



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA

CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

ASPECTOS REPRODUTIVOS DE *Eucidaris tribuloides* Lamarck (1816)  
(ECHINODERMATA: ECHINOIDEA: CIDAROIDEA) EM UM TRECHO DO LITORAL  
DE SALVADOR (BA)

NATALIE PETROVNA SEMANOVSKI

Salvador, BA

2019



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA

CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

ASPECTOS REPRODUTIVOS DE *Eucidaris tribuloides* Lamarck (1816)  
(ECHINODERMATA: ECHINOIDEA: CIDAROIDEA) EM UM TRECHO DO LITORAL  
DE SALVADOR (BA)

NATALIE PETROVNA SEMANOVSKI

Monografia apresentada ao Instituto de Biologia da  
Universidade Federal da Bahia como exigência  
para a obtenção do grau de Bacharel em Ciências  
Biológicas.

Orientadora: Dr.<sup>a</sup> Yara Aparecida Garcia Tavares

Salvador, BA

2019

Data da defesa: 06 de setembro de 2019

**Banca Examinadora**

---

**Dr.<sup>a</sup> Yara Aparecida Garcia Tavares**

**Colegiado de Ciências Biológicas, Universidade Estadual do Paraná campus  
de Paranaguá**

---

**Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Carla Maria Menegola da Silva**

**Centro de Estudos Costeiros, Limnológicos e Marinhos  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Campus Litoral**

---

**Prof. Dr. Emílio Lana**

**Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia**

## AGRADECIMENTOS

À Dr.<sup>a</sup> Yara Tavares, capitã deste barco. Obrigada por ter acreditado em mim, por ter me acolhido em sua casa e aberto as portas do Labmar, por me permitir ser tão apaixonada por essa pesquisa, pelos ensinamentos diários e oportunidades, por ter respeitado as minhas limitações e me ajudado a superá-las, por ter me ensinado a lidar com as pessoas, e por ser um exemplo de profissional. Ter sido sua orientada marcou a minha vida. Guardarei esta experiência com muito carinho.

À Dr.<sup>a</sup> Carla Menegola, por me aceitar no Laboratório de Porifera e Fauna associada e me iniciar nesse maravilhoso mundo que é a zoologia de invertebrados marinhos

À Dr.<sup>a</sup> Orane alves, por abrir as portas de seu laboratório (GEOECO) para permitir que eu desse continuidade a pesquisa com ouriços e pelas orientações e conversas ao longo do caminho. Pelo apoio e conselhos em momentos decisivos da minha carreira acadêmica. Obrigado por confiar em mim.

Às amigas e aos amigos dos diversos laboratórios pelos quais passei, pela convivência e companheirismo. Levo vocês n'alma!

Aos amigos e amigas que construí ao longo da minha graduação. O apoio e a persistência diários foram fundamentais para a minha chegada até aqui.

À minha família, em especial aos meus pais e irmã, pelo fomento e apoio que me permitiram estagiar na Universidade Estadual do Paraná e realizar essa pesquisa.

Ao Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia, meu lar e espaço formativo durante os quatro anos da graduação.

Por último, mas não menos importante, a mim por persistir nos momentos de desesperança.

## RESUMO

*Eucidaris tribuloides* (Cidaroida) é um equinoide carnívoro com ampla distribuição em águas tropicais do Atlântico (EUA ao sul do Brasil e oeste do continente africanos) adaptado a habitats rochosos e recifais na região entremarés e infralitoral. São fundamentais para a teia trófica dos ecossistemas onde habitam, como redadores e resas de diversos animais. Neste estudo foi avaliado o ciclo gametogênico de uma população desta espécie na enseada de Itapuã, Bahia de junho de 2017 a abril de 2018 (bimestral). Os maiores exemplares visto em campo foram coletados por busca ativa em baixa-mares de sizígia e fixados em solução de formalina salina 4%. Os espécimes foram mensurados (diâmetro da carapaça), pesados e eviscerados para a retirada das gônadas. Essas estruturas foram também pesadas para a avaliação da contribuição do peso da gônada no peso total do animal, expressa pelo índice gonadal (IG) e corroborado por meio do teste de Kruskal-Wallis. As gônadas foram então categorizadas macroscopicamente quanto ao seu grau de entumescimento e padrão de coloração. Frações do tecido gonadal (3 cm<sup>3</sup>) foram seccionadas e processadas por histotécnica de rotina (microscopia óptica). Os cortes histológicos (5 µm) foram corados por Hematoxilina-Eosina 10% e foram descritos os estágios de desenvolvimento da espécie. Posteriormente foi realizada a interpretação simultânea das categorias macroscópicas e os estágios da gametogênese. A proporção sexual dos indivíduos foi testada por meio do teste de  $\chi^2$  ( $\alpha = 0,05$ ). A partir das observações microscópicas foram descritos os estágios de desenvolvimento proliferação, em maturação, maturação, Emissão, esgotamento e em recuperação. A biometria do gameta feminino foi feita a partir da mensuração de dois eixos longitudinais (maior e menor) de todas as células viáveis (com região nuclear evidente), avaliada por frequência relativa de classes do diâmetro médio do ovócito determinadas por regra de Sturges. Inferências a respeito da influência de variáveis abióticas foram ainda realizadas a partir de dados coletados *in situ* e compilados da base de dados do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). A salinidade oscilou entre 40 e 43 PSU enquanto a temperatura superficial da água e a do ar apresentaram valores semelhantes com maior e menor valor em agosto e abril (24,2 e 29 °C), respectivamente. A radiação solar flutuou entre 14 W/m<sup>2</sup> em junho e 24 W/m<sup>2</sup> em fevereiro enquanto a precipitação se manteve em torno de 70 mm, com exceção dos meses de junho (113 mm) e abril (165 mm). Cerca de 86 indivíduos (38,2 ± 2,9 mm de diâmetro da carapaça) foram processados. A proporção dos sexos se mostrou desigual ( $\chi^2=75,51$ ; GL=1;  $p<0,05$ ) nesta população. O diâmetro médio do ovócito em *E. tribuloides* variou de 1,7 a 68,2 µm com dimensões entre 45-55 µm quando maduros. Gametas de tamanho intermediários (entre 20,0 e 40,0 µm) e pequenos (10,0µm) foram vistos em todos os meses, porém com maior frequência em abril. Ovócitos com diâmetro acima de 60,0µm foram raros com maior frequência em outubro e dezembro. O IG não apresentou variações entre os sexos tendo significância apenas nos meses de outubro e fevereiro quando analisados indivíduos sexados e não sexados em conjunto. O ciclo gamético de *E. tribuloides* foi caracterizado por um longo período de atividade reprodutiva durante o segundo semestre do ano, com uma gradativa redução no primeiro semestre e um marcado

momento de recuperação em abril. A análise macroscópica não foi confiável como técnica descritiva para o ciclo. O IG foi fortemente influenciado por fenômenos de alocação de energia no órgão reprodutivo durante o ciclo gamético não sendo um descritor fidedigno do ciclo. A elevada capacidade de renovação da população gamética, vista por meio da biometria da população ovocitária (constante presença de ovócitos pequenos observados em todos os meses analisados), parece ter impacto na qualidade do gameta da população baiana que apresenta metade do tamanho observado para as populações a norte da linha do equador. Embora a sazonalidade seja apontada como um fator de importância para regulação dos ciclos em equinoides, *E. tribuloides* parece manter o padrão de seu ciclo independente das diferenças latitudinais apenas alterando a duração dos eventos de Emissão gamética. O presente estudo revelou ainda que mesmo populações com longos períodos reprodutivos possuem um momento ótimo para Emissão gamética, expresso pela melhor qualidade (maior tamanho) do gameta observados em outubro e dezembro. Os fatores abióticos como temperatura e salinidade parecem não ter influência na população estudada no Brasil quando comparada com as populações da Flórida, mas a radiação solar combinada as oscilações de precipitação indicam um importante gatilho para os momentos de Emissão e/ou recuperação do ciclo como já observado em equinoides.

**Palavra-chave:** Cidaroida, Reprodução, Índice Gonadal.

## ABSTRACT

*Eucidaris tribuloides* (Cidaroida) is a carnivore echinoid with wide distribution in tropical Atlantic waters (USA to southern Brazil and west of the African continent) particularly adapted for living in rocky and coral reef areas. The current study evaluated *E. tribuloides* reproductive pattern in Itapuã cove, Bahia. Samplings occurred bimonthly during a year (from June 2017 to April 2018). Largest specimens in the field were collected manually during low tide ( $n = 12$  to  $15$ ) and preserved (4% saline formalin solution). Specimens were measured (test width), weighed and eviscerated. Kruskal-Wallis analysis was taken to evaluate gonadal index (GI). Sea urchin gonads were macroscopically categorized according to their distension and color. Gonadal tissue fractions ( $3 \text{ cm}^3$ ) were sectioned ( $5 \text{ }\mu\text{m}$ ), stained (10% Hematoxylin-Eosin) and mounted on a slide (optical microscopy). Gonadal development stages, sex ratio ( $\chi^2$ ,  $\alpha = 0.05$ ) and mean diameter of the mature oocyte in maturation were recognized. Salinity and superficial sea temperature were registered *in situ* and air temperature, solar radiation and rainfall were obtained from the National Institute of Meteorology (INMET) database. Salinity fluctuated between 40 and 43 PSU while the superficial sea temperature and air temperature presented similar values (between 24.2 and 29.0 °C). Solar radiation seems to present a pattern with minimum values during the first semester of the year while rainfall remained around 70mm, except for June (113 mm) and April (165 mm). About 86 individuals ( $38.2 \pm 2.9 \text{ mm}$  test width) were processed. Six gonadal development stages were described (proliferation, pre-maturation, maturation, spawning, depletion and recovery). mean diameter of the mature oocyte diameter in *E. tribuloides* ranged between 45 and 55  $\mu\text{m}$ . Intermediate (between 20.0 and 40.0  $\mu\text{m}$ ) and small (10.0  $\mu\text{m}$ ) sized gametes were seen every month. Oocytes with diameter above 60.0  $\mu\text{m}$  were rare, but most frequently in October and December. *E. tribuloides* presented a long reproductive period during the second semester of the year (June to December) with a gradual reduction in its activities during first semester and a recovery moment in April. Macroscopic analysis was not a reliable technique to represent the reproductive pattern. GI did not show variations between sexes and seemed being influenced by storage cycle in *E. tribuloides* and therefore it did not reflect the gametes maturation. The high ability of gametic renewal (constant presence of small oocytes observed in all months analyzed), seems to have an impact on the gamete quality of the Bahian population, which is half the size observed for the populations studied worldwide. *E. tribuloides* seems to maintain the reproductive pattern regardless latitudinal differences by prolonging spawning events. Data implies that even populations with long reproductive periods have an optimal time for spawning, expressed by the best gamete quality (larger size) observed in October and December. Abiotic factors such as temperature and salinity seem to have no influence on the population studied in Brazil when compared to Florida ones, but solar radiation and rainfall combined might indicate an important trigger for spawning and/or recovery period.

**Keywords:** Cidaroida, reproduction, gonad index.

## SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	8
2	OBJETIVOS.....	13
2.1	Geral.....	13
2.1.1	<i>Específicos</i> .....	13
3	MATERIAIS E MÉTODOS.....	14
3.1	Área de estudo .....	14
3.2	Procedimentos em campo .....	16
3.3	Procedimentos em laboratório .....	17
3.4	Análises de dados .....	20
4	RESULTADOS .....	22
4.1	Dados ambientais .....	22
4.2	Dados biológicos .....	23
4.3	Análise macroscópica da gônada.....	23
4.4	Estágios de desenvolvimento gonadal .....	25
4.5	Frequência de estágios de desenvolvimento gonadal .....	29
4.6	Análise biométrica do gameta feminino .....	31
4.7	Índice gonadal .....	33
5	DISCUSSÃO.....	34
5.1	Avaliação do ciclo reprodutivo .....	34
5.2	Diagnose macroscópica.....	38
5.3	Interpretação simultânea entre a diagnose macroscópica e os estágios de desenvolvimento.....	38
5.4	Ciclo reprodutivo de <i>Eucidaris tribuloides</i> no mundo .....	40
5.5	Ciclos reprodutivos de equinoides e a variação latitudinal.....	43
5.6	“Gatilhos” ambientais .....	46
6	CONCLUSÃO .....	51
7	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	52
8	ANEXOS.....	68



## 1 INTRODUÇÃO

Equinoides são importantes constituintes bênticos das teias tróficas marinhas (ambientes costeiros e de mar profundo) em regiões tropicais, temperadas e polares (HAY, 1984; REX *et al.*, 2006; BLICHER *et al.*, 2007). Como estruturadores destas comunidades desempenham papel de consumidores primários ou predadores sobre as populações de algas e invertebrados incrustantes (EBERT, 1977; ELNER; VADAS, 1990; HIMMELMAN; NÉDÉLEC, 1990; BULLERI *et al.*; 1999) podendo ainda causar o desequilíbrio dos ecossistemas (BREEN; MANN, 1976; SCHEIBLING *et al.*; 1999) além de prover alimento para níveis tróficos mais altos (PRINCE, 1995; LAWRENCE, 2001; ESTES *et al.*; 2011).

Dentre os macroinvertebrados marinhos os equinoides são organismos utilizados há décadas em investigações sobre aspectos reprodutivos e embriológicos devido principalmente a sua mobilidade reduzida e ciclo reprodutivo anual (FUJI, 1960; BYRNE, 1990; LAEGDSGAARD *et al.*, 1991; LESSIOS, 1991; BISHOP; WATTS, 1994; KING *et al.*, 1994; DRUMMOND, 1995; BENTLEY, 1998). No Brasil apenas nos últimos 20 anos têm-se despontado estudos dessa natureza como os desenvolvidos por Lima *et al.* (2009), Tavares e Borzone (2006 e 2015), Migliaccio *et al.* (2015), Bronstein; Loya (2015) e Raposo (2017).

Uma das características mais típicas do grupo, ou da classe é a gonocoria e a existência de eventos reprodutivos rítmicos ou esporádicos, caracterizado por ciclos anuais e semianuais em ambientes temperado e subtropical, ou contínuos em regiões tropicais (PEARSE; PHILLIPS, 1968; LAWRENCE, 1987; LESSIOS, 1991; LEVITAN, 1988; GEORGE, 1996; MEIDEL; SCHEIBLING, 1998; MUTHIGA, 2005; LAGE *et al.*; 2011). A fecundação ocorre no meio externo e a vida larval pelágica é caracterizada por formas planctotróficas (mais comum) ou lecitotróficas, ainda que o desenvolvimento não pelágico também possa ocorrer (WRAY, 1996; VILLINSKI *et al.*, 2002).

Seus órgãos reprodutivos (ou gônadas) são estruturas discretas e se desenvolvem como ácinos ou túbulos – compostos por um epitélio germinal, tecido muscular, tecido conectivo e peritônio – levemente fusionados e suspensos por um mesentério no interior da cavidade do celoma. O epitélio germinal, por sua vez é

constituído por células gametogênicas (gônias) que dão origem aos gametas e células da linhagem somática conhecidos como fagócitos nutritivos (ADIYODI, 1983; PEARSE; CAMERON, 1991).

As fases descritas como diferenciação, multiplicação das gônias, seguido por acúmulo e liberação de gametas maduros e, por fim, a reabsorção de gametas remanescentes caracterizam o que é definido por ciclo gametogênico (BENNET; GIESE, 1955; STRATHMANN, 1987). Este processo é descrito detalhadamente por Walker (1982), Walker *et al.* (2007), Machado (2007) e Pérez *et al.* (2010).

Para esses autores, na oogênese, as gônias se diferenciam em ovócitos primários, junto ao epitélio germinal. Progressivamente crescem originando o ovócito secundário e se associam aos fagócitos nutritivos, para a transferência de nutrientes, até atingir maturação gamética. Nesse momento os ovócitos se separam das células nutritivas, a vesícula germinal degenera e a Emissão gamética só ocorre após o processo de divisão celular.

As espermatogônias desenvolvem-se a partir da síntese proteica e do acúmulo de glicogênio quando ocorre aumento do citoplasma. Após a diferenciação, os espermatocistos se unem às células nutritivas formando camadas e se inicia a meiose nas células primárias. Ao final do processo são originados os espermatozoides que se acumulam e quando completamente maduros são liberados para a luz folicular.

Após a liberação dos gametas as células nutritivas fagocitam os gametas residuais, aumentando em tamanho e número preenchendo o lúmen. Esta etapa representa um período de reserva e estocagem de nutrientes que se caracteriza como um repouso da atividade reprodutiva e um momento de recuperação e preparação para um novo ciclo gametogênico desses organismos (TAVARES; BORZONE, 2006 e 2015).

A periodicidade e duração do ciclo reprodutivo dos equinoides pode ser regulada por fatores exógenos ou endógenos (PEARSE; CAMERON, 1991; MLADENOV, 1996; WANG *et al.*; 2015). Diversos estudos apontam a turbulência da água (MEAD; DENNY, 1995; DENNY *et al.*; 2002), a disponibilidade de alimento (LARES; MCCLINTOCK, 1991a), o nível de oxigenação da água (MCPHERSON, 1968a), o ciclo lunar (BYRNE *et al.*; 1998; MUTHIGA, 2005), a salinidade (ALLEN,

2015), o pH (DUPONT *et al.*; 2013; COLLARD *et al.*; 2014) e a maré (PEARSE, 1972) como alguns dos principais “gatilhos” para ciclo reprodutivo destes organismos.

Notadamente em regiões temperadas inúmeros estudos sugerem que os fatores exógenos de maior influência são o fotoperíodo (MCCLINTOCK; WATTS, 1990; BRONSTEIN; LOYA, 2015) e a temperatura da água (LARES; MCCLINTOCK, 1991 a,b; SEWELL; YOUNG, 1999; SHPIGEL *et al.*, 2004; JAMES *et al.*, 2007; BYRNE *et al.*, 2009; UTHICKE *et al.*, 2014). Trabalhos como os de Boolootian (1966), Bay-Schmith (1981), Sugni *et al.* (2012) e Silvia *et al.* (2015) demonstraram ainda que os ritmos reprodutivos podem independender das condições ambientais descritas acima, mas sofrem controle endógeno proveniente de conexões sinápticas e “gatilhos” hormonais.

Dentre os Echinoidea o grupo mais basal é Cidaroidea compartilhando traços diretos com o ancestral comum da classe; seus registros fósseis datam de 250 milhões de anos (SMITH *et al.*; 2004; SMITH *et al.*; 2006). *Eucidaris tribuloides* Lamarck, 1816 (Cidaroida) apresenta ampla distribuição no Atlântico tropical e subtropical: desde os EUA (Carolina do Norte), Caribe (Bermudas) (MORTENSEN, 1928; CERAME- VIVAS; GRAY, 1966; NETTO *et al.*; 2005; XAVIER, 2010) até o sul Brasil (São Paulo, Ilha de Trindade, Ilha de Currais (PR) e Santa Catarina) (NETTO *et al.*; 2005; XAVIER, 2010; BORZONE, 1994; Rafael Metri, Informação verbal, 10 de setembro de 2018). No Atlântico Central pode ser encontrado também nos Arquipélagos de Açores e de Ascensão, além de ter sido documentado como uma espécie invasora no Mar Mediterrâneo (KROH; MOOI, 2018). Seus representantes são predominantemente carnívoros e alimentam-se preferencialmente de esponjas (MCPHERSON, 1968a; MCCLINTOCK *et al.*, 1982; LARES; MCCLINTOCK, 1991a) possuem hábito noturno estando particularmente bem adaptados aos ambientes recifais, onde vivem sob rochas ou em fendas (MCPHERSON, 1968b; LESSIOS *et al.*, 1999). Sua distribuição batimétrica ocorre do entremarés até 450 metros (MORTENSEN, 1928).

Diversos organismos são predadores deste equinoide (MCPHERSON, 1968b), dentre os quais destacam-se na costa brasileira peixes (*Bodianus rufus*, *Batistes vetula*, *Diodon hystrix*, *D. holocanthus*, *Anisotremus surinamensis*, *Haemulon plumieri*, *Halichoeres radiatus* e *Lachnolaimus maximus*), gastrópodes (*Charonia variegata*, *Cypraecassis testiculus* e *Sabinella troglodytes*) e crustáceos (*Menippe nodifrons*) (CONI *et al.*, 2010; ALMEIDA *et al.*, 2011; QUEIROZ *et al.*, 2017) denotando sua

importância para o ecossistema marinho como fonte de alimento para níveis tróficos mais altos. Adicionalmente, devido ao seu hábito alimentar podem atuar diretamente sobre as comunidades de invertebrados incrustantes enquanto delimitador das populações destes organismos bem como indiretamente sobre diversos organismos que delas dependem (SANTOS *et al.*, 2002; UMEZU *et al.*, 2017).

*Eucidaris tribuloides* é citado em distintos estudos: regeneração (CUTRESS, 1965), desenvolvimento do sistema nervoso (BISHOP *et al.*, 2013), efeitos da acidificação dos oceanos (COLLARD *et al.*, 2014; DERY *et al.*, 2018), dieta (MCCLINTOCK *et al.*, 1982; LARES; MCCLINTOCK, 1991a), filogenia (MATSUOKA; INAMORI, 1999; LESSIOS *et al.*, 1999; LESSIOS, 2010), densidade populacional (BOLOGNA *et al.*, 2012), biologia do desenvolvimento (SCHROEDER, 1981), biologia celular (VODICKA *et al.*; 1990) fisiologia aplicada (MCPHERSON, 1968a; ALLEN *et al.*; 2015), paleontologia (OYEN;PORTELL , 2017), dinâmica populacional (WILLIAMS *et al.*; 1986; ALVARADO *et al.*; 2013), bioerosão (ALVARADO *et al.*; 2013) e levantamento faunístico (MORTENSEN, 1928). Entretanto com relação aos aspectos reprodutivos as investigações se restringem às realizadas na Flórida por McPherson (1968b), McClintock; Watts (1990), Lares; McClintock (1991b) e no Arquipélago de San Blas (Istmo do Panamá) por Lessios (1987 e 1991).

No Brasil, a espécie esteve presente no livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção até o ano de 2018 como Vulnerável a extinção, devido principalmente a pesca predatória (zooartesanato) e a degradação de habitat, quando passou a ser classificada como uma espécie num estado Menos Preocupante (LC) de acordo com os critérios estipulados pela UICN. Entretanto, pouco ainda é conhecido sobre a ecologia, reprodução e densidade populacional da espécie no país (ALVES; CERQUEIRA, 2000; MAGALHÃES *et al.*, 2005; ICMBIO, 2018). Os únicos estudos referentes a esses organismos são levantamentos faunísticos realizados na região nordeste por Lima-Verde (1969), Barros Lima; Fernandes (2009), Miranda *et al.* (2012), anatomia comparada por Campos; Moura (2008) e curadoria por Prata Oliveira *et al.* (2010) e Slivak (2013).

Especialmente para a costa baiana a espécie foi citada em levantamentos faunísticos (ALVES; CERQUEIRA, 2000; MAGALHÃES *et al.*, 2005; MANSO *et al.*, 2008), avaliações de fauna associada (BAHIA *et al.*, 2012; QUEIROZ *et al.*, 2017) e

hábito alimentar (SANTOS *et al.*, 2002) sendo inexistente qualquer informação a respeito da biologia reprodutiva ou ecologia desta espécie.

Diante disto o presente estudo representa o primeiro registro sobre a reprodução de *E. tribuloides* para o Atlântico Sul, bem como um importante passo para a compreensão do comportamento reprodutivo da espécie em ambiente tropical.

## **2 OBJETIVOS**

### **2.1 Geral**

O objetivo geral deste estudo foi caracterizar o ciclo reprodutivo de *E. tribuloides* em um trecho da orla de Salvador, Bahia, ao longo de um ano.

#### *2.1.1 Específicos*

Como objetivos específicos: a) diagnosticar o aspecto macroscópico das gônadas b) descrever os principais eventos da gametogênese; c) apresentar a proporção sexual; d) determinar a extensão e periodicidade da atividade reprodutiva; e) descrever a oogênese a partir da biometria dos gametas femininos; f) avaliar o índice gonadal como ferramenta da descrição do ciclo reprodutivo; g) inferir possíveis associações entre aspectos macroscópicos e microscópicos da gônada; h) associar possíveis relações entre os eventos reprodutivos e os fatores ambientais (pluviosidade, radiação solar e temperatura).

### 3 MATERIAIS E MÉTODOS

#### 3.1 Área de estudo

Na costa baiana a cidade de Salvador está localizada adjacente ao trecho mais curto da plataforma continental do país, disposta sobre as bacias sedimentares de Jacuípe (NE) e Camamu (SO), cujo limite geológico é uma zona de fratura oceânica – a falha de Itapuã – (LESSA *et al.*, 2011; FILHO; GRADDI, 1993; BLAICH *et al.*, 2008).

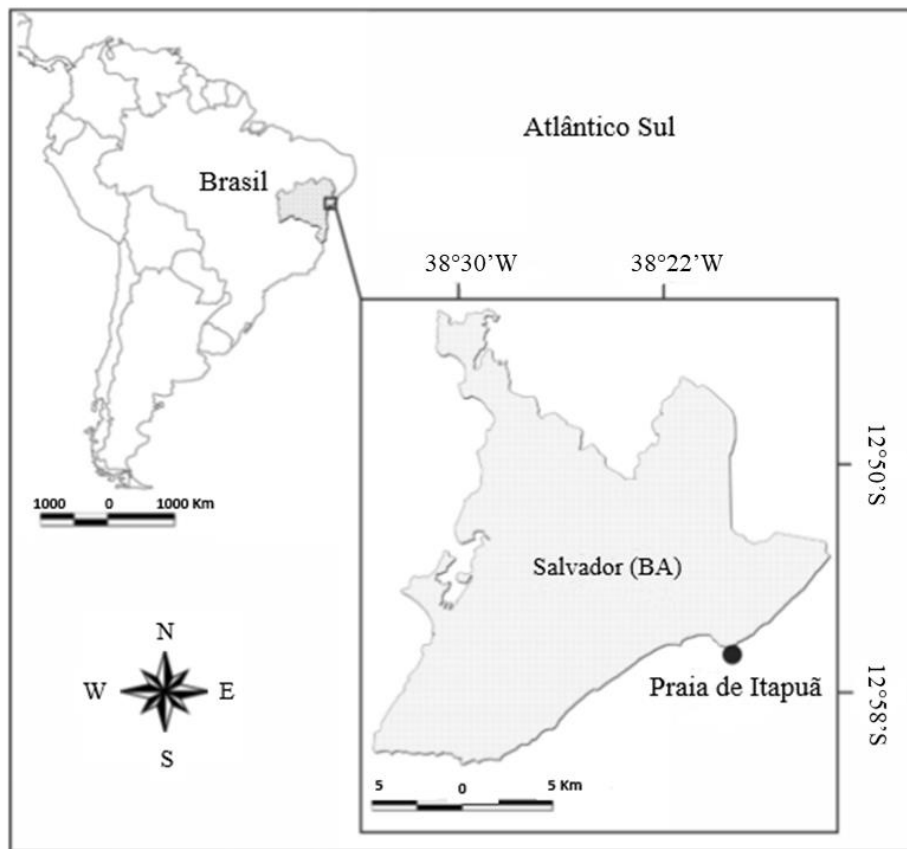
A orla oceânica apresenta um clima tropical úmido, sem uma estação seca e com precipitação mensal acima de 60 mm (ALVARES *et al.*, 2013). O trecho compreendido entre a faixa praiial da Barra e Stella Maris com 23 km de extensão é um ambiente de alta energia, característico da faixa litorânea, constituído por rochas intemperizadas, principalmente grãos de quartzo e carbonáticos, cujos aspectos fisiogeográficos e hidrodinâmicos caracterizam a região em 4 setores (SESTINI, 1967; BITENCOURT, 1975; CASTRO NUNES, 1998).

Dentre eles, a enseada de Itapuã está localizada no último setor da orla e de menor energia sendo é caracterizada por um extenso trecho de afloramentos rochosos, reflexo de sucessivos processos geológicos (como rifteamento e drifteamento), associados a eventos de mudanças do nível do mar, transferência de sedimento e tectonismo ocorridos durante a separação da América do sul e África (LESSA *et al.*, 2011). O trecho desta enseada apresenta declividade suave (2-3°) e durante as baixamares são formados largos estiramentos (25 a 35 m) onde o batimento de ondas atinge uma altura média de 1,5 m (BITENCOURT, 1975).

O local é ainda caracterizado por uma temperatura média da água de 27 °C ( $\pm 2$  °C) (CASTRO NUNES, 1998) e a presença de um regime de ventos provenientes dos setores E e SE que propiciam a formação de correntes litorâneas (NE-SO). As marés são do tipo semidiurno com altura média de 1,70 m e variação entre 2,20m (sizígia) e 0,95 m (quadratura) (LESSA *et al.*, 2001; CIRANO; LESSA, 2007).

O ponto de coleta foi estabelecido sobre o Alto de Itapuã (12°57'42.7" S / 38°21'24.0" W) local caracterizado pelo desenvolvimento de estruturas recifais de natureza coral-algal dispostas paralelamente a linha de costa (Figura 1). Em períodos

de emersão podem ser observadas inúmeras poças de maré como consequência da exposição das seções mais elevadas destas formações (LEÃO, 1996).



**Figura 1.** Mapa da América do Sul indicando o Brasil, o estado da Bahia e a localização da área de estudo na enseada de Itapuã na orla da cidade de Salvador. Adaptado de Pinheiro Junior *et al.* (2016).

Observações *in situ* sobre a biota local e confirmadas por estudos de Martins *et al.* (1991), Castro Nunes (1998) e Costa *et al.* (2012) demonstraram uma ficoflora diversificada com representantes dos grupos de Rhodophyta (*Galaxaura marginata*, *Gelidiella acerosa*, *Amphiroa* spp.; *Jania adhaerens* e *Enantiocladia duperreyi*), Chlorophyta (*Ulva fasciata*, *U. lactuca*, *Valonia ventricosa*) e Phaeophyceae (*Dictyopteris delicatula*, *Padina* spp.; *Sargassum cymosum*).

Dentre os componentes faunais destacam-se Porifera (*Mycale* spp.; *Niphates* spp.; *Cinachyrella* spp. e *Cliona* spp.) (HAJDU *et al.*, 2011), Cnidaria (*Zoanthus* spp. e *Palythoa* spp.), Echinoidea (*Echinometra lucunter*), Asteroidea (*Linckia guildingii*), Ophiuroidea (*Ophioderma apressa*, *O. cinerea*, *Ophiothrix angulata*), Holothuroidea (*Holothuria grisea*) e Polyplacophora (*Ischnochiton striolatus*) (ALVES; CERQUEIRA,



2000; SANTOS *et al.*; 2002; JESUS, 2016), bem como representantes de Cirripedia, Decapoda e Ascidiacea.

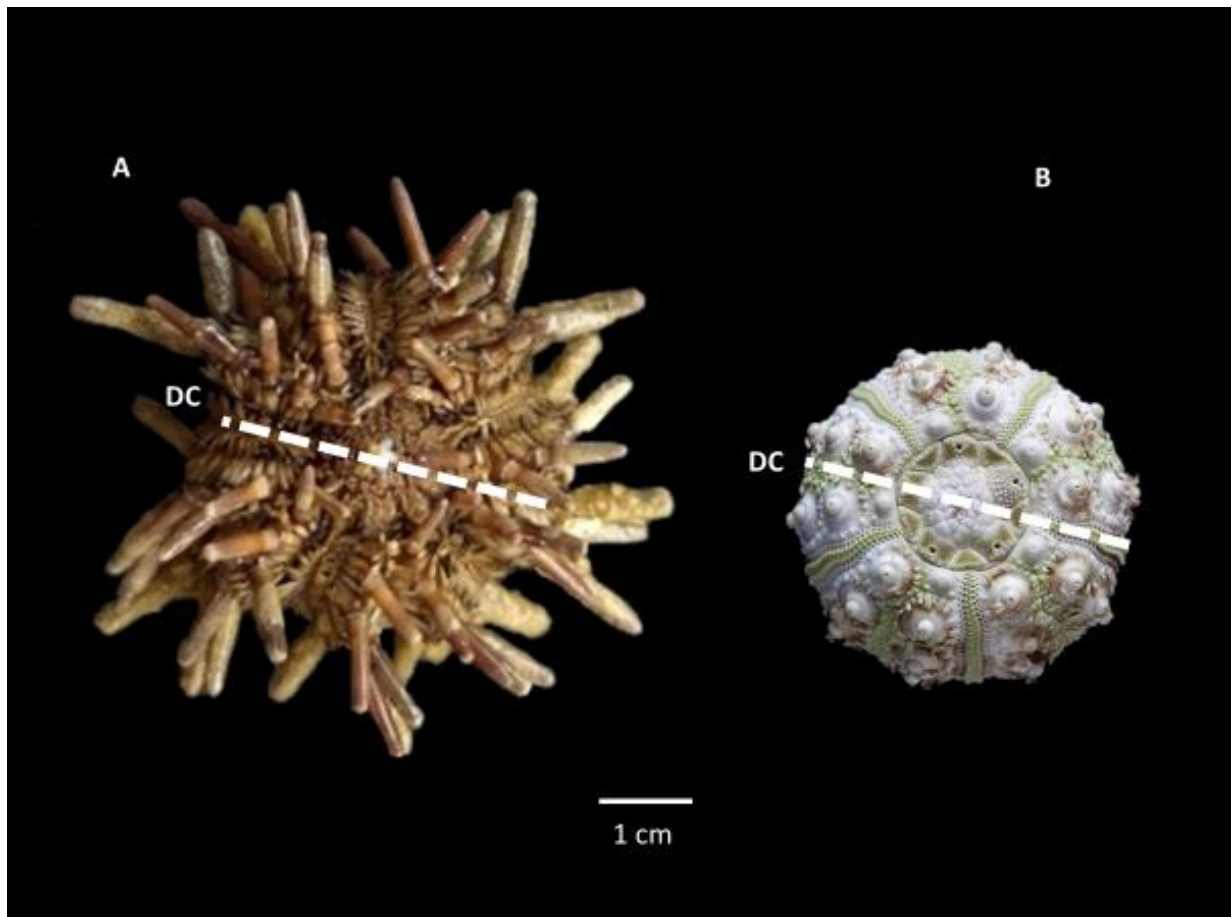
### **3.2 Procedimentos em campo**

Os organismos foram capturados manualmente por busca ativa em marés de sizígia no período entre junho de 2017 e abril de 2018 (bimestralmente). Dados da temperatura superficial da água do mar e a salinidade também foram obtidos *in situ*. A cada coleta um total aproximado de 15 exemplares sempre priorizando-se os maiores observados em campo.

Após coletados todos os espécimes foram adequadamente acondicionados em recipientes contendo solução de formalina salina 4% e transportados para o Laboratório de Porifera e Fauna Associada da Universidade Federal da Bahia (LABPOR/UFBA) onde permaneceram por 7 dias. Posteriormente os exemplares foram preservados em solução de etanol (C<sub>2</sub>H<sub>6</sub>O) 70% por pelo menos uma semana e então processados.

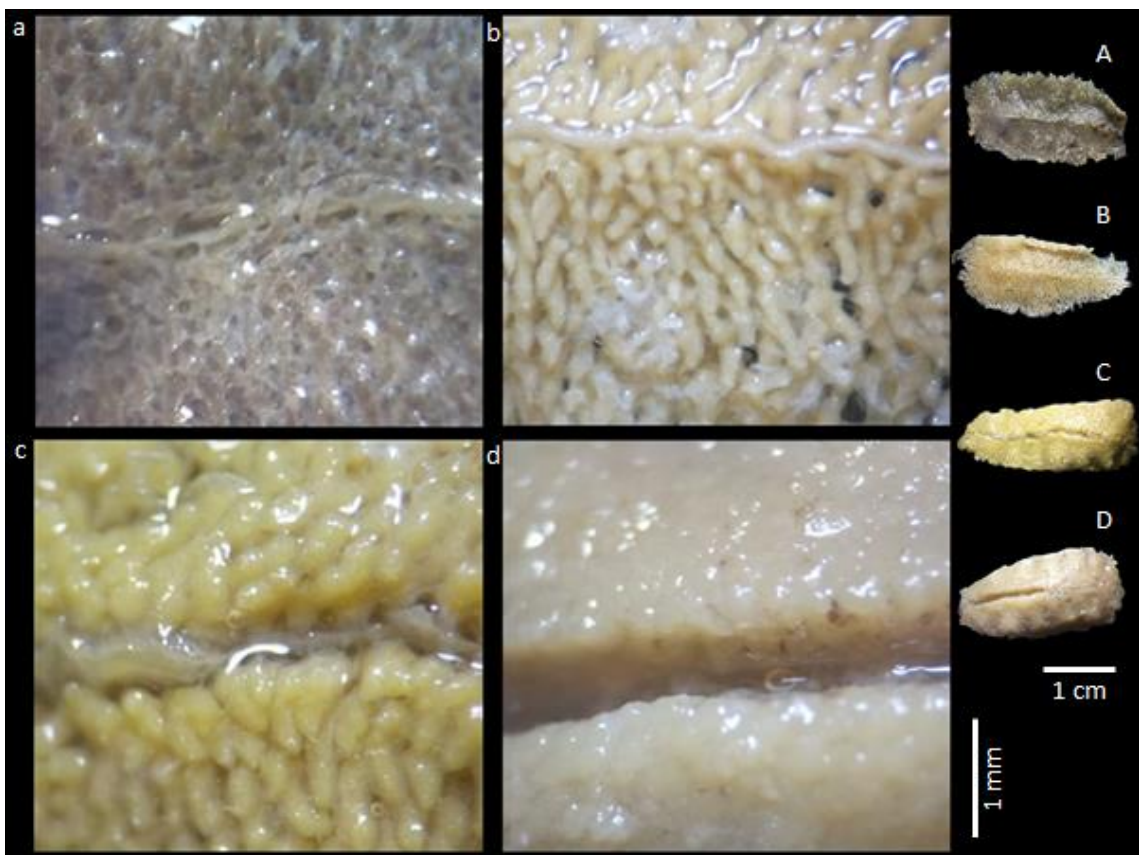
### 3.3 Procedimentos em laboratório

No processamento inicial os equinoides foram mensurados quanto ao diâmetro da carapaça (excluindo os espinhos) utilizando um paquímetro manual (0,02 mm) (Figura 2). A seguir cada um foi rapidamente enxuto em papel toalha e pesado em balança digital Mark M223 (0,01 g) para a expressão do peso úmido total. As gônadas foram retiradas por evisceração e também pesadas para obtenção do peso úmido.







**Figura 2.** Ilustração de *E. tribuloides* indicando o diâmetro da carapaça (DC): (A) vista da região oral de um espécime da enseada de Itapua, Salvador (BA); pós-fixado com todas as estruturas externas e (B) região aboral da carapaça seca após remoção das estruturas.

Para a avaliação macroscópica das gônadas foram observados o aspecto externo de uma destas cinco estruturas de cada indivíduo/mês, sob microscópio estereoscópio Olympus S261. Na diagnose desta avaliação foram propostas duas categorias de acordo com a) o grau de entumescimento – arbitrariamente definido com base nos estados de desenvolvimento dos túbulos: (I) não entumescido, (II) pouco entumescido, (III) entumescido, (IV) muito entumescido e b) padrões de coloração das gônadas, baseadas nas notações cromáticas descritas por Munsell (1994) segundo adaptação de Cuevas (2005): (i) amarelo oliva 6/6, (ii) amarelo 7/6, (iii) amarelo 8/7 e (iv) amarelo 8/8 (Figura 3, Tabela 1).



**Figura 3.** Aspecto macroscópico com relação às classes da categoria das gônadas de *E. tribuloides* na enseada de Itapuã, Salvador (BA): (A – D) Aspecto geral da gônada nas classes I a IV, barra de escala: 1cm; (a – d) detalhamento ampliado dos túbulos para cada um dos aspectos gerais de A-D, barra de escala: 1mm.

**Tabela 1.** Avaliação macroscópica das gônadas de *E. tribuloides* na praia de Itapuã, Salvador (BA). Descrição das classes propostas para a diagnose do entumescimento gonádico e padrões de coloração com base nas notações cromáticas de Munsell.

<b>Classes de entumescimento</b>	<b>I</b>	<b>II</b>	<b>III</b>	<b>IV</b>
<b>Descrição</b>	Não entumescido	Pouco entumescido	Entumescido	Muito entumescido
<b>Aspectos da gônada</b>	Delgada e com presença de túbulos atrésicos, aparentemente colapsados e textura áspera	Levemente espessa, túbulos pouco expandidos e esparso	Espessa, túbulos dilatados com grande aproximação entre si	Bastante espessa, parcialmente bipartida (sendo visível um sulco sagital), túbulos justapostos com máxima dilatação e textura macia
<b>Classes de cor</b>	<b>i</b>	<b>ii</b>	<b>iii</b>	<b>iv</b>
<b>Padrões</b>	Amarelo oliva	Amarelo	Amarelo	Amarelo
<b>Notação (Prancha 2,5Y)</b>	 6/6	 7/6	 8/6	 8/8

Na descrição microscópica das gônadas uma fração (3 cm<sup>3</sup>) foi retirada e processada por histotécnica de rotina que consistiram em séries crescentes de desidratação, diafanização e inclusão em parafina líquida. Cortes transversais de 5 µm foram obtidos utilizando-se um micrótomo rotativo manual Spencer 820, montados em lâminas e então corados em solução bicrômica Hematoxilina-Eosina (Hematoxilina de Harris 10% e Eosina aquosa 10%) (adaptado de Behmer et al., 1976).

A sexagem e o reconhecimento dos estágios do desenvolvimento gonadal foram feitos em microscópio óptico Olympus BX43 de acordo com Tavares; Borzone (2006 e 2015). Os melhores campos visuais foram fotografados por uma câmera Olympus LC20 e as imagens digitalizadas foram capturadas pelo software LCmicro<sup>®</sup> 5.2.35. Para a biometria do gameta feminino foram mensurados dois eixos longitudinais (maior e menor) de todas as células viáveis (com região nuclear evidente) presentes por campo observado, por meio do software Image J<sup>®</sup> 1.5.

### **3.4 Análises de dados**

Para uma melhor caracterização ambiental foram compilados dados diários dos fatores abióticos (pluviosidade, temperatura do ar e radiação) correspondentes ao período de estudo, disponíveis na base de dados do Instituto Nacional de Meteorologia (<http://www.inmet.gov.br/portal/>) sendo todos os valores transformados em médias mensais.

Os valores de diâmetro da carapaça foram expressos também por média mensal, desvio padrão e amplitude dos dados (valores máximos e mínimos).

Dados relativos à quantificação de ocorrência das diagnoses macroscópicas (categorias/classes) foram plotados separadamente em histogramas de frequência relativa temporal (mês). A partir do número de fêmeas e machos foi testada estatisticamente a razão sexual ( $\chi^2$ ) pela relação  $r = \text{número de fêmeas} / \text{número de machos}$  (onde,  $H_0$ :  $r$  é igual a 1;  $H_1$ :  $r$  é diferente de 1) a um nível de significância  $\alpha = 0,05$  (GOTELLI; ELLISON, 2011). Os percentuais de indivíduos sexados e não sexados foram expressos em frequência relativa de indivíduos bem como a proporção sexual observada por mês.

Os estágios da gametogênese por sexo foram representados por histogramas de frequência relativa temporal. A biometria dos gametas femininos (crescimento e maturidade da população ovocitária) foi avaliada por frequência de classes do diâmetro médio do ovócito (razão entre eixos maior e menor) determinadas por regra de Sturges e expressa temporalmente.

Para cada mês foram ainda calculados o tamanho médio de todos ovócitos viáveis, desvio padrão e amplitude dos dados (valores máximos e mínimos). As médias mensais do diâmetro dos gametas femininos identificadas como maduros (células com aspecto poliédrico, segundo Tavares; Borzone, 2006 e 2015). foi utilizada para a expressão do intervalo de tamanho dos ovócitos no ápice da maturidade.

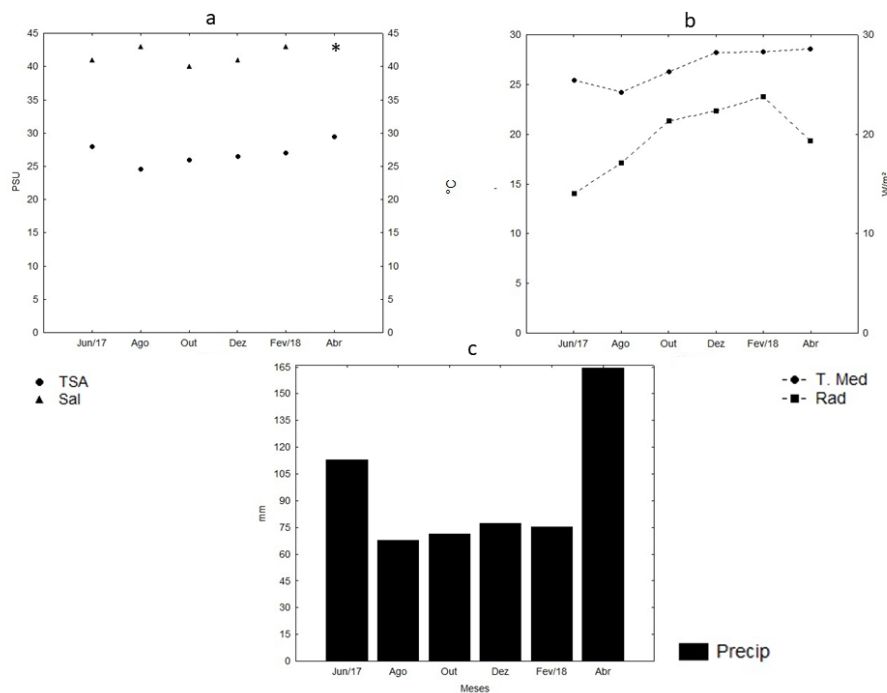
A contribuição das gônadas no peso total dos espécimes foi determinada pelo cálculo do índice gonadal (IG) expresso pela fórmula:  $([PUG/PUT] \times 100)$ , sendo PUG = peso úmido das gônadas e PUT= peso úmido total (MARTÍNEZ-PITA *et al.*; 2010). A variação temporal e por sexo do IG foi verificada através do teste de Kruskal-Wallis com nível de significância  $\alpha = 0,05$  utilizando o software STATISTICA® 8.0.

## 4 RESULTADOS

### 4.1 Dados ambientais

Os registros para a salinidade estiveram na faixa entre 40 e 43 PSU (Practical Salinity Unit) enquanto a temperatura superficial da água apresentou valores mínimos em agosto de 2017 (24,6 °C) e máximos em abril de 2018 (29,5°C) (Figura 4a).

Já para a temperatura do ar os valores flutuaram entre 24,2 °C em agosto de 2017 e em torno de 28 °C em abril de 2018. Os valores para radiação solar oscilaram entre 14 W/m<sup>2</sup> em junho de 2017 e 24 W/m<sup>2</sup> em fevereiro de 2018 caracterizando uma aparente flutuação crescente na primeira metade do ano seguido de um declínio brusco em abril de 2018 (Figura 4b). De agosto de 2017 a fevereiro de 2018 os valores observados para a precipitação mantiveram-se em torno de 70 mm, com exceção de junho de 2017 (113 mm) e abril de 2018 (165 mm) (Figura 4c).



**Figura 4.** Oscilação dos dados abióticos na enseada de Itapuã, Salvador (BA): (a) dados ambientais da água coletados pontualmente in situ: (esq) salinidade (Sal) em PSU, (dir) Temperatura superficial da água (TSA) em °C; (b) médias mensais dos dados ambientais: (dir) radiação solar (Rad) em W/m<sup>2</sup>, (esq) temperatura do ar (T. Med) em °C; (c) médias mensais de precipitação (Precip) em mm. **PSU:** Pratical salinity unit. \*dados não coletados.

## 4.2 Dados biológicos

Um total de 86 indivíduos foram analisados com diâmetros de carapaça entre 32 e 45 mm (média =  $38,1 \pm 2,8$  mm) com valores médios mensais entre 35,2 e 39,6 mm (Tabela 2).

**Tabela 2.** Valores mensais do diâmetro da carapaça de *E. tribuloides* na enseada de Itapuã, Salvador (BA): Média mensal (Média), desvio padrão (DP) e valores (máximos e mínimos) e e número total de indivíduos coletados por mês(n).

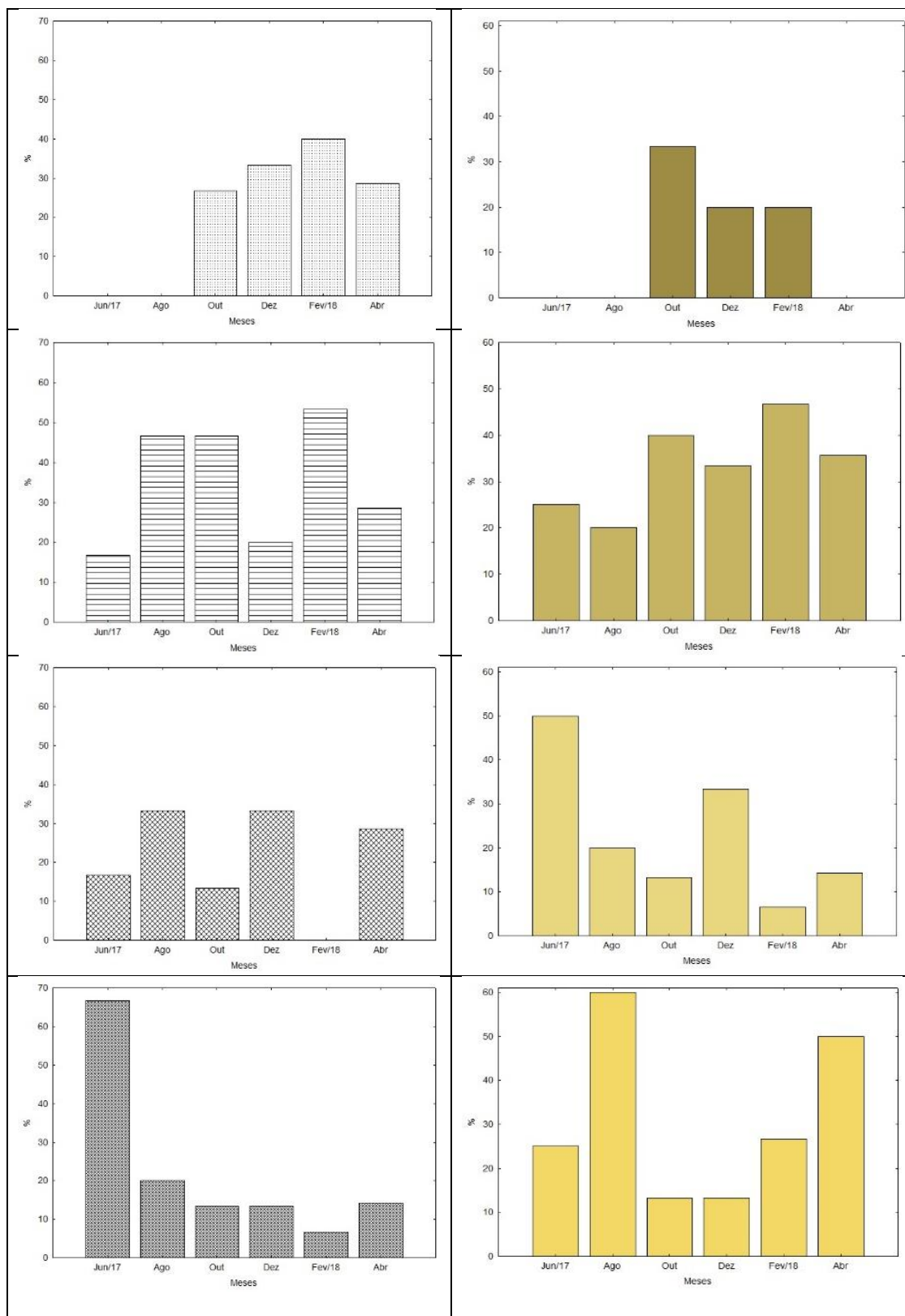
Diâmetro (mm)/ Mês de coleta	Jun/17	Ago	Out	Dez	Fev/18	Abr
Média	36,9	35,2	38,4	39,6	39,3	39,2
DP	2,1	1,9	2,1	2,3	2,8	3,1
Máximo	41	38	43	45	44	43
Mínimo	33	32	34	36	34	34
n	12	15	15	15	15	14

## 4.3 Análise macroscópica da gônada

A figura 5 mostra as frequências relativas das classes de cor e entumecimento observadas ao longo do período amostral. As classes de entumecimento das gônadas II e IV foram as mais frequentes particularmente em fevereiro de 2018 (53,3%) e junho de 2017 (66,7%).

As classes de cor mais representativas foram a iv com grande percentual em agosto de 2017 (60%) e abril de 2018 (50%). A classe i só esteve representada nos meses de outubro, dezembro e fevereiro de 2017 e sua maior frequência ocorreu no mês de outubro de 2017 com valor de 33,4%.





**Figura 3.** Frequência relativa temporal das diagnoses macroscópicas das gônadas (categorias/classes) para as das gônadas de *E. tribuloides* na enseada de Itapuã, Salvador (BA) de junho de 2017 a abril de 2018. **(esq - de cima para baixo)** classes de entumescimento I-IV. **(dir - de cima para baixo)** classes de cor i-iv.

Em 72 equinoides foram identificados 40 fêmeas (46,5%) e 32 machos (37,2%). Em 14 espécimens não foi possível a sexagem sendo diagnosticados como indeterminados (16,3%) (Tabela 3). O resultado estatístico para o teste de  $\chi^2$  (1:1,2) rejeitou a hipótese nula ( $H_0$ ) para a razão sexual igual a 1 ( $\chi^2= 75,51$ ; GL= 1;  $p > 0,05$ ). A menor proporção observada entre os sexos ocorreu no mês de fevereiro de 2018 (0,4:1), enquanto as maiores foram vistas nos meses de junho de 2017 (6:1) e abril de 2018 (8:1) quando também houve o maior número de indivíduos não sexados ( $n=5$ ). Somente em dezembro de 2017 a proporcionalidade se equiparou (1:1).

**Tabela 1.** Valores mensais de fêmeas (F), machos (M), proporção sexual (F:M) e número de indivíduos não sexados (I) de *E. tribuloides* na praia de Itapuã, Salvador (BA).

Mês	Jun/17	Ago	Out	Dez	Fev/18	Abr
F:M	6:1	2:1	0,6:1	1:1	0,4:1	8:1
I	5	0	1	1	2	5

#### 4.4 Estágios de desenvolvimento gonadal

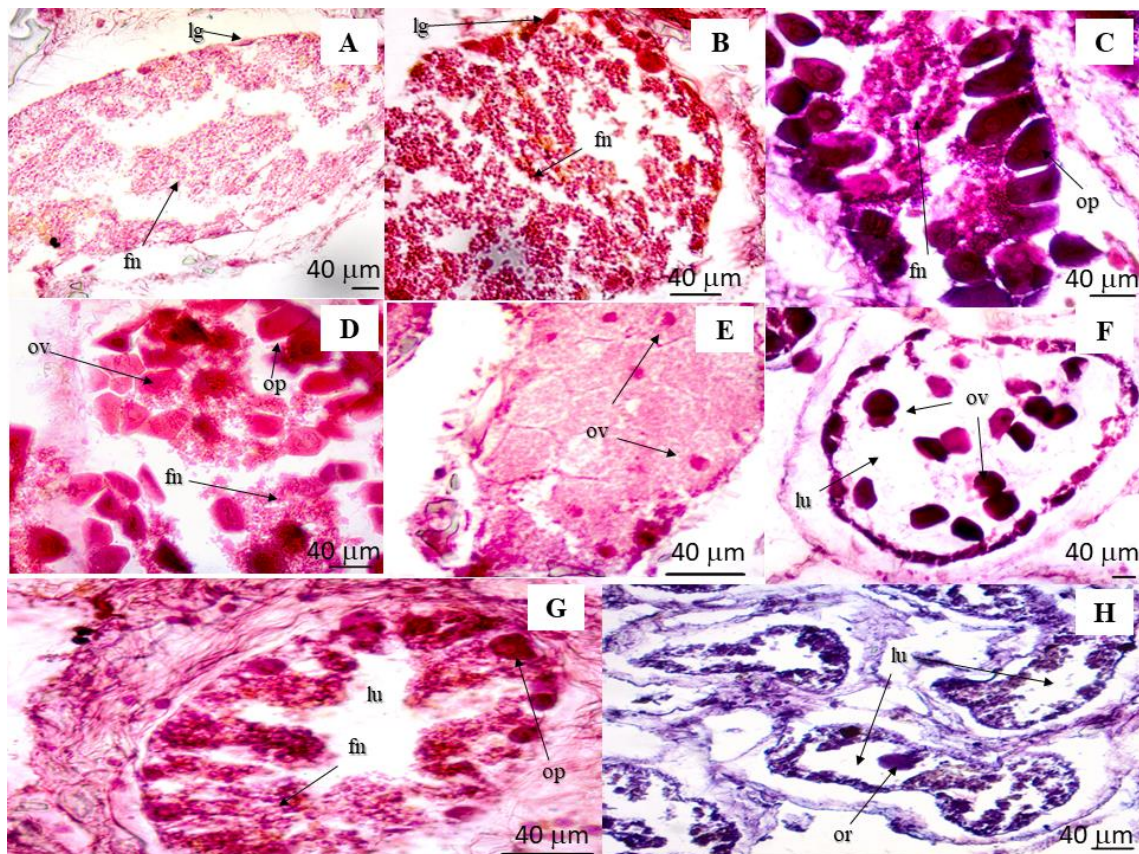
Na descrição da gametogênese para ambos os sexos foram observados os estágios de Proliferação, Em Maturação, Maturação e Emissão de gametas. O estágio de Esgotamento foi raro (quando sexados ocorreu apenas em machos) e o de Em Recuperação ocorreu apenas em indivíduos indeterminados.

- I. Proliferação: presença de células sexuais primárias junto ao revestimento da parede folicular; lúmen preenchido parcial ou totalmente por tecido de reserva caracterizado pelos fagócitos nutritivos (Figura 6 A-B). Em machos pode ser visualizado o início da série de crescimento gamético (primórdios das colunas espermáticas) (Figura 7A) ou ainda pequenas quantidades de espermatozóides no centro do folículo dispersos no tecido de reserva (Figura 7B).

- II. Em maturação: diminuição do tecido de reserva com os fagócitos nutritivos ocupando agora uma estreita camada na periferia dos folículos, que se encontram em distensão. Nas fêmeas há uma expressiva quantidade de ovócitos com aspecto pedunculado (pré-vitelogênicos) presos à parede do folículo (Figura 6C); a presença de ovócitos mais desenvolvidos, de aspecto arredondados, e/ou um pequeno número de gametas maduros, de formato poliédrico (ovócitos vitelogênicos), também podem ser vistos preenchendo o lúmen (Figura 6D). Em machos é evidente a presença das colunas espermáticas – série espermatogênica ainda em desenvolvimento e compactando-se por empilhamento (Figura 7 C-D).
- III. Maturação: ausência ou drástica diminuição do tecido de reserva com os fagócitos nutritivos na periferia dos folículos, agora altamente distendidos. Nas fêmeas é visível um expressivo número de gametas de contorno poliédrico preenchendo o lúmen (Figura 6E). Em machos é evidente uma densa massa de gametas maduros (espermatozoides) ocupando totalmente a luz folicular (Figura 7E).
- IV. Emissão: drástica redução do número de ovócitos vitelogênicos (Figura 6 F-G) e espermatozoides (Figura 7F-G); folículos em evidente contração. O tecido de reserva pode ser visualizado junto ao lúmen, que agora apresenta espaços vazios. Imagens de células maduras não eliminadas (residuais) são observadas (Figura 6H). A presença de elementos gaméticos primários é comum. **OBS:** Fenômenos de Emissão induzida (por manipulação da gônada) em indivíduos maduros podem mascarar macroscopicamente este estágio, como observado na maioria dos organismos analisados em junho de 2017 (66,6%, n=8/12).
- V. Esgotamento: Após a liberação total dos gametas, alguns indivíduos apresentaram folículos vazios ou bastante contraídos (atrésicos), caracterizando raros casos de imagens de exaustão do ciclo gamético que inviabilizaram a sexagem dos espécimens (Figura 7H). Folículos

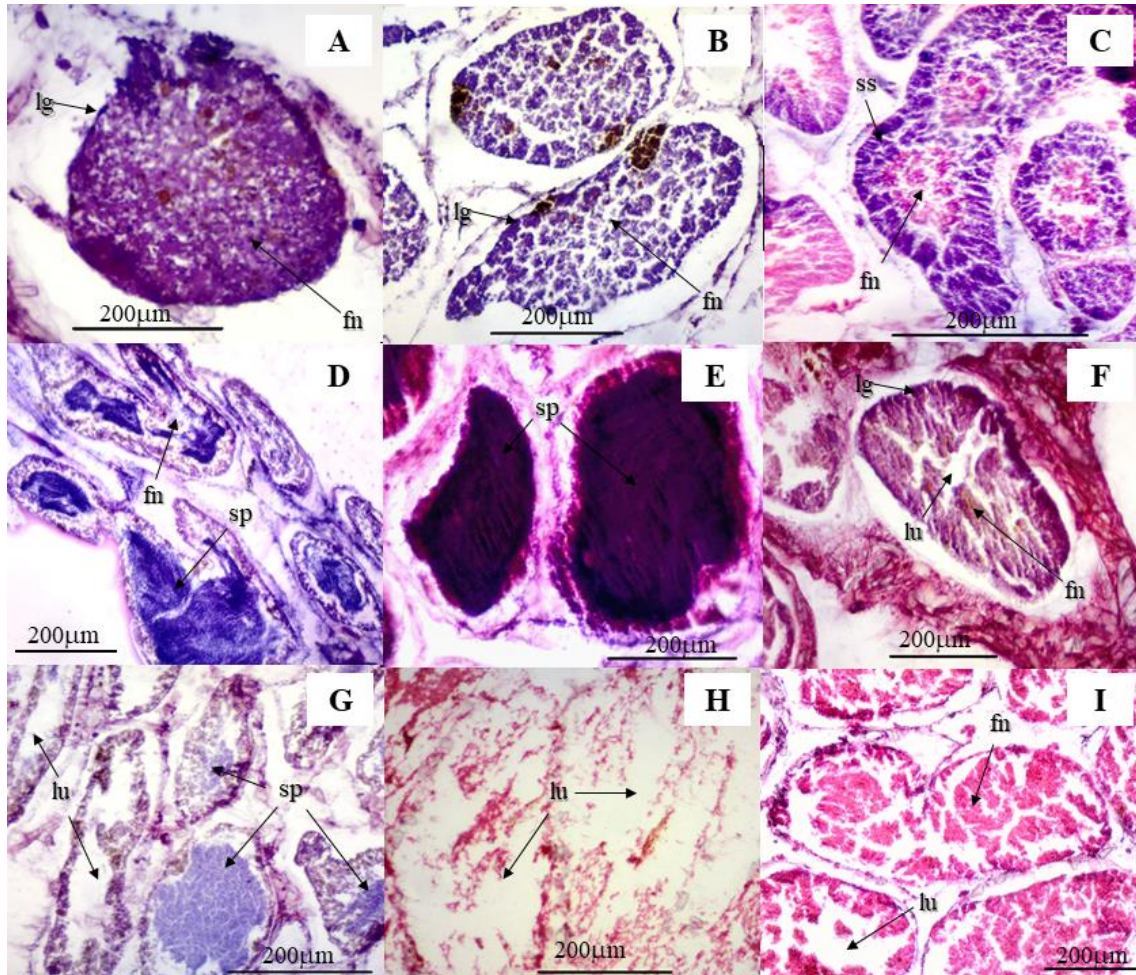
quando íntegros podem conter poucos elementos celulares (séries somáticas e/ou germinativas). Nos raros espécimens sexados (todos machos) observou-se a destruição (lise) da estrutura folicular denotando a ausência de sinais visíveis de uma possível recuperação do ciclo (estágio de Em Recuperação descrito a seguir).

VI. Em Recuperação: fase de franca expansão do tecido de reserva com os fagócitos nutritivos novamente distribuídos irregularmente preenchendo parcial ou totalmente o lúmen e folículos com certo grau de distensão (Figura 7I). **OBS:** Imagens de proliferação ou gametas residuais ausentes inviabilizaram a determinação do sexo do indivíduo.



**Figura 4.** Fotomicrografia dos diferentes estágios de desenvolvimento das gônadas femininas de *E. tribuloides*. **(A)** e **(B)** Proliferação: lúmen folicular parcial ou totalmente preenchido por tecido de reserva representado pela série somática – fagócitos nutritivos - e a linhagem germinativa aparente na parede do folículo. **(C)** início do estágio Em Maturação: quantidade reduzida do tecido de reserva e expressiva presença de ovócitos pré-vitelogênicos (pedunculados) aderidos à parede do folículo **(D)** Em Maturação avançada: presença de gametas maduros (ovócitos vitelogenicos) preenchendo o lúmen; drástica redução do tecido de reserva. **(E)** Maturação máxima: lúmen completamente preenchido pela massa de ovócitos

maduros. **(F)** e **(G)** Emissão de gametas: redução da quantidade de ovócitos no lúmen, agora com alguns espaços vazios e concomitante proliferação do tecido germinativo. **(H)** Emissão total: folículos bastante contraídos, presença de elementos do tecido de reservas e elementos germinativos relícticos. **fn**: fagócito nutritivo, **lg**: linhagem germinativa, **op**: ovócito pré-vitelogênico, **ov**: ovócito vitelogênico, **or**: ovócito residual, **lu**: lúmen.



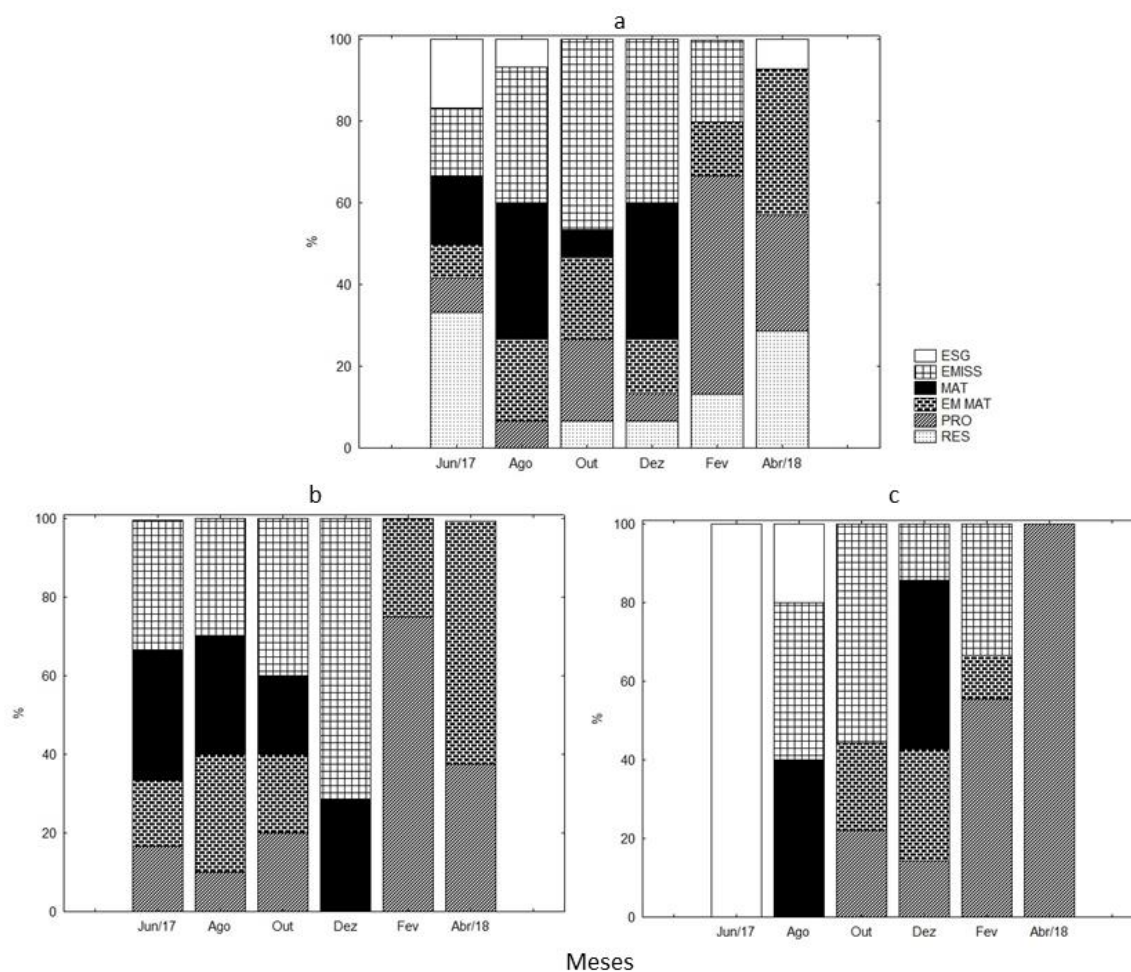
**Figura 5.** Fotomicrografia dos diferentes estágios de desenvolvimento das gônadas masculinas de *E. tribuloides*. **(A)** Início da Proliferação: lúmen completamente preenchido por tecido de reserva com a linhagem germinativa visível. **(B)** Proliferação: fagócitos nutritivos ainda preenchem moderadamente o lúmen, a linhagem germinativa é mais expressiva. **(C)** início do estágio Em Maturação: tecido de reserva reduzido e quantidade crescente de espermatozoides sendo visível série espermática. **(D)** Em Maturação avançada: quantidade crescente de espermatozoides preenchendo o lúmen folicular e redução drástica dos fagócitos nutritivos. **(E)** Maturação máxima: lúmen completamente preenchido pela massa de espermatozoides. **(F)** e **(G)** Emissão: luz folicular rmais evidente ainda com presença de espermatozoides, parede do folículo com evidência de nova série de crescimento, presença de tecido de reserva; alguns folículos completamente vazios podem ser visualizados. **(H)** Esgotado: ausência de elementos gaméticos, lúmen completamente vazio, a perda da integridade folicular é evidente (colapsado) **(I)** Em Recuperação (indivíduo indeterminado): preenchimento gradativo do lúmen por fagócitos nutritivos, ainda com sinais de

liberação dos gametas. **fn**: fagócito nutritivo, **sp**: espermatozoides, **lg**: linhagem germinativa, **ss**: série espermática, **lu**: lúmen.

#### 4.5 Frequência de estágios de desenvolvimento gonadal

Quando analisados indivíduos sexados (fêmeas e machos) e não sexados (indeterminados) observou-se que fenômenos de maturação e/ou Emissão de gametas ocorreram na maioria dos meses (Figura 8a). As maiores frequências de indivíduos maduros (33,3%) ocorreram em agosto e dezembro de 2017 enquanto os mais expressivos percentuais de Emissão de gametas foram observados em outubro (46,7%) e dezembro de 2017 (40%). Nos meses de junho e agosto de 2017 e fevereiro de 2018 percentuais inferiores a 30% da população foram observados em algum destes dois estágios.

O período de recuperação mais expressivo ocorreu nos meses de junho de 2017 (33,3%) e abril de 2018 (28,6%). Os estágios de Proliferação e Em Maturação de gametas ocorreram em todos os meses, com as maiores frequências em fevereiro (53,3%) e abril de 2018 (35,7%), respectivamente. Indivíduos diagnosticados como esgotados (machos ou indeterminados) foram raros sendo observados apenas nos meses de junho (n=2), agosto de 2017 e abril de 2018 (ambos n=1) com frequências inferiores a 20,0%.



**Figura 6.** Frequência total de estágios gametogênicos em *E. tribuloides* na enseada de Itapuã, Salvador (BA): (a) Indivíduos sexados e não sexados, (b) fêmeas e (c) machos. RES: recuperação; PRO: proliferação; EM MAT: em maturação; MAT: maturação; EMISS: Emissão gamética e ESG: esgotamento.

Nas fêmeas o desenvolvimento progressivo (Em Maturação) e a Maturação dos gametas ocorreu preferencialmente de junho a agosto de 2017 com percentuais entre 15,0 e 30,0% (Figura 8b). Concomitante, a Emissão tornou-se mais expressiva atingindo seu maior percentual em dezembro de 2017 (71,4%). Os meses subsequentes foram caracterizados por um intenso período de Proliferação em fevereiro (75,0%) e ulterior maturidade dos indivíduos em abril de 2018 (62,5%).

Para os machos foi observado um longo período de atividade reprodutiva (estágios Emissão, Em Maturação e Maturação) de junho de 2017 a fevereiro de 2018 (Figura 8c). As maiores expressões para Emissão ocorreram nos meses

de agosto e outubro de 2017 e fevereiro de 2018, com percentuais em torno de 40,0%. Indivíduos em Proliferação foram comuns entre os meses de outubro de 2017 e abril de 2018, com grande expressão no mês de fevereiro de 2018 (55,5%). Nos meses de junho de 2017 e abril de 2018 apenas um macho foi diagnosticado representando os percentuais de 100% observados nesses bimestres em Esgotamento e Proliferação, respectivamente.

#### 4.6 Análise biométrica do gameta feminino

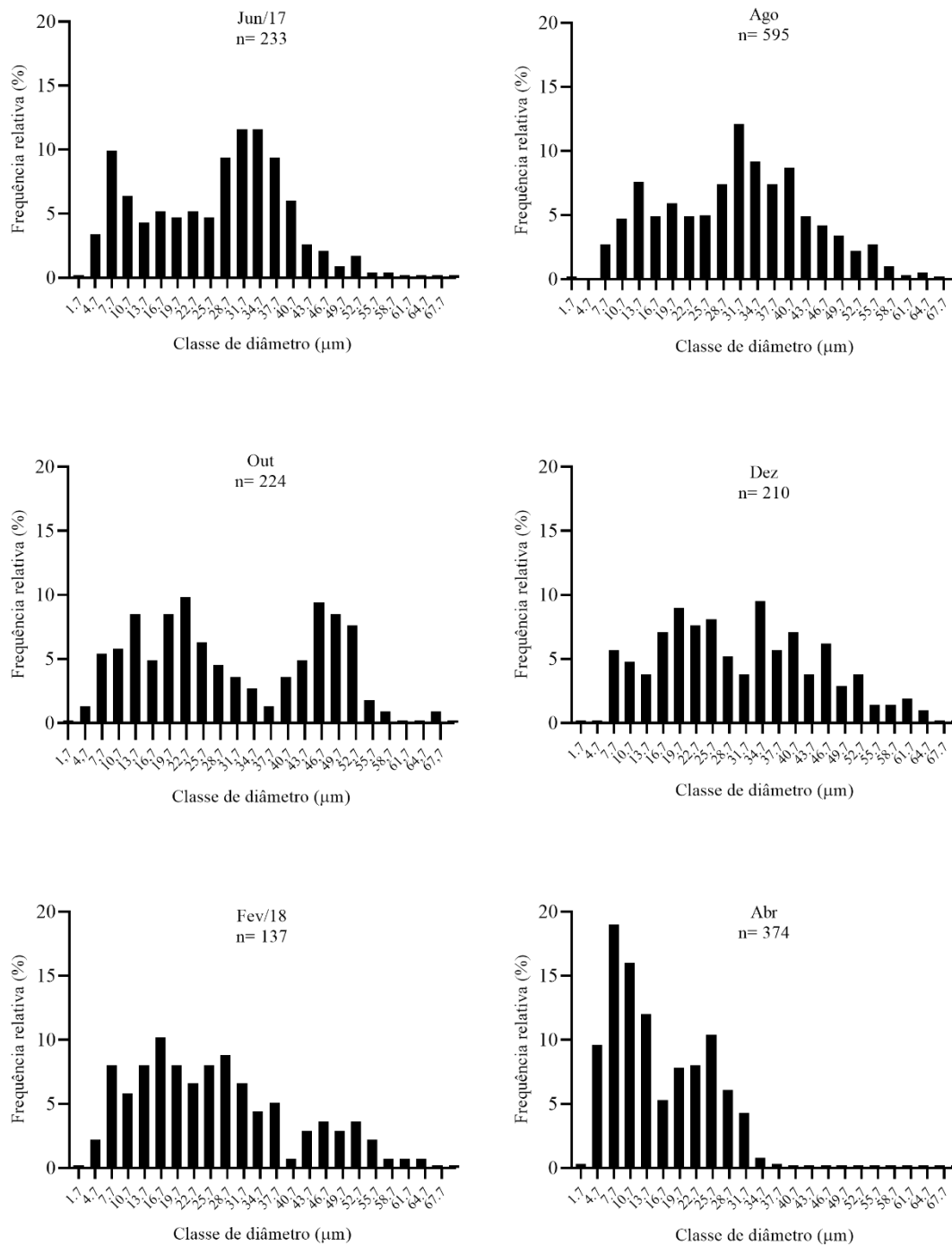
O diâmetro médio do ovócito em *E. tribuloides* apresentou dimensões entre 1,7 e 68,2  $\mu\text{m}$  (média =  $25,2 \pm 6 \mu\text{m}$ ) (Figura 9, tabela 4) com dimensões entre 45 e 55  $\mu\text{m}$  quando maduros. As maiores médias mensais ocorreram entre agosto e dezembro de 2017 (aproximadamente 29,0  $\mu\text{m}$ ) e a menor ocorreu em abril de 2018 ( $14,0 \pm 8,3 \mu\text{m}$ ), com tamanho máximo de ovócito de 35,6  $\mu\text{m}$  e um elevado percentual de ovócitos com diâmetro inferior a 10,0  $\mu\text{m}$  (28,9%; n = 374).

Ovócitos de dimensões intermediárias (entre 20,0 e 40,0  $\mu\text{m}$ ) estiveram presentes em todos os meses (de 40,0 a 60,0% da população ovocitária). Células com dimensões superiores a 40,0  $\mu\text{m}$  representaram cerca de 30 a 40% dos gametas mensurados nos meses de agosto, outubro e dezembro de 2017. Ressalta-se a grande quantidade de células viáveis no mês de agosto (n = 595). Ovócitos com diâmetro acima de 60,0  $\mu\text{m}$  foram raros (inferior a 2,0%) mas observados de agosto de 2017 a fevereiro de 2018.

**Tabela 2.** Valores médios, desvio-padrão, mínimos e máximos do diâmetro dos ovócitos de *E. tribuloides* na enseada de Itapuã, Salvador (BA) de junho de 2017 a abril de 2018.: Valores mínimos (Min), máximos (Max), Média do diâmetro (Média), desvio padrão (dp).

Valores/Mês	Jun/17	Ago	Out	Dez	Fev/18	Abr
Min ( $\mu\text{m}$ )	3,5	3,7	4,1	4,8	4,1	1,7
Max ( $\mu\text{m}$ )	56,9	68,2	65,7	63,6	61,6	35,6
Média ( $\mu\text{m}$ )	25,0	29,5	29,1	28,9	24,7	14,0
dp	12,5	12,8	15,6	14,3	14,1	8,3



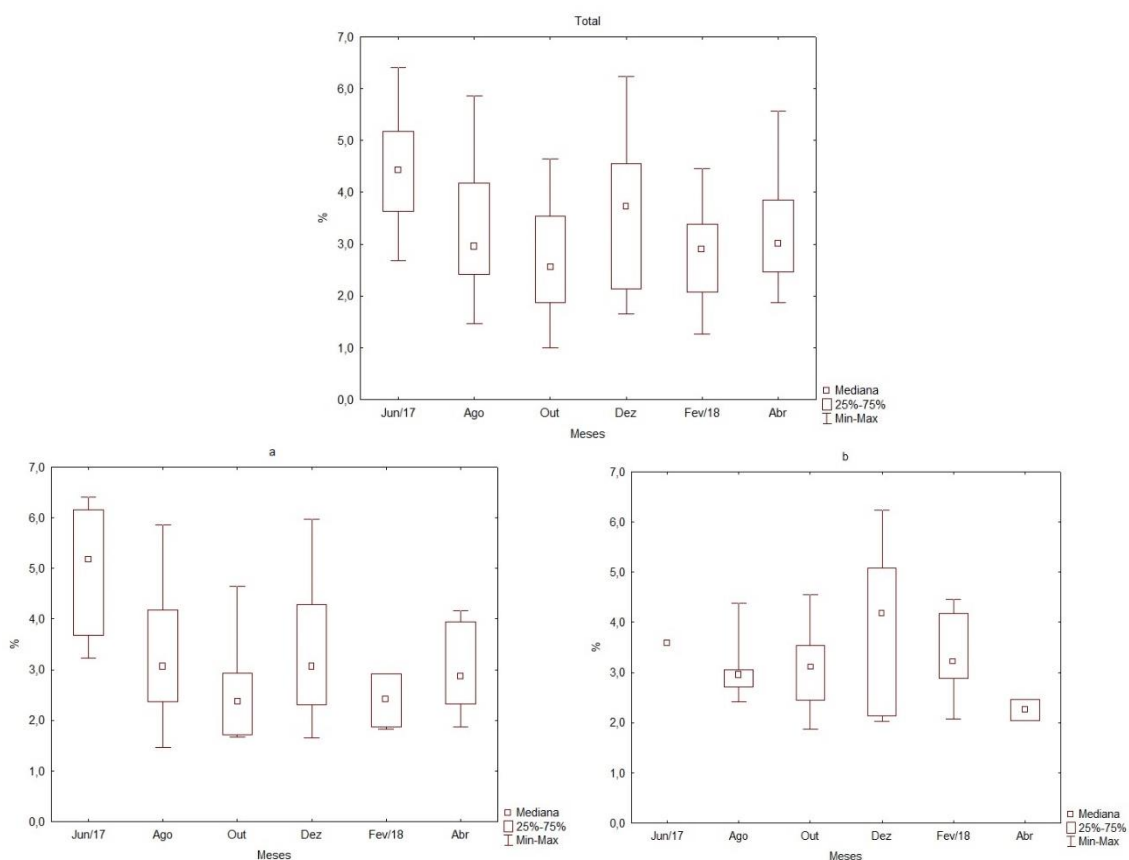


**Figura 7.** Frequência mensal das dimensões do ovócito por classes de diâmetro ( $\mu\text{m}$ ) *E. tribuloides* na enseada de Itapuã, Salvador (BA) de junho de 2017 a abril de 2018. n= número de células mensuradas

## 4.7 Índice gonadal

O IG total oscilou entre 2,78% (outubro de 2017) e 4,46% (junho de 2017). Apenas os meses de outubro de 2017 e fevereiro de 2018 apresentaram diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) (Figura 10 Total)

Nas fêmeas o IG flutuou entre 2,39% (fevereiro de 2018) e 4,97% (junho de 2017) (figura 10a) enquanto para os machos os valores oscilaram entre 1,88% (abril de 2018) e 4,0% (dezembro de 2017) (figura 10b) não sendo verificadas diferenças significativas entre os meses em nenhum dos sexos.



**Figura 8.** Variação do Índice gonadal (IG) de *E. tribuloides* na enseada de Itapuã, Salvador (BA) no período de junho de 2017 a abril de 2018. (Total) IG médio mensal de indivíduos sexados e não sexados. (a) IG médio em fêmeas e (b) IG médio em machos

## 5 DISCUSSÃO

### 5.1 Avaliação do ciclo reprodutivo

A população de *Eucidaris tribuloides* na enseada de Itapuã na orla de Salvador (BA) apresentou um longo período reprodutivo sendo frequentes indivíduos maduros e em processo de liberação de gametas predominantemente entre junho e dezembro. A atividade reprodutiva apresentou uma redução em fevereiro quando inicia-se um novo período de crescimento dos gametas (desenvolvimento das linhagens germinativas) sendo massivo no mês de abril. A presença constante de ovócitos com pequenas dimensões é uma característica do ciclo gametogênico desta população indicando um permanente investimento nas linhagens germinativas com um maior esforço na primeira metade do ano.

Esse padrão foi mais evidente nas fêmeas enquanto nos machos o período de Emissão de gametas perdura até fevereiro demonstrando uma pequena assincronia do ciclo entre os sexos, comumente citada para equinoides (WILLIAMSON; STEINBERG, 2002; TAVARES, 2004; TAVARES; BORZONE, 2015).

A maior frequência de fêmeas influenciou o indicativo da razão sexual para a espécie diferindo assim da esperada proporcionalidade vista em equinoides regulares como observado em demais espécies como *Paracentrotus lividus* (GUETTAF *et al.*, 2000), *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* (TAVARES, 2004), *Lytechinus variegatus* (LAGE *et al.*, 2011; TAVARES; BORZONE, 2015) o que normalmente é interpretado como um indicativo do desequilíbrio nos ecossistemas onde esses organismos habitam. No presente estudo, entretanto, o grande número de indivíduos não sexados pode ter mascarado a discrepância numérica entre os sexos e não necessariamente refletir o desequilíbrio da população.

A atividade reprodutiva em invertebrados marinhos pode ser avaliada por muitas ferramentas diferentes tais como índices corpóreos, observações macroscópicas e microscopia (CUEVAS, 2005; TAVARES, 2004). A participação

do peso das gônadas expressa pelas flutuações temporais de um índice fisiológico específico para esse órgão (o índice gonadal - IG) é normalmente utilizado para os equinoides como ferramenta acessória e de fácil obtenção (WILLIAMSON; STEINBERG, 2002; GUETTAF *et al.*, 2000; TAVARES, 2004).

Para *E. tribuloides* (presente estudo) a oscilação do IG foi influenciada simultaneamente pelos fenômenos de produção, maturidade e liberação de gametas bem como os de estocagem (substâncias de reserva presente nas gônadas e acumuladas pelos fagócitos nutritivos). Quando avaliada a participação das gônadas no peso total considerando indivíduos sexados e não sexados) foram observadas variações significativas, fato este não observado quando o índice foi analisado por sexo. Os indivíduos indeterminados (na maioria diagnosticados como em estágio de reserva) possivelmente influenciaram a expressão do IG como reflexo do acúmulo de reservas nutritivas nestas estruturas corporais. Os maiores percentuais do IG foram observados em indivíduos Em Maturação ou Maduros e os menores valores associados aos estágios de Em Recuperação, Proliferação e Emissão de gametas sendo, portanto, inviável o uso deste índice como descritor fidedigno do ciclo gamético.

Diversos autores descrevem as gônadas dos equinoides como órgãos de armazenamento de nutrientes (MOSS; LAWRENCE, 1972; LAWRENCE; BYRNE, 1994; MONTERO-TORREIRO *et al.*, 1998). Isso é evidenciado no estudo realizado por Tavares (2004) no sul do Brasil onde o IG se mostrou um bom descritor para a população de *Arbacia lixula*, mas não para a de *Echinometra lucunter* devido aos fenômenos de estocagem, o que poderia comprometer a avaliação da atividade reprodutiva se utilizado apenas este índice como parâmetro.

Argumentos semelhantes foram apresentados para as espécies *Arbacia dufresnii* no sul da Argentina (BROGGER *et al.*; 2010) e *Paracentrotus lividus* no mediterrâneo (GUETTAF *et al.*; 2000). No nordeste da costa brasileira investigações realizadas por Machado (2007) em uma população de *Tripneustes ventricosus*, no arquipélago de Fernando de Noronha (PE), também indicaram a influência dos fenômenos de estocagem e maturação dos gametas na variação temporal do peso das gônadas, também visto em *Lytechinus variegatus* por

Adôrno (2018) em uma população da costa baiana na enseada da Ribeira, na Baía de Todos-os-Santos (BA).

Observações preliminares sobre o ciclo reprodutivo de *E. tribuloides* no estado da Bahia realizadas por Semanovschi; Tavares (2018) são um bom exemplo de como a utilização do IG sem a diagnose microscópica pode incorrer a erros, refutados no presente estudo após a utilização de técnicas histológicas. Assim evidencia-se a importância das análises microscópicas em associação a demais técnicas descritoras da atividade reprodutiva como p. ex índices corpóreos, observações macroscópicas entre outros métodos indiretos para uma descrição mais acurada da atividade reprodutiva em equinoides (GRANT; TYLER, 1983; VENTURA *et al.*; 2003; MACHADO, 2007; ADÔRNO, 2018). Adicionalmente investigações utilizando técnicas biométricas como p. ex a avaliação do diâmetro do ovócito (sugeridas por TAVARES, 2004), como as realizadas para a população de *E. tribuloides* na costa baiana, forneceram indiscutivelmente informações minuciosas e ainda não apresentadas em estudos sobre este equinoide.

Quando avaliada a evolução temporal do diâmetro da população ovocitária é possível identificar o grande e contínuo investimento em novas linhagens germinativas nesta espécie. Na população avaliada foi observado um tamanho mediano para os gametas femininos na maior parte do ano que provavelmente estão aptos a serem liberados para o meio e fertilizados (20 a 40  $\mu\text{m}$ ). O tamanho dos ovócitos maduros em invertebrados marinhos pode oscilar enormemente. Estudos realizados na região suldeste do Brasil por Corte (2011 e 2015) com *Anomalocardia brasiliiana* mostraram ovócitos maduros com dimensões em torno de 40 a 60  $\mu\text{m}$ ; Bueno (2015) demonstrou para Holoturoidea gametas com tamanhos superiores a 100  $\mu\text{m}$  na mesma região. Essa ampla variação entre os tamanhos também foi observada por Lessios (1987) em equinoides no Istmo do Panamá demonstrando a amplitude dentro deste grupo, semelhante ao visto em *E. tribuloides*, que apresentou uma grande variação em relação aos tamanhos dos gametas femininos nas diferentes populações estudadas.

Por outro lado, e especificamente entre os meses de outubro a dezembro uma parte considerável da população ovocitária apresenta diâmetros de 40 a 50  $\mu\text{m}$  coincidindo com os picos de Emissão gamética. Esse período parece ser um momento do ano onde ocorre um particular investimento nos gametas maduros, uma vez que segundo Rahman *et al.* (2002), as dimensões dos ovócitos estão diretamente relacionadas a qualidade destes. No mês de dezembro foram observados ovócitos com diâmetros superiores a 50  $\mu\text{m}$  o que se leva a crer que este é um último esforço dos indivíduos no fenômeno de Emissão gamética, ainda que em menor expressão percentual.

A população reduz sua atividade reprodutiva entre fevereiro e abril quando é então notado um período de recuperação e renovação da população ovocitária, com uma grande produção de novos gametas (nas classes de tamanho inferiores a 10  $\mu\text{m}$ ) concomitantemente com a presença de fagócitos nutritivos.

A partir de abril os gametas crescem rapidamente, atingindo novamente as dimensões intermediárias (20 a 30  $\mu\text{m}$ ) que predominam até a metade do ano e um maior investimento em maturação e Emissão é observado nos meses subsequentes. O investimento em células primárias parece ser uma atividade corriqueira ao longo do ano mesmo quando os indivíduos já apresentam células maduras ou encontram-se em fase de Emissão de gametas. Este padrão é notadamente descrito para espécies em ambiente tropical com farta disponibilidade de alimento e energia para o investimento contínuo em reprodução (MOORE *et al.*, 1963; LAWRENCE *et al.*, 2001; VAITILINGON *et al.*, 2005), não obstante que haja um momento de optimum reprodutivo associado a um maior sucesso larval devido a produção de gametas com maior qualidade e dimensões (Rahman *et al.*, 2002). Assim, ressalta-se a necessidade de estudos de dinâmica populacional para a costa brasileira afim de inferir as estratégias em recrutamento que assegura a existência da população.

As conspícuas células somáticas com função fagocítica e de reserva nutritiva) presentes nas gônadas dos equinoides (os fagócitos nutritivos) têm a função acessória reconhecida no ciclo reprodutivos destes animais, eliminando as células residuais ou relícticas, ainda presentes na fase terminal do estágio de Emissão, bem como de transferir energia para o desenvolvimento das gônias até

sua maturidade (LAWRENCE *et al.*, 2007). De acordo com Moore *et al.* (1963) a presença de indivíduos Maduros ou em Emissão num breve período após o estágio de reserva (nas fêmeas) ou proliferação (nos machos) denota um investimento extremamente rápido na maturação dos gametas, atestado pelas observações para o ciclo de *E. tribuloides* neste estudo.

## **5.2 Diagnose macroscópica**

Observações macroscópicas também tem sido utilizadas na diagnose da qualidade das gônadas, sendo bastante comum em espécies com algum interesse comercial como as realizadas por Cuevas (2005) na costa sul da Bahia para *Echinometra lucunter*. O autor avaliou a coloração e o grau de desenvolvimento das gônadas no espaço celomático indicando épocas do ano quando esses órgãos apresentariam características ideais para o consumo humano.

As associações feitas no presente estudo para *E. tribuloides* mostraram que ao longo do ciclo reprodutivo houve poucas evidências diretas entre o grau de entumescimento e a coloração das gônadas, embora haja grandes modificações destas nos diferentes estágios. Um maior refinamento estatísticos nestes dados podem futuramente apontar alguma correlação entre as categorias de diagnose macroscópica e os estágios de desenvolvimento gaméticos.

## **5.3 Interpretação simultânea entre a diagnose macroscópica e os estágios de desenvolvimento**

As inferências realizadas entre a diagnose macroscópica e os estágios de desenvolvimento gaméticos não apresentaram evidências robustas de uma relação direta entre essas duas ferramentas de análise do ciclo reprodutivo para *E. tribuloides* (Quadro 1; Anexo 1).

**Quadro 1.** Presença e ausência do estágio de desenvolvimento gonadal de acordo com as classes de entumescimento (diagnose de entumescimento) e coloração (padrão de coloração) de *E. tribuloides* na enseada de Itapuã, Salvador (BA): espaços em branco indicam ausência do estágio de desenvolvimento em relação as classe-estágio.

Estágio de Desenvolvimento	Classe de Entumescimento				Classe de Coloração			
	I	II	III	IV	i	ii	iii	iv
Reserva	x	x	x	x	x	x	x	x
Proliferação	x	x	x	x	x	x	x	x
Em maturação	x	x	x	x	x	x	x	x
Maturação		x	x	x		x	x	x
Emissão	x	x	x	x	x	x	x	x
Esgotamento		x	x			x	x	

Observações microscópicas adicionais sobre o revestimento externo das gônadas de *E. tribuloides* no presente estudo revelaram ainda presença de estruturas rígidas de natureza inorgânica não identificada. Investigações realizadas por Wilkie *et al.* (1994 e 2000) para *Stylocidaris affinis* (Cidaroida) revelaram a existência de um tecido mesentérico diferenciado e constituído de estruturas rígidas de matriz calcárea, denominado “reforço espicular”, com função de proteção a possíveis estresses mecânicos. Essas estruturas têm grande semelhanças às observadas junto ao tecido gonadal dos espécimens avaliados e poderiam limitar a distensão ou colapso da gônada sendo, a grosso modo, uma provável justificativa para que as gônadas dos organismos em estado de esgotamento não serem categorizadas na classe I (não entumescidas), mesmo quando desprovidos de qualquer tipo de tecido (somático ou germinativo) em seu interior.

Os padrões de coloração observados nas gonadas dessa espécie por sua vez apresentaram diferenciações ao longo dos meses analisados. Distinções na cor dessas estruturas podem ocorrer em algumas espécies como relatado para *E. lucunter* por Tavares (2004). Segundo esta autora modificações temporais na cor desses órgãos têm direta ligação com a natureza química das substâncias de reserva que podem se acumular em diferentes tecidos (como os que constituem as gônadas). Na população de *E. lucunter* na costa paranaense foram observadas variações temporais nos níveis de carboidratos e lipídios totais que justificariam tais mudanças de coloração.

De acordo com Pearse; Cameron (1991) o tipo de reserva nutritiva encontrado nas gônadas de equinoides tem relação direta com a disponibilidade de alimento e seu metabolismo. Assim a caracterização e sazonalidade dos recursos alimentares



(componentes da dieta desses organismos, portanto) seriam responsáveis pelas distintas variações nas concentrações de macronutrientes nos tecidos que constituem tais órgãos provocando alteração em sua cor. Segundo Kaneko *et al.* (2009 e 2012) a natureza bioquímica dos componentes acumulados nas gônadas visto em *Diadema setosum* concedeu diferentes características a elas (tais como palatabilidade e coloração) ao longo do ano. Assim, a variação nos padrões de colorações vistas em *E. tribuloides* durante o período amostral podem estar ligadas a diferença dos componentes armazenados no tecido de acordo com a disponibilidade de alimento e não necessariamente aos estágios de desenvolvimento gonadal. Diante do exposto sugere-se a continuidade das investigações quanto a natureza bioquímica tecidual (gonadal) tanto em relação ao sexo quanto o estado de desenvolvimento desses órgãos para um melhor conhecimento sobre esse tema e como estes componentes podem influenciar os padrões de coloração de tais órgãos.

#### 5.4 Ciclo reprodutivo de *Eucidaris tribuloides* no mundo

Os estudos sobre a extensão e a periodicidade do ciclo reprodutivo da espécie embora inexistentes no Brasil já foram realizados para demais populações no mundo (Quadro 2).

**Quadro 2.** Revisão da literatura mundial sobre os aspectos reprodutivos de *Eucidaris tribuloides*. **MOM:** média da dimensão do ovócito maduro ( $\mu\text{m}$ ). **DC:** diâmetro da carapaça (cm). **IG:** índice gonadal. Estágios de desenvolvimento gonadal: **RES:** Em Recuperação; **P:** Proliferação; **EM:** Em Maturação; **M:** Maturação e **E:** Emissão gamética. (-) indica dados ausentes. \* Indicam maior investimento neste estágio.

Autores	Coordenada	MOM ( $\mu\text{m}$ )	DC (cm)	IG (%)	Meses															
					J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D				
<b>McClintock; Watts (1990)</b> EUA (Flórida)	24°58'N/80°33'W 25°00'N/80°30'W	80-90	32-36	4,7-11,0	-	-	P	-	-	-	EM	-	-	E	E	-				
<b>McPherson (1968)</b> EUA (Flórida)	25°26'N/80°10'W	70	28-35	5,9-12,0	P	-	-	EM	-	-	M	E	*	-	M	E	*	-		
<b>Iares; McClintock (1991)</b> EUA (Flórida)	25°00'N/80°30'W	26-37	25-30	4,1-8,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	M	-	-	-	-		
<b>Lessios (1987 e 1991)</b> Panamá	9°33'N/78°46'W	83-94	20-30	-	-	-	EM	E	EM	EM	EM	-	-	-	-	-	-	-		
<b>Presente estudo</b> Brasil (Bahia)	12°57'S/38°21'W	45-55	32-45	2,8-4,4	-	P	-	EM	-	M	E	-	M	E	-	M	E	*	E	*

Os primeiros estudos sobre reprodução foram realizados por McPherson (1968) em populações do hemisfério norte na Flórida (EUA), onde foi descrito um padrão semianual e a marcada sazonalidade da região parece ter forte influência nos eventos de Emissão gamética. O período de renovação celular ou repouso foi observado no inverno precedendo um novo ciclo de maturação gamética que se expandiu até o verão subsequente, coincidindo com o ciclo observado na costa baiana que diferiu apenas quanto a extensão do fenômeno de recuperação, mais longo para a população do hemisfério norte.

Em condições experimentais estudos realizados por McClintock; Watts (1990) apresentaram um ciclo anual com proliferação durante a primavera, maturação no verão e um único período de Emissão no outono indicando que o ambiente pode direcionar a intensidade e periodicidade dos eventos gametogênicos. Lares; McClintock (1991) também sob condições controladas (10 e 30 °C) e limitadas a poucos meses de observação indicaram um período de maturação gamética para o outono do hemisfério norte.

A ritmicidade do ciclo reprodutivo de *E. tribuloides* no Istmo do Panamá foi estudada por Lessios (1991) por meio de desova induzida. Para o autor a população apresenta um ciclo semianual fortemente influenciado pelo ritmo lunar com um rápido período de maturação celular tanto antes quanto após a liberação de gametas, o que indica um grande potencial reprodutivo da espécie mesmo considerando um curto período de observação (março a junho).

Na costa brasileira a população de *Eucidaris tribuloides* apresentou um padrão muito semelhante ao visto nas populações estudadas do hemisfério norte com grande potencial reprodutivo ao longo do ano e fenômenos continuados de renovação da série gamética. No entanto, a presença de um concentrado esforço no crescimento celular no início do ano indica que o período mais importante da atividade reprodutiva ocorra nos seis meses posteriores.

Com relação a expressão do peso das gônadas nos animais (inferidos pelo índice gonadal) os valores encontrados para as populações da Florida (EUA) são superiores aos vistos na Bahia (Brasil) e parecem não indicar com precisão os eventos reprodutivos naquelas populações. Além disso as diferenças percentuais indicam como essas populações investem energia nos

compartimentos corporais com provável reflexo sobre as dimensões do gameta feminino como pode ser constatado no quadro 2.

A notável capacidade de rápida renovação celular na população da Bahia parece refletir a qualidade do gameta produzido (tamanho máximo que os ovócitos maduros podem atingir) como postulado nos estudos de HART, 1995; MACALISTER; MORAN, 2012; MORAN *et al.*; 2013) e constatado quando comparadas as dimensões do ovócito das populações nos diferentes hemisférios. De acordo com Rahman *et al.* (2002) e Levitan (2006), a diferença no tamanho dos ovócitos reflete diretamente a qualidade dos gametas, o tempo de sobrevivência larval, a metamorfose e o tamanho dos juvenis. Gametas de maiores dimensões demandam maiores investimentos energético e temporal; neste contexto a produção de ovócitos menores permite uma renovação do ciclo mais rápida, porém com impacto direto na qualidade das células reprodutivas e larvas subsequentes (ALLEN *et al.*, 2005; MCEWARD, 1986; LEVITAN, 2000).

Teorias ecológicas clássicas descrevem o compromisso dos indivíduos na alocação energética necessária para atividades como o crescimento e a reprodução, relatando estratégias eficazes para maximizar sua aptidão. Em função disso podem ser descritas espécies r e k-estrategistas. As r-estrategistas têm grande capacidade reprodutiva (produzindo um alto número de descendentes) com ciclos de vida curtos e crescimento exponencial da população. Por outro lado, as espécies k-estrategistas alocam mais energia no crescimento, produzindo proles menos numerosas e em estágios mais avançados do seu ciclo de vida; além disso seus indivíduos têm tamanho corporal maior quando comparados aos r-estrategistas sobrevivendo em ambientes cuja competição é elevada (RICKLEFS, 2003; TOWNSEND *et al.*, 2005; BEGON *et al.*, 2007).

Segundo McPherson (1968) o desenvolvimento larval de *E. tribuloides* tem duração aproximada de 25 dias e sua longevidade em torno de 5 anos atingindo a idade adulta somente aos 3 anos. Diante disso é possível inferir que a população de *E. tribuloides* na Bahia poderia apresentar sobrevivência larval inferior, rápido crescimento e maior investimento na prole quando comparadas as do Norte indicando grande adaptação ao meio ambiente e diferentes padrões de história de vida ao longo de sua distribuição geográfica (GEORGE, 1996;

LEVITAN, 2006; ALLEN *et al.*, 2006; MCALISTER; MORAN, 2012). Por isso, as menores dimensões do gameta feminino podem ser, portanto, um indicativo de distintas estratégias de vida para a espécie em função da diferença latitudinal. Onde em ambiente subtropical há um maior investimento na qualidade do gameta enquanto na região tropical o investimento maior é em número de prole.

Autores como Moran *et al.* (2013) discutem ainda a influência dos gametas masculinos enquanto fator limitante para investimento na qualidade dos gametas femininos. Em seu estudo os equinóides *Echinometra*, *Strongylocentrotus* e *Arbacia*, apresentaram um investimento energético das fêmeas inversamente proporcional ao dos machos; onde a menor presença de gametas masculinos resultou em ovócitos de maior tamanho, por consequente de melhor qualidade, também visto por Marshall; Keough (2003) para *Arbacia punctulata* no mar da Flórida. No gênero *Strongylocentrotus* as taxas de sucesso na fecundação são mais elevadas para gametas femininos de maior diâmetro com maiores chances de serem fertilizados, ou seja, ovócitos de melhor qualidade tem maior chance de sucesso na manutenção da espécie, além de propiciar uma prole mais robusta.

Considerando o grupo Cidaroida, Raff *et al.* (1990) observaram para *Heliocidaris tuberculata* e *H. erythrogramma* diferenças morfológicas entre os tipos de espermatozóides e tal característica estaria diretamente associada a qualidade do gameta masculino com implicações no tipo de desenvolvimento larval e sucesso no recrutamento. A morfologia cônica dos espermatozoides de *H. tuberculata* (também descrita por Mcpherson para *E. tribuloides*) difere do formato alongado dos gametas masculinos de *H. erythrogramma* que apresenta desenvolvimento direto. Essa constatação reforça que não só a qualidade do gameta, mas também sua morfologia pode estar relacionada a forma de desenvolvimento desses organismos, assim como pode influenciar o tipo de ciclo e estratégia de sobrevivência, salientando a importância desse tipo de estudo para os equinóides em questão.

## 5.5 Ciclos reprodutivos de equinóides e a variação latitudinal

Estudos sobre a reprodução de invertebrados marinhos, como os equinoides, muitas vezes apresentam lacunas de informação, seja pela extensão e tipo observação bem como ferramenta de análise realizada. Comparações latitudinais são importantes métodos de avaliação principalmente para espécies com grande distribuição geográfica como *E. tribuloides*.

Inúmeros autores descrevem nos ambientes tropicais a existência de ciclos reprodutivos contínuo para os invertebrados marinhos dadas as condições estáveis de fatores como temperatura, luminosidade e abundância de alimentos nessa região. A medida em que essas espécies se afastam da linha do Equador o período reprodutivo limita-se a picos anuais ou semianuais de acordo com a variação destes fatores externos marcados pela sazonalidade (BENNETT; GIESE, 1955; FUJI, 1960; BISHOP; WATTS, 1994; SPIRLET *et al.*, 1998; KELLY, 2000; BROGGER *et al.*, 2010; HERNÁNDEZ *et al.*, 2011; OURÉNS *et al.*, 2011; TAVARES; BORZONE, 2006 e 2015; MOORE *et al.*, 1963; LAWRENCE *et al.*, 2001; VAITILINGON *et al.*, 2005).

Investigações realizadas com equinoides regulares na costa brasileira se restringem a apenas 4 espécies: *Tripneustes ventricosus*, *Arbacia lixula*, *Echinometra lucunter* e *Lytechinus variegatus* sendo estes dois últimos as únicas descrições ao longo de um gradiente latitudinal no país (Quadro 3).

Para *E. lucunter* estudos realizados por Lima *et al.* (2009), Tavares (2018) e Ventura *et al.* (2003) indicaram que as na região NE apresentam uma clara delimitação do investimento reprodutivo, liberando gametas de janeiro a junho diferindo apenas na sua intensidade ao longo dos meses. A medida em que o gradiente latitudinal aumenta este padrão se torna mais restrito com apenas um evento de Emissão para as populações do ES, ilha oceânica de Trindade (ZEE), RJ e SP e Ilha do Mel (PR) (MARIANTE *et al.*, 2009; SILVA *et al.*, 2016; VENTURA *et al.*, 2003; COSTA *et al.*, 2013; TAVARES, 2004).

**Quadro 3.** Revisão da literatura nacional sobre os aspectos reprodutivos de equinóides regulares no Brasil.

**Optimum:** período de maior investimento em Emissão de gametas. (-): dado não informado pelo autor.

<b>Autores</b>	<b>Latitude</b>	<b>Espécie</b>	<b>Ciclo</b>	<b>Optimum</b>
<b>Machado (2007)</b> Fernando de Noronha (PE)	3°54'S	<i>Tripneustes ventricosus</i>	Sazonal	jan
<b>Lima et al. (2009)</b> Porto de Galinhas (PE)	8°25'S	<i>Echinometra lucunter</i>	Contínuo	dez-abr
<b>Adôrno (2018)</b> Salvador (BA)	12°54'S	<i>Lytechinus variegatus</i>	Contínuo	-
<b>Tavares (2018)</b> Salvador (BA)	12°57'S	<i>Echinometra lucunter</i>	Contínuo	mar-mai
<b>Ventura et al. (2003)</b> Abrolhos (BA)	17°58'S	<i>Echinometra lucunter</i>	Sazonal	abr; jun
<b>Mariante et al. (2009)</b> Vilha Velha (ES)	20°20'S	<i>Echinometra lucunter</i>	Sazonal	dez-fev
<b>Silva et al. (2016)</b> Ilha de Trindade (BR)	20°30'S	<i>Echinometra lucunter</i>	Sazonal	jul
<b>Ventura et al. (2003)</b> Cabo Frio (RJ)	22°51'S	<i>Echinometra lucunter</i>	Sazonal	abr
<b>Junqueira (1998)</b> Cabo Frio (RJ)	22°53'S	<i>Lytechinus variegatus</i>	Contínuo	-
<b>Costa et al. (2013)</b> Baía de Santos (SP)	24°00'S	<i>Echinometra lucunter</i>	sazonal	nov; jan
<b>Tavares e Borzone (2015)</b> Baía de Paranaguá (PR)	25°35'S	<i>Echinometra lucunter</i>	Sazonal	outono-inverno
<b>Tavares (2004)</b> Ilha da Galheta (PR)		<i>Echinometra lucunter</i>	Sazonal	abr
		<i>Arbacia lixula</i>	Contínuo	mai-ago

Este mesmo padrão foi observado das populações de *Lytechinus variegatus* e torna-se bem evidente quando comparadas as populações de ciclo contínuo na Bahia com a do Paraná que apresenta eventos de Emissão predominantemente durante o outono e o inverno (JUNQUEIRA, 1998; TAVARES; BORZONE, 2015, ADÔRNO, 2018)

Contrariando as informações apresentadas em estudos internacionais tanto em ambientes subtropicais quanto temperados onde a temperatura é um importante delimitador do ciclo (BENNETT; GIESE, 1955; FUJI, 1960; BISHOP; WATTS, 1994; SPIRLET *et al.*; 1998; CUNNINGHAM, 2008); a sazonalidade, associada a diferença latitudinal, não parece ter tanto impacto no ciclo de *E. tribuloides*. As populações da Flórida, submetidas a grande variação sazonal e amplitude térmica (10 a 30 °C), disponibilidade de alimento e fotoperíodo (dias mais longos no verão e mais curtos no inverno) (McClintock e Watts, 1990; Cunningham, 2008) possuem ciclos semelhantes a população do Brasil, que se encontra em condições estáveis para esses fatores supracitados, apresentando Emissão gamética em momentos equivalentes e gametas viáveis durante todo ano, apenas com pequenas diferenças em relação a duração da atividade reprodutiva e o período de recuperação.

Estudos pontuais para espécies em diferentes trechos da costa brasileira podem não apresentar distinções ambientais nos extremos latitudinais como os feitos para *Tripneustes ventricosus* no arquipélago de Fernando de Noronha (PE) (MACHADO, 2007) e de *Arbacia lixula* na Ilha de Galheta (PR) (TAVARES, 2004), sendo possível perceber que para esta última, embora submetida a fortes variações de sazonalidade, o ciclo reprodutivo é contínuo, que seria esperado apenas para *T. ventricosus* na região nordeste e sob condições opostas. Isso novamente indica que a história de vida e a biologia reprodutiva dos equinodes brasileiros devam ser melhor investigados e associados a demais fatores ambientais que definem o extenso gradiente latitudinal do país.

## 5.6 “Gatilhos” ambientais

McPherson (1968) apontou a importância da temperatura da água como fator direcionador do período reprodutivo de *E. tribuloides*. O autor associou o início da maturação gamética aos momentos de aumento da temperatura, também observado em animais sob condições experimentais (LARES e MCCLINTOCK, 1991). Sob temperaturas extremas inferiores (10°C) ocorre uma mortalidade de 100% devido diminuição do metabolismo que levou a morte dos espécimes por inanição.

Os dados pontuais de temperatura da água na enseada de Itapuã exibiram valores muito próximos as médias mensais para a temperatura do ar na região e apresentou pouca oscilação durante o tempo de estudo, que associado a Emissão constante de gametas pode justificar a grande extensão do evento reprodutivo apresentado por *E. tribuloides* na costa baiana.

De acordo com Fujisawa; Shigei (1990) a atividade reprodutiva dos equinoides em associação a temperaturas ótimas para esse evento nem sempre correspondem a variações dos habitats ocupados ao longo da distribuição espacial de uma espécie. Segundo os mesmos autores, observações *in situ* mostraram que embora temperaturas amenas sejam favoráveis para *Hemicentrotus pulcherrimus* quando comparado ao *Stongylocentrotus nudus*, este possui uma distribuição espacial muito mais abrangente do que *H. pulcherrimus*. Isso indica que não necessariamente o ótimo de temperatura garantirá a permanência da espécie em determinado ambiente.

Sewell; Young (1999) discutem ainda que para *Echinometra lucunter* o desenvolvimento larval ocorre de maneira satisfatória independente da temperatura como fator limitante e ainda que a temperatura da água possa ser um gatilho importante para os equinoides, esse fator ambiental não deve ser o único controlador do ciclo, como observado para a população de *E. tribuloides* no presente estudo.

Os indivíduos da citada população apresentaram maturação e Emissão gamética nos meses com menor temperatura sendo seu melhor momento para Emissão de gametas o mês que antecedeu o maior valor deste parâmetro ambiental da mesma forma que as populações do hemisfério norte e equalizando a importância da temperatura ao longo da distribuição geográfica da espécie na



costa atlântica (LARES; MCCLINTOCK, 1991). Demonstrando como este parâmetro tem forte influência como gatilho para o ciclo da espécie que independente da diferença latitudinal conservou o seu valor ótimo de temperatura para Emissão gamética.

Durante o período de estudo a radiação solar foi o único fator ambiental com marcada sazonalidade semestral e são indicadas como um provável gatilho para o período de maior investimento na maturação e Emissão dos gametas (taxas menores de radiação).

Segundo McClintock; Watts (1990), em condições experimentais, o fotoperíodo pode atuar como desencadeador da gametogênese no ciclo de *E. tribuloides* estando associado ao tempo de exposição e intensidade da radiação ao qual os organismos são submetidos. Diferente das demais populações de *E. tribuloides* estudadas, na cidade de Salvador os dias têm duração praticamente constante ao longo do ano e associado a variação da intensidade luminosa no decorrer dos meses pode indicar um melhor gatilho para população baiana do que a temperatura constantemente citada para estudos em regiões temperadas e subtropicais.

A disponibilidade de alimento também é apontada como uma variável de grande influência no ciclo reprodutivo dos invertebrados marinhos como os equinoides e fenômenos de estocagem de nutrientes (presença de organismos Em Recuperação) também coincidem com os momentos de maior disponibilidade destes (PEARSE; CAMERON, 1991). A quantidade de alimento é muito provavelmente uma fonte de energia para o investimento reprodutivo, seja no crescimento e maturação até a liberação dos gametas em condições mais propícias (LAWRENCE *et al.*, 2007). Nos ambientes tropical tal variável é descrita como de menor importância, uma vez que a disponibilidade não é normalmente uma limitação aos organismos (MOORE *et al.*, 1963; LAWRENCE *et al.*, 2001; VAITILINGON *et al.*, 2005). Entretanto, a população de *E. tribuloides* apresentou um momento característico de recuperação do ciclo, bem como um momento de *optimum* reprodutivo.

O único estudo sobre a dieta de *E. tribuloides* no Brasil foi realizado por Santos *et al.* (2002) indicando a espécie como predominante espongiívora. Poríferos são organismos predominantemente filtradores (Bergquist, 1978) e que

portanto dependem de matéria orgânica dissolvida (DOM) para sua alimentação, em ambientes recifais grande parte dessa matéria provem de organismos fotossintetizantes (incluindo macroalgas) e metabolitos secundários de mucos de corais (DE GOEIJ *et al.*, 2013; ROUGERIE, 1981; CROSSLAND *et al.*, 1991; DE GOEIJ *et al.*, 2009, RIX *et al.*, 2016).

Embora o conhecimento sobre a biomassa de esponja na região seja quase inexistente, a tênue periodicidade do ciclo reprodutivo deste equinoide pode estar associada a maior disponibilidade deste recurso alimentar durante o ano. De acordo com Coutinho *et al.* (1989), organismos fotossintetizantes necessitam da radiação solar para realizar seu metabolismo e assim os períodos de maior incidência luminosa podem refletir os momentos de maior produção de alimento para comunidade de esponjas e conseqüentemente maior energia para o crescimento desses organismos e assim relacionado com a o período de reserva de energia em prol da recuperação do ciclo reprodutivo de *E. tribuloides*.

Em ambientes de entremarés é esperado que as taxas de salinidade estejam inversamente proporcionais as taxas de precipitação (BOWDEN, 1950; KATSAROS; BUETTNER, 1969; CRONIN; MCPHADEN, 1999; BOUTIN *et al.*, 2013; MA *et al.*, 2015). Entretanto quando analisados concomitantemente os dados pluviométricos e os de salinidade este último não se mostrou um bom parâmetro para inferências a respeito do ciclo, pois os valores pontuais de salinidade não foram suficientemente robustos para demonstrar um padrão confiável e embora as flutuações deste parâmetro sejam reconhecidas como indutores osmóticos durante a fecundação para a maioria dos equinoides, em condições experimentais não foi observada qualquer influência sobre a fecundidades dos gametas de *E. tribuloides* submetidos a variação de salinidade (de 20 a 35 PSU) (ALLEN *et al.*, 2015) o que pode indicar que este talvez não seja um bom gatilho para os eventos da gametogêneses.

Por outro lado, a Emissão gamética ocorreu durante o período de maior constância nos valores de pluviosidade e de maneira antagônica, a atividade reprodutiva reduziu com o aumento da precipitação. Tais momentos coincidiram também com o fenômeno de “ressaca do mar” o que aumenta o hidrodinamismo no ambiente litorâneo ou o estresse ambiental de modo esporádico e pode

causar alterações no perfil praiar e na comunidade biológica (CORDEIRO, 2005; VELOSO, 2011; LINS-DE-BARROS *et al.*;2016).

Na cidade de Salvador a utilização deste termo está comumente associada ao período do ano em que os ventos litorâneos estão mais intensos, com chuvas torrenciais, sedimento em suspensão pode ser visualizado na água e algas arribadas são facilmente encontradas na linha de maré (observações pessoais). Tais condições podem representar um período menos propício para a reprodução e por isso maior investimento na preparação de um novo ciclo gametogênico para a população de *E. tribuloides*.

Pearse *et al.* (1986) descrevem ainda a ação sinérgica de mais de um fator ambiental atuando na regulação de invertebrados marinhos em regiões tropicais onde os fatores abióticos tendem a ser mais estáveis. Desta forma, é possível também que fatores endógenos (hormonais) atuem como importantes reguladores do relógio biológico dos equinoides quando associados a percepção da tênue variação nestes ambientes salientando, assim, a importância de estudos como os realizados em *Paracentrotus lividus* (SUGNI *et al.*, 2012; SILVIA *et al.*, 2015) para a compreensão eficaz dos mecanismos fisiológicos envolvidos no controle da gametogênese em *E. tribuloides*.

## 6 CONCLUSÃO

O ciclo reprodutivo de *Eucidaris tribuloides* na costa baiana é marcado por constante atividade reprodutiva e crescimento celular particularmente na primeira metade do ano

Quando comparado a demais populações no hemisfério norte os ciclos reprodutivos assemelham-se embora com particularidades na extensão do evento.

As ferramentas de avaliação da atividade reprodutiva, como a determinação do índice gonadal, descrições histológicas microscópicas e análise da biometria do gameta feminino, quando associadas permite uma interpretação mais robustas e fidedignas sobre a reprodução dos equinoides como para *E. tribuloides*

A observações macroscópicas não mostraram confiabilidade enquanto recurso para reconhecimento dos estágios gaméticos, no entanto são indicadas avaliações estatísticas complementares para resultados mais conclusivos

As dimensões reduzidas do gameta feminino e a capacidade de rápida renovação do estoque gamético durante o período reprodutivo sugere consequências no tamanho médio e, portanto, qualidade dos gametas produzidos para a população da praia de Itapuã com implicações na história de vida das populações dessa espécie ao longo e sua distribuição geográfica.

Os resultados sugerem ainda que embora variáveis abióticas possam atuar em conjunto possam enquanto gatilhos reguladores do ciclo em *E. tribuloides* estudos metabólicos podem também esclarecer outros parâmetros limitadores do ciclo desta espécie.

## 7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADIYODI, R. G. Reproductive biology of invertebrates: Oogenesis, Oviposition and Oosorption. Chichester: John Wiley; Sons, v.1,1983.

ADÔRNO, L.F.M; CERQUEIRA, W.R.P.; TAVARES, Y.A.G. Ciclo Reprodutivo de *Lytechinus variegatus* (Lamarck, 1816) (Echinodermata: Echinoidea) na Enseada da Ribeira, Baía de Todos-os-Santos, Salvador, Bahia. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Biologia) – Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia, 2018.

ALLEN, J. D.; ARMSTRONG, A. F.; ZIEGLER, S. L. Environmental induction of polyembryony in echinoid echinoderms. *The Biological Bulletin*, 229(3), 221-231, 2015.

ALLEN, J. D.; ZAKAS, C.; PODOLSKY, R. D. Effects of egg size reduction and larval feeding on juvenile quality for a species with facultative-feeding development. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 331, n. 2, p. 186-197, 2006.

ALMEIDA, A. O.; SOUZA, G. B.; BOEHS, G.; A BEZERRA, L. E. Shallow-water anomuran and brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from southern Bahia, Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Research*, v. 38, n. 3, p. 329-376, 2010.

ALVARADO, J. J.; BARRAZA, E.; SANCHO-MEJÍAS, T.I. Central America Echinoderms: diversity, ecology and future perspectives. In: **Echinoderm research and diversity in Latin America**. Springer, Berlin, Heidelberg, 2013. p. 67-106.

ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; *et al.* Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.

ALVES, O. F. D. S.; CERQUEIRA, W. R. P. The Echinoderms of Salvador beaches (Bahia, Brazil). *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 17, n. 2, p. 543-553, 2000.

ANDRADE NERY LEAO, Zelinda Margarida De. The coral reefs of Bahia: morphology, distribution and the major environmental impacts. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 68, n. 3, p. 439-452, 1996.

BAHIA, C.; CANÁRIO, R.; NEVES, E. G.; JOHNSON, R. *Asterocheres siphunculus*, a new species of Asterocheridae (Copepoda, Siphonostomatoida) associated with *Eucidaris tribuloides* (Lamarck, 1816) (Echinodermata, Echinoidea) in Brazil. **Zoosymposia**, v. 8, n. 1, p. 29-38, 2012.

BARROS LIMA, E. J. de; FERNANDES, M. L. B. Diversidade de equinodermos (Echinodermata) no Estado de Pernambuco (Brasil). **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 11, n. 1, 2009.

BAY-SCHMITH, E. B. Ciclo anual de reproducción de *Arbacia spatuligera* (Valenciennes), 1846) en la Bahía de Concepción, Chile. (Echinoidea, Arbaciidae). Bol. Soc. Biol. Concepción.; Concepción, Chile, v. 51, p. 47-59, 1981.

BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; Harper, J. L. Ecología: de indivíduos a ecossistemas. Porto Alegre: Artmed Editora, 2007.

BEHMER, O.A.; TOLOSA, E.M.C.; FREITAS NETO, A.G. Manual de técnicas para histología normal e patológica. São Paulo: EDART, 1976

BENNETT, J.; GIESE, A. C. The annual reproductive and nutritional cycles in two western sea urchins. **The Biological Bulletin**, v. 109, n. 2, p. 226-237, 1955.

BENTLEY, A. C. Reproductive cycle and gonadal histology of *Echinodiscus biporatus* along the southern coast of South Africa. In: **Proceedings of the 9th International Echinoderms Conference**. San Francisco, p: 571-576, 1998.  
BERGQUIST, P. R. Sponges. Hutchinson and Company 1-268. 1978.

BISHOP, C. D.; MACNEIL, K. E.; PATEL, D.; Taylor, V. J.; Burke, R. D. Neural development in *Eucidaris tribuloides* and the evolutionary history of the echinoid larval nervous system. **Developmental biology**, v. 377, n. 1, p. 236-244, 2013.

BISHOP, C. D.; WATTS, S. A. Two-stage recovery of gametogenic activity following starvation in *Lytechinus variegatus* Lamarck (Echinodermata: Echinoidea). **Journal of experimental marine biology and ecology**, v. 177, n. 1, p. 27-36, 1994.

BITTENCOURT, A.C.S.P. Sedimentação recente na Costa Atlântica de Salvador. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 5, p. 46-63. 1975

BLAICH, O.A.; TSIKALAS, F.; FALEIDE, J.I.; Northeastern Brazilian margin: Regional tectonic evolution based on integrated analysis of seismic reflection and potential field data and modelling. **Tectonophysics**, v. 458, n. 1-4, p. 51-67, 2008.

BLICHER, M. E.; RYSGAARD, S.; SEJR, M. K. (2007). Growth and production of sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in a high-Arctic fjord, and growth along a climatic gradient (64 to 77 N). **Marine Ecology Progress Series**, 341, 89-102.

BOLOGNA, P. A.; WEBB-WILSON, L.; CONNELLY, P.; SAUNDERS, J. E. A new baseline for *Diadema antillarum*, *Echinometra viridis*, *E. lucunter*, and *Eucidaris tribuloides* populations within the Cayos Cochinos MPA, Honduras. **Gulf and Caribbean Research**, v. 24, n. 1, p. 1-5, 2012.

- BOOLOOTIAN, R. A. Physiology of Echinodermata. New York: Interscience, p. 822, 1966.
- BORZONE C.A.. Proposta para a categoria e plano de manejo das ilhas oceânicas do litoral do Paraná [unpublished report]. Pontal do Paraná, ON: Universidade Federal do Paraná. **Relatório IAP**, p. 125-137, 1994.
- BOUTIN, J.; MARTIN, N.; REVERDIN, G. *et al.* Sea surface freshening inferred from SMOS and ARGO salinity: impact of rain. **Ocean Science**, v. 9, n. 1, 2013.
- BOWDEN, K. F. Processes affecting the salinity of the Irish Sea. **Geophysical Journal International**, v.6, p.63-90, 1950
- BREEN, P. A.; MANN, K. H. Destructive grazing of kelp by sea urchins in eastern Canada. **Journal of the Fisheries Board of Canada**, v. 33, n. 6, p. 1278-1283, 1976.
- BROGGER, M.; MARTINEZ, M.; PENCHASZADEH, P. Reproduction of the sea urchin *Arbacia dufresnii* (Echinoidea: Arbaciidae) from Golfo Nuevo, Argentina. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 90, n. 7, p. 1405-1409, 2010.
- BRONSTEIN, O.; LOYA, Y. Photoperiod, temperature, and food availability as drivers of the annual reproductive cycle of the sea urchin *Echinometra* sp. from the Gulf of Aqaba (Red Sea). **Coral Reefs**, v. 34, n. 1, p. 275-289, 2015.
- BUENO, M. de L. Biodiversidade dos Echinodermata na porção sul do Embaramento Sul Brasileiro. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Animal). Universidade Estadual de Campinas, 2015.
- BULLERI, F.; BENEDETTI-CECCHI, L.; CINELLI, F. Grazing by the sea urchins *Arbacia lixula* and *Paracentrotus lividus* in the northwestern Mediterranean. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*; Amsterdam, v. 241, p. 81-95, 1999.
- BYRNE, M. Annual reproductive cycles of the commercial sea urchin *Paracentrotus lividus* from an exposed intertidal and a sheltered subtidal habitat on the west coast of Ireland.; New York, v.104, p.275-289,1990.
- BYRNE, M.; ANDREW, N. L.; WORTHINGTON, D. G.; BRETT, P. A. Reproduction in the diademataid sea urchin *Centrostephanus rodgersii* in contrasting habitats along the coast of New South Wales, Australia. **Marine Biology**, v. 132, n. 2, p. 305-318, 1998
- BYRNE, M.; HO, M.; SELVAKUMARASWAMY, P.; *et al.* Temperature, but not pH, compromises sea urchin fertilization and early development under near-future climate change scenarios. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 276, n. 1663, p. 1883-1888, 2009.

CAMPOS, L. S.; MOURA, R. B. Macrostructure and evolution of the digestive system in Echinoida (Echinodermata). **Zoomorphology**, v. 127, n. 3, p. 135, 2008

CASTRO NUNES, J. M de. Rodófitas marinhas bentônicas da orla oceânica de Salvador, Estado da Bahia, Brasil. **INSULA Revista de Botânica**, v. 27, p. 27, 1998.

CERAME-VIVAS, M. J.; GRAY, I. E. The distributional pattern of benthic invertebrates of the continental shelf off North Carolina. **Ecology**, v. 47, n. 2, p. 260-270, 1966.

CIRANO, M.; LESSA, G.C.; 2007. Oceanographic characteristics of Baía de Todos os Santos, Brazil. **Revista Brasileira de Geofísica**, v. 25, n. 4, p. 363-387, 2007.

COLLARD, M.; DERY, A.; DEHAIRS, F.; DUBOIS, P. Euechinoidea and Cidaroidea respond differently to ocean acidification. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular; Integrative Physiology**, v. 174, p. 45-55, 2014.

CONI, E. O. C.; NUNES, J. A. C. C.; FERREIRA, C. M. *et al.* The Spanish hogfish *Bodianus rufus* (Labridae) acting as cleaner of nocturnal fish in the north-east of Brazil. **Marine Biodiversity Records**, v. 3, 2010.

CORDEIRO, S. Z. Composição e distribuição da vegetação herbácea em três áreas com fisionomias distintas na Praia do Peró, Cabo Frio, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 4, p. 679-693, 2005.

CORTE, G. N. Biologia populacional e reprodutiva de *Anomalocardia brasiliana* (Gmelin, 1791) (Bivalvia: Veneridae). Dissertação (Mestrado em Ecologia). Universidade Estadual de Campinas, 2011.

CORTE, G.N. Reproductive cycle and parasitism in the clam *Anomalocardia brasiliana* (Bivalvia: Veneridae). **Invertebrate Reproduction ; Development**, v. 59, n. 2, p. 66-80, 2015.

COSTA, I. O.; CAIRES, T. A.; PEREIRA FILHO, G. H.; NUNES, J. M. C. Macroalgae associated with banks of *Hypnea musciformis* (Wulfen) J.V. Lamour. (Rhodophyta, Gigartinales) on two beaches on the coast of Bahia. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, n. 2, p. 493-507, 2012.

COUTINHO, R.; da CUNHA, V.; PUPO, D. *et al.* Projeto Recrutamento: variação espacial das curvas de fotossíntese vs. luz nas algas bentônicas da região de Arraial do Cabo e adjacências, RJ. **INSULA Revista de Botânica**, v. 19, p. 169-178, 1989.

CRONIN, M. F.; MCPHADEN, M. J. Diurnal cycle of rainfall and surface salinity in the western Pacific warm pool. **Geophysical research letters**, v. 26, n. 23, p. 3465-3468, 1999.



CROSSLAND, C. J.; HATCHER, B. G.; SMITH, S. V. Role of coral reefs in global ocean production. **Coral reefs**, v. 10, n. 2, p. 55-64, 1991.

CUEVAS, J.M. O Ouriço do mar *Echinometra lucunter* (Linnaeus, 1758) como potencial recurso pesqueiro no sul da Bahia. Dissertação (Mestrado em Zoologia). Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilheus, Bahia, 2005.

CUNNINGHAM, A. The reproductive cycle of *Lytechinus variegatus* (Echinodermata: Echinoidea) from the Florida panhandle. The University of Alabama at Birmingham, 2008.

CUTRESS, B. M. Observations on growth in *Eucidaris tribuloides* (Lamarck), with special reference to the origin of the oral primary spines. **Bulletin of Marine Science**, v. 15, n. 4, p. 797-834, 1965.

CUTTING, A.; GAO, F. (2019) *Eucidaris tribuloides* test. California Institute of Technology. Disponível em < [http://www.echinobase.org/Echinobase/images\\_et](http://www.echinobase.org/Echinobase/images_et) > Acessado em 14-01-2019.

de GOEIJ J.M.; De KLUIJVER A.; van DUY F.C.; *et al.* Cell kinetics of the marine sponge *Halisarca caerulea* reveal rapid cell turnover and shedding. **Journal of Experimental Biology**. v. 212, p. 3892–3900, 2009.

de GOEIJ J.M.; van OEVELEN D.; VERMEIJ M.J.A.; *et al.* () Surviving in a marine desert: the sponge loop retains resources within coral reefs. *Science*. v. 342, p.108–110, 2013.

DENNY, M. W.; NELSON, E. K.; MEAD, K. S. Revised estimates of the effects of turbulence on fertilization in the purple sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*. **The Biological Bulletin**, v. 203, n. 3, p. 275-277, 2002.

DERY, A.; TRAN, P. D.; COMPÈRE, P.; DUBOIS, P. Cidaroids spines facing ocean acidification. **Marine environmental research**, v. 138, p. 9-18, 2018.

DRUMMOND, A. E. Reproduction of the sea urchins *Echinometra mathaei* and *Diadema savignyi* on the South African eastern coast. **Marine and freshwater research**, v. 46, n. 4, p. 751-755, 1995.

DUPONT, S.; DOREY, N.; STUMPP, M.; MELZNER, F.; THORNDYKE, M. Long-term and trans-life-cycle effects of exposure to ocean acidification in the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. **Marine Biology**, v. 160, n. 8, p. 1835-1843, 2013.

EBERT, T. A. An experimental analysis of sea urchin dynamics and community interactions on a rock jetty. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 27, n. 1, p. 1-22, 1977.

ELNER, R. W.; VADAS Sr, R. L. Inference in ecology: the sea urchin phenomenon in the northwestern Atlantic. **The American Naturalist**, v. 136, n. 1, p. 108-125, 1990.

ESTES, J. A.; TERBORGH, J.; BRASHARES, J. S., *et al.* Trophic downgrading of planet Earth. **science**, v. 333, n. 6040, p. 301-306, 2011.

FUJI, A. (1960). Studies on the biology of the sea urchin: III. Reproductive Cycle of Two Sea Urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius*, in Southern Hokkaido. 北海道大學水産學部研究彙報= **Bulletin of the faculty of fisheries hokkaido university**, v. 11, n. 2, p.1-14, 1960.

FUJISAWA, H.; SHIGEI, M. Correlation of embryonic temperature sensitivity of sea urchins with spawning season. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 136, n. 2, p. 123-139, 1990.

GEORGE, S. B Echinoderm egg and larval quality as a function of adult nutritional state. **Oceanologica acta. Paris**, v. 19, n. 3, p. 297-311, 1996.

GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. Análises de dados categóricos *in*: GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. Princípios de Estatística em Ecologia. ARTMED. **Porto Alegre, Brasil**, p. 372-375, 2011.

GRANT, A.; TYLER, P. A. The analysis of data in studies of invertebrate reproduction. I. Introduction and statistical analysis of gonad indices and maturity indices. **International Journal of Invertebrate Reproduction**, v. 6, n. 5-6, p. 259-269, 1983.

GUETTAF, M.; MARTIN, G.A, FRANCOUR, P. S. Interpopulation variability of the reproductive cycle of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in the south-western Mediterranean. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 80, p. 899-207, 2000.

HAJDU, E.; PEIXINHO, S.; FERNANDEZ, J.C.C. Esponjas Marinhas da Bahia - Guia de Campo e Laboratório. Série Livros 45. Museu Nacional/UFRJ, Rio de Janeiro, 2011.

HAY, M. E. Patterns of fish and urchin grazing on Caribbean coral reefs: are previous results typical?. **Ecology**, v. 65, n. 2, p. 446-454, 1984.

HERNÁNDEZ, J. C.; CLEMENTE, S.; BRITO, A. Effects of seasonality on the reproductive cycle of *Diadema aff. antillarum* in two contrasting habitats: implications for the establishment of a sea urchin fishery. **Marine Biology**, v. 158, n. 11, p. 2603, 2011.

HIMMELMAN, J. H.; NÉDÉLEC, H. Urchin foraging and algal survival strategies in intensely grazed communities in eastern Canada. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 47, n. 5, p. 1011-1026, 1990.

Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção. Brasília, DF: **ICMBio/MMA**, v.1, p. 376, 2018.

Instituto Nacional de Meteorologia - INMET Disponível em <<http://www.inmet.gov.br/portal/>> Acessado em 15-09-2018.

JAMES, P. J.; HEATH, P.; UNWIN, M. J. The effects of season, temperature and initial gonad condition on roe enhancement of the sea urchin *Evechinus chloroticus*. **Aquaculture**, v. 270, n. 1-4, p. 115-131, 2007.

JESUS, M. T. M de. Poliplacóforos (Mollusca) em afloramentos rochosos no centro-sul da Bahia. Dissertação (Mestrado em Ecologia). **Universidade Estadual de Santa Cruz**, Departamento de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Sistemas Aquáticos Tropicais, 2016.

KANEKO, K.; MATSUMOTO, H.; SHIRAI, T. *et al.* Seasonal variations in free amino acid composition and taste aspects of black sea urchin, *Diadema setosum*, Gonad. **Food Science and Technology Research**, v. 18, n. 6, p. 835-842, 2012.

KANEKO, K.; SHIRAI, T.; TANAKA, M. *et al.* Taste characteristics of the gonad of longspine black urchin *Diadema setosum*. **Nippon Suisan Gakkaishi**, v. 75, n. 4, p. 689-694, 2009.

KATSAROS, K.; BUETTNER, K. J. Influence of rainfall on temperature and salinity of the ocean surface. **Journal of Applied Meteorology**, v.8, n.1, p. 15-18, 1969

KELLY, M. S. The reproductive cycle of the sea urchin *Psammechinus miliaris* (Echinodermata: Echinoidea) in a Scottish sea loch. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 80, n. 5, p. 909-919, 2000.

KING, C. K.; HOEGH-GULDBERG, O.; BYRNE, M. Reproductive cycle of *Centrostephanus rodgersii* (Echinoidea), with recommendations for the establishment of a sea urchin fishery in New South Wales. **Marine Biology**, Berlin, v. 120, p. 95-106, 1994.

KROH, A.; MOOI, R. World Echinoidea Database. *Euclidaris tribuloides* (Lamarck, 1816). Accessed through: **World Register of Marine Species** em: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails;id=396741> acessado em: 20-12-2018

LAEGDSGAARD, P.; BYRNE, M.; ANDERSON, D. T. Reproduction of sympatric populations of *Heliocidaris erythrogramma* and *H. tuberculata* (Echinoidea) in New South Wales. **Marine Biology**, v. 110, n. 3, p. 359-374, 1991.

LAGE, A. M. C.; JOYEUX, J. C.; CARVALHO GOMES, L de. Reprodução de *Lytechinus variegatus* (Echinodermata: Echinoidea): efeito do ciclo lunar e características da população. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 33, n. 3, p. 341-346, 2011.

LARES, M. T.; MCCLINTOCK, J. B. The effects of food quality and temperature on the nutrition of the carnivorous sea urchin *Eucidaris tribuloides* (Lamarck). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 149, n. 2, p. 279-286, 1991a.

LARES, M. T.; MCCLINTOCK, J. B. The effects of temperature on the survival, organismal activity, nutrition, growth, and reproduction of the carnivorous, tropical sea urchin *Eucidaris tribuloides*. *Marine Freshwater Behaviour & Phy*, v. 19, n. 2, p. 75-96, 1991b.

LAWRENCE, J. M. The functional biology of echinoderms. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. 340 p, 1987

LAWRENCE, J. M.; WATTS, S. A.; McCLINTOCK, J. B. The ecology of *Lytechinus variegatus*. In: LAWRENCE, J. M. (Ed.). **Edible sea urchins: biology and ecology**. Amsterdam: Elsevier Science, p. 375-393, 2001.

LAWRENCE, J.M.; BYRNE, M. Allocation of resources to body components in *Heliocidaris erythrogramma* and *Heliocidaris tuberculata* (Echinodermata: Echinoidea). **Zoological science**, v. 11, n. 1, p. 133-137, 1994.

LEAO, Z.M.A.N. The coral reefs of Bahia: morphology, distribution and the major environmental impacts. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 68, n. 3, p. 439-452, 1996.

LESSA, G. C.; DOMINGUEZ, J. M.; BITTENCOURT, A. C.; BRICHTA, A. The tides and tidal circulation of Todos os Santos Bay, Northeast Brazil: a general characterization. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 73, n. 2, p. 245-261, 2001.

LESSIOS, H. A. Presence and absence of monthly reproductive rhythms among eight Caribbean echinoids off the coast of Panama. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 153, n. 1, p. 27-47, 1991.

LESSIOS, H. A. Temporal and spatial variation in egg size of 13 Panamanian echinoids. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 114, n. 2-3, p. 217-239, 1987.

LESSIOS, H. A.; KESSING, B. D.; ROBERTSON, D. R.; PAULAY, G. Phylogeography of the pantropical sea urchin *Eucidaris* in relation to land barriers and ocean currents. **Evolution**, v. 53, n. 3, p. 806-817, 1999.

LESSIOS, H.A. Speciation in sea urchins *In*: L.G. Harris, S.A. Bottger, C.W. Walker, M.P. Lesser. Echinoderms: Durham. CRC Press, London. p. 91-101, 2010.

LEVITAN, D. R. Asynchronous spawning and aggregative behavior in the sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi). **Echinoderm biology**, p. 181-186, 1988.

LEVITAN, D. R. Optimal egg size in marine invertebrates: theory and phylogenetic analysis of the critical relationship between egg size and development time in echinoids. **The American Naturalist**, v. 156, n. 2, p. 175-192, 2000.

LEVITAN, D. R. The importance of sperm limitation to the evolution of egg size in marine invertebrates. **The American Naturalist**, v. 141, n. 4, p. 517-536, 1993.

LEVITAN, D. R. The relationship between egg size and fertilization success in broadcast-spawning marine invertebrates. **Integrative and Comparative Biology**, v. 46, n. 3, p. 298-311, 2006

LIMA, E. J.; GOMES, P. B.; SOUZA, J. R. Reproductive biology of *Echinometra lucunter* (Echinodermata: Echinoidea) in a northeast Brazilian sandstone reef. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 81, n. 1, p. 51-59, 2009.

LIMA-VERDE, J. S. Primeira contribuição ao inventário dos equinodermas do nordeste brasileiro. **Arquivos de Ciências do Mar**, v. 9, n. 1, p. 9-13, 1969.

LINS-DE-BARROS, F. M.; ZEIDAN, F.; LIMA, R. D. F. (2016). Adaptações e percepção da população a eventos de ressaca do mar no litoral de Maricá, Rio de Janeiro, Brasil. **Revista de Gestão Costeira Integrada**, v. 16, n. 2, p. 147-161, 2016.

MA, W.; YANG, X.; YU, Y. *et al.* Impact of rain-induced sea surface roughness variations on salinity retrieval from the Aquarius/SAC-D satellite. **Acta Oceanologica Sinica**, v. 34, n. 7, p. 89-96, 2015.

MACHADO, A.A. Descrição do ciclo gametogênico do ouriço-branco, *Tripneustes ventricosus* (Lamarck, 1816), no Arquipélago de Fernando de Noronha PE, Brasil. 2007. 47 f. Dissertação (Mestrado em Bioecologia Aquática) - Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, 2007.

MAGALHÃES, W. F.; MARTINS, L. R.; ALVES, O. D. S. Inventário dos echinodermata do Estado da Bahia. **Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology**, v. 9, n. 1, p. 61-65, 2005.

MANSO, C. L. D. C.; ALVES, O. F. D. S.; MARTINS, L. R. Echinoderms from Todos os Santos Bay and Aratu Bay (Bahia, Brazil). **Biota Neotropica**, v. 8, n. 3, 2008.

MARIANTE, F. L.; LEMOS, G. B.; EUTRÓPIO, F. J.; GOMES, L. C. Biologia reprodutiva de *Echinometra lucunter* (Echinodermata: Echinoidea) na Praia da Costa, Vila Velha, Espírito Santo. **Zoologia**, v. 26, n. 4, 2009.

MARSHALL, D. J.; KEOUGH, M. J. Sources of variation in larval quality for free-spawning marine invertebrates: egg size and the local sperm environment. **Invertebrate Reproduction & Development**, v. 44, n. 1, p. 63-70, 2003.

MARTÍNEZ-PITA, I; GARCÍA, F. J.; PITA, M. L. The effect of seasonality on gonad fatty acids of the sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* (Echinodermata: Echinoidea). **Journal of Shellfish Research**, v. 29, n. 2, p. 517-526, 2010.

MARTINS, D. V.; CORDEIRO-MARINO, M.; BOCCANERA, N. B.; NUNES, J. D. C. Clorofíceas marinhas bentônicas do município de Salvador, Bahia, Brasil. **Hoehnea**, v. 18, n. 2, p. 115-133, 1991.

MATSUOKA, N.; INAMORI, M. Phylogenetic relationships among four echinoids of the family Cidaridae (Cidaroida) based on allozymes. **Zoological science**, v. 16, n. 3, p. 529-535, 1999.

MCALISTER, J. S.; MORAN, A. L. (2012). Relationships among egg size, composition, and energy: a comparative study of geminate sea urchins. **PLoS one**, v. 7, n. 7, p. e41599, 2012.

MCCLINTOCK, J. B.; WATTS, S. A. The effects of photoperiod on gametogenesis in the tropical sea urchin *Eucidaris tribuloides* (Lamarck)(Echinodermata: Echinoidea). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 139, n.3, p.175-184,1990.

MCCLINTOCK, J. B.; KLINGER, T. S.; LAWRENCE, J. M. Feeding preferences of echinoids for plant and animal food models. **Bulletin of Marine Science**, v. 32, n. 1, p. 365-369, 1982.

MCEDWARD, L. R. (1986). Comparative morphometrics of echinoderm larvae. I. Some relationships between egg size and initial larval form in echinoids. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 96, n. 3, p. 251-265, 1986.

MCPHERSON, B. F. Contributions to the biology of the sea urchin *Eucidaris tribuloides* (Lamarck). **Bulletin of Marine Science**, v. 18, n. 2, p. 400-443, 1968b.

MCPHERSON, B. F. Feeding and oxygen uptake of the tropical sea urchin *Eucidaris tribuloides* (Lamarck). **The Biological Bulletin**, v. 135, n. 2, p. 308-321, 1968a.

MEAD, K. S.; DENNY, M. W. The effects of hydrodynamic shear stress on fertilization and early development of the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. **The Biological Bulletin**, v. 188, n. 1 p. 46-56, 1995.

MEIDEL, S. K.; SCHEIBLING, R. E. Annual reproductive cycle of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, in differing habitats in Nova Scotia, Canada. **Marine Biology**, 131(3), 461-478, 1998.

MENDES, P. de P. Estatística aplicada à aquicultura. **Recife: Bagaço**, v. 1, p. 265, 1999.

MIGLIACCIO, O.; CASTELLANO, I.; CIRINO, P.; ROMANO, G; PALUMBO, A. Maternal exposure to cadmium and manganese impairs reproduction and

progeny fitness in the sea urchin *Paracentrotus lividus*. **PloS one**, v. 10, n. 6, p. e0131815, 2015.

MIRANDA, A. L. S.; LIMA, M. L. D. F.; SOVIERZOSKI, H. H.; CORREIA, M. D. Inventory of the Echinodermata collection from the Universidade Federal de Alagoas. **Biota Neotropica**, v. 12, n. 2, p. 135-146, 2012.

MLADENOV, P. V. Environmental factors influencing asexual reproductive processes in echinoderms. **Oceanologica Acta**, v. 19, n. 3-4, p. 227-235, 1996.

MONTERO-TOREIRO, M. F.; GARCIA-MARTINEZ, P.; CATOIRA, J. L.; MOSQUERA, G. Seasonal variation in biochemical composition in gonads of the sea urchin, *Paracentrotus lividus* Lmk. In: **Echinoderms. Proceedings of the 9th International Echinoderm Meeting, San Francisco**. 1998. p. 753-758.

MOORE, H. B.; JUTARE T.; BAUER, J. C.; JONES, J. A. The biology of *Lytechinus variegatus*. Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean. v. 13, p: 23-53, 1963.

MORAN, A. L.; Mcalister, J. S.; WHITEHILL, E. A. G. Eggs as energy: revisiting the scaling of egg size and energetic content among echinoderms. **The Biological Bulletin**, v. 224, n. 3, p. 184-191, 2013.

MORTENSEN, T. 1928. A monograph of the Echinoidea. 1, Cidaroides. C. A. Reitzel, Copenhagen, 551 pp.

MOSS, J. E.; LAWRENCE, J. M. Changes in carbohydrate, lipid, and protein levels with age and season in the sand dollar *Mellita quinquesperforata*. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 8, n. 3, p. 225-239, 1972.

MUNSSEL, A. H. (). Munsell Soil Color Charts. Handbook. 18-Soil Survey Manual. U.S Dept. Agriculture. Revised Edition, p. 26-27 , 1994.

MUTHIGA, N. A. Testing for the effects of seasonal and lunar periodicity on the reproduction of the edible sea urchin *Tripneustes gratilla* (L) in Kenyan coral reef lagoons. **Hydrobiologia**, v. 549, n. 1, p. 57-64, 2005.

NETTO, L. F.; HADEL, V. F.; Tiago, C. G. Echinodermata from São Sebastião Channel (São Paulo, Brazil). **Revista de Biologia Tropical**, p. 207-218, 2005.

OLIVEIRA, J. P.; OLIVEIRA, J. de; MANSO, C. L. C. Inventário da coleção de equinodermos do LABIMAR, Campus Prof<sup>o</sup>. Alberto Carvalho, Universidade Federal de Sergipe. **Scientia Plena**, v. 6, n.12b, 2010.

OURÉNS, R.; FERNÁNDEZ, L.; FREIRE, J. Geographic, population, and seasonal patterns in the reproductive parameters of the sea urchin *Paracentrotus lividus*. **Marine Biology**, v. 158, n. 4, p. 793-804, 2011.

OYEN, C. W.; PORTELL, R. W. Occurrence of the Regular Urchin *Eucidaris Tribuloides* from the Tamiami Formation (Pliocene) of Florida. *Tulane Studies in Geology and Paleontology*, v. 30, n. 2, 2017.

PAULA, D. P. Análise dos riscos de erosão costeira no litoral de Fortaleza em função da vulnerabilidade aos processos geogênicos e antropogênicos. Tese (Doutorado em Ciências do Mar), **Universidade do Algarve**, Faculdade de ciências do mar, 2012.

PAULA, D. P.; DIAS, J. M. A.; FERREIRA, O.; ALMEIDA, L. P. M.; MORAIS, J. O. Determinação dos limiares para impactos socioambientais em função das ressacas do mar em Fortaleza-CE, Brasil. In: Cong. Lat. Amer. Ciênc. Mar.; Balneário Camboriú-SC, 2011.

PEARSE, J. S.; PHILLIPS, B. F. Continuous reproduction in the Indo-Pacific sea urchin *Echinometra mathaei* at Rottneest Island, Western Australia. *Marine and Freshwater Research*, 19(2), 161-172, 1968.

PEARSE, J.S.; PEARSE, V. B.; DAVIS, K.K. Photoperiodic regulation of gametogenesis and growth in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Journal of Experimental Zoology*, v. 237, n. 1, p. 107-118, 1986.

PEARSE. J. S. A monthly reproductive rhythm in the diademid sea urchin *Centrostephanus coronatus* (Verrill). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*; Amsterdam, v. 8, p. 167-186, 1972.

PEARSE. J. S.; CAMERON, R. A. Echinodermata: Echinoidea. In: GIESE, A.C.; Pearse, J.S; Pearse, V.B. (Eds.) *Reproduction of marine invertebrates: Echinoderms and Lophophorates*, v. 6, California: Boxwood Press. p. 513-662, 1991

PÉREZ, A. F.; BOY, C.; MORRICONI, E.; CALVO, J. Reproductive cycle and reproductive output of the sea urchin *Loxechinus albus* (Echinodermata: Echinoidea) from Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Polar Biology*, 33(3), 271-280, 2010.

PRINCE, J. Limited effects of the sea urchin *Echinometra mathaei* (de Blainville) on the recruitment of benthic algae and macroinvertebrates into intertidal rock platforms at Rottneest Island, Western Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 186, n. 2, p. 237-258, 1995.

QUEIROZ, V.; NEVES, E.; SALES, L.; JOHNSON, R. The gall-former *Sabinella troglodytes* (Caenogastropoda: Eulimidae) and its association with *Eucidaris tribuloides* (Echinodermata: Echinoidea). *Journal of Conchology*, v. 42, n. 5, p. 371-377, 2017.

RAFF, R. A.; HERLANDS, L.; MORRIS, V. B.; HEALY, J. Evolutionary Modification of Echinoid Sperm Correlates with Developmental Mode: (direct development/evolution of development/sea urchins/sperm morphology/genome size). *Development, growth & differentiation*, v. 32, n. 3, p. 283-291, 1990.



RAPOSO, A. I. G. *Biologia reprodutiva do ouriço-do-mar Paracentrotus lividus (Lamarck, 1816) e o efeito de três dietas no desenvolvimento das suas gónadas*. Dissertação (Mestrado em Aquacultura). Instituto Politécnico de Leiria. Escola Superior de Turismo e Tecnologia do Mar, 2017.

REX, M. A.; ETTER, R. J.; MORRIS, J. S.; *et al.* Global bathymetric patterns of standing stock and body size in the deep-sea benthos. **Marine Ecology Progress Series**, v. 317, p. 1-8, 2006.

RICKLEFS, R. E. A Economia da Natureza. 5ª. Ed. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan, 2003.

RIX, L.; de GOEJI J.M.; MUELLER, C.E. *et al.* Coral mucus fuels the sponge loop in warm-and cold-water coral reef ecosystems. **Scientific Reports**, v. 6, p. 18715, 2016.

ROUGERIE, Francis. The functioning of coral reefs and atolls: from paradox to paradigm. 1998.

SANTOS, C. P.; COUTINHO, A. B.; HAJDU, E. Spongivory by Eucidaris tribuloides from Salvador, Bahia (Echinodermata: Echinoidea). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 82, n. 2, p. 295-297, 2002.

SCHEIBLING, R. E.; HENNIGAR, A. W.; BALCH, T. Destructive grazing, epiphytism, and disease: the dynamics of sea urchin-kelp interactions in Nova Scotia. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 56, n. 12, p. 2300-2314, 1999.

SCHROEDER, T. E. Development of a "primitive" sea urchin (eucidaris tribuloides:) irregularities in the hyaline layer, micromeres, and primary mesenchyme. **The Biological Bulletin**, v. 161, n. 1, p. 141-151. 1981

SESTINI, G. **Textural characters of Salvador beach sands**. na, 1967.

SEWELL, Mary A.; YOUNG, Craig M. Temperature limits to fertilization and early development in the tropical sea urchin Echinometra lucunter. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 236, n. 2, p. 291-305, 1999.

SHPIGEL, M.; MCBRIDE, S. C.; MARCIANO, S.; LUPATSCH, I. The effect of photoperiod and temperature on the reproduction of European sea urchin Paracentrotus lividus. **Aquaculture**, v. 232, n. 1-4, p. 343-355, 2004.

SILVA, R. H. M.; TAVARES, Y. A. G.; PELLIZZARI, F. M. Biologia reprodutiva do ouriço-do-mar Echinometra lucunter (Linnaeus, 1758). **Revista Ceciliansa Dez**, v. 8, n. 2, p. 35, 2016.

SILVIA, M.; PAOLO, T.; NOBILE, M.; *et al.* Unraveling estradiol metabolism and involvement in the reproductive cycle of non-vertebrate animals: The sea urchin model. **Steroids**, v. 104, n. 25-36, 2015.

SLIVAK, N. N. Fauna echinodermata de Santa Catarina, Brasil: levantamento faunístico e características populacionais de *Echinaster (Othilia) brasiliensis* Müller; Troschel, 1842. 2013.

Smith, A. B.; Peterson, K. J.; Wray, G.; Littlewood, D. T. J. From bilateral symmetry to pentaradiality. ***Assembling the tree of life*** (eds J. Cracraft; MJ Donoghue), p. 365-383, 2004.

SMITH, A. B.; PISANI, D.; MACKENZIE-DODDS, J. A.; *et al.* Testing the molecular clock: molecular and paleontological estimates of divergence times in the Echinoidea (Echinodermata). ***Molecular biology and evolution***, v. 23, n. 10, p. 1832-1851, 2006.

SPIRLET, C.; GROSJEAN, P.; JANGOUX, M. Reproductive cycle of the echinoid *Paracentrotus lividus*: analysis by means of the maturity index. ***Invertebrate reproduction & development***, v. 34, n. 1, p. 69-81, 1998.

STRATHMANN, M. F. Reproduction and development of marine invertebrates of the Northern Pacific coast. 2. Ed. Washington: University Washington Press. 670 p. 1987.

SUGNI, M.; MOTTA, D.; TREMOLADA, P.; CARNEVALI, M. D. C. Exploring endocrine regulation of sea urchin reproductive biology: effects of 17 $\beta$ -oestradiol. ***Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom***, v. 92, n. 6, p. 1419-1426, 2012.

TAVARES, Y. A. G. Biologia reprodutiva dos equinóides *Echinometra lucunter* (Linnaeus, 1758) e *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758) na Ilha da Galheta, litoral paranaense, Brasil. Tese (doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas, Programa de Pós-graduação em Zoologia, 2004.

TAVARES, Y. A. G.; BORZONE, C. A. The reproductive cycle of the sea urchin *Lytechinus variegatus* (Echinodermata: Echinoidea) in southern Brazil. ***Revista de Biología Tropical***, v. 63, p. 243-250, 2015.

TAVARES, Y. A. G.; KAWALL, H. G.; BORZONE, C. A. Biochemical changes in the gonad in relation to the reproductive cycle of *Echinometra lucunter* and *Arbacia lixula* in southern Brazil. In: **Sea Urchin Fisheries and Ecology – Proceedings of the International Conference on Fisheries and Aquaculture**, Lawrence; Guzmán (Eds.), DEStech Publications, p.147 – 155, 2004.

TAVARES, Y. A.; BORZONE, C. A. Reproductive cycle of *Mellita quinquiesperforata* (Leske)(Echinodermata, Echinoidea) in two contrasting beach environments. ***Revista Brasileira de Zoologia***, v. 23, n. 2, p. 573-580, 2006.

TAVARES, Y.A.G. Padrões Reprodutivos de *Echinometra lucunter* Linnaeus, 1758 (Echinodermata:Euechinoidea) em Diferentes Habitats da Costa Brasileira. ***Multi-Science Journal***, v. 1, n. 13, 354,2018.

TOWNSEND, C. R.; BEGON, M.; HARPER, J. L. **Fundamentos em Ecologia**. Porto Alegre: Artmed editora, 2005.

UMEZU, Y.; ONITSUKA, T.; KAWAMURA, T.; WATANABE, Y. Feeding of the short-spined sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* on macroalgae and benthic animals. **Fisheries science**, v. 83, n. 2, p. 221-233, 2017.

UTHICKE, S.; LIDDY, M.; NGUYEN, H. D.; BYRNE, M. Interactive effects of near-future temperature increase and ocean acidification on physiology and gonad development in adult Pacific sea urchin, *Echinometra* sp. A. **Coral Reefs**, v. 33, n. 3, p. 831-845, 2014.

VAITILINGON, D.; RASOLOFONIRINA, R.; JANGOUX, M. Reproductive Cycle of Edible Echinoderms from the Southwestern Indian Ocean. I. *Tripneustes gratilla* L. (Echinoidea, Echinodermata). **Western Indian Ocean Journal of Marine Science**, v. 4, n. 1, p. 47–60, 2005.

VALENTIN, J. L. **Ecologia numérica: uma introdução à análise multivariada de dados ecológicos**. Rio de Janeiro: Interciência, p. 117, 2000.

VELOSO, J. A. V. Tsunamis no Brasil. *Revista USP*, v. 91, p. 40-55. 2011

VENTURA, C. R. R.; VAROTTO, R. S.; CARVALHO, A. L. P. S.; PEREIRA, A. D.; ALVES, S. L. S.; MACCORD, F. S. Interpopulation comparison of the reproductive and morphological traits of *Echinometra lucunter* (Echinodermata: Echinoidea) from two different habitats on Brazilian coast. **Echinoderms Research**. Lisse: Swets and Zeitlinger, p. 289-293, 2003.

VILLINSKI, J. T.; VILLINSKI, J. C.; BYRNE, M.; RAFF, R. A. Convergent maternal provisioning and life-history evolution in echinoderms. **Evolution**, v. 56, n. 9, p. 1764-1775, 2002.

VODICKA, M.; GREEN, G. R.; POCCIA, D. L. Sperm histones and chromatin structure of the “primitive” sea urchin *Eucidaris tribuloides*. **Journal of Experimental Zoology**, v. 256, n. 2, p. 179-188, 1990.

WALKER, C. W. Nutrition of gametes. In: JANGOUX; LAWRENCE (Eds.) **Echinoderm Nutrition**. Netherlands: Balkema, p. 449-468. 1982

WALKER, C.W.; UNUMA, T.; LESSER, M.P. Gametogenesis and Reproduction of Sea Urchins *in*: LAWRENCE, J.M. (Ed.). **Edible sea urchins: biology and ecology**. v.37. Elsevier, 2007.

WANDERLEY FILHO, J. R.; GRADDI, J. C. S. V. Projeto Jacuípe: relatório Interno Rio de Janeiro: Petrobrás; DEXBA; DIREX; SEMAR. 1993.

WANG, Q.; ZHANG, T.; HAMEL, J. F.; MERCIER, A. Reproductive biology. In **Developments in Aquaculture and Fisheries Science** (Vol. 39, pp. 87-100). Elsevier, 2015.

WILLIAMS, L. B.; WILLIAMS Jr, E. H.; BUNKLEY Jr, A. G. Isolated mortalities of the sea urchins *Astropyga magnifica* and *Eucidaris tribuloides* in Puerto Rico. **Bulletin of marine science**, v. 38, n. 2, p. 391-393, 1986.

WILLIAMSON, J.; STEINBERG, P. Reproductive cycle of the sea urchin *Holopneustes purpurascens* (Temnopleuridae: Echinodermata). **Marine Biology**, v. 140, v. 3, p. 519-532, 2002.

WRAY, G. A. Parallel evolution of nonfeeding larvae in echinoids. **Systematic Biology**, v. 45, n. 3, p. 308–322, 1996.

XAVIER, L.A.R. Inventário dos equinodermos do estado de Santa Catarina, Brasil. **Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology**, v. 14, n. 2, p. 73-78, 2010.

## 8 ANEXOS

**Anexo 1.** Frequência relativa das categorias de diagnose macroscópica por estágio de desenvolvimento gonadal de *E. tribuloides* na enseada de Itapuã, Salvador (BA). **Classe de Entumescimento** – I: não entumescido; II: pouco entumescido; III: entumescido e IV: muito entumescido. e **Classe de Coloração** – i: amarelo-oliva 6/6; ii: amarelo 7/6; iii: amarelo 8/6 e iv: amarelo 8/8. **OBS:** valores expressos em percentual (%). (-): indica frequência relativa igual a zero.

Estágio de Desenvolvimento	Classe de Entumescimento				Classe de Coloração			
	I	II	III	IV	i	ii	iii	iv
Reserva	4,7	3,5	3,5	2,3	3,5	2,3	4,7	3,5
Proliferação	5,8	12,8	1,2	1,2	2,3	10,5	2,3	5,8
Em maturação	2,3	2,3	4,7	9,3	2,3	2,3	2,3	11,6
Maturação	-	4,7	5,8	4,7	-	3,5	4,7	7,0
Emissão	8,1	9,3	5,8	3,5	4,7	10,5	8,1	3,5
Esgotamento	1,2	2,3	1,2	-	-	2,3	1,2	-