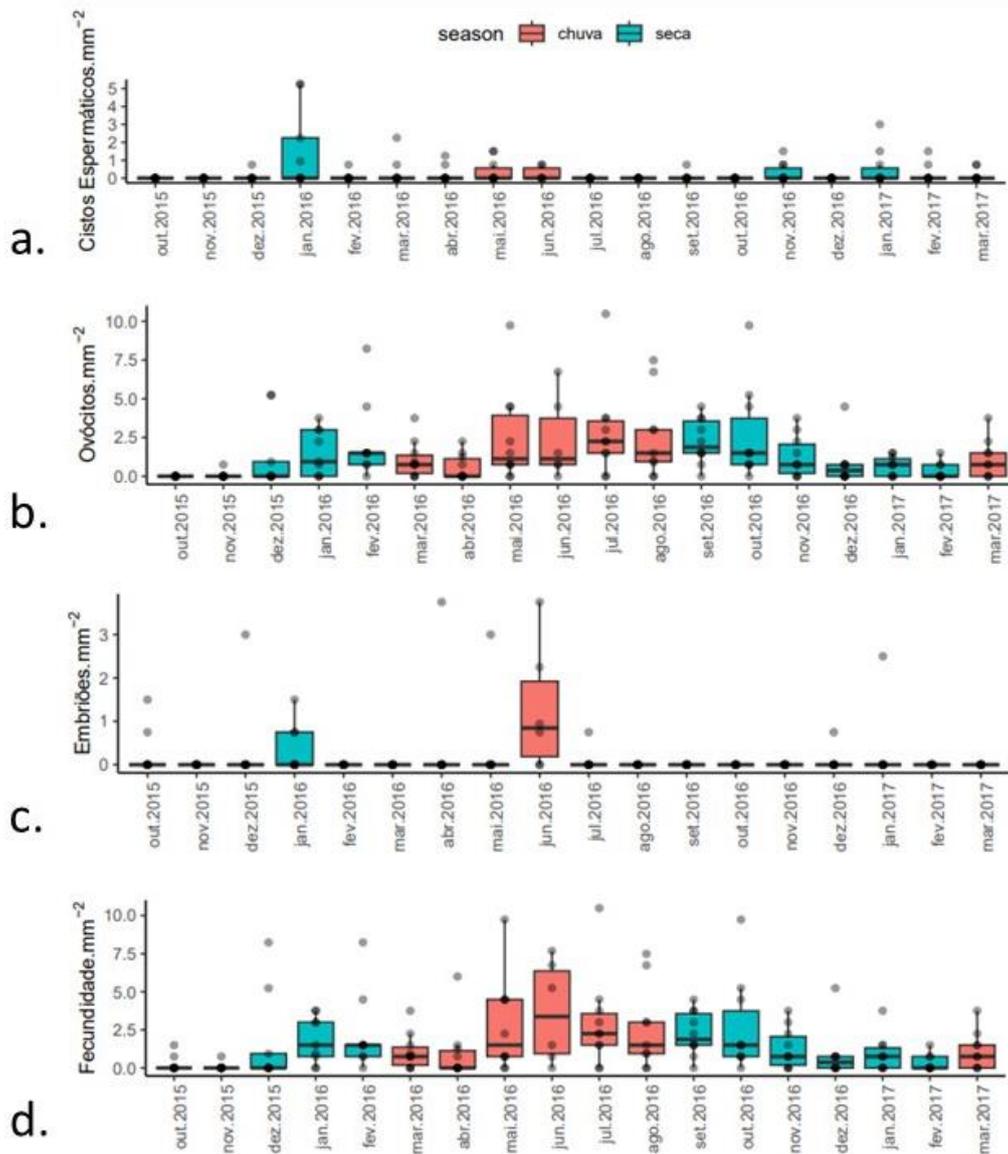


Figura 5. Dinâmica da reprodução dos espécimes de *C. caelum* na Praia do Porto da Barra (Salvador, Bahia, Brasil). Boxplot mostrando a variação mensal da densidade de cada elemento reprodutivo (mm^{-2}) entre outubro/2015 e março/2017: **a.** cistos espermáticos; **b.** ovócitos, **c.** embriões e **d.** fecundidade.

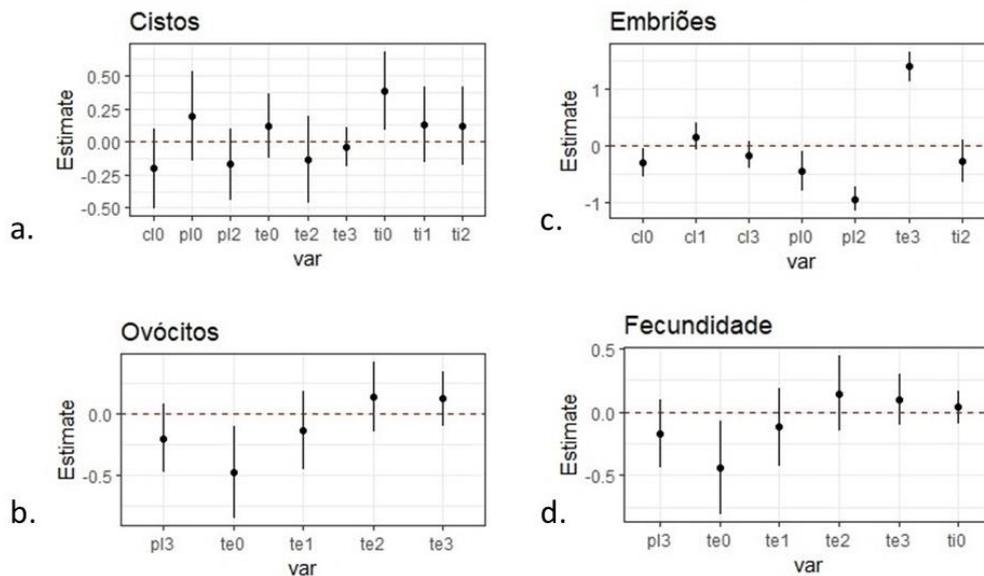


Figura 6. Coeficientes médios de variáveis obtidos da média dos melhores modelos (pontos) com os intervalos de confiança 95% (linha), para a densidade de **a.** cistos, **b.** ovócitos, **c.** embriões e **d.** fecundidade. Coeficientes positivos indicam que o efeito da variável ambiental analisada sobre o elemento reprodutivo é positivo, e coeficientes negativos indicam que esta relação é resultado de um efeito negativo. Quando o intervalo de confiança ultrapassa o zero (linha pontilhada) o efeito do fator ambiental é negligenciável.

Embriões

O elemento reprodutivo que teve menor ocorrência na população de *C. caelum* estudada foi embrião (Figura 3c): apenas 7,7% dos indivíduos apresentaram este elemento em seus coanossomas (13 indivíduos). A produção ocorreu entre dezembro/2015 e janeiro/2016, abril e julho/2016 e, por fim, em dezembro/2016 e janeiro/2017, nos demais meses não foi observada indivíduos com embriões (Figura 4c).

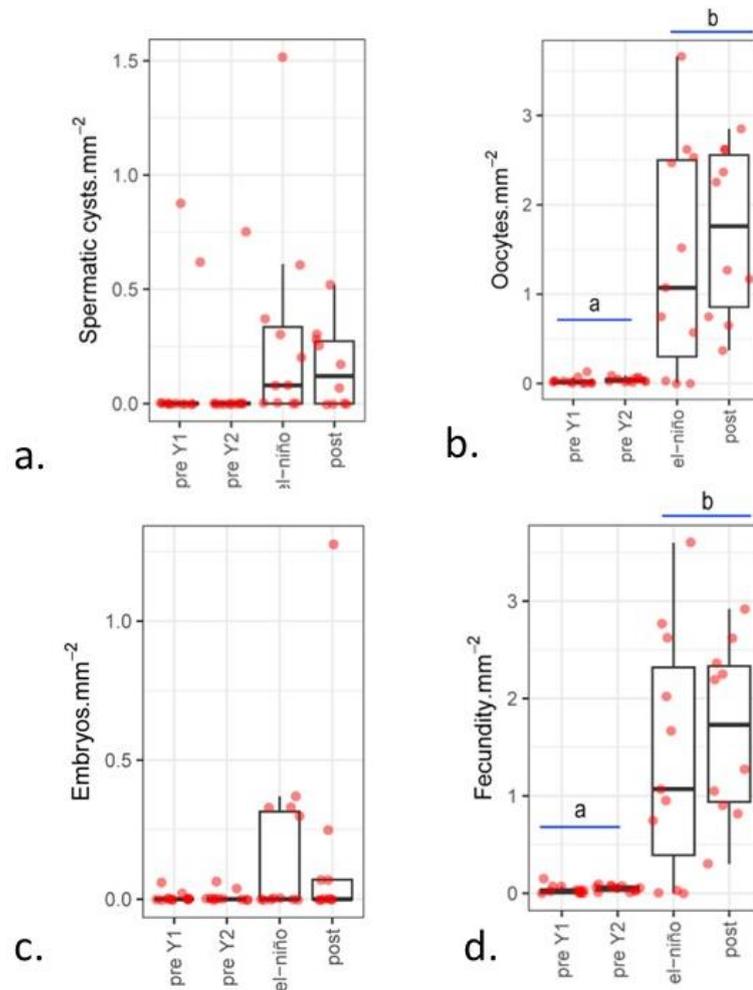


Figura 7. Comparação da produção de elementos reprodutivos e a fecundidade no período anterior ao ENSO (pre Y1 e pre Y2), durante o ENSO (el niño) e após o ENSO (post). “**Pre Y1**” compreende os meses entre junho/2013 e maio/2014; “**pre Y2**” compreende os meses entre junho/2014 a maio/2015; e “**el niño**” compreende os meses entre junho/2015 a maio/2016 e “**post**” compreende os meses entre junho/2016 a março/2017. As linhas azuis a e b indicam diferença significativa entre os anos. Não foram obtidos dados para os meses agosto e setembro do período do ENSO. **a.** cistos espermáticos; **b.** ovócitos; **c.** embriões; **d.** fecundidade.

Observamos que o pico de produção de embriões ocorreu em junho/2016 atingindo 1,27 embriões/ mm^2 (Figura 5c), e que a menor densidade em julho e

dezembro/2016 com 0,07 embriões/mm². No entanto, apesar de haver diferença significativa entre os meses, não houve diferença entre as estações (Tabela 1).

A produção de embriões sofreu influência tanto positiva como negativa das variáveis ambientais. Em relação aos modelos criados, este elemento reprodutivo foi o único que não apresentou modelo nulo. Encontramos dois modelos que melhor explicam a dinâmica dos embriões no período estudado. No primeiro modelo, a clorofila-a do mês (cl0), a pluviosidade do mês (pl0), a pluviosidade com lag de dois meses (pl2) e a temperatura com lag de três meses (te3) foram os fatores presentes. No segundo modelo encontramos a clorofila-a com lag de um mês (cl1), clorofila-a com lag de três meses (cl3), pluviosidade com lag de dois meses (pl2), a temperatura com lag de três meses (te3) e as marés baixas com lag de dois meses (ti2) (Tabela 2).

A temperatura com lag de três meses (te3) teve uma influência positiva sobre a produção deste elemento reprodutivo, enquanto que a clorofila-a do mês (cl0), a pluviosidade do mês e com lag de dois meses (pl0 e pl2, respectivamente) tiveram influência negativa sobre a produção de embriões (Figura 6c).

Fecundidade

A fecundidade, neste estudo, leva em consideração as médias mensais dos ovócitos e dos embriões, sendo que dentre esses dois elementos reprodutivos, o que mais contribui para a fecundidade foram os ovócitos, visto que foi o elemento reprodutivo feminino mais abundante na população. O mês em que observamos maior fecundidade foi em junho/2016 e a menor fecundidade ocorreu em fevereiro/2017 (Figura 5d).

Encontramos 10 modelos que explicariam a dinâmica da fecundidade. Contudo, também encontramos um modelo nulo, portanto, nenhum fator

ambiental pode ser considerado muito informativo para explicar a dinâmica da fecundidade para o período estudado (Tabela 2). Apesar de nenhum dos modelos encontrados poder explicar a dinâmica da fecundidade, esta parece sofrer influência negativa da temperatura do mês (t_{e0}), e todas as outras variáveis ambientais tiveram efeitos negligenciáveis sobre a fecundidade (Figura 6d).

O ENSO parece ter impactado significativamente na fecundidade dessas esponjas, tanto durante este evento de junho/2015 a maio/2016, como após, de junho/2016 a março/2017 ($p < 0,001$) (Figura 7d).

El Niño

A produção dos ovócitos e também a fecundidade parecem terem sofrido grande influência do período em que o ENSO estava em curso (junho/2015 a maio/2016) e no período posterior ao ENSO (junho/2016 a março/2017), pois foi observada uma diferença significativa entre os anos ($p < 0,001$) (Figura 7b).

Assim como o observado para os cistos espermáticos, não foi encontrada diferença para a produção de embriões entre os anos antecedentes (entre junho/2013 a maio/2014 e entre junho/2015 a maio/2016) e posteriores (junho/2016 a março/2017) ao ENSO ($p > 0.05$) (Figura 7c).

DISCUSSÃO

Aspectos gerais da reprodução

A temperatura da superfície da água do mar é um fator ambiental que, atualmente, entende-se ser aquele que mais influencia na reprodução de

invertebrados marinhos, sendo uma variável que estimula o início da temporada reprodutiva desses animais (Orton, 1920; Olive, 1995; Lanna et al., 2018; Riesgo, 2007; Riesgo & Maldonado, 2008). Segundo a Lei de Orton, considerando tal papel da temperatura sobre a reprodução de invertebrados marinhos, animais que habitam regiões de altas latitudes (regiões temperadas e polares), teriam sua atividade reprodutiva limitada a um determinado período do ano, no qual a temperatura atingiria valores mais altos. Assim, em contrapartida, animais que habitam locais de latitudes mais baixas (região tropical), nos quais a temperatura sofre menos variação ao longo do ano, mantendo-se relativamente alta por todo o período, a atividade reprodutiva ocorreria de forma contínua (Lanna et al., 2018). Ou seja, além da (i) temperatura da superfície da água do mar ser de grande importância para o controle da atividade reprodutiva de animais marinhos, (ii) a distribuição geográfica das espécies deve ser determinada por suas respostas fisiológicas à temperatura, (iii) diversos invertebrados marinhos de diferentes localidades parecem se reproduzir mais ou menos continuamente entre períodos de pouca variação da temperatura do mar e que (iv) esta deve atingir um valor mínimo para que possa estimular a reprodução dos organismos (Olive, 1995). Espécies de esponjas de habitats tropicais como *Paraleucilla magna* (Lanna et al, 2015), *Cinachyrella apion* e *Tethya maza* (Vasconcellos e Lanna, 2022), *Heteropia glomerosa* (Calazans e Lanna, 2019), *Tedania ignis* (Lanna et al., 2018) apresentaram reprodução contínua ao longo do período dos respectivos estudos.

Como era o esperado, o ciclo reprodutivo da população de *C. caelum* da Praia do Porto da Barra (Salvador, Bahia), região de clima tropical, ocorreu continuamente ao longo do período amostrado neste trabalho (outubro/2015 a

março/2017), apresentando elementos reprodutivos em todos os meses. Observamos que os indivíduos analisados eram gonocóricos, uma vez que não identificamos elementos reprodutivos femininos e masculinos no mesmo espécime ao mesmo tempo, e vivíparos, em que o desenvolvimento do embrião acontece no interior do corpo materno. Não podemos afirmar, contudo, que *C. caelum* é gonocórica independentemente da época de coleta, pois a metodologia utilizada não permite tal afirmação. Para isso, seria necessário realizar a coleta dos mesmos indivíduos repetidamente, para então afirmar que a espécie é gonocórica definitivamente e, assim, eliminar a possibilidade de um hermafroditismo alternado (Cajado & Lanna, 2021). Por outro lado, tais achados estão de acordo com os obtidos por Lanna et al. (2018), Da Hora (2016), Da Hora et al. (2018) e Cajado (2022), os quais estudaram os mesmos aspectos de *C. caelum* em seus respectivos estudos, sendo assim, são indicativos de que o encontrado provavelmente está de acordo com a realidade reprodutiva da espécie.

Dentre os indivíduos analisados (n=169 indivíduos), a maioria foi composta por fêmeas, em que 71,6% apresentaram ovócitos (n=121) e 7,7% apresentaram embrião (n=13). Dos demais, 15,4% apresentaram cistos espermáticos (n=26), e apenas em 5,3% não foi identificado qualquer elemento reprodutivo (n=9). Não observamos a presença de larvas na população amostrada, assim como também não ocorreu na mesma população de *C. caelum* estudada em um período anterior por Lanna et al. (2018). Considerando a alta quantidade de ovócitos e a ocorrência de embriões, é improvável que não tenha ocorrido a produção de larva, e que se tenha indivíduos sem apresentar qualquer elemento reprodutivo (9 indivíduos). Neste caso, poderíamos estar diante a três

possíveis cenários: (i) o qual se aplica às duas situações (falta de larva e elementos reprodutivos em poucos indivíduos), durante o processamento dos cortes histológicos, não foi atingido a altura do fragmento que pudesse portar larvas ou outros elementos reprodutivos, (ii) o tempo de maturação da larva até o momento de ser liberada no meio externo seria muito curto, sendo assim, difícil de coletar uma amostra que ainda estivesse portando alguma larva, ou (iii) ocorreu a liberação do embrião antes de se transformar em larva devido ao estresse causado às esponjas no momento da coleta. Assim, a coleta teria ocorrido após a liberação desta no meio externo ou o indivíduo parental não chegou a portar a larva. Situação semelhante ocorreu no estudo feito por Shaffer et al. (2020), no qual, após dois anos de estudo, apenas um indivíduo coletado da espécie *Tethya burtoni* apresentava cisto espermático, ao passo em que foi sugerido que a maturação de espermatozoides ocorria em menos de um mês. Em outro estudo, Whalan et al. (2008), observaram que larvas da espécie *Rhopaloeides odorabile*, comuns na Grande Barreira de Corais na Austrália, tiveram a duração da fase planctônica reduzida quando expostas a altas temperaturas em até duas horas antes de sofrer metamorfose ou morrer, mostrando que há relação entre este elemento reprodutivo e a temperatura.

Apesar da ocorrência de elementos reprodutivos em todos os meses do período amostrado, a densidade destes foi baixa como um todo, bem como a taxa de fecundidade, tendo pouca quantidade de embriões nos fragmentos de tecidos analisados. O mês em que foi observada maior fecundidade foi em junho/2016 e a menor, em fevereiro/2017. Segundo Lanna et al. (2018), isso é esperado, considerando que *C. caelum* apresenta modo reprodutivo vivíparo, que, ao contrário de esponjas ovíparas, tem taxa de fecundidade baixa,

independentemente de estarem em ambientes temperados ou tropicais. Em um estudo, no qual foram separados dois grupos de esponjas, em que um deles ficava sempre submerso e o outro ficava periodicamente exposto, foi observado que os espécimes que estavam constantemente submersos apresentaram baixa fecundidade em comparação com o que era periodicamente exposto (ver Vasconcellos e Lanna, 2022). Isso reforça o resultado para baixa fecundidade de *C. caelum* neste estudo, além do fato de ser vivípara, visto que os espécimes foram coletados na zona infralitoral, a qual permanece sempre submersa, e conseqüentemente, não há exposição do assoalho oceânico e dos organismos nele viventes.

Diferente do achado por Lanna et al. (2018), os quais observaram que a densidade de ovócitos de *C. caelum* foi significativamente diferente apenas entre as estações de chuva e de seca, neste estudo, vimos que não só foi significativamente diferente entre as estações como também foi entre os meses (Tabela 2). A densidade de cistos espermáticos ($p < 0,001$) e embriões ($p < 0,05$) foi significativamente diferente apenas entre os meses. Vasconcellos e Lanna (2022) observaram diferença significativa entre a densidade de ovócitos e as estações para a população de *C. apion* estudada, mas o mesmo não ocorreu para a população de *T. maza*, as quais foram coletadas na mesma localidade, sofrendo as mesmas influências ambientais. Dessa forma, é sugerido que a relação da densidade dos elementos reprodutivos de populações pertencentes à mesma espécie entre as estações e os meses de amostragem, como foi o caso de *C. caelum* neste estudo e em Lanna et al. (2018) ou de espécies diferentes, vai variar de acordo com o cenário ambiental contemporâneo à coleta de cada

um deles, não sendo algo que possa ser esperado para outras situações semelhantes.

Modelagem com os fatores ambientais

Apesar do efeito retardado das variáveis ambientais sobre a atividade reprodutiva ser esperado, isso não tinha sido estatisticamente comprovado para Porifera, até recentemente. No estudo envolvendo as espécies *Desmapsamma anchorata*, *Tedania ignis*, *Dysidea janiae* e *Aplysina solangeae*, além da *C. caelum*, foi observado que apenas *T. ignis*, *A. solangeae* e *C. caelum* apresentaram modelos que continham variáveis do mesmo mês da reprodução (Lanna et al., 2018). Recentemente, outros estudos analisando a relação da reprodução com variáveis ambientais de esponjas também foram realizados na localidade deste estudo, como Calazans e Lanna (2019), Cajado e Lanna (2021) e Vasconcellos e Lanna (2022). Em todos eles foram encontrados modelos para explicar a dinâmica dos elementos reprodutivos, sendo muito comum a presença das variáveis ambientais com os delays de um a três meses, além das variáveis do mês.

O mesmo ocorreu para a população de *C. caelum* deste trabalho, no qual também foram encontrados modelos que explicariam a dinâmica dos elementos reprodutivos, totalizando 32 deles. As quatro variáveis ambientais selecionadas (temperatura, pluviosidade, clorofila-a e marés) estavam presentes dentre os modelos, nos quais as variáveis do mês da reprodução apareceram 32 vezes entre todos os modelos encontrados. As variáveis com lag de um mês apareceram oito vezes, as variáveis com lag de dois meses apareceram treze

vezes e as variáveis com lag de três meses apareceram dezesseis vezes. Contudo, entre os modelos achados para cada elemento reprodutivo e também para a fecundidade, apenas para os embriões não foi observado um modelo nulo. Dessa forma, estes modelos que explicam a dinâmica dos cistos espermáticos, ovócitos e fecundidade não parecem ser bastante informativos.

Apesar disso, mesmo não tendo modelos que possam ser considerados informativos, a atividade reprodutiva nas esponjas parece sofrer grande influência das variáveis ambientais, as quais respondem a tais estímulos não só de imediato como também mais lentamente, sendo que um estímulo pode gerar uma resposta apenas alguns meses depois. Sendo assim, reforçamos que para entender o papel de diferentes variáveis ambientais na atuação sobre a reprodução desses animais, é importante sempre considerar os valores das variáveis ambientais não apenas do mês de coleta, como também de pelo menos três meses antes.

Apesar de termos encontrado um modelo nulo entre os modelos mais informativos gerados, as marés baixas do mês (t_i0) estavam significativamente relacionadas com a produção dos cistos (Figura 6a), aparecendo em todos os modelos encontrados com suas variações mensais de maré com lag de um mês (t_i1) e com lag de dois meses (t_i2). Uma possível explicação para esta variável ter sido significativamente relacionada com a produção de cistos espermáticos é pelo fato de que, uma vez que os cistos estão maduros e prontos para liberarem os espermatozoides no meio externo (Ereskovsky, 2010), é fundamental a presença de água para possibilitar a natação dos espermatozoides ao encontro dos ovócitos no interior do corpo das fêmeas para que ocorra a fertilização dos gametas femininos e assim, a reprodução.

Dentre os nove modelos encontrados que explicariam a dinâmica dos ovócitos, também foi observado modelo nulo. Apesar disso, a temperatura do mês (te_0) estava significativamente relacionada com a produção deste elemento (Figura 6b), o qual aparece em seis dentre os nove modelos, bem como a temperatura com lags de um (te_1), dois (te_2) e três meses (te_3) (Tabela 2). A concentração de clorofila-a e maré não estavam presentes em modelo algum para o gameta feminino. No estudo feito por Lanna et al. (2018), foram encontrados 12 modelos para explicar a dinâmica dos ovócitos, contudo, nenhuma das variáveis estava significativamente relacionada à produção deste gameta. Mesmo assim, o observado entre a temperatura e a produção de ovócitos aqui está em concordância com o encontrado no período de amostragem do estudo de Lanna et al. (2018), em que se afirma que o efeito da temperatura foi mais observado sobre o elemento reprodutivo feminino, visto que a mesma não foi significativamente importante em nenhum dos modelos que explicam a densidade dos cistos espermáticos.

Na investigação feita por de Caralt et al. (2018), no qual foi estudado as estratégias reprodutivas de duas espécies do Mediterrâneo pertencentes à classe Demospongiae, *Dysidea avara* (Dictyoceratida) e *Phorbas tenacior* (Poecilosclerida), foi observado que a reprodução de *D. avara*, diferentemente da *C. caleum* da população da Baía de Todos os Santos, não ocorreu de forma contínua. Esta importante atividade fisiológica teve seu início coincidindo com o aumento da temperatura, reforçando a teoria de que esta é uma das principais variáveis ambientais que regulam a reprodução de invertebrados marinhos, os quais, em ambientes tropicais, se reproduziriam continuamente, visto a constância da temperatura nesses locais. Para além disso, não foi encontrado

elemento reprodutivo masculino ao longo de todo o período amostrado no estudo (dois anos), sugerindo a existência de uma relação da temperatura com a produção de elementos reprodutivos femininos, os quais não deixarem de serem produzidos, assim como foi aqui observado e em Lanna et al. (2018). É importante, porém, o entendimento de que a temperatura como principal desencadeadora da atividade reprodutiva não é uma regra para todos os invertebrados marinhos, sejam eles de ambientes tropicais ou temperados. Vasconcellos e Lanna (2022) observaram que as populações das espécies *Cinachyrella apion* e *Tethya maza* coletadas na Praia da Pituba (Salvador, Bahia, Brasil), ambas pertencentes à classe Demospongiae, não se reproduziram continuamente ao longo do período estudado, mesmo sendo de ambiente tropical. Além disso, entre maio e junho de 1998, ocorreu o desaparecimento de cistos espermáticos e ovócitos em todas as amostras da espécie de esponja *Petrosia sp.* de maio a outubro do mesmo ano, e de embriões e larvas entre maio e novembro (1998) (Asa et al., 2000), período em que o ENSO estava em curso afetando assim, a reprodução sexuada da espécie.

Em relação à dinâmica dos embriões, foi observado dois modelos, nos quais as quatro variáveis estão incluídas entre eles. Em relação às variáveis do mês, apenas a concentração de clorofila-a (cl0) e a pluviosidade (pl0) estava presente no primeiro modelo. Todas as outras variáveis presentes no modelo apresentavam lag, como pluviosidade com lag de dois meses (pl2) e temperatura com lag de três meses (te3). O segundo modelo não foi influenciado por qualquer variável do mês, e sim por clorofila-a com lag de um e três meses (cl1 e cl3, respectivamente), pluviosidade com lag de dois meses (pl2), temperatura com lag de três meses (te3) e marés baixas com lag de dois meses (ti2). As variáveis

que exerceram efeito significativo sobre a produção de embriões foram clorofila-a e pluviosidade do mês (cl0 e pl0, respectivamente), pluviosidade com lag de dois meses (pl2) e temperatura com lag de três meses (te3). É interessante que, a concentração de clorofila-a do mês (cl0), a pluviosidade do mês (pl0) e com lag de dois meses (pl2) tenham sido negativamente significativas sobre a produção de embriões, visto que, as esponjas têm o hábito filtrador, se alimentando de bacterioplâncton e microfitoplâncton, e a quantidade de nutrientes dissolvidos na água a partir do escoamento de matéria orgânica proveniente da ação da chuva aumentaria, ou seja, a disponibilidade de alimento seria maior. Dessa forma, a esponja estaria energeticamente favorecida para dar início e continuidade à embriogênese, mantendo o embrião nutrido durante todo o desenvolvimento. Contudo, foi observado que quanto menor a concentração de clorofila-a e a pluviosidade, maior a produção de embriões. Por outro lado, com o aumento da pluviosidade, tem-se alteração na salinidade da água do mar. Segundo Bell et al. (2017), a redução na salinidade está associada com a redução no crescimento, abundância e na atividade reprodutiva de esponjas. Por exemplo, em estudo realizado por Roberts et al. (2006), foi observado que a salinidade reduzida teve efeito negativo no crescimento de *Cymbastela concentrica* (*Demospongiae*) da população da Ilha Lyon, na Austrália. Dessa forma, a variável “salinidade” pode ser considerada para a criação de novos modelos em futuros estudos para entender como esta pode relacionar-se com a reprodução da espécie. Por fim, em relação à fecundidade apenas a temperatura do mês foi significativa, mesmo tendo sido observado modelo nulo entre os 11 modelos encontrados.

Comparação com o estudo pré-el niño (Lanna et al., 2018)

Cistos espermáticos

Como mencionado anteriormente, o ciclo reprodutivo da população de *C. caelum* foi investigado utilizando a mesma metodologia aplicadas aqui (Lanna et al., 2018). Isso permite fazer um comparativo da importância que as variáveis ambientais tiveram para o estudo feito por Lanna e colaboradores em 2018 e o presente estudo. Encontramos que, para o período de coleta da investigação do atual estudo, os valores das temperaturas em geral, com excessão da temperatura com lag de um mês (te1), tiveram importância relativa para a produção de cistos espermáticos. No estudo feito por Lanna e colaboradores (2018), a temperatura teve uma importância relativamente menor para a produção dos cistos espermáticos, comparado com o observado no presente estudo, no qual apenas a temperatura com lag de um e de dois meses (te1 e te2, respectivamente) tiveram influência (Figura 8).

Para o presente estudo, a pluviosidade teve mais influência sobre a produção de cistos espermáticos do que o observado em Lanna et al. (2018). Pluviosidade do mês e com lag de dois meses (pl0 e pl2, respectivamente) foram importantes neste estudo, enquanto apenas a pluviosidade com lag de dois meses teve o mesmo grau de importancia em Lanna et al. (2018) (Figura 8).

Em relação a maré baixa, a importância relativa no presente estudo foi maior, sendo a maré baixa do mês (ti0), com lag de um (ti1) e com lag de dois meses (ti2), as variáveis explanatórias mais importantes para este estudo. Contudo, apesar de apenas duas variáveis explanatórias terem sido importantes no estudo realizado por Lanna et al. (2018), ambas tiveram uma

importância relativa maior para a população daquele período do que para a do presente estudo, sendo elas a maré baixa do mês (ti0) e com lag de um mês (ti1) (Figura 8).

Por fim, a importância relativa da concentração de clorofila-a foi baixa no atual estudo, em que apenas a concentração de clorofila-a do mês (cl0) foi importante, ao passo que, em Lanna et al. (2018), não houve importância alguma desta variável para a produção de cistos espermáticos (Figura 8).

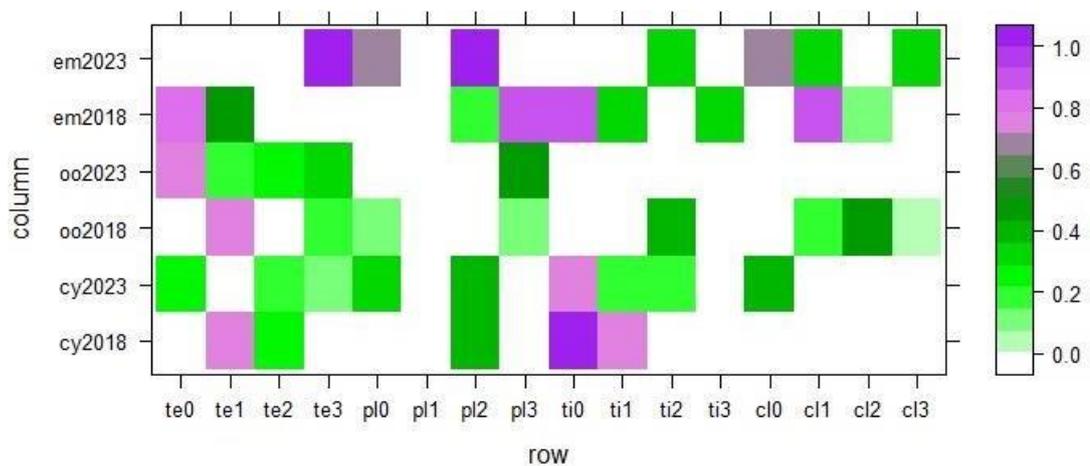


Figura 8. Heatmap representando a importância relativa das variáveis (RVI) a partir da comparação dos dados obtidos no trabalho de Lanna et al., 2018 e os dados do presente trabalho. Legenda: cy – cistos espermáticos, oo – ovócitos, em – embriões. Os anos 2018 e 2023 representam os RVIs obtidos em Lanna et al. (2018) e no presente trabalho, respectivamente. As siglas usadas no eixo x correspondem àquelas apresentadas na Tabela 2.

Ovócitos

A produção de ovócitos sofreu maior influência das variáveis ambientais

no geral em Lanna et al. (2018) do que no presente estudo. Enquanto no estudo anterior todas as variáveis tiveram algum grau de importância para este elemento reprodutivo feminino, no atual estudo, apenas a temperatura e pluviosidade foram importantes para a produção desta. Dentre a temperatura e a pluviosidade, no presente estudo, a temperatura do mês (te0), com lag de um mês (te1), com lag de dois e de três meses (te2 e te3, respectivamente), tiveram uma importância considerável para a produção dos ovócitos, sendo a temperatura do mês (te0), a de maior importância dentre as outras. Em relação à pluviosidade, a variável com lag de três meses (pl3) foram importantes em ambos os estudos, porém foi mais importante para a produção de ovócitos no período do estudo atual do que em Lanna et al. (2018).

Dentre as outras variáveis que foram importantes no estudo anterior (maré baixa com lag de dois meses – ti2, concentração de clorofila-a com lag de um, dois e três meses – cl1, cl2, cl3, respectivamente), nenhuma delas foram importantes para o presente estudo (Figura 8).

Embriões

Para a produção dos embriões no período de coleta deste trabalho, a temperatura com lag de tres meses (te3), a pluviosidade do mês (pl0) e com lag de dois meses (pl2) e a concentração de clorofila-a do mês tiveram importância bastante expressiva. Dentre estas, apenas a pluviosidade com lag de dois meses (pl2) foi importante também em Lanna et al. (2018), contudo, apresentou importância relativa menor para a produção deste elemento reprodutivo no

período coletado correspondente. Além da pluviosidade com lag de dois meses (pl2), a pluviosidade com lag de tres meses (pl3), a maré baixa do mês (ti0) e com lag de um e de três meses (ti1 e ti3, respectivamente) e a concentração de clorofila-a com lag de um e de dois meses (cl1 e cl2, respectivamente) foram importantes exclusivamente para o estudo de Lanna et al. (2018), com exceção da concentração de clorofila-a com lag de um mês (cl1) que também teve importância para o presente estudo, porém, menor. A maré baixa com lag de dois meses (ti2) e a concentração de clorofila-a com lag de três meses (cl3) tiveram importância relativa para o presente estudo, ao passo que o mesmo não ocorreu aqui (Lanna et al., 2018) (Figura 8).

Com este estudo, observamos que os modelos obtidos anteriormente no trabalho realizado por Lanna e colaboradores (2018) não parecem ser aplicáveis aos novos dados, no qual dentre os resultados que foram significativos no período do estudo anterior, não necessariamente seriam significativos no presente estudo. Dessa forma, é necessário fazer uma revisão dos modelos usando os dados dos quatro anos de estudo, para assim obter modelos mais robustos.

Efeito do el niño na reprodução de *C. caelum*

Segundo Riesgo (2007), o efeito da temperatura no ciclo reprodutivo deve ser mais importante em invertebrados mais basais do que nos mais derivados, tendo um papel relevante sobre a reprodução sexuada em esponjas (Lanna et al., 2018, De Caralt et al., 2018; Riesgo & Maldonado, 2008). Contudo, em ambientes em que a temperatura sofre pouca variação, como é a realidade do ambiente de coleta deste estudo, a influência da temperatura pode não ser

relevante, sendo necessário investigar a influência de outros fatores ambientais presentes no local (Riesgo, 2007), assim como foi realizado neste trabalho.

Por outro lado, em um cenário de aquecimento global e eventos climáticos de larga escala acontecendo, o aumento da temperatura da superfície da água do mar por si só, pode ter efeitos devastadores (Bell et al., 2017). Como observado, dos impactos causados pelo ENSO de 1997-98, comunidades coralíneas de todo o mundo entraram em declínio, bem como de outros cnidários, equinodermos, briozoários e ascídias. Contudo, enquanto populações de diversos grupos de invertebrados marinhos foram drasticamente afetados por conta do ENSO, foi documentado um aumento na abundância das esponjas, as quais passaram a dominar locais, em menores escalas, no Caribe e Oceano Pacífico, que antes eram dominados por corais. Nestes casos em que as esponjas passaram a ter maior abundância nos seus habitats foi proposto que este sucesso pode ser relacionado à maior resistência ao mesmo estresse passado pelos corais, o qual provocou os declínios nas suas populações, ou por terem aproveitado os novos espaços disponíveis no substrato com a morte dos outros organismos (Kelmo et al., 2013). Outra possível explicação é que as esponjas se reproduziram mais por conta da temperatura mais alta, como observamos no atual estudo.

Ainda assim, há uma escassez de informações no que se refere aos impactos causados por eventos climáticos de larga escala nas esponjas ou de como as futuras mudanças climáticas podem influenciar nas assembleias destes organismos (Kelmo et al., 2013; Bell et al., 2017). Entretanto, é sugerido que o grupo Porifera esteja entre aqueles que provavelmente terão sucesso diante de futuros cenários de mudanças climáticas, mesmo que pouco se saiba sobre sua

ecologia e respostas ao stress (Kelmo et al., 2013). Tal expectativa é bastante plausível uma vez que as esponjas sobreviveram a diversas mudanças ambientais drásticas desde o seu surgimento no período Cambriano Inferior (Pronzato et al., 2017; Finks e Hill, 1967) bem como aos cinco eventos de grandes extinções em massa registrados na história geológica da Terra.

O sucesso adaptativo de Porifera pode estar relacionado à aparente capacidade adaptativa do seu bauplan (Van Soest et al., 2012), o que está conectado ao baixo nível organizacional dos tecidos e das suas multifuncionalidades (Ereskovsky, 2010). Por outro lado, segundo Bell et al. (2017), a simplicidade do plano corporal das esponjas deveria torná-las particularmente vulneráveis às mudanças ambientais, uma vez que apenas uma camada celular as separa do meio externo, sendo assim, altamente influenciadas pela temperatura da água. Porém, no estudo realizado por Kelmo et al. (2013) foi observado que, para assembleias de diferentes espécies de esponjas de habitats distintos (topos de recifes emergentes, parede interna de um recife costeiro e recifes rasos), distribuídos em quatro recifes de três localidades (Guarajuba, Itacimirim e Praia do Forte - Bahia, Brasil), as esponjas pareceram não terem sido afetadas pelo aumento da temperatura da água em decorrência do ENSO. Além disso, inclusive, ficaram mais abundantes no período posterior a este evento climático. Em contrapartida, todos os outros organismos bentônicos destas áreas de estudo, como foraminíferos, corais, equinodermos, briozoários e ascídias, passaram por mortalidades em massa. Assim foi sugerido que esponjas destas regiões tropicais tenham maior resiliência a altas temperaturas se comparado a outros organismos.

Aumentos e declínios na temperatura da água estão relacionados com o desencadeamento da reprodução sexuada e assexuada. Eventos climáticos de larga escala, como o El Niño provavelmente geram consequências a curto prazo para a reprodução de esponjas (Bell et al., 2017). Por exemplo, o aumento da temperatura da água foi um agente estressor para a espécie *Tethya citrina*, estimulando a reprodução assexuada pela formação de brotos (Cardone et al., 2010), sugerindo que clones tenham maior sucesso em temperaturas mais altas (Bell et al., 2017). O aumento da temperatura da água também esteve relacionado ao ciclo reprodutivo da esponja vivípara *Spongia ceylonensis*, o qual se manteve ativo durante um intervalo de 19-28 °C (Chung et al., 2010).

Apesar do evento ENSO que ocorreu entre 1997 e 1998 ter sido considerado o mais intenso (Bell et al., 2017), o ano de 2015 foi o mais quente entre aqueles em que o El Niño estava em curso, causando o branqueamento de corais da Grande Barreira de Coral na Austrália, onde apenas quatro recifes, de um total de 520, não apresentaram grandes impactos devido às altas temperaturas (Normile, 2016). Mesmo sofrendo a influência de temperaturas elevadas, a população de *C. caelum* da Praia do Porto da Barra não sofreu impactos negativos, apresentando reprodução contínua, de acordo com o esperado. Pelo contrário, além da reprodução contínua, observamos que o ENSO de 2015-2016 teve influência significativa sobre a produção de ovócitos e a fecundidade não apenas enquanto o fenômeno estava em curso, como também no período posterior (Figura 7b, d).

Considerando que o El Niño tem como característica básica o aumento anormal da temperatura da água do mar, tendo sido muito importante para a produção de ovócitos e para a fecundidade, seria esperado que, quanto maior a temperatura,

maior seria a quantidade de ambos. Contudo, a temperatura do mês (t_{e0}) teve efeito significativo negativamente sobre o elemento reprodutivo feminino e a fecundidade, ou seja, à medida que a temperatura aumentava, a produção de ovócitos e a fecundidade diminuía (Figura 6b-c). Isto sugere que não basta apenas a influência isolada da temperatura para aumentar ou diminuir a produção de elementos reprodutivos nas esponjas e assim regular a atividade reprodutiva, e sim uma combinação de diferentes variáveis ambientais atuando em conjunto (Olive, 1995; Lanna et al., 2018).

Conclusões

A influência dos fatores ambientais sobre a reprodução de *C. caelum* se revela uma interação complexa, em que, apesar da reprodução contínua ter ocorrido, corroborando a lei de Orton, a temperatura não é a única variável capaz de regular este importante processo fisiológico. Considerar diversos fatores ambientais nas análises, não apenas do período de amostragem, como também no período anterior, se mostra imprescindível para entender a dinâmica reprodutiva de Porifera, visto que os efeitos atuam em conjunto sobre a fisiologia do grupo.

O ENSO exerceu grande impacto na reprodução de *C. caelum*, aumentando a produção de ovócitos e, conseqüentemente, aumentando a fecundidade, não apenas enquanto ainda estava em curso, como também após seu término, reforçando que as variáveis ambientais têm efeitos de curto a longo prazo. Dessa forma, podemos afirmar que as esponjas são organismos com

aparente resiliência às mudanças ambientais, mesmo tendo uma organização corporal simples.

Sua longa história evolutiva destaca a importância de entender cada vez mais as nuances das interações entre as esponjas e o ambiente em que vivem, com todas as particularidades de cada região, e assim poder gerar previsões cada vez mais embasadas e certeiras frente às grandes mudanças ambientais e climáticas que vivemos e que ainda estão por vir.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ASA, S., Yeemin, T., Chaitanawisuti, N., Kritsanapuntu, A.. **Sexual reproduction of a marine sponge, *Petrosia* sp. from coral communities in the Gulf of Thailand.** In: Proceedings of the 9th International Coral Reef Symposium, Bali.. p. 23-27, 2000.

BARBER, R.T.; CHAVEZ, F.P. **Biological consequences of el niño.** Science, v. 222, n. 4629, p. 1203-1210, 1983.

Becerro, M.A. **Quantitative trends in sponge ecology research.** Marine Ecology 29.2: 167-177, 2008.

Bell, J.J.; Shaffer, M.; Bennett H.; McGrath, E.; Mortimer, C.; Rovellini, A.; Marlow, J.; Biggerstaff, A.; Carballo, J.L. **Impacts of short-term large-scale climatic variation on sponge assemblages.** In: Carballo JL, Bell JJ (eds) Climate change, ocean acidification and sponges. Springer Nature, Cham, pp 143–177, 2017.

- BELL, J.J.; SMITH, D. **Ecology of sponge assemblages (Porifera) in the Wakatobi region, south-east Sulawesi, Indonesia: richness and abundance.** Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, v. 84, n. 3, p. 581-591, 2004.
- BRUSCA, R.C.; W. M. & S.M. SHUSTER. **Invertebrates.** 3rd Edition. Sinauer Associates, Sunderland, 2016.
- CAJADO, B.; LANNA, E. **How can environmental variables affect the sexual reproduction of a tropical symbiotic sponge?.** Marine Biodiversity, v. 51, n. 2, p. 23, 2021.
- CAJADO, B. **As esponjas têm uma zona de crescimento preferencial? Evidências in situ, morfológicas e moleculares.** Defesa de Dissertação (Mestrado): UFBA, 2022.
- CALAZANS, V.P.S.B.; LANNA, E. **Influence of endogenous and exogenous factors on the reproductive output of a cryptogenic calcareous sponge.** Marine Biodiversity, v. 49, p. 2837-2850, 2019.
- CARDONE, F.; GAINO, E.; CORRIERO, G. **The budding process in *Tethya citrina* Sara & Melone (Porifera, Demospongiae) and the incidence of post-buds in sponge population maintenance.** Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, v. 389, n. 1-2, p. 93-100, 2010.
- CHUNG, I.-F.; Huang, Y.-M.; Lee, T.-H.; Liu, L.-L. **Reproduction of the Bath Sponge *Spongia ceylonensis* (Dictyoceratida: Spongiidae) from Penghu, Taiwan.** Zoological Studies, v. 49, n. 5, p. 601-607, 2010.

- DA HORA, J.; CAVALCANTI, F. F.; LANNA, E. **Anatomy and ultrastructure of the tropical sponge *Cladocroce caelum* (Haplosclerida, Demospongiae)**. Journal of Morphology, v. 279, n. 12, p. 1872-1886, 2018.
- DA HORA, J. **Morfometria e anatomia de *Cladocroce caelum* (Haplosclerida, Demospongiae)**. Tese (Monografia em Ciências Biológicas) – Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia. Salvador, p. 49. 2016.
- DE CARALT, S.; González, J.; Turon, X.; Uriz, M.J. **Reproductive strategies of two common sympatric Mediterranean sponges: *Dysidea avara* (Dictyoceratida) and *Phorbas tenacior* (Poecilosclerida)**. PeerJ, v. 6, p. e5458, 2018.
- DILLON, M.O.; RUNDEL, P.W. **The botanical response of the Atacama and Peruvian Desert floras to the 1982-83 El Niño event**. In: Elsevier oceanography series. Elsevier. p. 487-504, 1990.
- ERESKOVSKY, A. V. **The comparative embryology of sponges**. Springer Science & Business Media, 2010.
- FINKS, R.M.; HILL, D. **Chapter 9 Porifera and Archaeocyatha**. Geological Society, London, Special Publications, v. 2, n. 1, p. 333-345, 1967.
- JAKSIC, F.M.; Silva, S.I.; Meserve, P.L.; Gutiérrez, J.R. **A long-term study of vertebrate predator responses to an El Niño (ENSO) disturbance in western South America**. Oikos, p. 341-354, 1997.
- KELMO, F.; BELL, J.J.; ATTRILL, M.J. **Tolerance of sponge assemblages to temperature anomalies: resilience and proliferation of sponges**

- following the 1997–8 El-Nino southern oscillation.** PLoS One, v. 8, n. 10, p. e76441, 2013.
- HOOPER, J.N.A.; VAN SOEST, R.W.M. **Systema Porifera. A guide to the classification of sponges.** In: Systema Porifera: A guide to the classification of sponges. Boston, MA: Springer Us, p. 1-7, 2002.
- LANNA, E.; Paranhos, R; Paiva, P.C.; Klautau, M. **Environmental effects on the reproduction and fecundity of the introduced calcareous sponge *Paraleucilla magna* in Rio de Janeiro, Brazil.** Marine Ecology, v. 36, n. 4, p. 1075-1087, 2015.
- LANNA, E.; Cajado, B.; Santos da Silva, C.; Da Hora, J.; Porto, U.; Vasconcellos, V.. **Is the Orton's rule still valid? Tropical sponge fecundity, rather than periodicity, is modulated by temperature and other proximal cues.** Hydrobiologia, v. 815, p. 187-205, 2018.
- LAWRENCE, A.J.; SOAME, J.M. **The effects of climate change on the reproduction of coastal invertebrates.** Ibis, v. 146, p. 29-39, 2004.
- PANGESTUTI, R.; KIM, S.-K. **Bioactive peptide of marine origin for the prevention and treatment of non-communicable diseases.** Marine Drugs, v. 15, n. 3, p. 67, 2017.
- PRONZATO, R.; PISERA, A.; MANCONI, R. **Fossil freshwater sponges: taxonomy, geographic distribution, and critical review.** Acta Palaeontologica Polonica, v. 62, n. 3, p. 468-495, 2017.
- MALDONADO, M.; RIESGO, A. **Reproduction in the phylum Porifera: a synoptic overview.** Treballs de la Societat Catalana de Biologia, v. 59, p. 29-49, 2008.

- MOLION, L.C.B. **Gênese do El Niño**. Revista Brasileira de Climatologia, v. 21, 2017.
- NORMILE, D. **El Niño's warmth devastating reefs worldwide**. 2016.
- OLIVE, P.J.W. **Annual breeding cycles in marine invertebrates and environmental temperature: probing the proximate and ultimate causes of reproductive synchrony**. Journal of Thermal Biology, v. 20, n. 1-2, p. 79-90, 1995.
- RIESGO GIL, A. **Sexual Reproduction in Demosponges: Ecological and Evolutive Implications/Reproducción sexual en demosponjas: implicaciones ecológicas y evolutivas**. 2007.
- RIESGO, A.; MALDONADO, M. **Differences in reproductive timing among sponges sharing habitat and thermal regime**. Invertebrate Biology, v. 127, n. 4, p. 357-367, 2008.
- ROBERTS, D.E.; DAVIS, A.R.; CUMMINS, S.P. **Experimental manipulation of shade, silt, nutrients and salinity on the temperate reef sponge *Cymbastela concentrica***. Marine Ecology Progress Series, v. 307, p. 143-154, 2006.
- Santos, G.G.; Da Silva, L.P.; Alliz, A.; Pinheiro, U. ***Cladocroce caelum* sp. nov. from the Brazilian coast; first record of the genus in the South Atlantic**. Zootaxa, 3847(2), 297-300, 2014.
- SHAFFER, M.R.; Davy, S.K.; Maldonado, M.; Bell, J.J. **Seasonally driven sexual and asexual reproduction in temperate *Tethya* species**. The Biological Bulletin, v. 238, n. 2, p. 89-105, 2020.
- Silva, A.F.B. **Taxonomia de *Haliclona* Grant, 1835 (Demospongiae: Haplosclerida: Chalinidae) do Brasil** [dissertação]. Maceió: Universidade

Federal de Alagoas, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde; 2015. 160 p, 2015.

VAN SOEST, R.W.M.; Boury-Esnault, N.; Vacelet, J.; Dohrmann, M.; Erpenbeck, D.; De Voogd, N.J.; Santodomingo, N.; Vanhoorne, B.; Kelly, M.; Hooper, J.N.A. **Global diversity of sponges (Porifera)**. PLoS one, v. 7, n. 4, p. e35105, 2012.

VASCONCELLOS, V.; LANNA, E. **Reproductive cycles of the oviparous sponges *Cinachyrella apion* (Spirophorida) and *Tethya maza* (Tethyida) in a tropical intertidal environment**. Invertebrate Biology, v. 141, n. 4, p. e12386, 2022.

WHALAN, S.; ETTINGER-EPSTEIN, P.; DE NYS, R. **The effect of temperature on larval pre-settlement duration and metamorphosis for the sponge, *Rhopaloeides odorabile***. Coral Reefs, v. 27, p. 783-786, 2008.