

ECOLOGIA QUÍMICA MARINHA: ORIGEM, EVOLUÇÃO E PERSPECTIVAS NO BRASIL

Renato Crespo Pereira¹, Aline Santos de Oliveira¹ & Daniela Bueno Sudatti¹

¹ Universidade Federal Fluminense, Departamento de Biologia Marinha, Instituto de Biologia, C.P. 100.644, Niterói, RJ, Brasil. CEP 24001-970.
E-mails: renato.pereira@pq.cnpq.br, linesoliveira@gmail.com, dbsudatti@gmail.com

RESUMO

Este artigo analisou o desenvolvimento da ecologia química marinha no Brasil desde sua origem até maio de 2011, através das publicações científicas e a formação profissional em diferentes níveis. Os estudos básicos com macroalgas foram predominantes, principalmente aqueles que avaliaram o efeito de extratos e algumas substâncias puras como defesas químicas contra consumidores. Quanto às macroalgas, também constituem importantes contribuições aquelas relacionadas com a estrutura e função, a variação intrapopulacional, armazenamento e transporte de defesas químicas. No entanto, o número de estudos de ecologia química de invertebrados, apesar de reduzido, evidenciou a presença e a atividade de metabólitos secundários, compreendendo a sinalização química presente em hospedeiros para associados e a ação de defesas químicas em espécies exóticas. A ecologia química marinha brasileira tem evoluído em consonância com esta ciência no mundo, uma vez que predominam as publicações em revistas científicas de ampla circulação. Apesar do número de profissionais ter aumentado recentemente, o desenvolvimento da ecologia química marinha nacional continua a ser lento devido ao número reduzido de doutores formados e que possam liderar e difundir novos núcleos de pesquisa e formação de pessoal. Considerando a contribuição de fatores genéticos e ambientais para a produção de sinais químicos, a expansão de pesquisas e a formação profissional, essencialmente de doutores, deve ser a base para a compreensão do padrão de abundância e de ação dos metabólitos secundários e suas funções na estrutura das comunidades marinhas.

Palavras-chave: Ecologia química marinha; interações químicas; defesas químicas; alelopatia.

ABSTRACT

MARINE CHEMICAL ECOLOGY: ORIGIN, DEVELOPMENT AND PERSPECTIVES IN BRAZIL. This report reviewed the information about development of marine chemical ecology in Brazil since its origin until May 2011 through analysis of scientific publications and professional formation at different levels. Basic macroalgal studies were predominant, mainly those studies focused on the effect of crude extracts and some pure compounds evaluated as chemical defenses against consumers. The macroalgal approaches also constitute important contributions related to structure and function, intra-population variation, storage and transport of chemical defenses. The number of invertebrate chemical ecology studies although small, verified the presence and activity of secondary metabolites, chemical cues for hosts to associated and chemical defenses in exotic species. Brazilian marine chemical ecology has evolved in accordance to this science in the world, as mostly papers were published in scientific journals of broad accessing. Despite the number of professionals has increased recently, the development of national marine chemical ecology remains slow due to reduced number of PhD formed and that could be head and spread new centers for research and professional formation. Considering the contribution of environmental and genetic factors for the production of chemical cues, the expansion of researches and professional formation, essentially PhDs, must be the basis to understand the pattern of abundance and action of secondary metabolites and their roles in marine community structure.

Keywords: Marine chemical ecology; chemical interactions; chemical defenses; allelopathy.

RESUMEN

ECOLOGÍA QUÍMICA MARINA: ORIGEN, EVOLUCIÓN Y PERSPECTIVAS EN BRASIL. El presente informe analizó el desarrollo de la ecología química marina en Brasil desde su origen hasta septiembre de 2010, a través del análisis de las publicaciones científicas y de la formación profesional en diferentes niveles. Los estudios básicos con macroalgas fueron predominantes, principalmente aquéllos enfocados en el efecto de extractos y algunas sustancias puras evaluadas como defensas químicas contra consumidores. Los estudios de macroalgas también constituyen importantes contribuciones, relacionadas con la estructura y función, la variación intra-poblacional, el almacenamiento y el transporte de defensas químicas. Sin embargo, el número de estudios de ecología química de invertebrados fue reducido, éstos verificaron la presencia y actividad de metabolitos secundarios, la señalización química para hospederos y defensas químicas en especies exóticas. La ecología química marina brasileña ha evolucionado en consonancia con esta ciencia en el mundo, una vez que predominan las publicaciones en revistas científicas de amplia circulación. A pesar del aumento reciente del número de profesionales en química marina, el desarrollo nacional continúa siendo lento debido al número reducido de doctores formados. Considerando la contribución de factores genéticos y ambientales para la producción de señales químicas, la expansión de la investigación y formación profesional, esencialmente de doctores, debe ser la base para la comprensión de los patrones de abundancia y de acción de los metabolitos secundarios y sus funciones en la estructura de las comunidades marinas.

Palabras clave: Ecología química marina; interacciones químicas; defensas químicas; alelopatía.

INTRODUÇÃO

Vários filos de organismos marinhos como macroalgas, esponjas, cnidários, ascídias e moluscos, dentre outros, produzem ou armazenam uma grande diversidade de metabólitos secundários, incluindo principalmente terpenóides (ver Blunt *et al.* 2011 e revisões prévias deste autor). Esta expressão fenotípica constitui a “química adaptativa” que atua em diferentes interações ecológicas no ambiente marinho como predador-presa (Bezerra *et al.* 2004, Bianco *et al.* 2009, Clavico *et al.* 2006), competição (Engel & Pawlik 2000, Prince *et al.* 2010), comunicação química (Atema 1995), hospedeiro-epibionte (Da Gama *et al.* 2008b, Nylund *et al.* 2008), hospedeiro-patógeno (Lane *et al.* 2009), reprodução (Zeeck *et al.* 1990), e evolução destas interações (Sotka *et al.* 2010), dentre outras (Paul *et al.* 2007, 2011, Hay 2009). Estes tipos de mediações químicas constituem o fundamento dos estudos em Ecologia Química Marinha (EQM), e também fornecem excelentes subsídios para o conhecimento de mediações químicas nos contextos celulares (Salgado *et al.* 2008), ecologia de populações (Becerro & Paul 2004, Sudatti *et al.* 2006, Sotka *et al.* 2010), organização de comunidades (Pereira & Da Gama, 2008), ou mesmo função de ecossistemas marinhos (Paul *et al.* 2007,

Pohnert *et al.* 2007, Zimmer & Butman 2000), além de aspectos evolutivos (Sotka *et al.* 2010).

Além de propiciar a perpetuação de organismos que a possui, a presença de defesa química contra consumidores, presentes em diversas espécies de macroalgas verdes, pardas e vermelhas (Pereira & Da Gama 2008) ou mesmo em invertebrados marinhos (Walters & Pawlik, 2005) pode determinar a distribuição destes organismos no ambiente marinho. No entanto, alguns pequenos invertebrados marinhos, como crustáceos, são imunes às defesas químicas e camuflam-se em organismos hospedeiros produtores de metabólitos secundários como macroalgas (Vasconcelos *et al.* 2009) e esponjas (Stachowicz & Hay 2000) como uma forma de minimizar a predação. Estes hospedeiros constituem verdadeiros refúgios para manutenção de biodiversidade no ambiente marinho (Hay & Fenical 1996).

Metabólitos secundários da macroalga parda *Dictyota*, vivendo como epífita, propiciam proteção contra herbivoria à hospedeira *Sargassum* (Pereira *et al.* 2010). Considerando que espécies de *Dictyota* frequentemente apresentam o hábito epífita, podemos pressupor a importância desta associação para a estrutura e dinâmica de comunidades costeiras em várias regiões do mundo.

O ouriço do mar *Holopneustes purpurascens* recruta e se desenvolve (metamorfoseia) sobre a macroalga quimicamente defendida *Delisea pulchra*, produtora de metabólitos polares, mas para potencializar seu crescimento, busca outra alga como fonte de alimento, a *Ecklonia radiata* (Williamson *et al.* 2004). Este ouriço prefere recrutar sobre uma macroalga pobre para seu crescimento, mas que a ele fornece proteção, uma vez que *D. pulchra* possui defesa química contra consumidores.

Diversas larvas de organismos bentônicos exibem defesas químicas contra consumidores. As larvas defendidas são comumente maiores, produzidas em grande quantidade, coloridas, liberadas durante o dia e capazes de assentar logo após liberação, enquanto as palatáveis são menores, sem coloração viva, são liberadas à noite e necessitam de alimentação e longo período de desenvolvimento no plâncton antes do assentamento (Lindquist & Hay 1996).

Estes são alguns exemplos das inúmeras interações biológicas nas quais substâncias de organismos marinhos encontram-se envolvidas, e o entendimento das variedades e importância das mediações químicas pode ser fundamental para se conhecer os fatores que moldam a estrutura e a função dos sistemas marinhos.

Embora de origem recente, nos últimos 20 anos os estudos de ecologia química marinha cresceram de modo bastante significativo e foram reunidos em numerosas revisões gerais (McClintock & Baker 2001, Paul *et al.* 2006b), ou outras que tratam de aspectos específicos de macroalgas (Amsler 2008), invertebrados (McClintock *et al.* 2010) ou sistemas planctônicos (Hay & Kubanek 2002, Pohnert *et al.* 2007) e bentônicos (Paul *et al.* 2007). No entanto, apesar da sinalização ou mediação química ser fundamental em diversos níveis de organização do ambiente marinho (Solé-Cava & Kelecom 1988), sua ocorrência e impacto ainda é não reconhecido ou pouco explorado.

Nesta revisão são reunidas informações sobre a origem e o desenvolvimento da ecologia química marinha no Brasil através da avaliação dos artigos publicados até maio de 2011, e a formação de profissionais nesta área. Não são aqui incluídos os artigos de atividade anti-incrustantes uma vez que já foram alvo de revisão recente (Da Gama *et al.* 2008a) e se revestem de aspecto predominantemente

aplicado e não necessariamente ecológico. Os artigos publicados são discutidos no contexto da área, enquanto os trabalhos finais de formação são considerados somente no contexto de formação, uma vez que alguns deles ainda não foram publicados.

MATERIAL E MÉTODOS

Os dados da presente revisão foram obtidos através do Banco de Dados da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Plataforma Lattes do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e *Web of Science*. Através destas fontes de divulgação foram obtidas informações sobre artigos publicados em revistas científicas, monografias de conclusão de curso, dissertações de mestrado e teses de doutorado realizados na área de ecologia química marinha. Por uma questão de conceito são aqui consideradas somente as pesquisas que evidenciam a atuação de metabólitos secundários em interações biológicas no ambiente marinho.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram encontrados 43 artigos científicos, 31 deles tratando de ecologia química de macroalgas marinhas, 3 sobre esponjas, e 7 sobre corais e gorgônias, 1 com molusco, e 2 de revisão. A seguir são apresentadas breves caracterizações das pesquisas veiculadas nestes artigos e como os resultados obtidos se inserem no contexto das áreas abordadas. Não foram incluídos aqui os capítulos de livros (ex. Pereira 2004, 2009, Pereira & Da Gama 2008), mas estes constituem valiosas fontes de informação e revisão.

MACROALGAS MARINHAS

Conforme constatado através do número de artigos publicados, a ecologia química de macroalgas marinhas é o campo mais explorado e desenvolvido da ecologia química marinha no Brasil. Grande parte dos trabalhos dedicou-se a avaliação de atividade antiherbivoria de extratos brutos ou substâncias majoritárias puras produzidas por estes organismos, mas alguns poucos tratam de suscetibilidade à herbivoria de espécies reconhecidas por produzirem defesas químicas (Tabela 1).

Tabela 1. Macroalgas marinhas alvos de estudos de ecologia química marinha no Brasil.
Table 1. Seaweed chemical ecology studies in Brazil.

Taxon	Verificação	Avaliação	Teste	Constatação	Referência
Chlorophyta					
<i>Avrainvillea elliotii</i>	Presença de defesa química	Consumo de alimento artificial contendo extrato	Consumo por ouriço em laboratório	Defesa antiherbívoria	Lima <i>et al.</i> 2008
<i>Bryopsis plumosa</i>	Suscetibilidade a herbívoria	Consumo da alga viva	Consumo por peixes em campo	Consumo reduzido	Marques <i>et al.</i> 2006
<i>Codium decorticatum</i>	Defesa química induzida	Consumo da alga viva e consumo de alimento artificial contendo extrato	Consumo por anfípodo em laboratório	Sem efeito	Weidner <i>et al.</i> 2004
	Defesa química induzida	Sinalização química	Consumo por anfípodo em laboratório	Sem efeito	Weidner <i>et al.</i> 2004
	Efeito de limitação de luz sobre defesa química	Consumo de alimento artificial contendo extrato	Consumo por anfípodo em laboratório	Sem efeito	Appelhans <i>et al.</i> 2010
Rhodophyta					
<i>Cryptonemia seminervis</i>	Defesa química induzida	Consumo da alga viva e consumo de alimento artificial contendo extrato	Consumo por anfípodo em laboratório	Defesa antiherbívoria	Weidner <i>et al.</i> 2004
	Efeito da epibiose na suscetibilidade a herbívoria	Consumo de alimento artificial contendo extrato da alga com epibionte	Consumo por ouriço e anfípodo em laboratório	Estímulo ao consumo	Da Gama <i>et al.</i> 2008b
<i>Chondrophycus flagellifera</i>	Defesa química induzida	Consumo da alga viva e consumo de alimento artificial contendo extrato	Consumo por anfípodo em laboratório	Sem efeito	Weidner <i>et al.</i> 2004
<i>Digenea simplex</i>	Suscetibilidade a herbívoria	Consumo da alga viva	Consumo por peixes em campo	Estímulo ao consumo	Marques <i>et al.</i> 2006
<i>Gelidium acerosa</i>	Suscetibilidade a herbívoria	Consumo da alga viva	Consumo por peixes em campo	Consumo reduzido	Marques <i>et al.</i> 2006

Continuação da Tabela 1
Continuation of Table 1

Taxon	Verificação	Tipo de Avaliação	Teste	Constatação	Referência
<i>Laurencia obtusa*</i>	Ação do sesquiterpeno elatol	Consumo de alimento artificial contendo extrato	Consumo por ouriço em laboratório	Defesa antiherbivoria	Pereira <i>et al.</i> 2003
	Presença de defesa química	Consumo de alimento artificial contendo extrato	Consumo por ouriço em laboratório	Sem efeito	Sudatti <i>et al.</i> 2008
	Local de armazenamento de defesa química	Análise por microscopia	Filmagem		Salgado <i>et al.</i> 2008
	Transporte de defesa química	Análise por microscopia	Análise por cromatografia	Ampla variação	Paradas <i>et al.</i> 2010
	Varição intrapopulacional no teor de defesa química	Teor de defesa em indivíduos			Sudatti <i>et al.</i> 2006
<i>Osmundaria obtusiloba</i>	Defesa química induzida	Consumo da alga viva e consumo de alimento artificial contendo o extrato	Consumo por anfípodo em laboratório	Sem efeito	Weidner <i>et al.</i> 2004
	Suscetibilidade a herbivoria	Consumo da alga viva e consumo de alimento artificial contendo o extrato	Consumo de ouriço em laboratório	Consumo reduzido	Souza <i>et al.</i> 2008
	Efeito de limitação de luz sobre defesa química	Consumo de alimento artificial contendo extrato	Consumo por anfípodo em laboratório	Sem efeito	Appelhans <i>et al.</i> 2010
<i>Plocamium brasiliense</i>	Suscetibilidade a herbivoria	Consumo da alga viva e consumo de alimento artificial contendo extrato	Consumo de ouriço em laboratório	Consumo reduzido	Souza <i>et al.</i> 2008
<i>Pterocladia capillacea</i>	Defesa química induzida	Consumo da alga viva e consumo de alimento artificial contendo o extrato	Consumo por anfípodo em laboratório	Presença de indução	Weidner <i>et al.</i> 2004
	Efeito de limitação de luz sobre defesa química	Consumo de alimento artificial contendo o extrato	Consumo por anfípodo em laboratório	Sem efeito	Appelhans <i>et al.</i> 2010
Phaeophyta					
<i>Dictyopteris jamaicensis</i>	Suscetibilidade a herbivoria	Consumo da alga viva	Consumo por peixes em campo	Consumo reduzido	Marques <i>et al.</i> 2006
<i>Dictyopteris justii</i>	Presença de defesa química	Consumo de alimento artificial contendo substância	Consumo por caranguejo em laboratório	Defesa antiherbivoria	Teixeira <i>et al.</i> 2006

Continuação da Tabela 1
Continuation of Table 1

Taxon	Verificação	Tipo de Avaliação	Teste	Constatação	Referência
<i>Dictyota cervicornis</i> **	Ação de diterpeno	Consumo da alga viva com substância na superfície	Consumo por anfípodo em laboratório	Estímulo ao consumo	Fleury <i>et al.</i> 1994
	Suscetibilidade a herbivoria	Consumo da alga viva	Consumo por peixes em campo	Consumo reduzido	Marques <i>et al.</i> 2006
	Presença de defesa química e ação de diterpenos	Consumo de alimentos artificiais contendo extrato e substâncias	Consumo por ouriço em laboratório	Antiherbivoria	Bianco <i>et al.</i> 2009 Bianco <i>et al.</i> 2010
<i>Dictyota ciliolata</i>	Suscetibilidade a herbivoria	Consumo da alga viva	Consumo por peixes em campo	Pouco consumo	Marques <i>et al.</i> 2006
<i>Dictyota crispata</i>	Suscetibilidade a herbivoria	Consumo da alga viva	Consumo por peixes em campo	Consumo reduzido	Marques <i>et al.</i> 2006
<i>Dictyota dichotoma</i> ***	Ação de diterpeno (Pachydictyol A)	Consumo de alimentos artificiais contendo extrato e substâncias	Consumo de anfípodo em laboratório	Antiherbivoria	Pereira <i>et al.</i> 1994
<i>Dictyota menstrualis</i>	Suscetibilidade a herbivoria	Consumo da alga viva	Consumo por peixes em campo	Consumo reduzido	Marques <i>et al.</i> 2006
	Suscetibilidade a herbivoria	Consumo da alga viva e de alimento artificial contendo pó da alga	Consumo por ouriço em laboratório	Consumo reduzido	Souza <i>et al.</i> 2008
	Defesa química induzida	Consumo da alga viva e consumo de alimento artificial contendo extrato	Consumo por anfípodo em laboratório	Consumo reduzido Sem efeito	Weidner <i>et al.</i> 2004
	Ação de diterpeno	Consumo de alimento artificial contendo diterpeno	Consumo por anfípodo	Defesa antiherbivoria	Pereira <i>et al.</i> 2000a
<i>Dictyota mertensii</i>	Ação de diterpeno	Consumo da alga viva com substância na superfície	Consumo de anfípodo em laboratório Consumo por peixes em campo	Estímulo ao consumo	Fleury <i>et al.</i> 1994
	Suscetibilidade a herbivoria	Consumo da alga viva	Consumo por ouriço e caranguejo em laboratório	Consumo reduzido	Marques <i>et al.</i> 2006
	Presença de defesa química	Consumo de alimento artificial contendo extrato	Consumo por anfípodo e caranguejo em laboratório	Defesa antiherbivoria	Vallim <i>et al.</i> 2007
		Consumo de alimento artificial contendo substância	Consumo por anfípodo em laboratório	Defesa antiherbivoria	Pereira <i>et al.</i> 2002

Continuação da Tabela 1
Continuation of Table 1

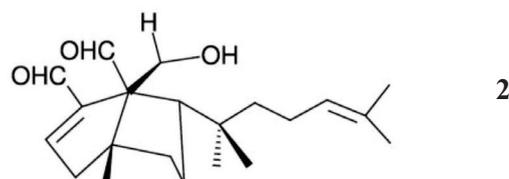
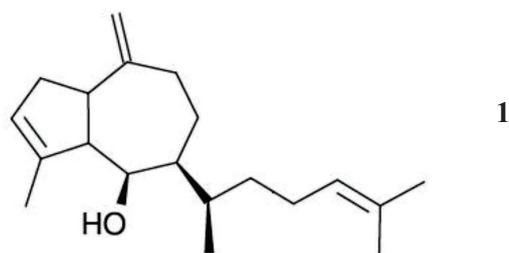
Taxon	Verificação	Tipo de Avaliação	Teste	Constatação	Referência
<i>Dicotyota pflaffii</i>	Presença de defesa química Suscetibilidade a herbivoria	Consumo de alimento artificial contendo substância Consumo da alga viva	Consumo por caranguejo em laboratório e peixes em campo Consumo por peixes em campo	Defesa antiherbivoria Consumo reduzido	Barbosa <i>et al.</i> 2004 Marques <i>et al.</i> 2006
<i>Dicotyota pinnatifida</i>	Suscetibilidade a herbivoria	Consumo da alga viva	Consumo por peixes em campo	Consumo reduzido	Marques <i>et al.</i> 2006
<i>Lobophora variegata</i>	Defesa química induzida	Consumo de alimento artificial contendo extrato	Consumo por anfípodo em laboratório	Presença de indução	Weidner <i>et al.</i> 2004
<i>Sargassum furcatum</i>	Ação de esteróis Ação de polifenóis	Consumo de alimento artificial contendo extrato Consumo de alimento artificial contendo extrato	Consumo por anfípodos em laboratório Consumo por anfípodos em laboratório	Estímulo ao consumo Defesa antiherbivoria	Fleury <i>et al.</i> 1994 Pereira & Yoneshigue 1999
<i>Sargassum polyceratum</i>	Suscetibilidade a herbivoria	Consumo da alga viva	Consumo por peixes em campo	Consumo reduzido	Marques <i>et al.</i> 2006
<i>Sargassum vulgare</i>	Defesa química induzida Efeito de limitação de luz sobre defesa química	Consumo da alga viva e consumo de alimento artificial contendo extrato Consumo de alimento artificial contendo extrato	Consumo por anfípodo em laboratório Consumo por anfípodo em laboratório	Sem efeito Sem efeito	Weidner <i>et al.</i> 2004 Appelhans <i>et al.</i> 2010
<i>Spatoglossum schroederi</i>	Presença de defesa química	Consumo de alimento artificial contendo substâncias	Consumo por caranguejo em laboratório	Defesa antiherbivoria	Teixeira <i>et al.</i> 2006
<i>Stypodium zonale</i>	Ação de diterpenos (ácido atomárico e stypoldiona) Defesa química induzida	Consumo de alimento artificial contendo substâncias Consumo da alga viva e consumo de alimento artificial contendo extrato Consumo de alimento artificial contendo extrato	Consumo por ouriço e caranguejo em laboratório Consumo por anfípodo em laboratório	Defesa antiherbivoria Sem efeito	Soares <i>et al.</i> 2003 Pereira <i>et al.</i> 2004 Weidner <i>et al.</i> 2004
	Efeito de limitação de luz sobre defesa química		Consumo por anfípodo em laboratório	Sem efeito	Appelhans <i>et al.</i> 2010

*= *Laurencia dendroidea*, **= *Canistocarpus cervicornis*, ***= *Dicotyota menstrualis*.

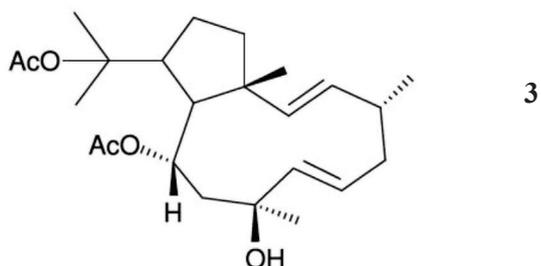
As macroalgas pardas (Phaeophyceae) comumente produzem terpenóides, polifenóis, substâncias de origem biossintética mista, terpeno-aromático, e hidrocarbonetos voláteis como seus metabólitos secundários mais comuns (Blunt *et al.* 2011 e revisões prévias deste autor). Um estudo pioneiro da Ecologia Química Marinha brasileira foi realizado com a macroalga parda *Sargassum furcatum*, e compreendeu a avaliação da atuação de polifenóis como defesa química contra a herbivoria (Pereira 1989). No entanto, artigo publicado em revista brasileira já havia chamado a atenção para este maravilhoso mundo do diálogo químico nos mares (Solé-Cava & Kelecom 1988). No contexto dos polifenóis, alguns outros trabalhos foram realizados com o intuito de se obter um perfil geral do teor destas substâncias em macroalgas pardas e o conhecimento sobre como quantificá-las (Pereira *et al.* 1989, 1990). A quantificação e/ou a atuação defensiva de polifenóis em algas pardas brasileiras também foi alvo de avaliações experimentais (Pereira *et al.* 1990, 1991, Fleury *et al.* 1994). De uma maneira geral, os resultados obtidos demonstraram que as macroalgas pardas do Brasil produzem baixos teores de polifenóis (Pereira *et al.* 1990, 1991, Fleury *et al.* 1994) e que estas concentrações são ineficazes como defesa frente a herbívoros (Pereira & Yoneshigue 1999). Estes resultados, baixos teores de polifenóis, são condizentes com outros encontrados em macroalgas pardas de regiões tropicais (Steinberg & Paul 1990), apesar de algumas exceções (Targett *et al.* 1992).

Embora os estudos com polifenóis de macroalgas pardas ainda sejam realizados, muito se discute a respeito dos problemas metodológicos ou mesmo sobre a eficácia destas substâncias como defesa em macroalgas pardas (ver Kubanek *et al.* 2004, Stern *et al.* 1996, Arnold & Targett 2003, Amsler & Fairhead 2006). Assim, a continuidade de estudos desta natureza no Brasil deve, presumivelmente, passar por uma avaliação ampla de tal contexto mundial como condição fundamental para os avanços científicos sobre o conhecimento do significado ecológico dos polifenóis de macroalgas pardas. Estudos recentes (ex. Haavisto *et al.* 2010, Koivikko *et al.* 2008), incluindo alguns sobre desenvolvimento de métodos de quantificação (Koivikko *et al.* 2007) deverão ser levados em consideração.

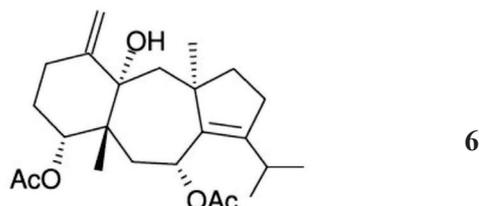
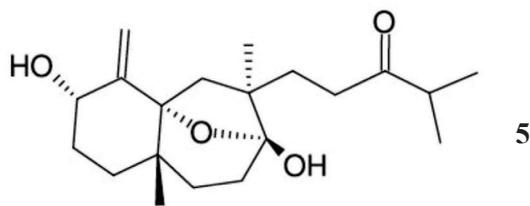
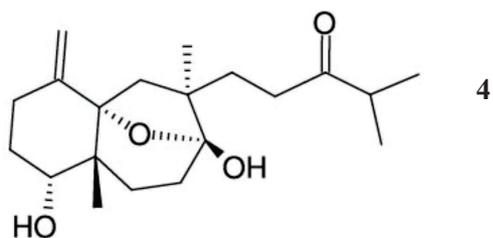
Com exceção dos polifenóis, a avaliação da atividade defensiva de substâncias de macroalgas marinhas contra herbívoros foi realizada com extratos brutos ou substâncias de caráter apolar. Na espécie de macroalga parda *Dicyota dichotoma* foi constatado que o conhecido diterpeno pachydictyol A (**1**) somente atua como defesa frente ao anfípodo *Parhyale hawaiiensis*, quando oferecido a este pequeno crustáceo em concentrações mais elevadas do que aquelas encontradas naturalmente nesta macroalga (Pereira *et al.* 1994). Outras duas espécies deste gênero (*Dicyota menstrualis* e *Dicyota mertensii*) tiveram seus extratos brutos constatados como defesa química eficaz frente ao anfípodo *Parhyale hawaiiensis*, o caranguejo *Pachygrapsus transversus* e o ouriço-do-mar *Lytechinus variegatus* (Pereira *et al.* 2000a, 2000b, Vallim *et al.* 2007). Também foi verificado que, ao contrário do que comumente se observa na literatura, somente um segundo diterpeno em abundância em *D. menstrualis*, o 6(R)-6-hidroxi-dichotomano-3,14-dieno-1,17-dial (**2**) constitui a defesa química desta macroalga frente a *P. hawaiiensis* (Pereira *et al.* 2000a). Do mesmo modo, foi verificado que um metabólito presente em *D. mertensii*, mas não o conhecido Dictyol H (Hay *et al.* 1988), atua como defesa química frente à herbivoria pelo o ouriço-do-mar *Lytechinus variegatus* e pelo caranguejo *Pachygrapsus transversus* (Vallim *et al.* 2007).



Os metabólitos secundários da alga parda *Dictyota paffii* também foram alvos de avaliação quanto a propriedades defensivas contra consumidores. Concentrações naturais de seu extrato orgânico inibiram significativamente o consumo pelo ouriço do mar *Lytechinus variegatus* e por peixes herbívoros no campo (Barbosa *et al.* 2004). Esta ação foi atribuída ao diterpenóide 1R, 2E, 4R, 6E, 8S, 10S, 11S, 12R-10,18-diacetoxi-8-hidroxi-2,6-dolabelladieno (**3**), encontrado como principal produto natural desta macroalga (Barbosa *et al.* 2003, 2004). Este foi o primeiro trabalho que demonstrou que uma espécie de *Dictyota* produz diterpeno do tipo dolabellano como defesa química contra herbívoros

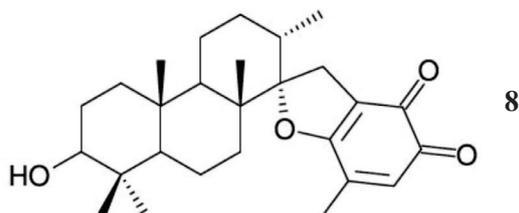
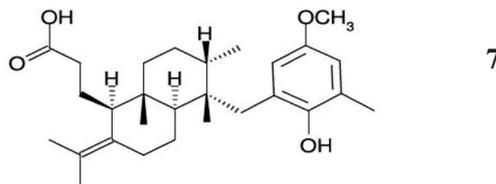


A atuação defensiva de metabólitos, na verdade uma mistura de dois diterpenos, isolinearol (**4**) e linearol (**5**), da espécie *Dictyota cervicornis* (atualmente *Canistrocarpus cervicornis*), foi verificada frente ao gastrópodo *Astraea latispina* (Pereira *et al.* 2002), fato raramente descrito na literatura. Um estudo mais recente, com esta mesma espécie de macroalga, evidenciou a ação defensiva frente ao consumo pelo ouriço-do-mar *Lytechinus variegatus*, tanto do extrato bruto como do metabólito majoritário, o diterpeno (4R,7R,14S)-4 α ,7 α -diacetoxi-14-hidroxidolasta-1(15),8-dieno (**6**) por ela produzido (Bianco *et al.* 2010).



A forte ação defensiva dos vários diterpenos isolados em espécies de *Dictyota* parece estar diretamente relacionada com características estruturais e químicas importantes para o perfil defensivo destas substâncias (Bianco *et al.* 2009). Em geral, os estudos realizados no Brasil, além de reafirmarem as espécies de *Dictyota* como fontes prolíficas de defesas químicas frente a herbívoros, ampliaram o conhecimento sobre outros tipos estruturais ou moleculares de diterpenos que podem atuar como defesa.

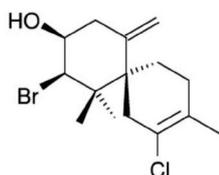
Ainda com relação às macroalgas pardas, a espécie *Stypopodium zonale*, muito comum ao longo do litoral brasileiro, também é quimicamente defendida, uma vez que seu extrato bruto é rico em meroditerpenos. Duas substâncias puras, ácido atomárico (**7**) stypoldiona (**8**) isoladas desta espécie atuam como defesa frente ao ouriço-do-mar *Lytechinus variegatus* e o caranguejo *Pachygrapsus transversus*, em concentrações naturais (Pereira *et al.* 2004).



Além de terpenos e polifenóis, outros metabólitos de macroalgas pardas, os esteróis, também já foram investigados quanto ao seu potencial como defesa química frente a herbívoros, contudo, os resultados encontrados são contraditórios. Enquanto a fração de esteróides monoidroxilados isolada de *Sargassum furcatum* não teve efeito inibitório frente ao anfípodo *Parhyale hawaiiensis* (Fleury *et al.* 1994), a sinergia gerada por esteróis isolados nas macroalgas pardas *Dictyopteris justii* e *Spatoglossum schroederi* inibiu consumo pelo caranguejo *Pachygrapsus transversus* (Teixeira *et al.* 2006).

Macroalgas marinhas vermelhas (Rhodophyceae) formam o grupo mais rico, dentre as algas, em diversidade e abundância de metabólitos secundários, compreendendo mais de 1.500 substâncias distintas pertencendo às maiores classes químicas (Blunt *et al.* 2011, e revisões prévias deste autor). Entre estas substâncias, derivados do isopreno e de acetogeninas são conhecidos como as principais classes que expressam ação defensiva contra potenciais consumidores (Harper *et al.* 2001). Com relação aos estudos com macroalgas vermelhas do Brasil, somente poucos representantes foram avaliados quanto a ações defensivas decorrentes de seus metabólitos secundários. Em uma investigação pioneira foi evidenciado que o extrato bruto da macroalga vermelha *Plocamium brasiliense* inibe o consumo pelo anfípodo *Parhyale hawaiiensis* e pelo caranguejo *Pachygrapsus transversus* (Pereira *et al.* 2000b). Um estudo mais recente constatou a presença de terpenóides halogenados, algum deles presumivelmente é o responsável por esta baixa suscetibilidade ao consumo por herbívoros (Vasconcelos *et al.* 2010).

Para a macroalga vermelha *Laurencia obtusa* foi verificado que a concentração natural do extrato orgânico atua como defesa química frente ao caranguejo *Pachygrapsus transversus* e o ouriço-do-mar *Lytechinus variegatus* devido a ação eficaz do metabólito majoritário elatol (9) (Pereira *et al.* 2003). Ainda com macroalgas vermelhas, podemos destacar a indução de defesa por epibiontes em *Cryptonemia seminervis* (Da Gama *et al.* 2008)



9

As macroalgas verdes ou Chlorophyceae são conhecidas como produtoras de sesquiterpenos e diterpenos, em sua maioria, produzidos por espécies de Caulerpales (Pereira & Da Gama 2008). Outros poucos gêneros (com destaque para *Avrainvillea*, *Cymopolia* e *Neomeris*) também produzem metabólitos halogenados (Harper *et al.* 2001, Blunt *et al.* 2011). No Brasil, a ecologia química de macroalgas verdes ainda permanece como um vasto campo a ser explorado, uma vez que pouco se conhece sobre as possíveis mediações químicas destas algas com outros organismos em seus ambientes, apesar do potencial existente na costa brasileira, particularmente na região nordeste. Recentemente a macroalga *Avrainvillea elliottii* (Bryopsidales) foi considerada quimicamente defendida, uma vez que seu extrato bruto inibe o consumo pelo ouriço-do-mar *Lytechinus variegatus*, mas com maior teor de defesa química verificado nas porções apicais ou jovens do talo (Lima *et al.* 2008). A alocação de defesa para partes do talo de macroalgas não parece seguir um padrão, pois tanto as partes apicais (de Nys *et al.* 1996) como as basais (Amade & Lemée 1998) podem ser as mais defendidas contra consumidores. No entanto, nas espécies de Bryopsidales, as quais possuem talos com estrutura cenocítica, como em *Avrainvillea*, o movimento no citoplasma pode ser facilitado (Raven 2003), talvez sejam elas que mais facilmente podem alocar defesas para partes do talo, mecanismo este facilitado pela ausência de septos separando células. No entanto, ainda faltam evidências mais concretas sobre esta questão.

Além das abordagens sobre ação defensiva de extratos ou substâncias puras, alguns trabalhos com macroalgas marinhas no Brasil exploraram a variabilidade na produção destas defesas químicas. O entendimento da variabilidade qualitativa e quantitativa na produção dos metabólitos secundários é um aspecto essencial em estudos de ecologia química, uma vez que a influencia a evolução das interações (Schmitt *et al.* 1995, Hay 1996, Pereira & Da Gama 2008).

A variação geográfica na produção e atuação de metabólitos de defesa foi detectada na macroalga parda *Styopodium zonale*, sugerindo que a variabilidade qualitativa e quantitativa da química defensiva desta macroalga pode ser resultante de um processo de especialização ecológica (Soares *et al.* 2003, Pereira *et al.* 2004). Em *Laurencia obtusa* foi constatada

variabilidade intrapopulacional na produção do sesquiterpeno elatol, atuante como defesa contra herbívoros (Pereira *et al.* 2003), tanto na superfície como no interior do talo desta macroalga vermelha (Sudatti *et al.* 2006). Além disso, foi verificada uma maior amplitude de variação na superfície do talo, com teores muito inferiores aos encontrados no interior do talo (Sudatti *et al.* 2006).

Se a variabilidade na produção de metabólitos secundários é algo significativo, torna-se fundamental conhecer e entender os mecanismos que a influencia e seus possíveis efeitos nas interações ecológicas no ambiente marinho. Neste contexto, foi avaliado se as baixas concentrações de elatol encontradas na superfície de *Laurencia obtusa* seriam capazes de inibir a herbivoria e a epibiose (Sudatti *et al.* 2008). Estas não inibiram a herbivoria pelo ouriço *Lytechinus variegatus*, ou mesmo o estabelecimento do mexilhão *Perna perna*, ou as larvas da craca *Amphibalanus amphitrite*, apesar da conhecida atividade defensiva do sesquiterpeno elatol quando testados em concentrações mais elevadas, encontradas no interior do talo desta alga (Pereira *et al.* 2003). Mesmo não exercendo um papel relevante em tais interações ecológicas, a amplitude de concentrações de elatol encontrada pode ser importante em um contexto evolutivo, pois é nesta variabilidade que as interações biológicas se estabelecem.

A compreensão acerca dos mecanismos que levam à produção, ao armazenamento e ao transporte dos metabólitos secundários, constitui o desafio das pesquisas recentes em ecologia química marinha no Brasil. Alguns avanços têm sido obtidos neste contexto com o uso de microscopia, particularmente quanto ao modo como os metabólitos secundários são armazenados e transportados do interior para a superfície da célula em *L. obtusa* (Salgado *et al.* 2008, Paradas *et al.* 2010).

Os metabólitos secundários halogenados de *L. obtusa* são encontrados em estruturas sub-celulares de armazenamento, chamadas de corpos em cereja (*corps en cerise*), dispersas no citoplasma (Salgado *et al.* 2008). Neste mesmo trabalho foi constatada a presença de conexões membranosas que constituem canais de ligação entre o interior da célula e sua superfície, por onde são transportados os corpos em cereja. Deste modo, o transporte vesicular até a superfície celular está relacionado com a exsudação

de metabólitos que, presumivelmente, cria um contexto dinâmico de interação com consumidores e epibiontes (ver Paradas *et al.* 2010 e Sudatti *et al.* 2008). Algumas estruturas de armazenamento de metabólitos secundários também foram descritas para outras espécies de macroalgas como *Delisea pulchra* (Dworjanyn *et al.* 1999) e *Asparagospis armata* (Paul *et al.* 2006a).

No contexto da alocação de substâncias, foi verificado que o transporte de corpos em cereja pode ser intensificado em virtude de alterações na temperatura, irradiância e presença de epibiontes (Paradas *et al.* 2010).

Variabilidade na produção de defesa, mas induzida por herbivoria pelo anfípodo *Elasmopus brasiliensis*, foi constatada na macroalga vermelha *Chondrophycus flagellifera* (Weidner *et al.* 2004). A indução é um dos aspectos bem explorados, quando comparado aos demais que podem causar variabilidade em teores de defesa química em macroalgas marinhas. No entanto, os estudos realizados estão longe de fornecer uma compreensão sobre esta importante questão (Toth & Pavia 2007).

Dentre fatores ambientais, a irradiância, embora cause alterações nas taxas de fotossíntese e crescimento das macroalgas *Codium decorticatum*, *Osmundaria obtusiloba*, *Pterocladia capillacea*, *Sargassum vulgare* e *Styopodium zonale*, não afeta a produção de defesa química (Appelhans *et al.* 2010). No entanto, fatores ambientais extremos caracterizando qualquer estresse são capazes de tornar macroalgas suscetíveis ao consumo por redução de suas defesas químicas (ex. Renaud *et al.* 1990).

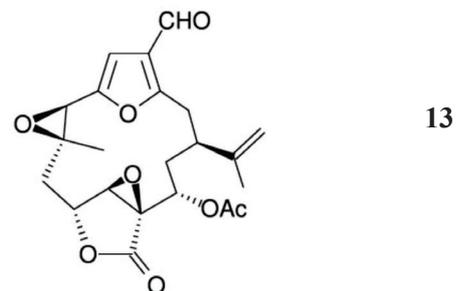
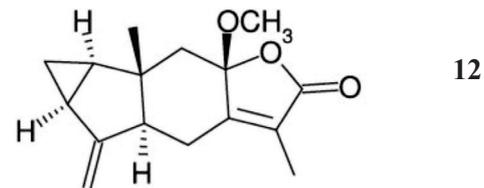
Embora não possa ser considerado um estudo típico de ecologia química, cabe aqui também destacar as evidências sobre a suscetibilidade diferencial de macroalgas marinhas à herbivoria, particularmente aquelas espécies conhecidas por produzir defesa química como *Dictyopteris jamaicensis*, *Dictyota crispata*, *D. ciliolata*, *D. cervicornis*, *D. menstrualis*, *D. mertensii*, *D. paffii* e *D. pinnatifida* (Marques *et al.* 2006). Em experimentos de campo, foi constatado que estas algas foram pouco consumidas, presumivelmente por exibirem defesas químicas contra peixes (Marques *et al.* 2006). Outro estudo de mesma natureza constatou serem *Dictyota menstrualis* e *Plocamium brasiliense* pouco consumidas pelo ouriço *Lytechinus variegatus*, presumivelmente pela

presença de metabólitos secundários presentes nestas macroalgas (Souza *et al.* 2008).

INVERTEBRADOS MARINHOS

Dentre diversos grupos de invertebrados marinhos que produzem metabólitos secundários que potencialmente poderiam atuar como mediadores em interações biológicas no ambiente marinho, como esponjas, cnidários, moluscos, equinodermas e ascídias, os três primeiros foram explorados em estudos realizados no Brasil e publicados em revistas científicas (Tabela 2).

Inicialmente, destacam-se alguns estudos com gorgônias, organismos característicos da costa Atlântica tropical. Na espécie *Phyllogorgia dilatata* foi verificado que o extrato bruto e o metabólito majoritário 11beta,12beta-epoxypukalido (**10**), atuam como defesa química contra peixes (Epifanio *et al.* 1999b). Um diterpenóide eunicelano (**11**) e uma lactona sesquiterpênica (**12**) presentes em *Heterogorgia uatumani*, assim como o extrato desta gorgônia atuam como defesa química contra peixes (Maia *et al.* 1999); um caso raro de sistema defensivo envolvendo duas moléculas estruturalmente bem distintas. Uma mistura complexa de furanocembranolídeos, contendo principalmente o diterpeno lophotoxina (**13**), é a responsável, no extrato bruto, pela defesa química da gorgônia *Lophogorgia violacea* contra peixes (Epifanio *et al.* 2000), enquanto uma fração do extrato bruto contendo dois seco-esteróis da gorgônia *Pseufterogorgia americana* foi ativa como defesa contra peixes (Epifanio *et al.* 2007).



Ainda nos cnidários, mas em um coral alcionáceo, destaca-se o estudo que verificou a ação defensiva do extrato bruto de *Stereonephthea braziliensis* (atualmente *Chromonephthea braziliensis*) que atua tanto como defesa contra peixes como alelopático frente à gorgônia *Phyllogorgia dilatata* (Lages *et al.* 2006). Ambas as atividades caracterizam o potencial invasor desta espécie exótica, de origem presumivelmente Indo-Pacífica (Fleury *et al.* 2005, Lages *et al.* 2006). A substância com ação defensiva contra peixes generalistas foi posteriormente caracterizada como o esteróide 23-ceto-cladielina-A (**14**) (Fleury *et al.* 2008). Outros corais invasores, como *Tubastraea coccinea* e *T. tagusensis* também possuem extratos brutos ativos como defesa química contra peixes (Lages *et al.* 2010), propiciando a estes organismos se perpetuarem em diversas localidades no litoral brasileiro.

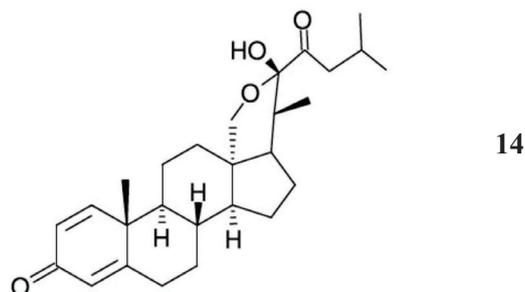
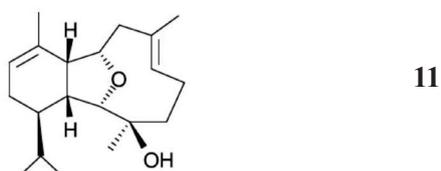
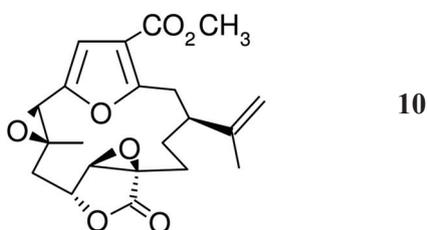
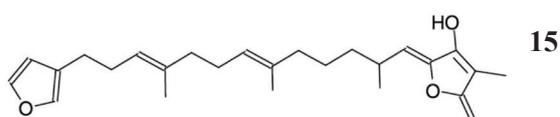


Tabela 2. Invertebrados marinhos alvos de estudos de ecologia química marinha no Brasil.
Table 2. *Marine invertebrates chemical ecology studies in Brazil.*

Taxon	Verificação	Avaliação	Teste	Constatação	Referência
Cnidaria					
<i>Phyllogorgia dilatata</i>	Presença de defesa química	Consumo de alimento artificial contendo extrato e substância pura	Consumo por peixes em campo	Defesa antipredação	Epifanio <i>et al.</i> 1999b
<i>Lophogorgia violacea</i>	Presença de defesa química	Consumo de alimento artificial contendo extrato e substância pura	Consumo por peixes em campo	Defesa antipredação	Epifanio <i>et al.</i> 2000
<i>Heterogorgia uatumani</i>	Presença de defesa química	Consumo de alimento artificial contendo substância pura	Consumo por peixes em campo	Defesa antipredação	Maia <i>et al.</i> 1999
<i>Chromonephthea braziliensis</i>	Presença de defesa química	Consumo de alimento artificial contendo substância pura	Consumo por peixes em campo	Defesa antipredação	Fleury <i>et al.</i> 2008
<i>Stereonephthya</i> aff. <i>curvata</i> ****	Presença de defesa química	Consumo de alimento artificial contendo extrato	Consumo por peixes em campo	Defesas antipredação	Lages <i>et al.</i> 2006
<i>Tabastrea tagusensis</i>	Presença de defesa química	Presença de necrose	Interação entre organismos em campo	Competição por espaço	Lages <i>et al.</i> 2006
<i>Tabastrea coccinea</i>	Presença de defesa química	Consumo de alimento artificial contendo extrato	Consumo por peixes em campo	Defesas antipredação	Lages <i>et al.</i> 2009
Porifera					
<i>Ircinia strobilina</i>	Presença de defesa química	Consumo de alimento artificial contendo extrato e substância pura	Consumo por peixes em campo	Defesa antipredação	Epifanio <i>et al.</i> 1999a
<i>Geodia corticosylifera</i>	Presença de defesa química	Consumo de alimento artificial contendo extrato	Extrato bruto	Defesa antipredação	Clavico <i>et al.</i> 2006
		Resposta a sinal químico	Extrato bruto	Sinalização química para ofiuróide	Clavico <i>et al.</i> 2006
Mollusca					
<i>Aplysia dactylomela</i>	Preferência alimentar	Consumo de almas vivas	Consumo por molusco em campo e análise estomacal	Preferência por algas vermelhas	Bezerra <i>et al.</i> 2004

Dentre as esponjas, de *Ircinia strobilina* foi isolado um furanosesquiterpeno (**14**) como componente ativo do extrato bruto, atuando como defesa química contra peixes (Epifanio *et al.* 1999a). O extrato bruto de *Geodia corticostylifera* também atua como defesa contra peixes e constitui uma sinalização química para o equinoderma ofiuróide *Ophiactis savignyi* que nesta esponja presumivelmente obtêm proteção contra consumidores como peixes e outros consumidores (Clavico *et al.* 2006).



15

Todos estes estudos, incluindo aqueles com gorgonáceos, alcionáceo, escleractínios, esponjas e moluscos, confirmam o prévio conhecimento destes grupos de invertebrados marinhos como produtores de defesas químicas (McClintock *et al.* 2010, Ribeiro *et al.* 2008, Koh & Sweatman 2000). No entanto, a ecologia química de invertebrados marinhos ainda pode ser amplamente explorada no litoral brasileiro.

O gastrópodo opistobrânquio *Aplysia dactylomela* habita águas superficiais de regiões tropicais, se alimenta de macroalgas e libera uma tinta púrpura quando molestado. Em estudo realizado no Brasil, foi constatado que este molusco, assim como outras espécies deste mesmo gênero, *Aplysia*, necessita consumir macroalgas vermelhas para que possam secretar tinta púrpura (Bezerra *et al.* 2004). Dentre os moluscos marinhos brasileiros, tanto opistobranquios como nudibrânquios são alvos promissores para a realização de pesquisas sobre produtos naturais que produzem ou armazenam (obtidos de dietas alimentares) e suas expressões ecológicas.

FORMAÇÃO DE PESSOAL

Desde a origem dos estudos em ecologia química marinha no Brasil, no final da década de 80 até maio de 2011, foram realizados 56 trabalhos finais de curso, compreendendo 14 monografias de graduação, 3 monografias de especialização, 28 dissertações de mestrado e 11 teses de doutorado no campo da

ecologia química marinha brasileira (Tabela 3). No contexto temporal, nos mais de 20 anos desde a origem dos estudos no Brasil, a formação de pessoal variou de 1 a oito formados por ano, com números estes crescentes na última década (Tabela 3). Do total de formados, 2 deles realizaram estudos com esponjas, 10 com cnidários, 40 com macroalgas, 1 com ascídias e 2 outros, um deles com diversos invertebrados e uma revisão (Tabela 4).

CONCLUSÕES

Os estudos de ecologia química no Brasil foram predominantemente realizados com macroalgas, principalmente avaliando o efeito de extratos brutos e algumas substâncias puras atuantes como defesas químicas contra consumidores. Estes estudos geralmente foram precedidos de avaliações sobre a suscetibilidade da macroalga ao consumo, aspecto este também explorado em alguns poucos estudos de campo (Marques *et al.* 2006) ou ensaios em laboratório (Souza *et al.* 2008). Todos estes estudos podem ser considerados básicos no contexto da ecologia química marinha, não constituindo hoje grandes avanços na área, mas uma base fundamental para o aprofundamento ou a busca por aspectos avançados.

Algumas outras abordagens com macroalgas constituem aspectos bastante avançados no contexto global, como uma aproximação sobre a relação estrutura x função de substâncias defensivas (Bianco *et al.* 2009), ou mesmo as abordagens sobre teor e variabilidade intrapopulacional de defesa química (Sudatti *et al.* 2006), armazenamento e transporte de metabólitos secundários (Paradas *et al.* 2010, Sudatti *et al.* 2008, Salgado *et al.* 2008).

Diante da diversidade da fauna de invertebrados marinhos (ex. moluscos, cnidários, poríferos, crustáceos, equinodermos, etc.) e do potencial oferecido pelos 8000 km de área costeira no Brasil, é notório o número reduzido de trabalhos de ecologia química marinha com estes organismos. As abordagens foram de caracterização básica sobre presença e atuação de defesa (ex. Clavico *et al.* 2006, Epifanio *et al.* 2007) e uma possível contribuição sobre proteção conferida por hospedeiro associado através de defesa e sinalização química (Clavico *et al.* 2006). A caracterização de defesa química

em espécies exóticas (ex. Lages *et al.* 2006, 2010) pode ser de extrema importância na compreensão da evolução de defesas químicas, a partir da comparação entre a produção destas substâncias no local tipo da espécie e no novo local conquistado (Pereira 2004).

Apesar dos aspectos destacados, pode-se dizer que as pesquisas em ecologia química no Brasil estão evoluindo em consonância com o desenvolvimento desta área no mundo, particularmente se considerarmos que as publicações são feitas predominantemente em revistas de ampla circulação.

No contexto de formação de pessoal, observa-se uma enorme evolução, mas a expansão da ecologia química no Brasil ainda é muito lenta, uma vez que a formação de um maior número de doutores ainda é um aspecto recente e precisa ser incrementado. No entanto, em função do número de formados nos diferentes níveis (graduação, mestrado e doutorado), pode-se pressupor um crescimento iminente desta área de pesquisa no Brasil.

A ampliação das pesquisas considerando a contribuição de fatores ambientais, bem como aspectos genéticos como estruturação de populações, poderão ser aspectos valiosos para a compreensão do padrão atual de abundância e atuação de metabólitos secundários em interações biológicas no ambiente marinho.

Em um ambiente onde muitas espécies não possuem olhos ou ouvidos, a sinalização química constitui grande parte da comunicação no ambiente marinho, e o entendimento de diversas interações biológicas e seus desdobramentos neste ambiente só será possível com o avanço dos estudos sobre esta linguagem.

Tabela 3. Formação de pessoal em ecologia química marinha no Brasil, em diferentes níveis, no período de 1989 a 2011 (maio).
Table 3. *Professional formation in marine chemical ecology area in Brazil at different levels.*

Nível de Formação	Ano de Formação											Referências						
	89	91	97	98	99	00	01	02	03	04	05		06	07	08	09	10	11
Graduação					1			3		4	1	3	2					Soares 2001, Anchieta 2004, Gomes 2004, Santos 2004, Gítrana 2006, Lima 2006, Miranda 2006, Souza 2006, Ferrari 2007, Contreras 2008, Duque 2008, Guimarães 2008, Granja 2009, Saisse 2009
Especialização			1	1	1													Sepulveda Junior 1995, Donato 1997, Pinheiro 1999
Mestrado	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	4	2	5	3	1		Pereira 1989, Fleury 1991, Martins 1997, Cavalcanti 1998, Vallim 1999, Donato 2000, Soares, 2001, Clavico 2002, Lages 2003, Weidner 2003, Sudatti 2004, Costa 2005, Oliveira 2005, Oliveira 2006, Appelhans 2007, Felix 2007, Vasconcelos 2007, Dederer 2008, Medeiros 2008, Guarino 2009, Lima 2009, Oliveira 2009, Paradas 2009, Souza 2009, Magalhães 2010, Ribeiro 2010, Santos 2010, Rogers 2011
Doutorado			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1				Maia 1997, Fleury 1999, Da Gama 2001, Barbosa 2003, Pamplona 2004, Soares 2005, Clavico 2007, Bianco 2008, Dias 2008, Ribeiro 2008, Sudatti 2010
Total	1	1	3	1	3	1	3	1	3	5	3	5	6	8	7	4	1	

Tabela 4. Formação de pessoal ecologia química marinha no Brasil em diferentes níveis e organismos estudados.
Table 4. Professional formation in marine chemical ecology area in Brazil at different levels and studied organisms.

Nível de Formação	Grupo Estudado					Total
	Eponjas	Cnidários	Macroalgas	Outros	Ascídias	
Graduação			13	1		14
Especialização			3			3
Mestrado	1	6	20	1		28
Doutorado	1	3	6		1	11
Total	2	9	42	2	1	53

REFERÊNCIAS

- AMADE, P. & LEMÉE, R. 1998. Chemical defence of the mediterranean alga *Caulerpa taxifolia*: variations in caulerpenyne production. *Aquatic Toxicology*, 43: 287-300, doi:10.1016/S0166-445X(98)00054-X
- AMSLER, C.D. 2008. *Algal chemical ecology*. Springer-Verlag, Berlin, BE. 313 pp.
- AMSLER, C.D. & FAIRHEAD, V.A. 2006. Defensive and sensory chemical ecology of brown algae. *Botanical Research*, 43: 1-91.
- ANCHIETA, T.A. 2004. Ecologia química marinha no Brasil: origem, desenvolvimento e perspectivas. *Monografia*. Faculdades Integradas Maria Thereza. Niterói, RJ, Brasil. 34p.
- APPELHANS, Y.S. 2007. The influence of environmental stress on the fitness of Brazilian macroalgae. 2007. Master *Dissertation* - Leibniz-Institut für Meereswissenschaften an der Universität Kiel, Kiel, Germany. 48p.
- APPELHANS, Y.S.; LENZ, M.; MEDEIROS, H.E.; GAMA, B.A.P.; PEREIRA, R.C. & WAHL, M. 2010. Stressed, but not defenceless: no obvious influence of irradiation levels on antifeeding and antifouling defences of tropical macroalgae. *Marine Biology*, 157: 1151-1159, doi:10.1007/s00227-010-1396-6
- ARNOLD, T.M. & TARGETT, N.M. 2003. To grow and defend: lack of tradeoffs for brown algal phlorotannins. *Oikos*, 100: 406-408.
- ATEMA, J. 1995. Chemical signals in the marine environment: Dispersal, detection, and temporal signal analysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 92: 62-66.
- BARBOSA, J.P. 2003. Isolamento, elucidação estrutural e propriedades biológicas de produtos naturais da alga parda *Dictyota pfaffii*. *Tese de Doutorado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 193p.
- BARBOSA, J.P.; TEIXEIRA, V.L.; VILLACA, R.; PEREIRA, R.C.; ABRANTES, J.L. & FRUGULHETTI, I.C.P.P. 2003. A dolabellane diterpene from the Brazilian brown alga *Dictyota pfaffii* Schnetter. *Biochemical Systematics and Ecology*, 31: 1451-1453.
- BARBOSA, J.P.; TEIXEIRA, V.L. & PEREIRA, R.C. 2004. A dolabellane diterpene from the brown alga *Dictyota pfaffii* as chemical defense against herbivores. *Botanica Marina*, 47: 147-151, doi:10.1515/BOT.2004.015
- BECERRO, M.A. & PAUL, V.J. 2004. Effects of depth and light on secondary metabolites and cyanobacterial symbionts of the sponge *Dysidea granulose*. *Marine Ecology Progress Series*, 280: 115-128.
- BEZERRA L.E.A.; CARVALHO A.F.U.; BARREIRA L.A.; NOGUEIRA V.L.R.; SILVA J.R.F.; VASCONCELOS I.M. & MELO V.M.M. 2004. The relationship between seaweed diet and purple ink production in *Aplysia dactylomela* Rang, 1828 (Gastropoda: Opisthobranchia) from northeastern Brazil. *Journal of Shellfish Research*, 23: 581-584.
- BIANCO, E.M. 2008. Aspectos químicos, ecológicos e evolutivos de produtos naturais da macroalga marinha *Dictyota cervicornis*. *Tese de Doutorado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 148p.
- BIANCO, E.M.; TEIXEIRA, V.L. & PEREIRA, R.C. 2010. Chemical defenses against herbivory by sea urchin from tropical marine seaweed. *Brazilian Journal of Oceanography*, 53: 213-218.

- BIANCO, E.M.; TEIXEIRA, V.L.; PEREIRA, R.C.; SOUZA, A.M.T.; NUCCI, P.; AFONSO, I. & RODRIGUES, C.R. 2009. Brown seaweed defensive chemicals: a structure-activity relationship approach for the marine environment. *Natural Product Communications*, 4: 173-178.
- BLUNT J.W.; COPP B.R.; MUNRO M.H.G.; NORTHCOTE P.T. & PRINSEP M.R. 2011. *Marine natural products*, 28: 196-268. doi: 10.1039/C005001F
- CAVALCANTI, D.N. 1998. Diterpenos da alga marinha *Dictyota menstrualis* (Dictyotales, Phaeophyta): isolamento, significado ecológico e importância taxonômica. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 130p.
- CLAVICO, E.E.G. 2002. Funções ecológicas do extrato bruto da esponja *Geodia corticostylifera*. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 82p.
- CLAVICO, E.E.G. 2007. Avaliação de propriedades defensivas e possível relacionamento mimético das espécies simpátricas de ocotocorais *Renilla reniformis* (Pallas 1766) e *Renilla muelleri* Kölliker 1872. *Tese de Doutorado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 100p.
- CLAVICO, E.E.G.; MURICY, G.; DA GAMA, B.A.P.; BATISTA, D.; VENTURA, C.R.R. & PEREIRA, R.C. 2006. Ecological roles of natural products from the marine sponge *Geodia corticostylifera*. *Marine Biology*, 148: 479-488, doi: 10.1007/s00227-005-0097-z
- CONTRERAS, A. 2008. Preferência alimentar de espécies de *Aplysia* sp sobre macroalgas marinhas. *Monografia*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 48p.
- COSTA, E.S. 2005. Indução de defesas químicas contra a herbivoria e a incrustação biológica em macroalgas marinhas. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 54p.
- DA GAMA, B.A.P. 2001. Papel multifuncional de produtos naturais da alga marinha *Laurencia obtusa* (Hudson) Lamouroux (Rhodophyta, Ceramiales). *Tese de Doutorado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 145p.
- DA GAMA, B.A.P.; CARVALHO, A.G.V.; WEIDNER, K.; SOARES, A.R.; COUTINHO, R.; FLEURY, B.G.; TEIXEIRA, V.L. & PEREIRA, R.C. 2008a. Antifouling activity of natural products from Brazilian seaweeds. *Botanica Marina*, 51: 191-201, doi: 10.1515/BOT.2008.027
- DA GAMA, B.A.P.; SANTOS, R.P.A. & PEREIRA, R.C. 2008b. The effects of epibionts on susceptibility to herbivory and fouling of the red seaweed *Cryptonemia seminervis*. *Biofouling*, 24: 209-218, doi:10.1080/08927010802041253
- DE NYS, R.; STEINBERG, P.D.; ROGERS, C.N.; CHARLTON, T.S. & DUNCAN, M.W. 1996. Quantitative variation of secondary metabolites in the sea hare *Aplysia parvula* and its host plant, *Delisea pulchra*. *Marine Ecology Progress Series*, 130: 135-146.
- DEDERER, G. 2008. Induction of chemical defence in *Codium decortatum* (Chlorophyta). *Master Dissertation*. Ulm Universität, Ulm BW, Germany. 76p.
- DIAS, G.M. 2008. Influência de interações bióticas na aptidão, abundância e defesa de ascídias colonias. *Tese de Doutorado*. Universidade Estadual de Campinas. Campinas, SP, Brasil. 85p.
- DONATO, R. 1997. Significado ecológico dos extratos orgânicos de *Dictyota menstrualis* e *Dictyota mertensii* (Phaeophyta) frente à herbivoria. *Monografia*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 46p.
- DONATO, R. 2000. Cromatografia líquida de alta eficiência em ecologia química marinha: avaliação de diterpenos em *Dictyota menstrualis* (Phaeophyta). *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 63p.
- DUQUE, C.A. 2008. Indução de defesas químicas contra herbívoros na alga vermelha *Osmundaria obtusiloba*. *Monografia*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 40p.
- DWORJANYN, S.A.; DE NYS, R. & STEINBERG, P. D. 1999. Localization and surface quantification of secondary metabolites in the red alga *Delisea pulchra*. *Marine Biology*, 133:727-36.
- ENGEL, S. & PAWLIK, J.R. 2000. Allelopathic activities of sponge extracts. *Marine Ecology Progress Series*, 207: 273-281.
- EPIFANIO, R. de A.; GABRIEL, R.; MARTINS, D.L. & MURICY, G. 1999a. The Sesterterpene variabilin as fish-feeding deterrent from *Ircinia strobilina* Lam. *Journal of Chemical Ecology*, 25: 2247-2254, doi:1020865606047
- EPIFANIO, R. de A.; MAIA, L.F. & FENICAL, W. 2000. Chemical defenses of the endemic Brazilian gorgonian *Lophogorgia violacea* Pallas (Octocorallia, Gorgonacea). *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 11: 584-591, doi: 10.1590/S0103-50532000000600006

- EPIFANIO, R. de A.; MAIA, L.F.; PAWLIK, J.R. & FENICAL, W. 2007. Antipredatory secosterols from *Pseudopterogorgia americana*. *Marine Ecology Progress Series*, 329: 307-310, doi:10.3354/meps329307
- EPIFANIO, R. de A.; MARTINS, D.L.; VILLAÇA, R. & GABRIEL, R. 1999b. Chemical defenses against fish predation in three Brazilian octocorals: 11 β ,12 β -Epoxy-pukalide as a feeding deterrent in *Phyllogorgia dilatata*. *Journal of Chemical Ecology*, 25: 2255-2265, doi:10.1023/A:1020817722885
- FELIX, S. 2007. Variabilidade ecológica e potencial antiincrustante da química defensiva de *Palythoa caribaeorum* de Arraial do Cabo, RJ. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 81p.
- FERRARI, J.S. 2007. Defesas químicas da espécie de octocoral *Renilla muelleri* Kölliker, 1872 da Praia da Urca, RJ. 2007. *Monografia*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 42p.
- FLEURY, B.G. 1991. Metabólitos secundários de algas pardas: Implicações ecológicas, taxonômicas e filogenéticas. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. 200p.
- FLEURY, B.G. 1999. Ecologia química marinha: Competição por espaço entre corais e efeitos de nutrientes no metabolismo secundário de macroalgas e octocorais. *Tese de Doutorado*. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. 241p.
- FLEURY, B.G.; KELECOM, A.; PEREIRA, R.C. & TEIXEIRA, V.L. 1994. Polyphenols, terpenes and sterols in Brazilian Dictyotales and Fucales (Phaeophyta). *Botanica Marina*, 37: 457-462.
- FLEURY, B.G.; LAGES, B.G.; BARBOSA, J.P.; KAISER, C.R. & PINTO, A.C. 2008. New hemiketal steroid from the introduced soft coral *Chromonephtea braziliensis* is a chemical defense against predatory fishes. *Journal of Chemical Ecology*, 34: 987-993, doi: 10.1007/s10886-008-9499-y
- FLEURY, B.G.; LAGES, B.G.; FERREIRA, C.E.L. & PEREIRA, R.C. 2005. Coral invasor em Arraial do Cabo. *Ciência Hoje*, 36: 64-67.
- GITIRANA, H.M. 2006. Ausência de indução de defesas químicas contra a herbivoria em macroalgas marinhas da divisão Rhodophyta. *Monografia*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 53p.
- GOMES, M.A.V. 2004. Atividade defensiva do extrato da alga *Digenea simplex* frente à diferentes herbívoros. *Monografia*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 25p.
- GRANJA, C.M. 2009. Influência da fase de vida na suscetibilidade de *Laurencia catarinensis* (Ceramiales, Rhodophyta) frente à herbívoros. *Monografia*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 28p.
- GUARINO, G.A. 2009. Flexibilidade da resposta de macroalgas à herbivoria: influência da pressão de herbivoria na indução de defesas. 2009. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 46p.
- GUIMARÃES, S.M. 2008. Indução de defesas químicas contra herbívoros na alga verde *Codium decorticans*. *Monografia*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 43p.
- HAAVISTO, F.; VALIKANGAS, T. & JORMALAINEN, V. 2010. Induced resistance in a brown alga: phlorotannins, genotypic variation and fitness costs for the crustacean herbivore *Oecologia*, 162: 685-695. doi:10.1016/j.jembe.2004.11.021
- HARPER, M.K.; BUGNI, T.S.; COPP, B.R.; JAMES, R.D.; LINDSAY, B.S.; RICHARDSON, A.D.; SCHNABEL, P.C.; TASDEMIR, D.; VANWAGONER, R.M.; VERBITSEKI, S.M. & IRELAND, C.M. 2001. Introduction to the chemical ecology of marine natural products. Pp. 3-69. In: J. B. McClintock & B. J. Baker, (eds.). *Marine chemical ecology*. CRC Press, Boca Raton, FL. 610p.
- HAY, M.E. 1996. Marine chemical ecology: What is known and what is next? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 200: 103-134, doi:10.1016/S0022-0981(96)02659-7
- HAY, M.E. 2009. Marine chemical ecology: Chemical signals and cues structure marine populations, communities, and ecosystems. *Annual Review of Marine Sciences* 1: 193-212, doi: 10.1146/annurev.marine.010908.163708
- HAY, M.E. & FENICAL, W. 1996. Chemical ecology and marine biodiversity: Insights and products from the sea. *Oceanography*, 9: 10-20.
- HAY, M.E. & KUBANEK, J. 2002. Community and ecosystem level consequences of chemical signaling in the plankton. *Journal of Chemical Ecology*, 28: 2001-2016.
- HAY, M.E.; DUFFY, J.E. & FENICAL, W. 1988. Seaweed chemical defenses: among-compound and among-herbivore variance. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Congress*. 3: 43-48.

- KOH, E.G.L. & SWEATMAN, H. 2000. Chemical warfare among scleractinians: bioactive natural products from *Tubastraea falkneri* Wells kill larvae of potential competitors. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 251: 141-160.
- KOIVIKKO, R.; LOPONEN, J.; PIHLAJA, K. & JORMALAINEN, V. 2007. High-performance liquid chromatographic analysis of phlorotannins from the brown alga *Fucus vesiculosus*. *Phytochemical Analysis*, 18: 326-332, doi:10.1002/pca.986
- KOIVIKKO, R.; ERANEN, J.K.; LOPONEN, J. & JORMALAINEN, V. 2008. Variation of phlorotannins among three populations of *Fucus vesiculosus* as revealed by HPLC and colorimetric quantification. *Journal of Chemical Ecology*, 34: 57-64, doi:10.1007/s10886-007-9410-2
- KUBANEK, J.; LESTER, S.E.; FENICAL, W. & HAY, M.E. 2004. Ambiguous role of phlorotannins as chemical defenses in the brown alga *Fucus vesiculosus*. *Marine Ecology Progress Series*, 277: 79-93.
- LAGES, B.G. 2003. Avaliação do potencial invasor do coral *Stereonephthya* aff. *curvata* (Nephtheidae - Alcyonacea) na Reserva Extrativista de Arraial do Cabo (RJ). *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 49p.
- LAGES, B. G., FLEURY, B.G., FERREIRA, C.E.L. & PEREIRA, R.C. 2006. Chemical defense of an exotic coral as invasion strategy. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 328: 127-135, doi:10.1016/j.jembe.2005.07.011
- LAGES, B.G.; FLEURY, B.G.; PINTO, A.C. & CREED, J.C. 2010. Chemical defenses against generalist fish predators and fouling organisms in two invasive ahermatypic corals in the genus *Tubastraea*. *Marine Ecology*, 31: 473-482. DOI: 10.1111/j.1439-0485.2010.00376.x
- LAGES, B.G.; FLEURY, B.G.; REZENDE, C.; PINTO, A.C. & CREED, J.C. 2010. Chemical composition and release in situ due to injury of the invasive coral *Tubastraea* (Cnidaria, Scleractinia). *Brazilian Journal of Oceanography* 58: 47-56.
- LANE, A.L.; NYADONG, L.; GALHENA, A.; SHEARER, T.L.; STOUT, E.P.; PARRY, R.M.; KWASNIK, M.; WANG, M.D.; HAY, M.E.; FERNANDEZ, F. & KUBANEK, J. 2009. Surface-mediated antifungal chemical defenses in a tropical seaweed. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 7314-7319, doi:10.1073/pnas.0812020106
- LIMA, L.M.S. 2006. Defesas químicas anti-herbivoria de *Avrainvillea elliottii* (Udoteaceae, Chlorophyta). *Monografia*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 44p.
- LIMA, L.M.S. 2009. Variação intra-talo de defesas químicas em espécies da ordem Bryopsidales e o modelo de defesa ótima. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 59p.
- LIMA, L.M.S.; ALOR, R.; URIOSTEGUI, R.; MURRAY, S.N. & PEREIRA, R.C. 2008. Within-plant variation in palatability and chemical defenses in the green seaweed *Avrainvillea elliottii*. *Botanica Marina*, 51: 21-25, doi:10.1515/BOT.2008.001
- LINDQUIST, N. & HAY, M.E. 1996. Palatability and chemical defenses of marine invertebrate larvae. *Ecological Monographs*, 66: 431-450.
- MAGALHÃES, L.H.R. 2010. Efeito de semioquímicos de invertebrados marinhos no recrutamento larval de organismos bentônicos. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 54p.
- MAIA, L.F. 1997. Composição química e atividade ictiodeterrente de espécies de octocorais do Estado do Rio de Janeiro. *Tese de Doutorado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 188p.
- MAIA, L.F.; EPIFANIO, R. de A.; EVE, T. & FENICAL, W. 1999. New fish feeding deterrents, including a novel sesquiterpenoid heterogorgiolide, from the Brazilian gorgonian *Heterogorgia uatumani* (Octocorallia, Gorgonacea). *Journal of Natural Products*, 62: 1322-1324, doi:10.1021/np990138z
- MARQUES, L.V.; VILLACA, R. & PEREIRA, R.C. 2006. Susceptibility of macroalgae to herbivorous fishes at Rocas Atoll (Brazil). *Botanica Marina*, 49: 379-385, doi:10.1515/BOT.2006.049
- MARTINS, D.L. 1997. Produção de metabólitos secundários contra predadores naturais em octocorais brasileiros: isolamento, elucidação estrutural e atividade fagorrepelente da gorgônia *Phyllogorgia dilatata*. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 154p.
- MCCLINTOCK, J.B. & BAKER, B. J. 2001. *Marine chemical ecology*. CRC Press, Boca Raton, FL. 610p.
- MCCLINTOCK, J. B.; AMSLER, C. D. & BAKER, B. J. 2010. Overview of the chemical ecology of benthic marine invertebrates along the Western Antarctic Peninsula. *Integrative and Comparative Biology*, 1-14, doi:10.1093/icb/icq035

- MEDEIROS, H.E. 2008. Efeitos da limitação de luz sobre a produção primária e as defesas químicas em macroalgas marinhas. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 80p.
- MIRANDA, E.A.R. 2006. Ecologia química da macroalga marinha *Asparagopsis taxiformis* (Rhodophyta). *Monografia*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 62p.
- NYLUND, G.M.; CERVIN, G.; PERSSON, F.; HERMANSSON, M.; STEINBERG, P.D. & PAVIA, H. 2008. Seaweed defence against bacteria: a poly-brominated 2-heptanone from the red alga *Bonnemaisonia hamifera* inhibits bacterial colonization. *Marine Ecology Progress Series*, 369: 39-50.
- OLIVEIRA, A.S. 2006. Variação qualitativa e quantitativa e ação defensiva de metabolitos secundários em macroalgas marinhas do gênero *Dictyota* Lamouroux (Phaeophyta, Dictyotales). *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 94p.
- OLIVEIRA, L.S. 2009. Influência de luz, temperatura e nutrientes no metabolismo primário e secundário de *Laurencia obtusa*. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 93p.
- OLIVEIRA, A.S.; CAVALCANTI, D.N.; BIANCO, E.M.; DE-PAULA, J.C.; PEREIRA, R.C.; YONESHIGUE-VALENTIN, Y. & TEIXEIRA, V.L. 2008. Chemical composition of diterpenes from the brown alga *Canistrocarpus cervicornis* (Dictyotaceae, Phaeophyceae). *Natural Product Communications*, 3: 1469-1472.
- OLIVEIRA, M.A.L. 2005. Branqueamento em *Palythoa caribaeorum*: caracterização microbiológica e ecologia química. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 113p.
- PAMPLONA, O.S. 2004. Perfil químico e ação defensiva comparativa de extratos brutos de diferentes localidades do litoral brasileiro da alga parda marinha *Dictyota mertensii* (Dictyotales, Phaeophyta). *Tese de Doutorado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 131p.
- PARADAS, W.C. 2009. Indução do transporte de substâncias halogenadas para a superfície de *Laurencia obtusa*. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 59p.
- PARADAS, W.C.; SALGADO, L.T.; SUDATTI, D.B.; CRAPEZ, M.A.C.; FUJII, M.T.; COUTINHO, R.; PEREIRA, R.C. & AMADO FILHO, G.M. 2010. Induction of halogenated vesicle transport in cells of the red seaweed *Laurencia obtusa*. *Biofouling*, 26: 277-286, doi:10.1080/08927010903515122
- PAUL, V.J.; ARTHUR, K.E.; RITSON-WILLIAMS, R.; ROSS, C. & SHARP, K. 2007. Chemical defenses: from compounds to communities. *Biological Bulletin*, 213:226-251.
- PAUL, N. A.; DE NYS, R. & STEINBERG, P. D. 2006a. Chemical defence against bacteria in the red alga *Asparagopsis armata*: linking structure with function. *Marine Ecology Progress Series*, 306: 87-101.
- PAUL, V.J.; PUGLISI, M.P. & RITSON-WILLIAMS, R. 2006b. Marine chemical ecology. *Natural Product Reports*, 23: 153-180.
- PAUL V.J.; RITSON-WILLIAMS R. & SHARP K. 2011. Marine chemical ecology in benthic environments. *Natural Product Reports*, 28: 345-387. Doi: 10.1039/c0np00040j
- PEREIRA, R.C. 1989. Desenvolvimento de *Sargassum furcatum* Kützting in vitro e significado ecológico dos flototaninos como defesa e na taxonomia. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. 120p.
- PEREIRA, R.C. 1993. O arsenal químico das algas. *Ciência Hoje*, 96: 37-43.
- PEREIRA, R.C. 2004. A química defensiva como potencial invasor de espécies marinhas. pp 175-191. In: R.C.C.L. Souza & J.S.V. Silva (eds.). Água de Lastro e Bioinvasão. Interciência, Rio de Janeiro, RJ. 224p.
- PEREIRA, R.C. 2009. Ecologia Química Marinha. p. 473-503. In: R.C. Pereira & A. Soares-Gomes (org.). Biologia Marinha. 2 ed. Rio de Janeiro: Interciência.
- PEREIRA, R.C. & DA GAMA, B.A.P. 2008. Macroalgal chemical defenses and their roles in structuring tropical marine communities. Pp 25-56. In: C.D. Amsler (ed.). Algal Chemical Ecology. Springer, Berlin, BE. 314p.
- PEREIRA, R.C. & YONESHIGUE-VALENTIN, Y. 1999. The role of polyphenols from tropical brown alga *Sargassum furcatum* on the feeding by amphipod herbivores. *Botanica Marina*, 42: 441-448, doi:10.1515/BOT.1999.051
- PEREIRA, R.C.; BIANCO, E.M.; BUENO, L.B.; OLIVEIRA, M.A.L.; PAMPLONA, O.S. & DA GAMA, B.A. P. 2010. Associational defense against herbivory between brown seaweeds. *Phycologia*, 49: 424-428, doi:10.2216/09-84.1
- PEREIRA, R.C.; CAVALCANTI, D.N. & TEIXEIRA, V.L. 2000a. Effects of secondary metabolites from the tropical

- Brazilian brown alga *Dictyota menstrualis* on amphipod *Parhyale hawaiiensis*. *Marine Ecology Progress Series*, 205: 95-100, doi:10.3354/meps205095
- PEREIRA, R.C.; DA GAMA, B.A.P.; TEIXEIRA, V.L. & YONESHIGUE-VALENTIN, Y. 2003. Ecological roles of natural products from the Brazilian red seaweed *Laurencia obtusa*. *Brazilian Journal of Biology*, 63: 665-672, doi:10.1590/S1519-69842003000400013
- PEREIRA, R.C.; DONATO, R.; TEIXEIRA, V.L. & CAVALCANTI, D.N. 2000b. Chemotaxis and chemical defenses in seaweed susceptibility to herbivory. *Revista Brasileira de Biologia*, 60: 405-414, doi:10.1590/S0034-71082000000300005
- PEREIRA, R.C.; PINHEIRO, M.D.; TEIXEIRA, V.L. & GAMA, B.A.P. 2002. Feeding preferences of the endemic gastropod *Astraea latispina* in relation to chemical defenses of Brazilian tropical seaweeds. *Brazilian Journal of Biology*, 62: 33-40, doi:10.1590/S1519-69842002000100005
- PEREIRA, R.C.; SOARES, A.R.; TEIXEIRA, V.L.; GAMA, B.A.P. & VILLACA, R. 2004. Variation in chemical defenses against herbivory in Southwestern Atlantic *Stypodium zonale* (Phaeophyta). *Botanica Marina*, 47: 202-208, doi:10.1515/BOT.2004.020
- PEREIRA, R.C.; TEIXEIRA, V.L. & KELECOM, A. 1994. Chemical defenses against herbivores in marine algae. 1. The brown alga *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux from Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 66: 230-235.
- PEREIRA, R.C.; YONESHIGUE-VALENTIN, Y.; TEIXEIRA, V.L. & KELECOM, A. 1989. Flortaninos e fenóis de algas pardas (Phaeophyta). *Ínsula*, 19: 349-371.
- PEREIRA, R.C.; YONESHIGUE-VALENTIN, Y.; TEIXEIRA, V.L. & KELECOM, A. 1990. Quantificação e avaliação taxonômica dos flortaninos de algas pardas (Phaeophyceae). *Tribuna Farmacêutica*, 57/59: 62-71.
- PEREIRA, R.C.; YONESHIGUE-VALENTIN, Y.; TEIXEIRA, V.L. & KELECOM, A. 1991. Phlorotannins in Brazilian brown algae: quantitative study and ecological implications. *Planta Medica*, 56: 557-558.
- PINHEIRO, M.D. 1999. Significado de defesas químicas na suscetibilidade de algas bentônicas frente à herbivoria pelo gastrópodo *Astraea latispina*. *Monografia*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 35p.
- POHNERT, G.; STEINKE, M. & TOLLRIAN, R. 2007. Chemical cues, defence metabolites and the shaping of pelagic interspecific interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 198-204. doi:10.1016/j.tree.2007.01.005
- PRINCE, E.K.; POULSON, K.L.; MYERS, T.L.; SIEG, R.D. & KUBANEK, J. 2010. Characterization of allelopathic compounds from the red tide dinoflagellate *Karenia brevis*. *Harmful Algae*, 10(1): 39-48, doi: 10.1016/j.hal.2010.06.003
- RAVEN, J.A. 2003. Long-distance transport in non-vascular plants. *Plant, Cell and Environment*, 26: 73-85, doi:10.1046/j.1365-3040.2003.00920.x
- RENAUD, P. E.; HAY, M. E. & SCHMITT, T. M. 1990. Interactions of plant stress and herbivory: intraspecific variation in the susceptibility of a palatable versus an unpalatable seaweed to sea urchin grazing. *Oecologia*, 82: 217-226.
- RIBEIRO F. de V. 2010. Importância ecológica da defesa química na gorgônia *Phyllogorgia dilatata* em comunidade bentônica. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 82p.
- RIBEIRO, S.M. 2008. Ecologia química de esponjas marinhas: multifuncionalidade, variação congênica, intrapopulacional latitudinal e estádios de vida. *Tese de Doutorado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 150p.
- RIBEIRO, S.M.; CLAVICO, E.E.G.; TEIXEIRA, V.L. & PEREIRA, R.C. 2008. O diálogo químico das esponjas: Como esses organismos interagem no ambiente marinho. *Ciência Hoje*, 43: 34-39.
- ROGERS, R. 2011. A capacidade da anêmona *Bunodosoma caissarum* Correa, 1964 sobreviver ao coral *Zoanthus sociatus* Ellis, 1786: uma relação alelopática? *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense, Niterói, RJ, Brasil.
- SAISSE, N.E.O. 2009. A química defensiva nas diferentes fases do ciclo de vida da macroalga marinha *Laurencia dendroidea* J. Agardh (Ceramiales, Rhodophyta). *Monografia*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 40p.
- SALGADO, L. T.; VIANA, N. B.; ANDRADE, L. R.; LEAL, R. N.; DA GAMA, B. A. P.; ATTÍAS, M.; PEREIRA, R. C. & AMADO FILHO, G. M. 2008. Intra-cellular storage, transport and exocytosis of halogenated compounds in marine red alga *Laurencia obtusa*. *Journal of Structural Biology*, 162: 345-355, doi:10.1016/j.jsb.2008.01.015

- SANTOS, R.P.A. 2004. Avaliação da suscetibilidade à herbivoria da alga marinha *Cryptonemia seminervis* (Rhodophyta) com e sem epibiose. *Monografia*. Faculdades Maria Thereza. Niterói, RJ, Brasil. 40p.
- SANTOS, R.P.A. 2010. Influência da epibiose sobre a herbivoria e a incrustação biológica na macroalga marinha *Cryptonemia seminervis* (Rhodophyta, Halymeniaceae). *Dissertação de Mestrado*. Universidade Santa Úrsula. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. 63p.
- SCHMITT, T.M.; HAY, M.E. & LINDQUIST, N. 1995. Constraints on chemically-mediated coevolution: multiple functions for seaweed secondary metabolites. *Ecology*, 76: 107-123.
- SEPÚLVEDA JÚNIOR, M. C. 1995. Suscetibilidades de algas marinhas frente à herbivoria em Abrolhos (Bahia): evidências de defesas químicas. *Monografia*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 45p.
- SOARES, A.R. 2001. Variação dos diterpenos da alga parda marinha *Styopodium zonale* (Dictyotales, Phaeophyta). *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 145p.
- SOARES, A.R. 2005. Produtos naturais da alga parda marinha *Styopodium zonale* (Dictyotales, Phaeophyta) do litoral brasileiro. *Tese de Doutorado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 193p.
- SOARES, A. R.; TEIXEIRA, V. L.; PEREIRA, R. C. & VILLAÇA, R. 2003. Variation on diterpene production by the Brazilian alga *Styopodium zonale* (Dictyotales, Phaeophyta). *Biochemical Systematics and Ecology*. 31: 1347-1350.
- SOARES, M.F. 2001. Mecanismos químicos antiincrustantes em algas calcárias (Corallinales - Rhodophyta) da Praia do Forno, Búzios, RJ. *Monografia*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 32p.
- SOLÉ-CAVA A.M. & KELECOM A. 1988. Diálogo químico nos mares. *Ciência Hoje*, 8: 18-29.
- SOTKA, E.E.; MCCARTY, A. & GIDDENS, H.B. 2010. Are tropical herbivores more tolerant of chemically rich seaweeds than are temperate herbivores? A test of seaweed-herbivore coevolution. *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*, 280-284.
- SOUZA, C.F. 2006. Preferência alimentar do ouriço-do-mar *Lytechinus variegatus* (Lamarck, 1816) por macroalgas marinhas. 2006. *Monografia*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 56p.
- SOUZA, C.F. 2009. Variabilidades espacial e temporal na produção de defesa química em *Laurencia filiformis* (Rhodophyta) e suas implicações na suscetibilidade à herbivoria. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 56p.
- SOUZA, C. F.; OLIVEIRA, A. S. & PEREIRA, R. C. 2008. Feeding preference of the sea urchin *Lytechinus variegatus* (Lamarck, 1816) on seaweeds. *Brazilian Journal of Oceanography*, 56: 239-247.
- STACHOWICZ, J. J. & HAY, M. E. 2000. Geographic variation in camouflaging behavior by a decorator crab: southern populations specialize on chemically noxious decorations. *American Naturalist*, 156: 59-71.
- STEINBERG, P. D. & PAUL, V. J. 1990. Fish feeding and chemical defenses of tropical brown algae in Western Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 58: 253-259.
- STERN, J. L.; HAGERMEN, A.E.; STEINBERG, P.D.; WINTER, F.C. & ESTES, J.A. 1996. A new assay for quantifying brown algal phlorotannins and comparisons to previous methods. *Journal of Chemical Ecology*, 22: 1273-1293.
- SUDATTI, D.B. 2004. Implicações ecológicas da variação da concentração do sesquiterpeno elatol em *Laurencia obtusa*. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 65p.
- SUDATTI, D.B. 2010. Influência de fatores ambientais, abióticos e bióticos na química da macroalga marinha *Laurencia dendroidea* (Ceramiales: Rhodophyta). *Tese de Doutorado*. Universidade Federal Fluminense, RJ, Brasil. 143p.
- SUDATTI, D.B.; RODRIGUES, S.V. & PEREIRA, R.C. 2006. Quantitative GC-ECD analysis of halogenated metabolites: determination of elatol on surface and within-thallus of *Laurencia obtusa*. *Journal of Chemical Ecology*, 32: 835-843, doi:10.1007/s10886-006-9033-z
- SUDATTI, D. B.; RODRIGUES, S. V.; COUTINHO, R.; DA GAMA, B. A. P.; SALGADO, L. T.; AMADO FILHO, G.M. & PEREIRA, R. C. 2008. Transport and defensive role of elatol at the surface of the red seaweed *Laurencia obtusa* (Ceramiales, Rhodophyta). *Journal of Phycology*, 44: 584-591, doi:10.1111/j.1529-8817.2008.00507.x

- TARGETT, N. M.; COEN, L. D.; BOETTCHER, A. A. & TANNER, C. E. 1992. Biogeographic comparisons of marine algal polyphenols: evidence against latitudinal trend. *Oecologia*, 89: 464-470.
- TEIXEIRA, V. L.; BARBOSA, J. P.; ROCHA, F.D.; KAPLAN, M.A.C.; HOUGHTON, P. J. & PEREIRA, R. C. 2006.. Hydroperoxysterols from the brazilian brown seaweeds *Dictyopteris justii* and *Spatoglossum schroederi* (Dictyotales): A defensive strategy against herbivory. *Natural Product Communications*, 1: 293-297.
- TOTH, G. B. & PAVIA, H. 2007. Induced herbivore resistance in seaweeds: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 95: 425-434.
- VALLIM, M.A. 1999. Variação geográfica dos diterpenos das algas do grupo "Dictyota" e seu significado ecológico em *Dictyota mertensii* (Martius) Kützing frente à herbivoria. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 123p.
- VALLIM, M. A.; TEIXEIRA, V. L. & PEREIRA, R. C. 2007. Feeding-deterrent properties of diterpenes of *Dictyota mertensii* (Phaeophyceae, Dictyotales). *Brazilian Journal of Oceanography*, 55: 223-229.
- VASCONCELOS, M.A. 2007. A química de *Plocamium brasiliense* (Greville) Hawe & Taylor: abordagens sistemáticas e ecológicas. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Fluminense. Niterói, RJ, Brasil. 95p.
- VASCONCELOS, M. A.; FERREIRA, W. J.; PEREIRA, R. C.; CAVALCANTI, D. N. & TEIXEIRA, V. L. 2010. Chemical constituents from the red alga *Plocamium brasiliense* (Greville) M. Howe and W.R. Taylor. *Biochemical Systematics and Ecology*, 38: 119-121, doi:10.1016/j.bse.2009.12.031
- VASCONCELOS, M. A.; MENDES, T. C.; FORTES, W. L. S. & Pereira, R. C. 2009. Feeding and decoration preferences of the majid crab *Acanthonyx scutiformis*. *Brazilian Journal of Oceanography*, 57: 137-143.
- WALTERS, K. D. & PAWLIK, J. R. 2005. Is there a trade-off between wound-healing and chemical defenses among Caribbean reef sponges? *Integrative and Comparative Biology*, 45: 352-358.
- WEIDNER, K. 2003. *Inducible defenses by amphipods in brazilian macroalgae: An experimental approach*. Technische Universität Bergakademie Freiberg. 139p.
- WEIDNER, K.; LAGES, B.G.; DA GAMA, B.A.P.; MOLIS, M.; WAHL, M. & PEREIRA, R.C. 2004. Effects of mesograzers and nutrient levels on the induction of defenses in several Brazilian macroalgae. *Marine Ecology Progress Series*, 283: 113-125, doi:10.3354/meps283113
- WILLIAMSON, J. E.; CARSON, D. G.; DE NYS, R. & STEINBERG, P. D. 2004. Demographic consequences of an ontogenetic shift by a sea urchin in response to host plant chemistry. *Ecology*, 85: 1355-1371.
- ZEECK, E.; HARDEGE, J. & BARTELS-HARDEGE, H. 1990. Sex pheromones and reproductive isolation in two nereid species, *Nereis succinea* and *Platynereis durnerilii*. *Marine Ecology Progress Series*, 67: 183-188.
- ZIMMER, R. K. & BUTMAN, C. A. 2000. Chemical signaling processes in the marine environment. *Biological Bulletin*, 198: 168-187.

Submetido em 24/09/2010

Aceito em 30/05/2011