

YARA APARECIDA GARCIA TAVARES

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DOS EQUINÓIDES
ECHINOMETRA LUCUNTER (LINNAEUS, 1758) E
ARBACIA LIXULA (LINNAEUS, 1758) NA ILHA DA
GALHETA, LITORAL PARANAENSE, BRASIL**

Tese apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Doutor em Ciências, área de concentração Zoologia, Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Carlos Alberto Borzone

Co-orientadora: Prof.^a Dr.^a Helena G. Kawall

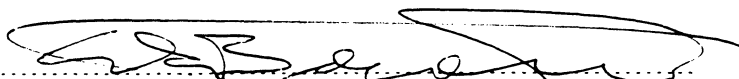
Termo de Aprovação

BIOLOGIA REPRODUTIVA DOS EQUINÓIDES *ECHINOMETRA LUCUNTER* (LINNAEUS, 1758) E *ARBACIA LIXULA* (LINNAEUS, 1758) NA ILHA DA GALHETA, LITORAL PARANAENSE, BRASIL.

por

Yara Aparecida Garcia Tavares

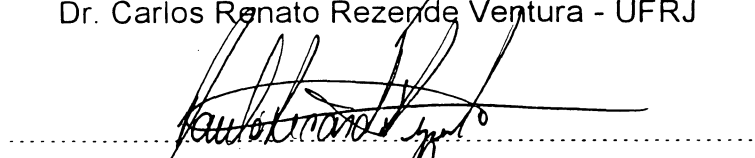
Tese aprovada em 30 de setembro de 2004, como requisito parcial para a obtenção do Grau de Doutor em Ciências, área de concentração Zoologia no Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores



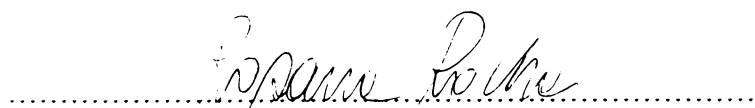
Dr. Carlos Alberto Borzone - UFPR



Dr. Carlos Renato Rezende Ventura - UFRJ



Dr. Paulo Ricardo Pezzuto - UNIVALI



Dra. Rosana Moreira da Rocha - UFPR



Dr. Luís Fernando Fávaro - UFPR

O menino não conhecia o mar. Seu pai levou-o para que o descobrisse. Viajaram para o Sul.

Ele, o mar, estava do outro lado das dunas altas, esperando.

Quando o menino e o pai enfim alcançaram aquelas alturas de areia, depois de muito caminhar, o mar estava na frente de seus olhos.

E foi tanta a imensidão do mar, e tanto seu fulgor que o menino ficou mudo de beleza.

E quando finalmente conseguiu falar, tremendo, gaguejando, pediu ao pai:

- *Me ajuda a olhar!*

Eduardo Galeano

A todas
as Mulheres
as Meninas
as Moças
as Mães
as Madrastas
as Madrinhas
as Matriarcas
as Marias
as meigas
as malvadas
as mansas
as mantenedoras
as melindrosas
as “meia-idade”
as mãos-de-ferro
as minunciosas
as mandonas
as mudas
as mutiladas
as molecas
as maduras
as marotas
as melancólicas
as matronas
as “malaguetas”
as “malabaristas”
que
fazem
de
tudo
um
pouco
mas
só
querem
é
ser
felizes.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Carlos Alberto Borzone, orientador e amigo com quem trabalho há 10 anos. Cresci como pesquisadora ao seu lado e herdei algumas coisas como profissionalismo e prudência. A oportunidade de colaborar com a criação do Laboratório de Praias Arenosas e dividir o gosto pela pesquisa. Agradeço a sua participação em todas as fases dessa pesquisa, do campo ao laboratório: a atividade de mergulho, fundamental, aliás, a ajuda na interpretação das lâminas, na estatística, na preparação dos artigos, enfim na interação criada em nosso convívio. A paciência, que nem sempre é um dom, mas uma necessidade, a força e a camaradagem em todos os momentos.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa PICDT de doutorado através Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação (PRPPG) da Universidade Federal do Paraná.

A SIMEPAR por ter disponibilizado os dados meteorológicos.

A colaboração prestimosa do Prof. Dr. Waldemiro Grenski, Pró-Reitor na época de minha solicitação, pelo incentivo e esforços junto à universidade e ao órgão de fomento.

A co-orientadora e amiga Prof^a Dr^a Helena Gonçalves Kawall pelo contato estabelecido com o departamento de Biologia Celular/UFPR. Pelas trocas de conhecimento, a amizade que se concretizou nesse tempo de orientação e simpática acolhida em sua casa.

Aos professores e pesquisadores do Centro de Estudos do Mar/UFPR que permitiram meu acesso irrestrito aos seus laboratórios e equipamentos na fase das análises: Prof^a Dr^a Hedda Elizabeth Kohm (Laboratório de Microbiologia); Prof. Dr. Carlos Roberto Soares (Laboratório de Geologia); Prof^a Dr^a Eunice da Costa Machado

(Laboratório de Biogeoquímica); MSc. Biol. Sibelle Trevisan Disaró (Laboratório de Micropaleontologia).

Ao diretor do CEM/UFPR Prof. Dr. Eduardo Marone e chefe do Laboratório de Física Marinha, pela concessão do meu afastamento como funcionária da instituição e por disponibilizar equipamentos.

Aos servidores técnico-administrativos e funcionários do Centro de Estudos do Mar/UFPR pela ajuda diversa. As colegas Elair Siuch N. Mota, Sirlei Ghisi de Oliveira e Liciane Carla da Silva pela ajuda sempre prestada. Ao pessoal da náutica: José Nascimento Serafim, Abrão Pereira dos Campos, Josias Tavares da Silva pelas saídas a campo.

A funcionária Vilma Sueli Andrade querida amiga e colega de trabalho pela sua atenção, carinho e tantos favores prestados junto à administração do Centro de Estudos do Mar/UFPR.

A bibliotecária Mariluce Zanela....100 palavras de gratidão! Pela ajuda irrefutável nas correções e preparação das referências bibliográficas. Pela atenção e amizade em momentos de trabalho e lazer.

A servidora Jussara do Rego Elias do setor financeiro da PRPPG, pela força na época de liberação da bolsa de pesquisa. A boa vontade e a paciência eterna com os telefonemas e emails dos bolsistas desesperados. A servidora Vera Maria Adélio, secretária do curso de Pós-Graduação de Zoologia da UFPR, pela atenção sempre prestada e solicitude. Valeu meninas!

Ao amigo e colega de laboratório Luciano Lorenzi pela prontidão de sempre para mergulhar e coletar os ouriços. Pela convivência, amizade e companheiro de luta nessas "praias arenosas" da vida....

A amiga e colega Nilva Brandini pela ajuda sempre prestada no Laboratório de Biogeoquímica.

Ao servidor Herculano Saviano do departamento de Biologia Celular/UFPR por me revelar o gosto do trabalho histológico, seu profissionalismo, aprendizado e amizade.

A Dr^a Maria Angélica Haddad, professora assessora, pela identificação do material biológico, sugestões e atenção dada.

Aos professores Dr^a Rosana Moreira Rocha, Dr. Luis Fernando Fávaro, Dr. Carlos Renato R. Ventura e Dr. Paulo Ricardo Pezzuto por aceitarem o convite para participar da banca examinadora.

A Sergio Paulo Barreira pela diagramação gráfica.

A amiga Dr^a Andréa Santa Rosa Freire pela ajuda aos 45 min da prorrogaçãopelos críticas e sugestões.

As amigas e companheiras Margarete Cristina Moreira e Maria Conceição Bueno de Oliveira pela força "anti-stress", carinho e amizade.

A Prof^a Vilma B. Miranda minha gratidão por compreender e "permitir" meu afastamento das atividades docentes nas últimas semanas.

A minha pequena grande família pela compreensão, paciência e afeto....A minha mãe e afilhada Danielle por reconhecerem o valor do meu trabalho. A Ronei pelo companheirismo, dias e noites de corre-corre, pelas noites perdidas em frente ao computador....pela ajuda em todos os momentos, seu amor e carinho por mim.

As famílias Almeida e Derengoski, pelas acolhidas em Curitiba.

SUMÁRIO

RESUMO.....	i
ABSTRACT.....	iii
PREFÁCIO.....	1
OBJETIVOS.....	3
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	5
CAPÍTULO I - Aspectos ecológicos de <i>Echinometra lucunter</i> (Linnaeus, 1758) e <i>Arbacia lixula</i> (Linnaeus, 1758) (ECHINODERMATA: ECHINOIDEA) na Ilha da Galheta, litoral paranaense, Brasil.....	7
INTRODUÇÃO.....	8
MATERIAL E MÉTODOS.....	12
ÁREA DE ESTUDO.....	12
RESULTADOS.....	19
DISCUSSÃO.....	25
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	34
TABELAS.....	45
FIGURAS.....	51
ANEXOS.....	63
CAPÍTULO II – Ciclo reprodutivo de <i>Echinometra lucunter</i> (Linnaeus, 1758) e <i>Arbacia lixula</i> (Linnaeus, 1758) (ECHINODERMATA: ECHINOIDEA) na Ilha da Galheta, litoral paranaense, Brasil.....	64
INTRODUÇÃO.....	65
MATERIAL E MÉTODOS.....	71
RESULTADOS.....	75
DISCUSSÃO.....	83
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	93
TABELAS.....	102
FIGURAS.....	103
ANEXOS.....	111
CAPÍTULO III - Estratégias de alocação de recursos pelas espécies <i>Echinometra lucunter</i> (Linnaeus, 1758) e <i>Arbacia lixula</i> (Linnaeus, 1758) (ECHINODERMATA: ECHINOIDEA) na Ilha da Galheta, litoral paranaense, Brasil.....	115
INTRODUÇÃO.....	116
MATERIAL E MÉTODOS.....	119
RESULTADOS.....	125
DISCUSSÃO.....	134
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	149
TABELAS.....	156
FIGURAS.....	160
ANEXOS.....	167
CAPITULO IV – CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	191

RESUMO

Os equinóides representam significativa biomassa do megabentos, apresentam grande diversidade de espécies e são organismos conspícuos dos ecossistemas costeiros de regiões tropicais e temperadas. Sua importância é considerável podendo afetar a arquitetura do substrato e a estrutura da comunidade dos ecossistemas de substrato consolidado como os costões rochosos. O conhecimento das características ecológicas e fisiológicas de uma espécie é importante para a compreensão das estratégias utilizadas ao longo da história de vida dos invertebrados marinhos. O presente trabalho teve como objetivo geral descrever alguns aspectos biológicos de *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula*, como as relações ecológicas (hábito alimentar e do padrão de distribuição espacial), os padrões reprodutivos (descrição da gametogênese, sua extensão e periodicidade e a avaliação biométrica do gameta feminino) e as relações de estratégias de alocação de recursos em distintos compartimentos corporais. As coletas foram realizadas mensalmente (agosto de 2000 a julho de 2002) em um trecho do costão rochoso da face norte da Ilha da Galheta (48° 19' W - 25° 35' S), litoral do Estado do Paraná. Vinte exemplares adultos de *Echinometra lucunter* (71,2 mm de diâmetro médio da carapaça) e *Arbacia lixula* (45,5 mm) foram coletados manualmente por mergulho autônomo. A temperatura, a salinidade e a transparência da água foram estimadas *in situ* e os dados de intensidade de radiação solar foram obtidos pela Estação Meteorológica de Guaratuba da SIMEPAR. Análises qualitativas e quantitativas da dieta e do estado nutricional dos equinóides foram realizadas pela identificação e cálculo do índice de repleção do conteúdo alimentar (IR) e índice de repleção da matéria orgânica do conteúdo alimentar (IRMO). Os exemplares de *E. lucunter* e *A. lixula* foram mensurados quanto ao diâmetro da carapaça, eviscerados e seus órgãos sofreram tratamentos específicos. Para a determinação do IR o conteúdo alimentar presente no trato digestivo foi identificado e secado. Para a obtenção do teor de matéria orgânica o material foi calcinado e então repesado. O ciclo reprodutivo foi descrito pela análise microscópica das gônadas. Uma gônada foi separada, seccionada (3,5 cm³) e processada por rotina histológica. Foram determinados os estágios de desenvolvimento gonadal, calculada a proporção sexual e mensurado o diâmetro médio do ovócito maduro na época de maturação máxima e desova. As estratégias de alocação de recursos foram determinadas pela contribuição dos diferentes compartimentos corporais no peso total do animal e interpretadas pelos índices da carapaça e tecidos associados (IC); da lanterna de Aristóteles e musculatura associada (IL); gonadal (IG) e do trato digestivo (IT) e pela composição bioquímica (níveis médios das proteínas, dos lipídeos e dos carboidratos) das gônadas e do trato digestivo. Os parâmetros biológicos foram analisados estatisticamente por ANOVA (tecido, sexo e mês) e as relações entre os índices fisiológicos e os níveis bioquímicos por correlações simples, todos com níveis de significância $p < 0,05$. Análises multivariadas em componentes principais (ACP) foram utilizadas para descrever as relações entre as características ambientais e as variáveis biológicas associadas ao ciclo reprodutivo. A temperatura, a intensidade

luminosa e a transparência da água apresentaram padrões sazonais; a salinidade esteve em média acima de 30 em todo o período de estudo. Nos primeiros metros de profundidade *E. lucunter* aparece como espécie dominante, onívora forrageando preferencialmente a macroalga feófito *Padina gymnosphora*. No sublitoral *A. lixula* ocorreu em densidades numericamente inferiores, apresentando, no entanto uma distribuição homogênea ao longo do perfil. A espécie apresentou um hábito onívoro com predomínio da carnivoría. *E. lucunter* apresentou o ciclo gametogênico sazonal. A eliminação de gametas foi observada a partir do final do verão e estendeu-se por todo o outono. Machos e fêmeas apresentaram um repouso invernal (fase de reserva) com acúmulo de substâncias nos fagócitos nutritivos. As fases de proliferação e maturação ocorreram durante a primavera e o verão. O ciclo reprodutivo de *A. lixula* caracterizou-se pela presença constante de indivíduos maduros. No verão as fêmeas encontraram-se em fase de reserva enquanto que a maioria dos machos apresentou-se no estágio de proliferação. Essa característica parece indicar que a maturação dos machos é rápida. Na primavera ocorreu a maior concentração de indivíduos maduros. O diâmetro médio dos ovócitos maduros em *E. lucunter* (44,8 a 51,2 μm) foi significativamente maior que em *Arbacia lixula* (31,7 a 41,3 μm). Tais resultados sugerem que numa estratégia de reprodução contínua a espécie investe na produção de gametas de dimensão celular menor. Nas duas espécies a carapaça (80 a 90%) e a lanterna de Aristóteles (6 a 9%) foram os compartimentos com maior participação no peso total corporal. As gônadas e o trato digestivo mostraram participação distinta. O índice gonadal foi maior em *E. lucunter* (1,0 a 6,0%) do que em *A. lixula* (0,5 a 2,0%). O índice do trato digestivo foi maior em *A. lixula* (0,5 a 1,3%) do que em *E. lucunter* (de 0,1 a 0,3%). As análises temporais também mostraram épocas distintas de desenvolvimento máximo desses compartimentos. As análises bioquímicas indicaram diferenças significativas nos níveis de proteínas (P), lipídeos (L) e carboidratos (C) apresentando ordem decrescente de concentração tanto nas gônadas como no trato digestivo. Os níveis médios bioquímicos apresentaram variações mensais distintas para as gônadas e o trato digestivo: *E. lucunter* (P= de 4,4 a 15,9% e de 5,2 a 14,1%; L= de 3,4 a 6,2% e de 1,7 a 4,5%; C= de 0,5 a 11,0% e de 0,2 a 1,4%) e para *A. lixula* (P = de 4,4 a 9,1% e de 4,9 to 9,6%; L= de 1,1 a 7,0% e de 1,6 a 9,5; C= de 0,4 a 3,5% e 0,5 a 2,0%). A alocação temporal também foi distinta. Na primavera *E. lucunter* apresentou significativa estocagem de carboidratos principalmente nas gônadas. No verão *A. lixula* apresentou um maior acúmulo de lipídeos e carboidratos tanto nas gônadas quanto no trato digestivo. O índice gonadal em *E. lucunter* foi influenciado pelo ciclo de estocagem dos recursos bioquímicos não refletindo a maturação dos gametas. O índice da lanterna de Aristóteles apresentou valores elevados na primavera podendo ser associado ao ciclo de alocação sazonal. Em *A. lixula* o ciclo reprodutivo acompanhou as flutuações do índice gonadal, principalmente nos machos. A maior quantidade de alimento (macroalgas) no verão pode estar associada aos altos valores encontrados para o índice da carapaça sendo relacionado à alocação de recursos energéticos nesse compartimento nas duas espécies. Os equinóides demonstraram estratégias distintas para os processos metabólicos de manutenção e de reprodução. A liberação de

gametas para *E. lucunter* ocorreu apenas no outono. A espécie alocou energia prioritariamente à manutenção durante o inverno quando as condições hidrodinâmicas foram mais severas. Após essa estação os recursos puderam ser investidos no crescimento dos gametas, uma vez que as fêmeas produziram ovócitos maiores. A alocação de recursos observada em *A. lixula* foi distinta. No verão a espécie apresentou estocagem de substâncias nas gônadas e no trato digestivo. As reservas alocadas no compartimento gonadal foram devotadas à reposição energética para a produção continuada de gametas.

ABSTRACT

The echinoids contribute expressively to the megabenthic biomass, and present high species diversity. They are important in tropical and temperate coastal ecosystems and might cause changes on the substrate and community structure. The knowledge of the ecological and biological characteristics of a species is useful tool to understand the life strategies of the marine invertebrates. The present work aims to describe some biological aspects of the echinoids *Echinometra lucunter* and *Arbacia lixula* related to the reproductive strategies. The work describes ecological relations (i.e. food habits and spatial distribution to access trophic interactions), reproductive patterns (i.e. gametogenesis extension and periodicity descriptions and the female gamete biometry) and metabolic behavior (i.e. resource allocation in different body compartments) in both species. Samples were obtained monthly, from August 2000 to July 2002, along the north rocky shore of the Galheta Island (48°19'W – 25° 35'S), in Paraná State coast. Twenty adults individuals of *E. lucunter* (71,2 mm test diameter average) and *A.* (45,5 mm) were collected manually by scuba divers. Temperature, salinity and water transparency were registered *in situ*, solar radiation data were obtained from Guaratuba Meteorological Station at SIMEPAR. Qualitative and quantitative analysis of the food habit and nutritional state were estimated by gut content and repletion index (IR). The tests width of *E. lucunter* and *Arbacia lixula* were measured and their viscera were submitted to specific procedures. The gut content was identified, dried and weighted to determinate the IR and the ash free dry weight was determinated in order to obtain the organic matter content. Gonad microscopic analysis was used to describe the reproductive cycle. Histological procedures were applied to one gonad section (3,5 cm³). Gonadal development, sex ratio, mean diameter of the mature oocyte in maturation and spawning stages were recognized. The resources allocation strategies were analyzed by the differential contribution of the body compartments in the total body weight, through the determination of the carapace and associated tissues index (IC), Aristotle's lantern and associated musculature (IL), gonadal index (IG), gut index (IT) and the biochemistry composition (proteins, lipids and carbohydrate levels) of the gonads and gut. These biological variables were analyzed according to tissues, sex and month by analyses of variance (ANOVA). Correlations of body indexes and biochemistry levels were established with $p < 0,05$ significance level. PCA multivariate analysis was used to describe the relations among the environmental features and biological variables associated to the reproductive cycle. Water temperature and transparency and light intensity showed seasonal patterns; salinity was higher than 30 throughout the whole study. *E. lucunter* was dominant in the upper level, showing a omnivorous habit, grazing mainly over the macroalgae phaeophyta *Padina gymnosphora*. At the subtidal, the lower densities of *A. lixula* showed a homogeneous distribution indicates an omnivorous – carnivorous adaptive diet. The gametogenesis cycle of *E. lucunter* was seasonal, gametes release occurred from the late summer throughout the

autumn. Males and females showed a winter resting phase with nutritive storage. Proliferation and maturation stage occurred during spring and summer. Mature individuals of *A. lixula* were registered during almost the whole period. During the summer, female gonads were in the resting phase, while male gonads were in proliferation. It seems that males mature their gametes very fast and during the spring most of them were mature. Mature oocytes of *E. lucunter* (44,8 to 51,2 μ) were significantly different ($p < 0.05$) than *A. lixula* (31,7 to 41,3 μ). The results suggested that *A. lixula* had a reproductive strategy of continuous production of small gametes. Test (80 to 90%) and Aristotle's lantern (6 to 9%) were the two most important compartments in both species. Gonads and gut showed different contribution to the species body weight. The gonadal index was higher for *E. lucunter* (1,0 to 6,0%) than *A. lixula* (0,5 to 2,0%). The gut index showed more investment for *A. lixula* (0,5 to 2,0%) than *E. lucunter* (0,1 to 0,3%). Temporal variations of these indexes also pointed the maximum peak in distinctive seasons. Biochemistry analysis showed significant differences in proteins (P), lipids (L) and carbohydrates (C) levels were presented decreased order of composition in both tissues. Organic components average levels at gonads and gut showed a distinctive monthly variation for *E. lucunter* (P= 4,4 to 15,9% and 5,2 to 14,1%; L=3,4 to 6,2% and 1,7 to 4,5%; C= 0,5 to 11,0% and 0,2 to 1,4%) and *A. lixula* (4,4 to 9,1% and 4,9 to 9,6%; L=1,1 to 7,0% and 1,6 to 9,5; C= 0,4 to 3,5% and 0,5 to 2,0%). Season storage was also different between tissues and species. During spring months *E. lucunter* stored carbohydrate mainly in gonads. During summer *A. lixula* showed high lipids and carbohydrate accumulated in the gonads and gut. Gonadal index was influenced by storage cycle in *E. lucunter* and therefore it didn't reflect the gametes maturation. Aristotle's lantern index variation showed also high values during spring and it could be associated to seasonal body compartments allocation. *A. lixula* reproductive cycle was clearly described using the gonadal index, mainly for males. High food available at summer (macroalgae) and winter (benthic invertebrates) could be associated differently to the variation of the test and gut index at two species. The echinoids showed a distinctive maintenance and reproductive strategies. *E. lucunter* spawning occurred in autumn and the species allocated energy prior to the maintenance at winter months, when hydrodynamic conditions were rough. After this season, all the resources could be invested to the gamete growth; therefore the female were able to produce large oocytes. The resource allocation observed in *A. lixula* was different than *E. lucunter* the latter species allocated energy in its gonads during summer, in order to improve the gamete production.

PREFÁCIO

A história de vida de um organismo pode ser sumarizada a três atividades essenciais: crescimento, manutenção e reprodução. Características como o modo de obtenção de alimento, o metabolismo, a reprodução e a qualidade e os cuidados com a prole, por exemplo, são estratégias fundamentais durante a existência daquele indivíduo. Aquelas bem sucedidas, ou seja, as que melhor contribuam para o aumento da aptidão populacional estarão asseguradas pela seleção natural como as estratégias de vida mais eficazes (Ebert, 1982; Grahme e Branch, 1985; Lawrence e Bazhin, 1998).

Estudos em reprodução de invertebrados marinhos oferecem uma excelente oportunidade de atuação no campo interdisciplinar. Com o título “biologia reprodutiva”, o presente estudo incorpora à discussão sobre a história de vida dos equinodermos, em particular sobre os equinóides, algumas inferências ecológicas, funcionais e metabólicas, contribuindo assim para o melhor conhecimento das espécies costeiras no Atlântico-Sul.

Os equinóides regulares conhecidos como “ouriços-do-mar” são os maiores consumidores das regiões costeiras de águas rasas mundiais e muitas vezes determinam a estrutura da comunidade. Suas gônadas são apreciadas como *délicatesse* na Ásia, onde a maricultura é bem difundida e na Europa principalmente na costa mediterrânea. No Caribe e na América do Sul limita-se a Barbados e Chile (Lawrence, 2001).

A partir de 1970 o valor comercial do recurso aumentou e a pesca expandiu-se mundialmente (quadro I). Nos anos 90, países como a Noruega e Israel, por exemplo, intensificaram suas pesquisas com fins de comercialização sobre espécies nativas e introduzidas (Lawrence *et al*, 1997).

Quadro I – Espécies de equinóides comercializadas e os principais países consumidores

ESPÉCIE	PAIS
<i>Anthocidaris crassispina</i>	Japão
<i>Centrostephanus rodgersii</i>	Austrália
<i>Glyptocidaris crenularis</i>	China
<i>Hemicentrotus pulcherrimus</i>	Japão
<i>Loxechinus albus</i>	Chile
<i>Sphaerechinus granularis</i>	França
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	Canadá, EUA, Noruega
<i>S. franciscanus</i>	Canadá, EUA, México
<i>S. intermedius</i>	Japão
<i>S. nudus</i>	China, Japão
<i>S. purpuratus</i>	Japão, México
<i>Paracentrotus lividus</i>	Espanha, França
<i>Pseudocentrotus depressus</i>	Japão
<i>Tripneustes ventricosus</i>	Barbados
<i>T. gratilla</i>	Japão

O histórico da pesca dos ouriços-do-mar não difere muito dos demais recursos marinhos costeiros. Por meio século o recurso sofreu intensa exploração desconsiderando a capacidade de suporte das agregações populacionais. Os estoques naturais não resistiram e declinaram nas duas últimas décadas. No Japão, por exemplo, foi observada a diminuição da pescaria de 27.528 toneladas de ouriços em 1969 para 12.455 no ano de 2000. Algumas espécies chegaram a níveis críticos e muitas das capturas tornaram-se esporádicas. A regulamentação de uma política de exploração sustentável e a recuperação dos bancos naturais em depleção faz parte de um conjunto de ações que vêm sendo implementadas também em outros países (EUA, França e Chile) onde já há indícios de sobrepesca (Lawrence, 2001; Agatsuma *et al*, 2004).

Na avaliação de uma espécie comercializável os principais requisitos são: a acessibilidade, a palatabilidade e a tradição no consumo. Há ainda requerimentos no que concerne ao conhecimento pretérito da biologia e ecologia das espécies, como as taxas de crescimento, desenvolvimento gonadal e embrionário e a longevidade

além de aspectos endócrinos, nutricionais e ambientais. As características populacionais consideradas atrativas para o estabelecimento da exploração comercial seriam o tamanho dos indivíduos, a abundância numérica e a reprodução sincrônica. (O'Connor *et al*, 1978; Lawrence *et al*, 1997; Lawrence, 2001).

No Brasil não há registros oficiais sobre a pesca e a comercialização dos equinóides. Infelizmente ações pretéritas com recursos intensamente capturados já demonstraram a problemática da atividade exploratória desgovernada. Pezzuto (2001) avaliando o estado do estoque do pectinídeo *Euvola ziczac*, retratou o colapso de um recurso economicamente importante no sul do país.

Segundo Campbell e Harbo (1991) o principal motivo das pescarias conservativas (com regulamentações restritivas) seria o pouco conhecimento científico das espécies. De acordo com Lawrence (2001) a última década registrou um aumento considerável nos estudos sobre a biologia reprodutiva e ecologia dos equinóides.

E finalmente, para que um recurso seja valorizado é necessário que as informações geradas sejam integradas. Essas condições são essenciais para a implementação de estratégias apropriadas na pesca e na aquicultura. Espera-se que os resultados do presente trabalho possam servir de subsídios a futuros programas integrados de gerenciamento costeiro como, por exemplo, as atividades de manejo e cultivo de recursos ainda pouco explorados a nível nacional.

Diante deste panorama foi objetivo geral do trabalho descrever algumas características biológicas de *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* na Ilha da Galheta, em um trecho de costão rochoso do litoral paranaense. No presente estudo a apresentação dos resultados foi dividida em três capítulos sendo analisados respectivamente as possíveis interações ecológicas, funcionais e metabólicas com o ciclo reprodutivo das espécies.

O capítulo I aborda o ambiente sublitoral em um trecho de costão rochoso onde ocorre a faixa de ouriços. É feita uma descrição do ambiente através da análise dos fatores abióticos temperatura, salinidade e transparência da água e a intensidade de radiação solar. As particularidades das espécies são analisadas quanto ao hábito alimentar e o padrão da distribuição espacial.

No capítulo II é feita uma caracterização qualitativa e quantitativa do ciclo reprodutivo de cada espécie. Análises histológicas do tecido gonadal determinaram: a) uma escala de maturação, com a descrição dos principais eventos da gametogênese em machos e fêmeas, b) a proporção sexual e c) o tamanho dos gametas maduros produzidos pelas fêmeas na época da desova.

E por último no capítulo III foi analisada a participação dos principais órgãos no peso total do organismo e a composição bioquímica (níveis de proteínas, lipídeos e carboidratos) nas gônadas e no trato digestivo com o intuito de diagnosticar as estratégias alocação de energia e detectar possíveis influências na periodicidade reprodutiva.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGATSUMA, Y., SAKAI, Y. ANDREW , N. L. (2004). Enhancement of Japan's sea urchin fisheries. *In: Sea Urchin Fisheries and Ecology – Proceedings of the International Conference on Fisheries and Aquaculture*, Lawrence & Guzmán (Eds.), DEStech Publications, p. 18-36.

CAMPBELL, A.; HARBO, R. M. (1991). The sea urchin in British Columbia, Canada. . *In: Biology of Echinodermata*. Yanagisama, Oguro & Motokawa (Eds.). Netherlands: Balkema, p. 191-199.

EBERT, T. (1982) Longevity, life history and relative body wall size in sea urchins. **Ecol. Monogr.**, Washington, v. 52, n. 4, p.353-394.

GRAHME J.; BRANCH, G. M. (1985). Reproductive patterns of marine invertebrates. **Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.**, London, v.23, p. 373-398.

_____. (1987). **The Functional Biology of Echinoderms**. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. 340p.

_____. (2001). **Edible sea urchins: biology and ecology**. J. M. Lawrence (Ed.), Amsterdam: Elsevier Science, 419 p.

LAWRENCE, J. M.; BAZHIN, A. (1998). Life-history strategies and the potential of sea urchins for aquaculture. **J. Shellfish Res.**, New York, v.17, p.1515-1522.

LAWRENCE, J. M.; OLAVE, S.; OTAIZA, R.; LAWRENCE, A. L.; BUSTOS, E. (1997). Enhancement of gonad production in the sea

urchin *Loxechinus albus* in Chile fed extruded feeds. **J. World Aquacult. Soc.**, Baton Rouge, v. 28, n. 1, p. 91-96.

O'CONNOR, C., RILEY, G., LEFEBVRE, S.; BLOOM, D. (1978). Environmental influences on histological changes in the reproductive cycle of four New South Wales sea urchin. **Aquaculture**, Amsterdam, v. 15, p: 1-17.

PEZZUTO, P. R. (2001). **Avaliação de estoques e dinâmica populacional da viera *Euvola ziczac* (Linnaeus, 1758) (BIVALVIA: PECTINIDAE) no sul do Brasil**. Curitiba. 248 f. Tese (Doutorado) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

CAPÍTULO I

Aspectos ecológicos de *Echinometra lucunter* (Linnaeus, 1758) e *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758) (ECHINODERMATA: ECHINOIDEA) na Ilha da Galheta, litoral paranaense, Brasil.

INTRODUÇÃO

Os equinóides regulares (Subclasse Euechinoidea) são conhecidos organismos bênticos dos ecossistemas costeiros de águas rasas das regiões tropicais e temperadas. Sua importância ecológica é considerável, uma vez que podem afetar a arquitetura do ecossistema e a estrutura da comunidade residente (Black *et al*, 1984; Bishop e Watts, 1992; Lawrence, 2001).

As características das suas populações como a alimentação e a organização espacial são muitas vezes controladas por fatores específicos dos habitats ocupados. O estudo sobre a alimentação é fundamental para a compreensão de como os nutrientes e a energia produzida são utilizados para o crescimento, a manutenção e a reprodução dos equinóides regulares (Lawrence, 1975). O conhecimento das estratégias funcionais e metabólicas pode elucidar os mecanismos de manutenção das populações e aptidão das espécies nestes ambientes.

Os Euechinoidea são basicamente herbívoros, alimentando-se preferencialmente da assembléia de algas presente no substrato consolidado (costões rochosos e recifes de coral, por exemplo) de onde é retirada através de raspagem. As taxas de ingestão podem ser afetadas tanto por fatores ambientais (temperatura, a salinidade e o fotoperíodo), quanto por características biológicas (tamanho e estado reprodutivo dos indivíduos e a acessibilidade, disponibilidade e a qualidade do recurso alimentar). A própria atividade de alimentação, intensificando ou reduzindo a pressão competitiva, atuaria como força seletiva do hábito alimentar (Lawrence, 1975; Lawrence, 1987).

De um modo geral os equinóides são descritos como onívoros embora em algumas espécies possam predominar a herbivoria ou a carnivoria. Os itens alimentares mais descritos são: algas talosas ou incrustantes, organismos epibiontes e/ou sésseis que são ingeridos muitas vezes junto aos fragmentos do próprio substrato. Em altas densidades as populações de equinóides podem alterar a fisionomia do ambiente pela redução dos componentes ficológicos e faunísticos particularmente algas incrustantes e a macrofauna sésil, e até mesmo estabelecer áreas desnudas (Lawrence, 1975; Hendler, 1977; Prince, 1995; Benedetti-Cecchi e Cinelli, 1995; Bulleri *et al*, 1999; Maciá, 2000).

Embora alguns estudos realizados em equinóides com diferentes dietas tenham verificado a preferência alimentar, as variações na quantidade (abundância ou escassez) dos recursos são prontamente respondidas com a seleção de novos itens. A competição intra e interespecífica e a conseqüente substituição dos recursos alimentares também foram vistas como mecanismos de ampliação da dieta (Andrew, 1986; Beddingfield e McClintock, 1998; Guillou e Lumingas, 1999; Cook *et al*, 2000).

Os equinóides *Echinometra lucunter* (Linnaeus, 1758) (Superordem Camarodonta, Ordem Echinoida) e *Arbaxia lixula* (Linnaeus, 1758) (Superordem Stirodonta, Ordem Arbacioida) são bastante representativas dos substratos consolidados na costa sudeste e sul do Brasil, sendo muitas vezes descritas como co-ocorrentes (Bernasconi, 1955; Nonato e Pèrés, 1961; Tommasi, 1966; Giordano, 1986; Cabral de Oliveira, 1991, Castro *et al*, 1995; Borzone *et al*, 1994, Tavares *et al*, 2004).

As espécies, no entanto, diferem quanto à morfologia e apresentam particularidades quanto ao habitat, o hábito e o comportamento.

E. lucunter ocorre em águas temperadas e tropicais do oceano Atlântico, geralmente entre o limite da baixa-mar até 45 metros de profundidade. Sua distribuição geográfica é circumtropical. Na costa americana inicia na latitude 34°44'N (Carolina do Norte - EUA), passando pelas Bermudas, Caribe e América Central até a coordenada 27°30' S (Florianópolis – Brasil). Na costa oeste africana, a espécie foi descrita para Dakar, Angola e ilhas oceânicas como Ascensão e Santa Helena (Bernasconi, 1955; Tommasi, 1966; Giordano, 1986; Pompa *et al*, 1989; Sewell e Young, 1999).

Os indivíduos têm carapaça circular à elíptica apresentando espinhos primários e secundários. Estes são bem maiores, grossos na base e finos na extremidade. A coloração tanto da carapaça quanto dos espinhos é em tons escuros ao negro. Os adultos desta espécie apresentam porte médio a grande atingindo dimensões de até 12 centímetros de diâmetro da carapaça (neste estudo), bem maiores do que suas congêneres tropicais como *E. vanbrunti* e *E. viridis* com 2 a 6 cm de diâmetro (McPherson, 1969; Giordano, 1986; Lessios, 1990).

A espécie é descrita como generalista apresentando intenso potencial bioerosivo sobre o substrato residente. O hábito escavador é desenvolvido por algumas populações como forma de proteção o que limita, porém, seu poder de deslocamento (Lawrence, 1975; Giordano, 1986; Pompa *et al*, 1992).

A. lixula var. *lixula* (*sensu* Bernasconi, 1955) ocorre desde a Venezuela até a foz do Rio da Prata (Uruguai), onde é substituída pela espécie *A. dufresnei*. Na costa oeste da África, Ilhas Canárias, Madeira e Açores e no Mediterrâneo a espécie é descrita como *A. lixula* var. *africana* (*sensu* Bernasconi, 1955) (Tommasi, 1966; Giordano, 1986).

A. lixula ocorre no sublitoral até 50 metros de profundidade principalmente sobre substratos rochosos (Tommasi, 1966; Règis, 1979; Giordano, 1986; Bulleri *et al*, 1999). Suas dimensões são descritas como medianas e a coloração da carapaça é marrom escura com tons avermelhados ao negro. Os espinhos são longos e finos com a extremidade esbranquiçada (Giordano, 1986).

Apesar de não ser escavadora, a espécie está adaptada ao estresse ambiental produzido pela ação das ondas. Para a costa oeste do Atlântico e no Mediterrâneo *A. lixula* é descrita como importante predadora da comunidade de algas calcáreas. O hábito alimentar de suas populações é controverso: diferentes estudos descreveram como herbívoro (Benedetti-Cecchi *et al*, 1995; Bulleri *et al*, 1999), onívoro (Marques, 1984) e até mesmo carnívoro (Cabral de Oliveira, 1991).

O objetivo deste capítulo foi caracterizar o habitat e os nichos específicos dos equinóides *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* e seus. Para isso foram avaliadas: (1) a variação temporal dos parâmetros abióticos: temperatura, salinidade e transparência da água e intensidade de radiação solar; (2) a composição e a variação temporal da dieta alimentar e (3) a distribuição espaço-temporal.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O litoral do Estado do Paraná estende-se por 105 km, entre os paralelos 25°20' e 25°55'S e os meridianos 48°10' e 48°35'W. A linha costeira da planície litorânea tem uma orientação NNE e sua continuidade é interrompida, em sentido norte a sul, pelo canal de Superagui e pelas desembocaduras do complexo estuarino da baía de Paranaguá e da baía de Guaratuba (Angulo, 1992) (Fig. 1).

A porção centro-norte da região litorânea é caracterizada pela desembocadura da baía de Paranaguá e pela presença da Ilha do Mel, que divide este trecho em dois setores: um ao norte, pelos canais Norte e Sueste e outro ao sul, pelo canal da Galheta. Essa área é fortemente influenciada pelo ambiente nerítico adjacente onde predomina um regime de salinidade euhalino (Angulo, 1992; Lamour, 2000).

O principal elemento do clima no litoral do Paraná é a temperatura. Segundo a classificação de Köppen, o clima é do tipo **Cfa**: **C** - clima pluvial temperado, **f** - sempre úmido, com chuvas em todos os meses do ano, **a** - temperatura média do mês mais quente acima de 22°C (UFPR, 2003). A média pluviométrica anual é de 1988 mm, a temperatura máxima é de 29°C e a mínima é de 18°C. Os ventos são provenientes de leste e sudeste com velocidade máxima de 25 m/s (S-SSW), média de 4 m/s e direções predominantes dos quadrantes SE/E/NE. A umidade relativa do ar (média anual) é de 85%, com média mensal máxima de 90% e mínima entre 40 a 50% (Angulo, 1992; Lamour, 2000).

A amplitude de maré na região costeira é inferior a 2 metros em períodos de sizígia, o que indica um regime de micromarés. Em canais estreitos como o da Galheta o padrão de deslocamento das correntes de marés é o de uma corrente de enchente e outra de vazante, na direção oposta. O padrão das ondas que adentram pelo setor entre a Ilha da Galheta e o balneário Pontal do Sul durante o verão e o inverno apresenta altura entre 0,3 e 0,5 m e período entre 5 e 7 s. A direção média principal de chegada dos trens de ondas é proveniente do quadrante SE (Marone *et al*, 1997).

No setor interno do canal da Galheta as velocidades máximas de enchente (direção 320°) e vazante (direção 140°) são respectivamente de 59 cm/s e 97 cm/s, e direcionam-se diretamente ao trecho entre as ilhas do Mel e da Galheta, afunilando o fluxo de marés. Nas margens do canal da Galheta é grande a presença de bancos arenosos formados pela influência do padrão de circulação, que atua como uma barreira hidráulica aos sedimentos transportados pela maré vazante em direção ao mar (Soares *et al*, 1994; Lamour, 2000).

O setor sul da entrada do estuário, compreendido entre a Ponta Caraguatá (Ilha do Mel) e o continente (balneário Pontal do Sul) é caracterizado pela presença da principal via de acesso ao estuário – o canal da Galheta. Esse apresenta uma área seccional de 27×10^3 m², largura máxima de 200 metros e profundidade máxima de 33 metros (Lamour, 2000).

No local ocorre ainda um pequeno afloramento em forma de linhas rochosas abruptas denominado Ilha da Galheta (25°35'S, 48°19'W). Infelizmente não há descrições detalhadas sobre esta formação insular. De acordo com Ângulo (1992) os costões rochosos

no litoral parananense são bastante escassos uma vez que a costa é predominantemente sedimentar. As unidades geomórficas presentes nas ilhas costeiras do litoral paranaense são classificadas como rochas gnáissicas constituídas por migmatito e diabásico. A vegetação que recobre os morros é denominada ombrófila densa de terras baixas.

A comunidade bântica presente no costões rochosos que margeiam a Ilha da Galheta é praticamente desconhecida. A face norte, voltada para o setor interno do canal da Galheta, apresenta um modo calmo a moderado de ação das ondas (obs. pess.). Nesse trecho é encontrada uma densa faixa de distribuição de equinóides das espécies *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* cujas distribuições apresentam certa sobreposição espacial. Em razão das particularidades quanto à organização espacial dos equinóides e acessibilidade, um trecho de costão rochoso da face norte desta ilha foi escolhido como local de coleta para o presente estudo.

I - Parâmetros Ambientais

De agosto de 2000 a dezembro de 2001 foram realizadas coletas mensais de dados dos parâmetros da água superficial na face norte da Ilha da Galheta (Fig. 1). A temperatura e a salinidade da água foram obtidas *in situ* através do registro de dados contínuos (5") com um mini-STD SENSOR DATA® SD2000. A transparência da água foi estimada utilizando-se um disco de Secchi.

Dados da intensidade de radiação solar (taxa no tempo/área - W/m^2) deste período foram disponibilizados pelo Instituto Tecnológico SIMEPAR (Estação Meteorológica de Guaratuba). Os valores expressos por hora/dia foram transformados em médias mensais.

II- Parâmetros Biológicos

De agosto de 2000 a dezembro de 2001 foram coletados mensalmente cerca de 20 exemplares adultos das espécies *E. lucunter* e *A. lixula* dentro de uma área de 250 m² de costão rochoso. Os animais foram coletados manualmente por um mergulhador autônomo e transportados até o laboratório, onde foram mantidos em aquários com aeração contínua até o processamento.

O diâmetro da carapaça (DC) foi definido como parâmetro do tamanho corporal e todos os indivíduos foram então mensurados (paquímetro com precisão 0,02 mm). De cada espécie foram escolhidos 15 espécimens dentro de um menor intervalo de variação do DC. De acordo com Gonor (1972) e Black et al (1984) tal procedimento deve ser realizado a fim de se evitar a influência do tamanho do animal sobre o cálculo dos índices fisiológicos analisados.

Após a fixação em solução de formalina 10% por três dias os exemplares foram dissecados para a retirada do conteúdo alimentar existente no trato digestivo. O material foi analisado quanto à composição taxonômica da dieta e à variação dos índices de repleção do trato digestivo e da matéria orgânica do conteúdo alimentar. Os demais compartimentos corporais foram processados separadamente e analisados no capítulo III.

1. Análise do hábito alimentar

1.1 Composição da dieta – Análises qualitativa e numérica

Os itens presentes no conteúdo alimentar foram analisados qualitativamente. Os espécimens íntegros ou apresentando razoável estado de preservação foram identificados até o menor nível

taxonômico possível. Fragmentos de organismos passíveis de identificação foram também considerados.

Para as análises numéricas os registros mensais dos itens identificados de cada espécie foram transformados em dados de presença-ausência. Foi ainda calculada a riqueza específica ou de táxons e suas frequências relativas (% do total de registros de espécies ou táxons).

Com o objetivo de descrever a tendência do hábito alimentar (dieta onívora, herbívora ou carnívora) das espécies *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* os registros mensais de presença e ausência dos taxa foram transformados em dados binários e agrupados em modo Q. A análise de ordenação utilizada foi a do escalonamento multidimensional n-MDS (non-metric Multi Dimensional Scaling).

O método n-MDS estabeleceu a partir de uma matriz de similaridade (utilizando o índice de Bray-Curtis) a disposição espacial das amostras-mês através de representação gráfica. A análise apresenta um mapa das similaridades entre os pontos (amostras) que podem ser interpretados a partir da proximidade visual entre cada amostra. O grau de ajuste ou estresse da representação gráfica mede a simplificação de uma variável multidimensional quando traduzida para uma escala bidimensional na forma de coordenadas cartesianas (eixo X;Y). A escala absoluta dos eixos não é levada em consideração, mas sim as distâncias entre os pontos. Segundo Clarke (1993) as configurações calculadas com valor de estresse inferior a 0,1 representam um bom grau de relacionamento entre as amostras.

1.2 Variação dos Índices de Repleção do Trato Digestivo (IR) e de Repleção da Matéria Orgânica do Conteúdo Alimentar (IRMO)

A determinação da quantidade de material ingerido por *E. lucunter* e *A. lixula* foi feita através do cálculo do índice de repleção do trato digestivo (IR). O IR foi definido pela relação: **peso seco do conteúdo alimentar (g) x 100/peso seco total do animal (g)**, expresso em percentagem (Guillou e Lumingas, 1999).

Após triagem e identificação, o conteúdo alimentar foi secado em estufa a 80°C por 72 h e então pesado em balança digital (precisão 0,002g). O peso seco total do animal foi calculado a partir da somatória dos valores de cada compartimento corporal após secagem e pesagem (o detalhamento desses procedimentos consta na metodologia do capítulo III).

A quantidade de matéria orgânica presente no conteúdo alimentar foi obtida por diferença entre pesagens após tratamento em forno mufla a 550°C durante 2h, e expressa como peso seco livre de cinzas. O índice de repleção da matéria orgânica do conteúdo alimentar (IRMO) foi definido pela relação: **peso seco livre de cinzas da matéria orgânica presente no conteúdo alimentar (g) x 100/peso seco total do animal (g)**, expresso em percentagem.

Análises de variância (ANOVA) unifatoriais foram aplicadas para testar as diferenças entre as médias mensais dos índices calculados (IR e IRMO). As diferenças significativas ($p < 0,05$) foram identificadas utilizando-se o teste *a posteriori* de LSD (Least Square Distance).

2. Padrão de distribuição das espécies

Em julho e em outubro de 2001 foram estimadas as densidades médias para cada espécie em dois níveis de profundidade dentro da faixa de distribuição das mesmas: o nível superior (SUP) a aproximadamente 2 m de profundidade e o nível inferior (INF), mais próximo ao fundo, aos 5 metros (Fig. 2). Por meio de mergulho autônomo foi delimitada uma área de costão (250 m²) não impactada pela retirada mensal de exemplares. Censos visuais contabilizaram o número de equinóides registrados em um quadrado amostrador de 0,25 m² em nove pontos aleatorizados (com base em três transversais eqüidistantes entre si 10 m) para cada nível de profundidade.

A densidade média foi expressa pelo número de indivíduos/m². Análises de variância (ANOVA) bifatorial foram aplicadas para testar as diferenças temporais (jul/01 e out/01), espaciais (níveis SUP e INF) nas densidades de cada espécie.

RESULTADOS

I - Parâmetros Ambientais

Os parâmetros temperatura da água e intensidade de radiação luminosa no ambiente apresentaram valores com marcada sazonalidade. Nas estações de inverno e verão ocorreram os valores extremos de temperatura da água: 18°C (agosto/00) a 28,5°C (janeiro/01) e os de intensidade de radiação solar: 1723,1 W/m² (junho/01) a 5657,2 W/m² (janeiro/01) (Figs. 3 e 4, respectivamente).

Os valores médios mensais para a transparência da água oscilaram entre 122 cm (setembro/01) e 370 cm (dezembro/00) (Fig. 5). As médias da salinidade da água variaram entre 27,0 (dezembro/00) e 34,0 (fevereiro/00) e de modo geral apresentaram valores acima de 30,0 durante o período de estudo (Fig. 6).

II - Parâmetros Biológicos

Quatrocentos e vinte indivíduos foram processados para a análise do hábito alimentar: 219 exemplares de *Echinometra lucunter* apresentaram diâmetro médio mensal da carapaça (DC) variando de 66,5 a 78,3 (média = 71,2 mm; desvio = 6,7 mm) e 201 exemplares de *Arbacia lixula* com DC que variaram entre 40,9 a 48,5 mm (média = 45,5 mm; desvio = 4,0 mm).

1. Análise do hábito alimentar

1.1 Composição da dieta – Análises qualitativa e numérica

Nos conteúdos dos equinóides foram registrados e identificados 29 táxons, dos quais 18 de metazoários e 11 de macroalgas. Na

tabela 1 é apresentada a lista completa dos organismos. Dentre os sésseis foram encontrados poríferos, hidróides arborescentes, briozoários, moluscos bivalves e tunicados. A macrofauna vágil foi representada por poliquetos, gastrópodes, picnogonídeos, crustáceos decápodos, anfípodos, tanaidáceos e ofiuróides. Com relação à composição ficológica foram identificados representantes das classes Chlorophyta, Rhodophyta e Phaeophyta.

Nas tabelas 2 e 3 são apresentados os dados de presença/ausência e os valores da riqueza específica mensal e freqüência de cada táxon em relação ao número total de grupos biológicos encontrados respectivamente nos conteúdos de *E. lucunter* e *A. lixula*, durante o período de estudo. Vinte e sete táxons ocorreram no conteúdo de *E. lucunter*. Os táxons faunísticos predominaram durante todo o período; dentre os grupos com maiores freqüências anuais destacaram-se o crustáceo decápoda indet. (65%), o briozoário sp 1 (35%) e o porífero indet. (29%). Entre as onze espécies de algas identificadas a feófito *Padina gymnosphora* foi a mais registrada, ocorrendo com 65% de freqüência anual. Três espécies de rodófitas também foram registradas: *Hypnea musciformis* e *Polysiphonia teetis*, ambas com 41% de freqüência e *Ceramium* sp com 35%.

A riqueza mensal total variou de 2 (março/01 e junho/01) a 12 (agosto/01) predominando valores acima de 6. Os maiores valores concentraram-se nos meses de agosto/00 e fevereiro/01 (ambos com valores de riqueza igual a 9) e agosto/01 com 12. A riqueza de táxons faunísticos foi igual ou superior a dos táxons ficológicos na maior parte do período de estudo, com exceção dos meses novembro/00, janeiro/01 e maio/01 quando predominaram os grupos de algas.

Onze táxons foram registrados no conteúdo de *A. lixula*, sendo nove referentes grupos faunísticos. O gastrópode Rissoidae sp 1 dominou as ocorrências com frequência anual de 63%. Os anfípodos Caprellidea spp com 54% dos registros e Gammaridea spp com 36% foram os demais grupos mais frequentes. Apenas duas ocorrências de algas foram registradas nos conteúdos analisados de *A. lixula*. A feófita *Padina gymnosphora* em fevereiro/01 e a Chlorophyta indet. em maio/01. A riqueza variou de 1 a 6 sendo registrados os menores valores em fevereiro/00 e novembro/01 e os maiores em abril/01 e maio/01.

A matriz de similaridade gerada a partir dos dados mensais de presença-ausência de táxons para cada espécie foi ordenada pelo método n-MDS, sendo os meses com registros de táxons identificados pela análise como amostras-mês. Os resultados da análise são apresentados na figura 7 e apresentaram um valor de estresse de 0,13 o que pode ser interpretado como uma boa relação entre as distâncias plotadas e as similaridades.

Na representação gráfica da análise de ordenação por n-MDS a clara separação dos meses em que predominaram as dietas herbívoras e carnívoras para as espécies *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* além da extensão do hábito generalista. Observou-se a formação de três agrupamentos onde as amostras-mês de cada espécie apareceram separadas espacialmente de acordo com o tipo de dieta.

Um primeiro grupo (I) foi formado pela maioria das amostras de *A. lixula* em cujos meses houve a ingestão de itens de origem exclusivamente animal (carnívora). O segundo grupo (II) compreendeu praticamente todas as amostras de *E. lucunter* onde os itens alimentares registrados eram tanto de origem animal quanto

vegetal (onivoria). Os meses com maior número de registros de origem animal no conteúdo de *E. lucunter* ocorreram mais próximos aos meses de *A. lixula*, bem mais agrupados. Quanto mais afastados desses, maior o número de táxons de algas identificados. Os pontos correspondentes aos meses de registro da riqueza para *E. lucunter* ocorreram bem mais dispersos indicando o maior potencial em diversificar a sua dieta. E finalmente um terceiro grupo (III) foi identificado e referiu-se às amostras-mês onde prevaleceram ou ocorreram apenas registros de algas no conteúdo alimentar das duas espécies. O único mês onde foi apenas coletado um taxa ficológico para *A. lixula* posicionou-se junto aos pontos correspondentes aos meses de maior herbivoria de *E. lucunter*.

1.2 Variação dos Índices de Repleção do Trato Digestivo (IR) e de Repleção da Matéria Orgânica do Conteúdo Alimentar (IRMO)

Nas tabelas 4 e 5 são apresentados os resultados das análises de variância unifatoriais dos índices IR e IRMO para *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula*, respectivamente. A variação mensal do IR para *E. lucunter* apresentou diferenças significativas ($F=8,7$; $p<0,00001$) com valores oscilando entre 0,5% (dezembro/00) e 2,2% (setembro/01) (Fig. 8) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 1). As menores médias concentram-se nas estações do verão e inverno e os valores máximos ocorreram na primavera. As variações mensais do IRMO apresentaram diferenças significativas ($F=3,9$; $p<0,00001$). As médias oscilaram entre 0,2% (dezembro/00) e 0,5% (agosto/01) (Fig. 9) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 2). Os menores valores ocorreram nos meses de verão e os maiores foram registrados durante a primavera.

Para *A. lixula*, o IR apresentou diferenças significativas ($F=3,3$; $p<0,00001$) com as médias variando entre 0,3% (fevereiro/01) e 2,6% (setembro/00). A variação do índice apresentou menores valores no verão e os maiores sendo registrados nos meses de inverno e primavera (Fig. 10) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 3). O IRMO apresentou diferenças significativas ao longo do período de estudo ($F=2,6$; $p<0,001$) Os valores oscilaram entre 0,1% (fevereiro/01) e 6,0% (novembro/01) com as menores médias sendo registradas no verão e as maiores ocorrendo na primavera (Fig.11) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 4).

2. Padrão de distribuição das espécies

Os resultados das análises estatísticas para os valores de densidade de *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* em relação à época de amostragem e a distribuição vertical no costão da Ilha da Galheta foram sumarizados na tabela 6.

Os valores não apresentaram diferenças significativas nas densidades registradas entre os meses amostrados (julho/01 e outubro/01) ($p>0,05$) (Fig. 12). Com relação à profundidade houve diferença significativa entre o nível superior (SUP) e o inferior (INF) do costão ($F=6,7$; $p<0,05$) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 5).

E. lucunter apresentou valores maiores de densidade média no nível SUP: 20,4 ind/m² (julho/01) e 16,8 ind/m² (outubro/01). Para o nível INF os valores médios foram de 4,8 ind/m² (julho/01) e 9,3 ind/m² (outubro/01). Para *A. lixula* não houve diferenças significativas entre as médias registradas para o nível SUP (10,6 ind/m² e 7,5 ind/m²) e para o nível INF (4,8 ind/m² e 6,2 ind/m²) nas coletas de julho/01 e outubro/01, respectivamente

Foram registradas densidades desde 0 até 19 indivíduos/m² (média de 4,6 indivíduos/m²) enquanto *A. lixula* apresentou registros de 0 a 7 indivíduos/m². Ao longo do gradiente de profundidade *E. lucunter* reduziu suas densidades para valores de no máximo 7 indivíduos/m² (valor médio de 1,7 indivíduos/m²). Para *A. lixula* as análises de variância não indicaram diferenças entre os níveis superior do costão (média de 2,2 indivíduos/m²) e inferior (média de 1,7 indivíduos/m²), mas ocorreram registros de até 11 indivíduos/m² para esta espécie.

DISCUSSÃO

Análise do hábito alimentar

As informações sobre o conteúdo alimentar indicaram a disponibilidade dos recursos no ambiente, fornecendo bons indícios sobre a capacidade dos equinóides em encontrar, obter e ingerir os alimentos (Lawrence, 1975). No presente estudo foram encontradas diferenças quanto à natureza dos itens alimentares registrados nos conteúdos do trato digestivo de *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula*. A primeira espécie apresentou um largo espectro de itens tanto de origem animal quanto vegetal enquanto que na segunda predominaram itens animais.

Para a aquisição de alimento os equinóides dispõem de uma estrutura esquelética complexa, a lanterna de Aristóteles. Entre as ordens de Euechinoidea ocorrem variações morfológicas dessa estrutura (Black *et al*, 1984; Lawrence, 1975). Lanternas do tipo camarodonte e estirodonte, presentes em *E. lucunter* e *A. lixula*, respectivamente, diferem em dimensão e eficiência. A primeira é maior e especializada em dilacerar grandes fragmentos enquanto que a segunda é menos desenvolvida.

As diferenças no tamanho da lanterna de Aristóteles também são freqüentemente relacionadas à quantidade de alimento capturado (Black *et al*, 1984; Lawrence, 1987; Brey *et al*, 1995; Ebert, 1996; Lawrence e Herrera, 2000). Régis (1979) estudando aspectos ecológicos e morfológicos das espécies co-ocorrentes *Arbacia lixula* e *Paracentrotus lividus* já havia associado à primeira uma maior eficiência na obtenção de alimentos devido ao tamanho relativamente maior de sua lanterna. Na presente comparação a presença de uma

lanterna do tipo camarodonte permitiu aos indivíduos de *Echinometra lucunter* maximizar a capacidade de alimento ingerido, explicando assim a menor quantidade de itens obtidos por *A. lixula*.

As análises qualitativa e numérica também indicaram uma seletividade por parte das espécies. Ainda que um maior número de táxons animais tenha sido registrado nos conteúdos de *E. lucunter* a presença constante de macroalgas indicam uma tendência a herbivoria. Tais resultados confirmam as descrições sobre o hábito alimentar para o gênero *Echinometra* (Hart e Chia, 1990; Prince, 1995; McClanahan e Muthiga, 2001).

Segundo McClanahan e Muthiga (2001) suas espécies teriam menor preferência por itens animais quando comparadas a outros equinóides. A presença de particularidades morfológicas com relação ao tamanho e a forma das pedicelárias e dos espinhos contribuiriam para a captura e a manipulação de fragmentos de algas flutuantes. Nas populações com maior poder de deslocamento (errantes) esse modo de alimentação seria comum e contribuiria para uma dieta mais especializada na obtenção de macroalgas.

Nos estudos ecológicos feitos com *E. lucunter* para a costa sudeste brasileira foram descritos tanto o hábito onívoro (Giordano, 1986) quanto o herbívoro (Cabral de Oliveira, 1991). Os resultados obtidos nesse capítulo confirmam as observações feitas por Cabral de Oliveira (1991) para uma população do litoral rochoso de São Paulo (São Sebastião) sobre a preferência alimentar da espécie por feófitas particularmente por *Padina gymnosphora*.

Por outro lado, trabalhos sobre a ecologia e a alimentação do gênero *Arbacia* indicaram tanto a incidência de herbivoria quanto de

carnívora. Nas observações feitas por Régis (1979) para *A. lixula* em águas rasas do Mediterrâneo, a espécie foi descrita como importante predadora de algas coralíneas. Benedetti-Cecchi e Cinelli (1995) e Bulleri *et al* (1999) apontaram a espécie como onívora, alimentando-se de algas talosas e gastrópodos patelídeos.

Experimentos realizados sobre a alimentação e a quimiotaxia em indivíduos de *A. punctulata* na Carolina do Norte (EUA) indicaram o consumo preferencial por algas rodófitas (*Gracilaria foliifera*) e clorófitas (*Codium isthmocladium*) (Hay *et al*, 1986). Lawrence (1975) listou uma dieta onívora para *A. punctulata*: tanto algas (*Laminaria* sp e *Fucus* sp) quanto esponjas e pólipos de hidrozoários. Nas observações diretas do conteúdo alimentar de *A. lixula*, no arquipélago de Açores (Portugal), feitas por Marques (1984), foram feitas referências ao desenvolvimento da carnívora. Bigatti e Penchaszadeh (2004) citam *A. dufresnei* como uma espécie onívora limitada ao forrageamento sobre algas incrustantes e animais sésseis, uma vez que o gênero é desprovido de estruturas especializadas na captura diferenciada de macrófitas marinhas.

Na América do Sul, estudos feitos com *A. lixula* (Cabral de Oliveira, 1991) para a costa sudeste brasileira e com *A. dufresnei* em águas argentinas (Penchaszadeh e Lawrence, 1999; Brögger *et al*, 2004) foram registrados os mais variados tipos de presas nos conteúdos estomacais. Para *A. dufresnei* foi argumentada a existência de um hábito carnívoro oportunista, ou seja, de acordo com a disponibilidade e o habitat ocupado pela espécie. Segundo Penchaszadeh e Lawrence (1999) essa característica seria uma tendência de grande parte da ordem Arbacioida, devido as questões morfológicas descritas anteriormente. No presente capítulo o hábito

carnívoro em *A. lixula* foi também evidenciado e confirma as informações existentes sobre o gênero no Atlântico Sul.

Vários autores têm postulado que os ritmos sazonais na dieta e nas taxas de alimentação dos equinodermos estão diretamente relacionados às flutuações na disponibilidade e/ou composição dos recursos alimentares (Lawrence *et al*, 1965; Lawrence *et al*, 1966; Lawrence, 1976; Ventura *et al*, 1996; Beddingfield e McClintock, 1998). De acordo com Guillou e Lumingas (1999) o índice de repleção do trato digestivo (IR) poderia ser utilizado como indicador do estado nutricional do indivíduo.

A princípio, um elevado IR indicaria uma intensa atividade de ingestão, resultado da atividade de forrageamento dos equinóides. No entanto deve-se ressaltar que a ingestão de grande quantidade do próprio substrato, além de fragmentos e estruturas rígidas de animais contribui com o peso, mas não com a composição orgânica dos recursos alimentares a serem assimilados.

Nas análises dos índices de repleção do trato digestivo e da matéria orgânica presente no conteúdo alimentar de *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* foram verificadas relações diretas entre quantidade global de alimento forrageado e a matéria orgânica ingerida. De modo geral o verão foi o período mais crítico das taxas de ingestão para *E. lucunter*. Particularmente nesta estação a repleção demonstrou ser independente da riqueza de táxons encontrados no conteúdo alimentar desta espécie.

Observações *in situ* (Santos, dados não publicados) nos costões da Ilha da Galheta indicaram um aumento considerável da riqueza das macroalgas durante o verão (fevereiro de 2004) e uma

redução na cobertura vegetal nos meses de inverno (julho de 2003) com conseqüente aumento da abundância de táxons animais. O maior registro de táxons de algas no verão para *E. lucunter* coincidiu com uma maior disponibilidade de itens ficológicos. No entanto a maior disponibilidade de macroalgas no ambiente não contribuiu com maior quantidade de alimento orgânico presente no trato digestivo.

As diferenças temporais da dieta de *E. lucunter* parecem ser moduladas pela variação sazonal da composição da biota do costão. No verão a espécie agiu como oportunista e passou a ingerir outras espécies de algas além de *Padina gymnosphora*, cuja preferência seria maior ao longo do ano. A partir do inverno ocorre um aumento na diversidade de táxons animais permitiu ao equinóide ampliar sua dieta alimentar.

Não deve ser descartada ainda a possibilidade de ingestão acidental de itens animais como consequência indireta do forrageamento sobre a assembléia de algas (Lawrence, 1975). São conhecidas as associações faunísticas desenvolvidas junto à flora ficológica registrada no conteúdo alimentar de *E. lucunter*. No caso das rodófitas *Jania* sp e *Gracilaria dominguensis* são descritas a epibiose por mitilídeos e cirripédios. Nas feófitas como *Dyctiota cervicornis* e *Petalonia fascia* são comuns as associações entre poliquetos e pequenos crustáceos decápodos (Yoneshigue, 1985). Sob a mesma argumentação a elevada freqüência registrada para o táxon “decápoda indeterminado” poderia estar relacionada a sua associação com a alga *Padina gymnosphora*.

Em *Arbacia lixula*, embora os índices de repleção tenham apresentado flutuações irregulares, os meses de outono e inverno foram os períodos de maior qualidade e quantidade de alimento

ingerido. Uma vez que a espécie demonstrou ser preferencialmente carnívora a variação sazonal na composição ficológica do costão afetou de modo incipiente, o hábito alimentar da espécie. Os raros registros de táxons de macroalgas encontrados no conteúdo alimentar poderiam ser interpretados como uma demonstração de oportunismo por parte do equinóide em explorar um recurso momentaneamente mais abundante.

Padrão de distribuição das espécies

O conhecimento das interações entre processos físicos e biológicos é fundamental para a compreensão da organização das comunidades marinhas de substratos consolidados (Dayton, 1970; Underwood, 1985; Menge *et al*, 1985). A densidade e o modo de distribuição dos equinóides são como para qualquer outra espécie, influenciadas principalmente pela tolerância fisiológica, predação e competição (Watts *et al*, 2001).

Nos costões da face norte da Ilha da Galheta os equinóides *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* ocorreram de modo distinto, tanto em densidade quanto no modo de organização espacial. *E. lucunter* aparece como a espécie mais abundante na franja do sublitoral. Com a profundidade esta espécie reduz sua abundância igualando-se a *A. lixula*, que ocorre homoganeamente ao longo do costão, ainda que com densidades numericamente inferiores.

Os resultados deste capítulo foram semelhantes aos padrões de distribuição registrados para estas espécies na região sudeste-sul do Brasil (Oliveira, 1951; Nonato e Pèrés, 1961; Giordano, 1986; Tommasi, 1966; Borzone *et al*, 1994; Castro *et al*, 1995). Nestes estudos é comum a menção generalizada sobre a “abundância” ou a “frequência” destes equinóides. No entanto poucos estudos

apresentam valores numericamente comparativos para substratos consolidados na costa brasileira.

Giordano (1986) registrou densidades de 4 até 9 indivíduos/m² para *E. lucunter* nos costões rochosos de Ubatuba (SP). Castro *et al* (1995) estudando a distribuição dos equinodermos no infralitoral da região de Cabo Frio (RJ) apresentaram dados de presença-ausência transformados em frequência relativa numa escala de zero a 1,0. Nos primeiros metros de profundidades (1 a 4 m) a espécie *E. lucunter* apresentou as maiores frequências para (0,7 a 1,0) sendo *A. lixula* mais frequente (0,7) apenas a partir dos 7 m. Tais resultados não foram discrepantes com o padrão observado nesse capítulo.

O gênero *Echinometra* parece bem adaptado junto ao limite superior da franja do sublitoral (*sensu* Stephenson e Stephenson, 1972), segundo vários autores (Lawson, 1966; McPherson, 1969; Hendler, 1977; Giordano, 1986; Prince, 1995; McClanahan, 1998). Em contrapartida suas populações apresentam uma redução da densidade com a profundidade (Pompa *et al*, 1989). McClanahan e Muthiga (2001) apontaram a predação por crustáceos, peixes e lontras como o fator determinante da distribuição dos indivíduos no sublitoral.

Observações ecológicas e experimentos de manipulação (exclusão) com *Arbacia lixula* variedade *africana*, comumente encontrada em fundos rasos da costa do Mediterrâneo, descrevem a espécie como dominante em substratos verticais superficiais, principalmente em áreas expostas. Aspectos morfológicos e comportamentais contribuem para a sua adaptação às condições de maior estresse ambiental (Kempf, 1962; Régis, 1979; Chelazzi *et al*, 1997).

Estudos deste cunho muitas vezes abordam a natureza das relações interespecíficas dos equinóides. Lawrence (1975), discutindo padrões de competição entre diferentes espécies de *Strongylocentrotus*, apontou evidências de segregação de habitats e dietas. Grunbaum *et al* (1978) apontaram o comportamento agonístico de *Echinometra lucunter* como importante estratégia contra invasores conspecíficos e interespecíficos, como *Diadema antillarum*. Observações ecológicas das espécies dos gêneros *Echinometra* e *Diadema* geralmente citam o segundo como menos apto às condições de estresse e desempenhando um papel competitivamente inferior (McPherson, 1969; Ebert, 1975; Lawrence, 1976; Cameron, 1986; Lessios, 1988; McClanahan e Shafir, 1990; McClanahan, 1998).

No Mediterrâneo são comuns as situações de coexistência entre *Arbacia lixula* e *Paracentrotus lividus*. As espécies apresentam nichos específicos distribuídos ao longo de um gradiente exposto-abrigado. As diferenças encontradas nos padrões de zonação, no entanto, foram associadas às restrições fisiológicas de *P. lividus* que, por não tolerar um maior hidrodinamismo (agitação da água) é encontrada em maiores profundidades (Benedetti-Cecchi e Cinelli, 1995; Chelazzi *et al*, 1997). Estudos de manipulação *in situ* feitos por Bulleri *et al* (1999) confirmaram a ausência de interações competitivas entre esses equinóides.

As relações de competição estabelecem-se em situações onde os recursos (alimento, espaço) têm suprimento limitado. Os efeitos não levam necessariamente a exclusão, podendo existir modelos de coexistência. Para que duas espécies competidoras coexistam é necessária alguma diferenciação na demanda e utilização do dado recurso, como por exemplo, a repartição de recursos pela segregação dos nichos específicos (Odum, 1986; Begon *et al*, 1996). Segundo

Begon *et al* (1996) as espécies podem desenvolver ainda um nicho realizado, que difere do nicho fundamental pela restrição do nicho que estas potencialmente ocupariam na ausência de competidores.

Os resultados deste capítulo indicaram que os equinóides *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* são espécies com grande capacidade de exploração de recursos e hábitos variados. O padrão de distribuição espacial das espécies encontrado, ainda com áreas de sobreposição pode ser o efeito competitivo (direto ou indireto) da relação entre estes equinóides. No que se refere ao alimento disponível, as espécies desenvolveram hábitos alimentares apropriados aos microhabitats que ocupam. Nos primeiros metros de profundidade *E. lucunter* aparece como espécie dominante, desenvolvendo um nicho onívoro potencialmente oportunista sobre a extensa faixa de algas do costão. O estabelecimento uniforme de *A. lixula* indica uma forte adaptação ao hábito carnívoro, acompanhando a redução da comunidade de algas e o aumento da ocorrência da fauna bêntica.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDREW, N. L. (1986). The interation between diet and density in influencing reproductive output in the echinoid *Evechinus chloroticus*. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 97, p. 63-79.

ANGULO, R. J. (1992). **Geologia da planície costeira do Estado do Paraná**. São Paulo. 334 f. Tese (Doutorado) - Universidade de São Paulo.

BEGON, M.; MORTIMER, M.; THOMPSON, D. J. (1996). **Population ecology**: a unified study of animals and plants. Oxford: Blackwell Science, 247 p.

BENDDINGFIELD, S. D.; McCLINTOCK, J. B. (1998). Food resource utilization in the the sea urchin *Lytechinus variegatus* in contrasting shallow water microhabitats of Saint Joseph Bay, Florida. Gulf of Mexico. **Science**, Washington, v. 1, p. 27-34.

BENEDETTI-CECCI, L.; CINELLI, F. (1995). Habitat heterogeneity, sea urchin grazing and the distribution of algae in littoral rock pools on the west coast of Italy (Western Mediterranean). **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, Oldendorf, v.126, p. 203-212.

BERNASCONI, I.(1955). **Equinoideos y Asteroideos de la Colección del Instituto Oceanográfico de la Universidade de San Pablo – 1^a contribución**. [S.l.: s.n.]. 65 p.

BIGATTI, G.; PENCHASZADEH, P. (2004). Diet of *Pseudechinus magellanicus* (Echinoidea: Temnopleuridae) in Argentinean waters. *In*:

Proceedings of the International Conference on Fisheries and Aquaculture. Lawrence & Guzmán (Eds.), DEStech Publications, p. 104-103.

BISHOP, C. D.; WATTS, S. A. (1992). Two stage recovery of gametogenic activity following starvation in *Lytechinus variegatus* Lamarck (Echinodermata: Echinoidea). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 177, p. 27-36.

BLACK, R.; COOD, C.; HERBBERT, D.; VINK, S.; BURT, J. (1984). The functional significance of the relative size of Aristotle's lantern in the sea urchin *Echinometra mathaei* (de Blainville). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 77, p. 81-97.

BORZONE, C. A.; SOARES, C. R.; ANGULO, R. J. (1994). **Proposta para a categoria e o plano de manejo das ilhas oceânicas do litoral do Paraná**. Pontal do Sul: UFPR. 76 p. Relatório apresentado à Fundação O Boticário de Proteção à Natureza.

BREY, T.; PEARSE, J.; BASH, L.; McCLINTOCK, J. B. (1995). Growth and production of *Sterechinus neumayeri* (Echinoidea: ECHINODERMATA) in McMurdo Sound, Antarctica. **Mar. Biol.**, New York, v. 124, p. 279-292.

BRÖGGER, M. I.; MARTINEZ, M. I.; PENCHASZADEH, P. E. (2004). Reproductive Biology of *Arbacia dufresnei* in Golfo Nuevo, Argentine Sea. *In: Sea Urchin Fisheries and Ecology – Proceedings of the International Conference on Fisheries and Aquaculture*, Lawrence & Guzmán (Eds.), DEStech Publications, p. 165-169.

BULLERI, F.; BENEDETTI-CECCHI, L.; CINELLI, F. (1999). 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.

CABRAL DE OLIVEIRA, M. (1991). Survival of seaweeds ingested by three species of tropical sea urchins from Brazil. **Hydrobiologia**, v. 222, n. 1, p.13-17.

CASTRO, C.B; ECHEVERRIA, C.A; PIRES, D.O.; MASCARENHAS; FREITAS, S.G. (1995). Distribuição de Cnidária e Echinodermata no infralitoral de costões rochosos de Arraial do Cabo, Rio de Janeiro, Brasil. **Rev. Bras. Biol.**, v. 55, n. 3, p. 471-480.

CAMERON, R.A. (1986). Reproduction larval occurrence and recruitment in Caribbean sea urchins. **Bull. Mar. Sci.**, New York, v. 39, p. 332-346.

CHELAZZI, G.; SERRA, G.; BUCCIARELLI, G. (1997). Zonal recovery after experimental displacement in two sea urchins co-occurring in the Mediterranean. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 212, p. 1-7.

CLARKE, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. **Aust. J. Ecol.**, Carlton South, v. 18, p. 117-143.

COOK, E. J.; BELL, M. V.; BLACK, K. D.; KELLY, M. S. (2000). Fatty acid compositions of gonadal material and diets of the sea urchin, *Psammechinus miliaris*: trophic and nutritional implications. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 255, p. 261-274.

DAYTON, P. K. (1970). Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. **Ecol. Monogr.**, Washington, v. 41, n. 4, p. 351-389.

EBERT, T. (1975). Growth and mortality of post-larval echinoids. **Am. Zool.**, New York, v.15, p. 755-775.

_____. (1996). Adaptive aspects of phenotypic plasticity in echinoderms. **Oceanol. Acta**, Paris, v. 19, n.3-4, p. 347-355.

FENAU, L.; MALARA, G.; CELLARIO, C.; CHARRA, R.; PALAZZOLI, I. (1977). Évolution des constituants biochimiques des principaux compartiments de l'oursin *Arbacia lixula* (L.) au cours d'un cycle sexuel et effets d'un jeûne de courte durée au cours de la maturation sexuelle. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 28, p. 17-30.

GIORDANO, F. (1986). **Ouriços do sublitoral rochoso da região de São Sebastião – São Paulo – Uma abordagem ecológica.** Campinas. 128 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual de Campinas.

GONOR, J. J.; (1972). Gonad growth in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) (Echinodermata: Echinoidea) and the assumptions of gonad index methods. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 10, p. 89-103.

GRUMBAUM, H.; BERGMAN, G.; ABBOTT, D.P.; OGDEN, J. C. (1978). Intraspecific agonistic behavior in the rock-boring sea urchin *Echinometra lucunter* (L.) (Echinodermata: Echinoidea). **Bull. Mar. Sci.**, New York, v. 28, p. 181-188.

GUILLOU, M.; LUMINGAS, L. J. L. (1999). Variation in the reproductive strategy of the sea urchin *Sphaerechinus granularis* (Echinodermata: Echinoidea) related of food availability. **J. Mar. Biol. Ass. U.K.**, London, v. 79, p. 131-136.

HART, L. J.; CHIA, F. S. (1990). Effect of food supply and body size on the foraging behavior of the burrowing sea urchin *Echinometra mathaei* (de Blainville). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 135, p. 99-108.

HAY, M. E.; LEE, R. R. Jr.; GUIEB, R. A. (1986). Food preference and chemiotaxis in the sea urchin *Arbacia punctulata* (Lamarck) Philippi. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 96, p. 147- 153.

HENDLER, G. (1977). The differential effects of seasonal stress and predation on the stability of reef-flat echinoid populations. *In*: Proceedings of the 3th International Coral Reef Symposium, p. 217-224.

KEMPF, M. (1962). Recherches d'écologie comparée sur *Paracentrotus lividus* et *Arbacia lixula* (L.). **Rec. Trav. St. Mar. End.**, [S.l.], v. 25, n. 39, p. 47-116.

KLINGER, T. S.; HSIEH, H. L.; PANGALLO, R. A.; CHEN, C. P.; LAWRENCE, J. M. (1986). The effect of temperature on feeding, digestion and absorption of *Lytechinus variegatus* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea). **Physiol. Zool.**, Chicago, v. 59, n. 3, p. 332-336.

LAMOUR, M. R. (2000). **Dinâmica sedimentar do canal da Galheta, via de acesso ao porto de Paranaguá – PR**. Curitiba. 100 f.

Dissertação (Mestrado) – Setor de Ciências da Terra, Universidade Federal do Paraná.

LAWRENCE, J. M. (1975). On the relationships between marine plants and the sea urchins. **Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.**, Ottawa, v.13, p.213-286.

_____. (1976). Absorption efficiencies of four species of tropical echinoids fed *Thalassia testudinum*. **Thalassia Jugosl.**, Zagreb, v. 12, n. 1, p. 201-205.

_____. (1987). **The Functional Biology of Echinoderms**. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. 340p.

_____. (2001). **Edible sea urchins: biology and ecology**. J. M. Lawrence (Ed.), Amsterdam: Elsevier Science, 419 p.

LAWRENCE, J. M.; KAFRI, J. (1979). Numbers, biomass and caloric content of the echinoderm fauna of the rocky shores of Barbados. **Mar. Biol.**, Berlin, v.52, p. 87-91

LAWRENCE, J. M.; HERRERA, J. (2000). Review article – Stress and deviant reproduction in Echinoderms. **Zoological Studies**, v.39, n. 3, p. 151-171.

LAWRENCE, J. M.; LAWRENCE, A. L.; GIESE, C. (1966). Role of the gut as a nutrient-storage organ in the purple sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*). **Physiol. Zoöl.**, v. 205, p. 281-290.

LAWRENCE, J. M.; LAWRENCE, A. L.; HOLLAND, N. D. (1965). Annual cycle in the size of the gut of the purple sea urchin

Strongylocentrotus purpuratus (Stimpson). **Nature**, Londres, v.205: 1238-1239.

LAWSON, G. W. (1966). The littoral ecology of west Africa. **Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.**, Ottawa, v. 4, p. 405-448.

LESSIOS, H. A. (1988). Populations dynamics of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) following mass mortality in Panama. **Mar. Biol.**, Berlin, v. 99, p. 515-526.

_____. (1990). Adaptation and phylogeny as determinants of egg size in echinoderms from the two sides of the isthmus of Panama. **Am. Nat.**, Chicago, v. 135, v.1, p.1-13.

MACIÁ, S. (2000). The effects of sea urchin grazing and drift algal blooms on a subtropical seagrass bed community. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 246, p. 53-67.

MARONE, E.; NOERNBERG, M.A.; MANTOVANELLI, A.; KLINGENFUS, M.S.; LAUTERT, L.F.C. (1997). **Caracterização física do complexo estuarino da Baía de Paranaguá**. Pontal do Sul: UFPR. v. 2. Relatório consolidado do convênio APPA/CEM.

MARQUES, V. M. (1984). Effects of *Arbacia lixula* (L.) (Echinoidea) on the algal communities of São Miguel and Graciosa Islands (Azores Archipelago: Portugal). **Arq. Mus. Bocage Ser. B Notas**, Lisboa, v. 3, n. 13, p. 103-108.

McCLAHANAN, T. R. (1998). Predation and the distribution and abundance of tropical sea urchin populations. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 221, p. 231-255.

McCLANAHAN, T. R.; MUTHIGA, N. A. (2001). The ecology of *Echinometra*. In: **Edible sea urchins: biology and ecology**. J. M. Lawrence (Ed.). Amsterdam: Elsevier Science. p. 225-243.

McCLANAHAN, T. R.; SHAFIR, S. H. (1990). Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef lagoon. **Oecologia**, Berlin, v. 83, p. 362-370.

McPHERSON, B. F. (1969). Studies of the biology of the tropical sea urchins *Echinometra lucunter* and *Echinometra viridis*. **Bull. Mar. Sci.**, New York, v.19, p. 194-213.

MENGE, B. A.; LUBCHENCO, J.; ASHKENAS, L. R. (1985). Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical rocky intertidal community. **Oecologia**, Berlin, v. 65, p. 394-405. .

MILLS, S. C.; PEYROT-CLAUSADE, M.; FONTAINE, M. F. (2000). Ingestion and transformation of algal turf by *Echinometra mathaei* on Tiahura fringing reef (French Polynesia). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 254, p. 71-84.

NONATO, E.; PÈRÉS, J. M. (1961) Observations sur quelques peuplements intertidaux de substrat dur dans la region d'Ubatuba (Etat S. Paulo). **Ca. Biol. Mar.**, Paris, v. 2, p. 263-270.

ODUM, E. P. (1986). **Ecologia**. Rio de Janeiro: Editora Guanabara, 434 p.

OLIVEIRA, L. P. H. (1951). Nota prévia sobre a fauna e flora marinha bentônica da Ilha da Trindade. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, Rio de Janeiro, v. 49, p. 443-456.

PENCHASZADEH, P.; LAWRENCE, J. M. (1999). *Arbacia dufresnei* (Echinodermata: Echinoidea): a carnivores in Argentinian waters. *In: Echinoderms Research*. Carnevali & Bonasoro (Eds.). Netherlands: Balkema. p.525-530.

POMPA, L.; PRIETO, A. S.; MANRIQUE, R. (1989). Abundancia y distribución espacial en una población del erizo *Echinometra lucunter* (L.) en el Golfo de Cariaco, Venezuela. **Acta Cient. Venez.**, Caracas, v.40, p. 289-294.

PRINCE, J. (1995). Limited effects of the sea urchin *Echinometra mathaei* (de Blainville) on the recruitment of benthic algae and macroinvertebrates into intertidal rock platforms at Rottnest Island, Western Australia. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 186, p. 237-258.

RÉGIS, M. B. (1979). Analyse des fluctuations des indices physiologiques chez deux échinoides (*Paracentrotus lividus*) (Lmk) et *Arbacia lixula* (L.) du Golfe de Marseille. **Tethys**, Marseille, v. 9, n. 2, p.167-181.

SEWELL, M. A.; YOUNG, C. M. (1999). Temperature limits to fertilization and early development in the tropical sea urchin *Echinometra lucunter*. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 236, p. 291-305.

SOARES, C. R.; PARANHOS FILHO, A. C.; SOUZA, M. C.; BRANCO, J. C.; FABIANOVICZ, R.; PRAZERES FILHO, H. J.; KOGUT, J. S. (1994). Variações da linha de costa no balneário Pontal do Sul (PR) no período 1953-1993: um balanço sedimentar. **Bol. Parana. Geocienc.**, Curitiba, v.42, p.161-171.

STEPHENSON, T. A.; STEPHENSON, A. (1972). **Life between tidemarks on rocky shore**. San Francisco: W. H. Freeman (Ed.).

TAVARES, Y. A. G.; KAWALL, H. G.; BORZONE, C. A. (2004). 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.

TOMMASI, L. R. (1966). Lista dos equinóides recentes do Brasil. **Contrib. Inst. Oceanogr. Série Oceangr. Biol.**, São Paulo, v. 11, p.1-50.

UNDERWOOD, A. J. (1985). Physical factors and biological interactions: the necessity and nature of ecological experiments. *In: The Ecology of Rocky Coasts*. Moore & Seed (Eds.), 467 p.

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ. Laboratório de Física Marinha do Centro de Estudos do Mar (ano). **Título**. Disponível em <http://cem.ufpr.br/física/Bpqua.html> Acesso em: 29/07/03.

VENTURA, C. R. R.; FALCÃO, A. P. C.; SANTOS, J. S.; FIORI, C.S. (1996). Reproductive cycle and feeding periodicity in the starfish *Astropecten brasiliensis* in the Cabo Frio upwelling ecosystem (Brazil). **Inv. Reprod. Develop.**, Rehouot, v. 31, n.1-3, p. 135-141.

VENTURA, C. R. R.; VAROTTO, R. S.; CARVALHO A. L. P. S.; PEREIRA A. D.; ALVES, S. L. S.; MACCORD, F. S. (2003). Interpopulation comparison of the reproductive and morphological traits of *Echinometra lucunter* (Echinodermata: Echinoidea) from two

different habitats on Brazilian coast. *In: Echinoderms Research*. Féral & David (Eds.). Swets & Zeitlinger: Lisse. p.289-293.

WATTS, S. A.; McCLINTOCK, J. B.; LAWRENCE, J. M. (2001). The ecology of *Lytechinus variegatus*. *In: Edible sea urchins: biology and ecology*. J.M.Lawrence (Ed.) Amsterdam: Elsevier Science. p. 395-414.

YONESHIGUE, Y. (1985). **Taxonomie et ecologie des algues marines dans la région de Cabo Frio, RJ, Brésil**. Marseille. 466 f. Tese (Doutorado) - Université d'Aix-Marseille.

Tabela 1. Lista dos taxa (composição faunística e ficológica) presentes no conteúdo alimentar dos equinóides *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* amostrados de agosto de 2000 a dezembro de 2001 na Ilha da Galheta.

COMPOSIÇÃO FAUNÍSTICA	COMPOSIÇÃO FICOLÓGICA
PORIFERA	CHLOROPHYTA
Classe DEMOSPONGIAE	Chlorophyta indet.
Demospongiae indet.	Classe Clorophyceae
CNIDARIA	Ordem Ulotrichales
Classe HYDROZOA	Família Chaetophoraceae
sp.1	<i>Entocladia</i> sp
<i>Macrorhynchia phillipina</i>	
ANNELIDAE POLYCHAETA	RHODOPHYTA
Família Chaetopteridae	Subclasse Bangioideae
<i>Chaetopterus</i> sp	Ordem Cryptonemiales
Família Hesionidae	Família Corallinaceae
sp 1	<i>Jania rubens</i>
Família Syllidae	
sp 1	Ordem Ceramiales
Família Sabellidae	Família Ceramiaceae
sp 1	<i>Ceramium</i> sp
CHELICERATA	<i>Wrangelia</i> sp
Classe PYCNOGONA	Família Rhodomelaceae
Ordem Pycnogonida	<i>Polysiphonia teetis</i>
Pycnogonida indet.	
CRUSTACEA	Subclasse Florideae
Classe Malacostraca	Ordem Gigartinales
Ordem Tanaidacea	Família Gracilariaceae
Tanaidacea indet.	<i>Gracilaria domingensis</i>
Ordem Amphipoda	Família Hypneaceae
Gammaridea indet.	<i>Hypnea musciformis</i>
Caprellidea indet.	
Ordem Decapoda	PHAEOPHYTA
Decapoda indet.	Subclasse Isogeneratae
MOLLUSCA	Ordem Dictyotales
BIVALVIA	Família Dictyotaceae
Ordem Pteroida	<i>Dictiopteris delicatula</i>
Pteroida indet.	<i>Dictiota cervicornis</i>
GASTROPODA	<i>Padina gymnospora</i>
Família Rissoidae	
sp 1	Subclasse Heterogeneratae
BRYOZOA	Ordem Dictyosiphonales
Bryozoa indet.	Família Punctariaceae
Ordem Cheilostomida	<i>Petalonia fascia</i>
Família Aeteidae	
<i>Bugula</i> sp	
TUNICATA	
Ordem Phlebobranchia	
Família Ascidiidae	
Ascidiidae indet.	
ECHINODERMATA	
Classe OPHIUROIDEA	
Ophiuroidea indet	

Tabela 2. Dados de presença/ausência, riqueza mensal e frequência anual (FA%) dos táxons encontrados no conteúdo alimentar de *Echinometra lucunter* na Ilha da Galheta.

TÁXONS / MESES (amostras para n-MDS)	AGO/00 E1	SET E2	OUT E3	NOV E4	DEZ E5	JAN/01 E6	FEV E7	MAR E8	ABR E9	MAI E10	JUN E11	JUL E12	AGO E13	SET E14	OUT E15	NOV E16	DEZ E17	FA (%)
Porifera indet.	X	X	X				X											29
Hydrozoa indet.		X		X			X		X									24
<i>M. philippina</i>	X	X											X					18
Polychaeta indet.											X	X			X			18
<i>Chaetopterus</i> sp									X					X	X		X	24
Sabellidae sp1																X	X	12
Syllidae sp 1																X	X	12
Decapoda indet.	X	X	X				X	X	X			X	X		X	X	X	65
Gammaridea spp.	X											X	X					18
Caprellidea spp.	X												X	X	X			24
Tanaidacea indet.														X				6
Pteroida indet.														X		X	X	5
Rissoidea sp 1.										X			X	X				18
Bryozoa indet.	X	X			X		X		X				X					35
<i>Bugula</i> sp			X															6
Ascidiacea indet.					X		X						X					18
Ophiuroidea indet.					X								X					12
Chlorophyta indet.		X																6
<i>Entocladia</i> sp	X																	6
<i>Polysiphonia teetis</i>	X			X		X				X			X		X		X	41
<i>Hypnea musciformis</i>						X	X		X					X	X	X	X	41
<i>Jania rubens</i>				X		X	X			X				X				29

Tabela 2. (continuação)

<i>G. dominguensis</i>						X												6
<i>Ceramium</i> sp	X			X		X				X			X		X			35
<i>Dictyota cervicornis</i>						X	X										X	18
<i>Padina gymnospora</i>			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X					65
<i>Petalonia fascia</i>			X										X					12
RIQUEZA MENSAL																		
TÁXONS FAUNÍSTICOS	6	5	3	1	3	0	5	1	4	1	1	3	8	5	4	4	5	
TÁXONS FICOLÓGICOS	3	1	2	4	1	7	4	1	2	4	1	1	4	2	3	2	2	
TOTAL	9	6	5	5	4	7	9	2	6	5	2	4	12	7	7	6	7	

Tabela 3. Dados de presença/ausência, riqueza mensal e frequência anual (FA%) dos táxons encontrados no conteúdo alimentar de *Arbacia lixula* na Ilha da Galheta.

TÁXONS/MESES (amostras para n-MDS)	AGO/00	SET	OUT	NOV	DEZ	JAN/01	FEV	MAR	ABR	MAI	JUN	JUL	AGO	SET	OUT	NOV	DEZ	FA (%)
	A7	A8	A9	A10	A11	A12	A13	A14	A15	A16	A17							
Hydrozoa indet.			X									X						18
Polychaeta indet.			X															9
Gammaridea spp			X		X		X					X			X			36
Caprellidea spp			X	X			X	X	X	X								54
Pycnogonida indet.				X														9
Pteroida indet.		X	X															18
Rissoidae sp 1.		X	X	X	X	X		X					X			X		63
Bryozoa indet.				X	X													18
Ascidiacea indet.				X							X							18
Chlorophyta indet.				X														9
<i>Padina gymnospora</i>		X																9
RIQUEZA MENSAL																		
TÁXONS FAUNÍSTICOS	-	-	-	-	-	-	0	2	6	5	3	4	2	2	2	1	0	
TÁXONS FICOLÓGICOS	-	-	-	-	-	-	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
TOTAL	-	-	-	-	-	-	1	2	6	6	3	4	2	2	2	1	0	

- meses sem triagem de conteúdo

Tabela 4. Resultados da análise de variância (ANOVA) unifatorial para os índices de repleção do trato digestivo (IR) e da matéria orgânica do conteúdo alimentar (IRMO) para *Echinometra lucunter*.

	SQ	GL	QM	F	<i>p</i>
IR (N=179)	50,79	16	3,17	8,7123	0,0000
IRMO (N=166)	1,85	16	0,11	3,9701	0,0000

Tabela 5. Resultados da análise de variância (ANOVA) unifatorial para os índices de repleção do trato digestivo (IR) e da matéria orgânica do conteúdo alimentar (IRMO) para *Arbacia lixula*.

	SQ	GL	QM	F	<i>p</i>
IR (N=175)	74,17	16	4,63	3,3553	0,0000
IRMO (N=175)	3,37	16	0,21	2,6427	0,0010

Tabela 6. Resultados da análise de variância (ANOVA) bifatorial para a densidade média de *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* amostrados em julho e outubro de 2001 na Ilha da Galheta em diferentes níveis de profundidade.

	SQ	GL	QM	F	<i>p</i>
<i>E. lucunter</i> (N=36)					
1- MÊS	1,77	1	1,77	0,0084	0,9272
2- NÍVEL	1201,77	1	1201,77	6,8814	0,0129
1 X 2	144,00	1	144,00	0,7955	0,3790
 <i>A. lixula</i> (N=36)					
1 -MÊS	7,11	1	7,11	0,0579	0,8111
2- NÍVEL	113,77	1	113,77	0,9522	0,3360
1 X 2	44,44	1	44,44	0,3546	0,5557

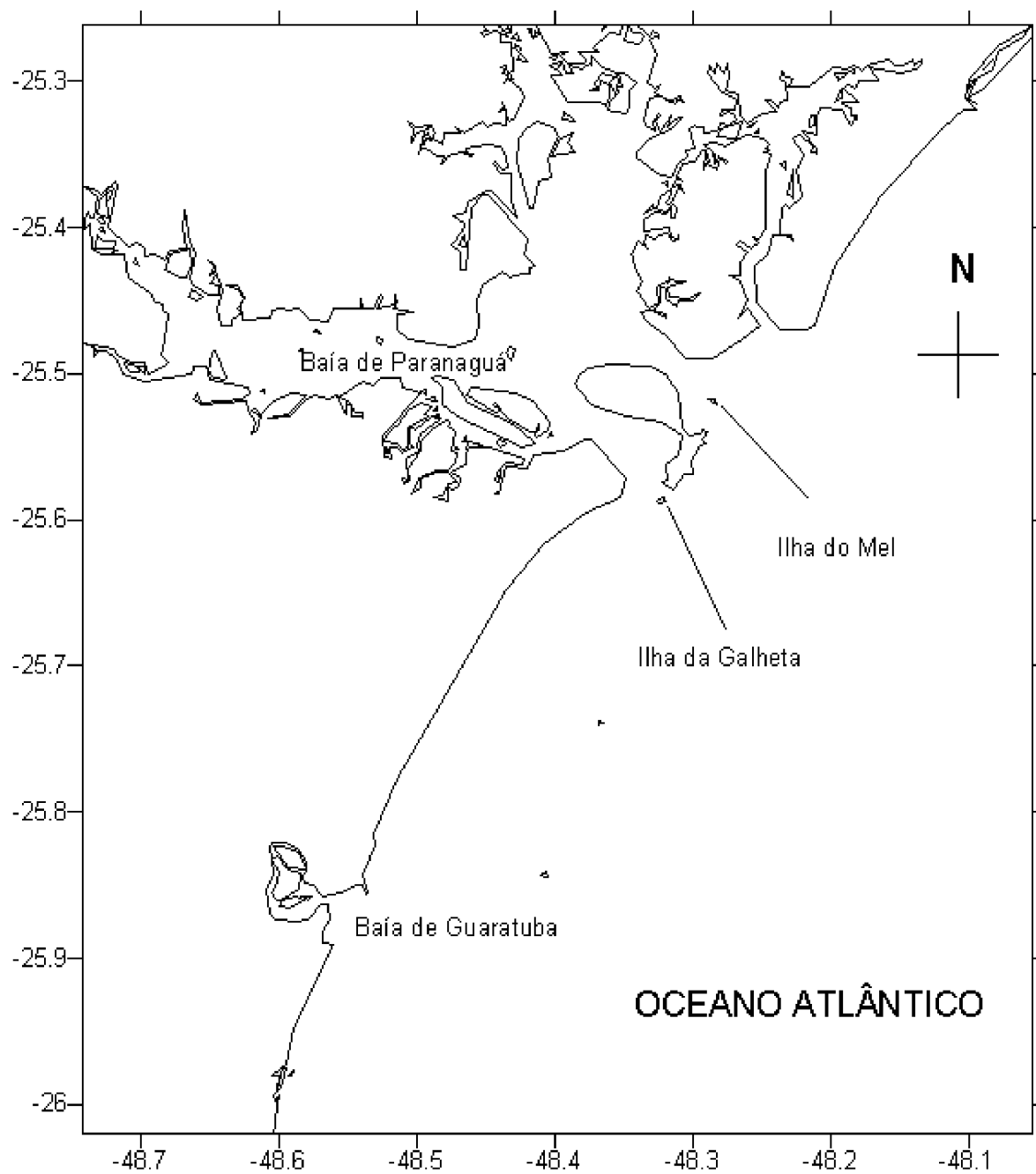


Figura 1. Mapa de localização da área de estudo.

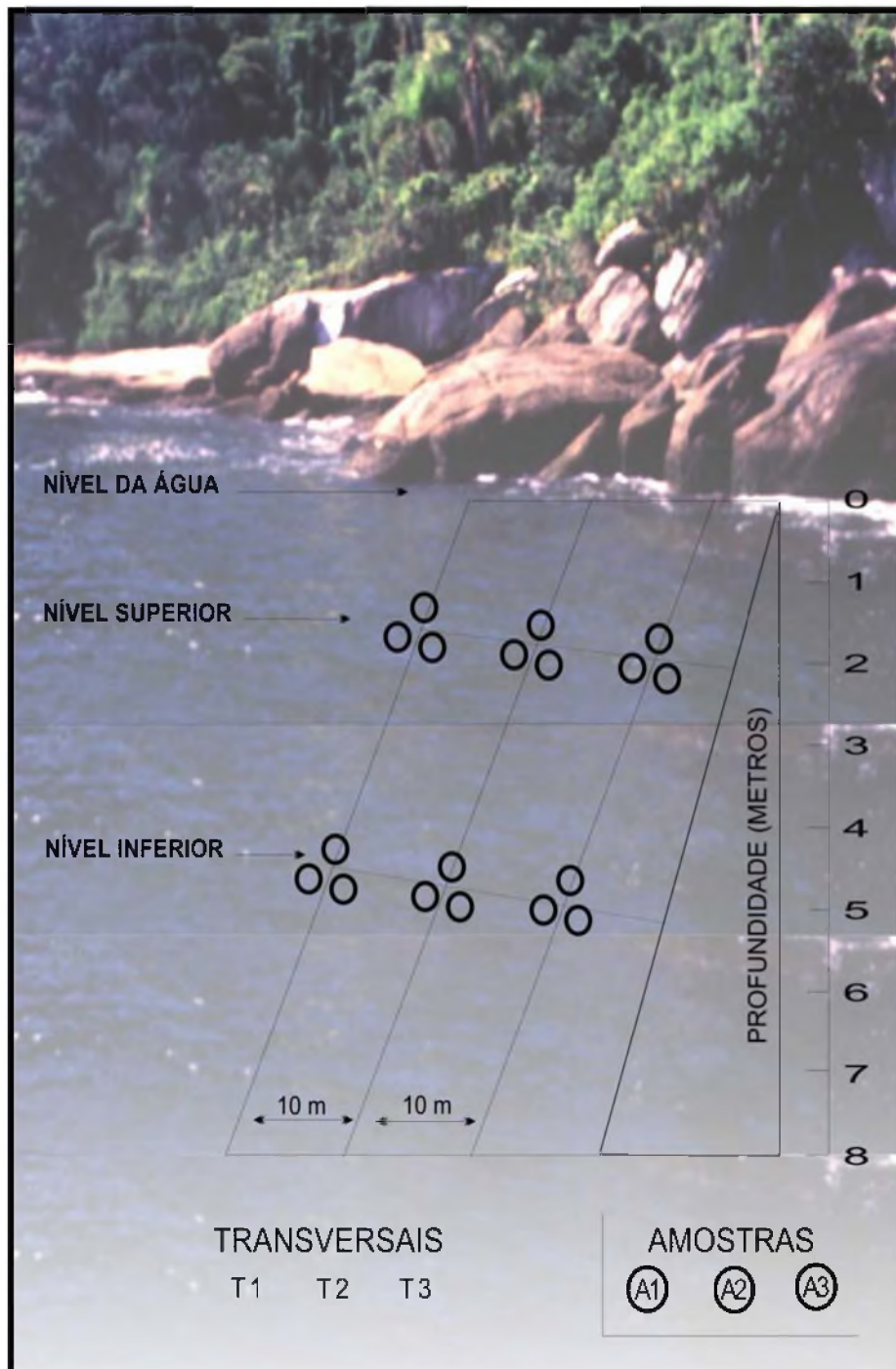


Figura 2. Desenho esquemático da metodologia de amostragem realizada nos costões da face norte da Ilha da Galheta nos meses de julho e outubro de 2001 para a determinação do padrão de distribuição dos equinóides.

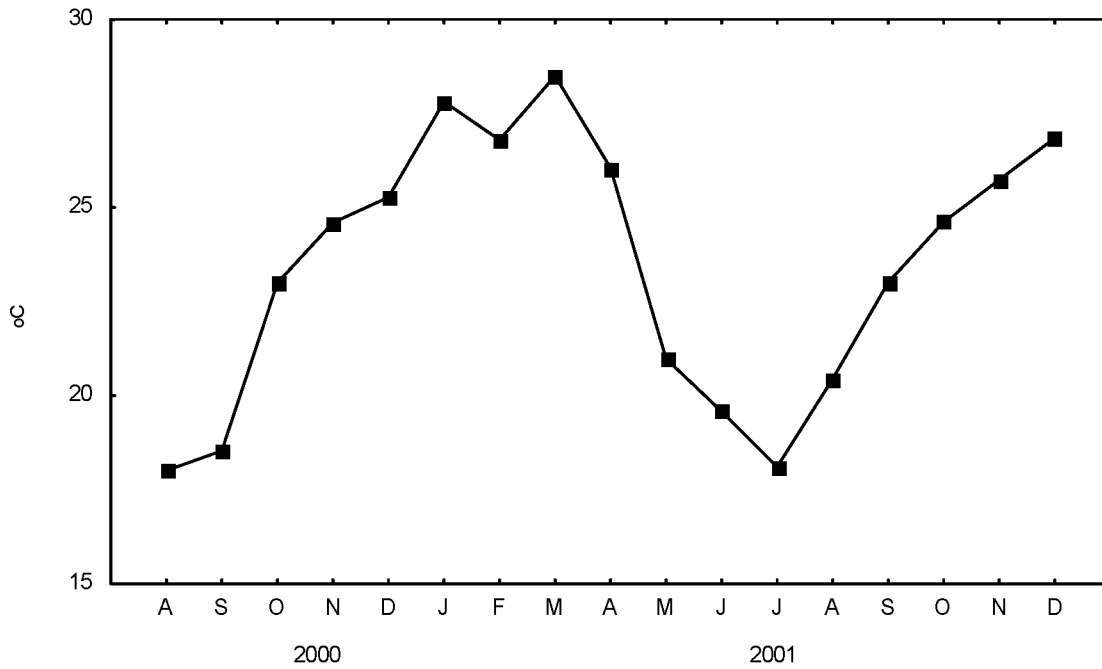


Figura 3. Valores pontuais da temperatura da água registrada entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta.

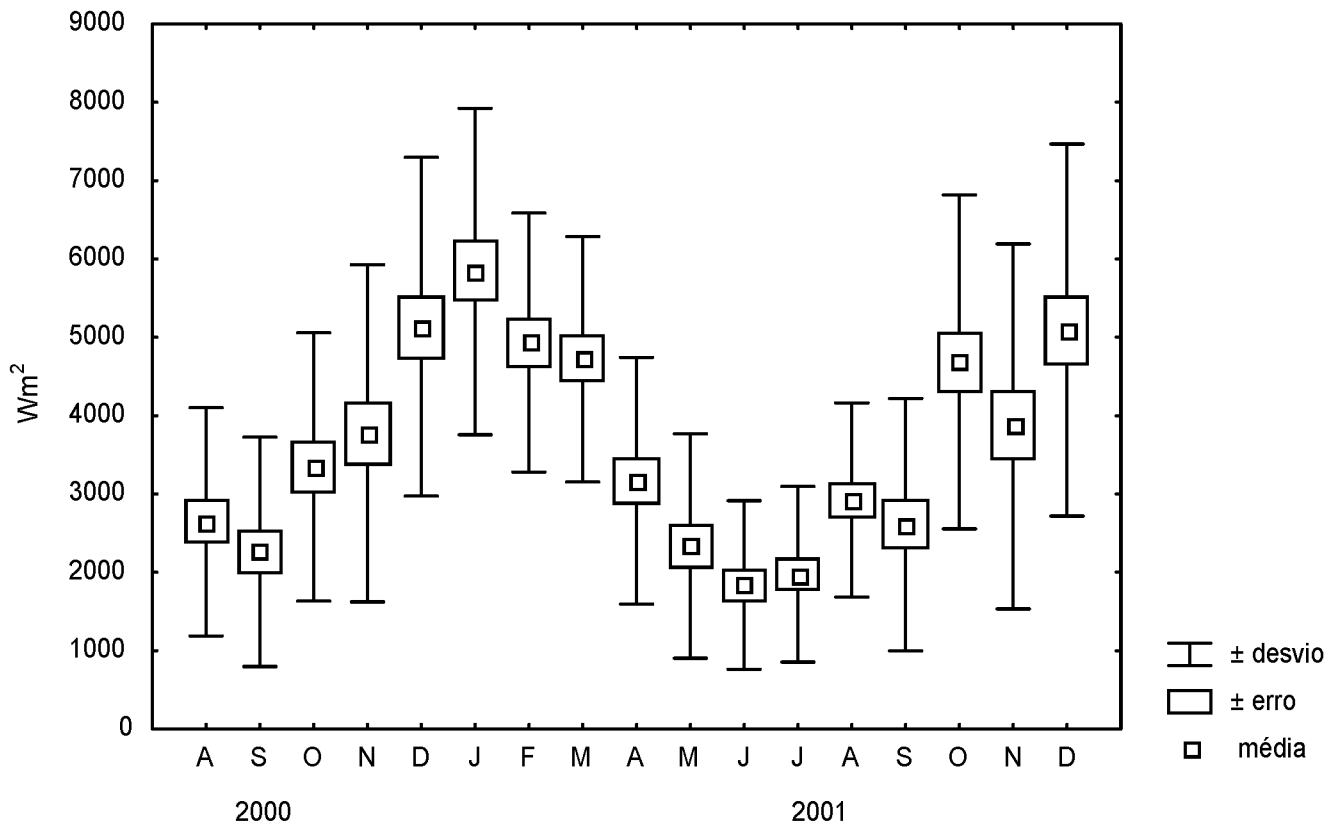


Figura 4. Variação da intensidade de radiação luminosa registrada entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 (dados da Estação Meteorológica de Guaratuba – SIMEPAR).

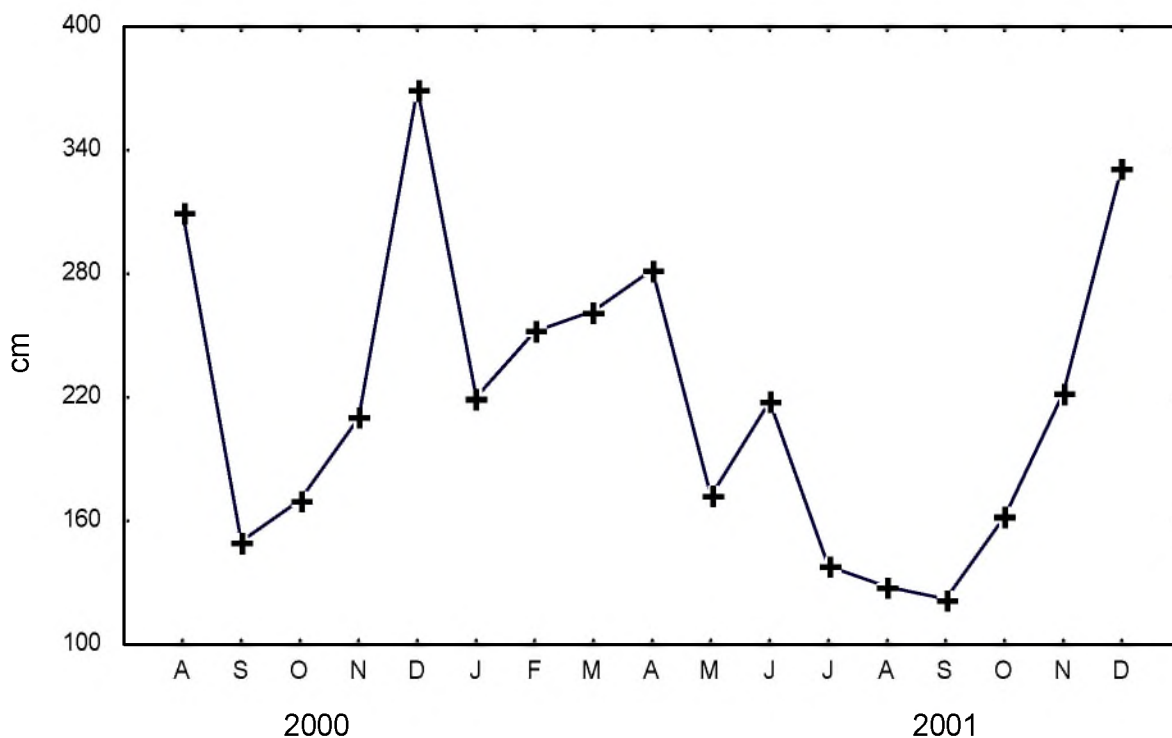


Figura 5. Valores pontuais da profundidade da transparência da água registrada entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta.

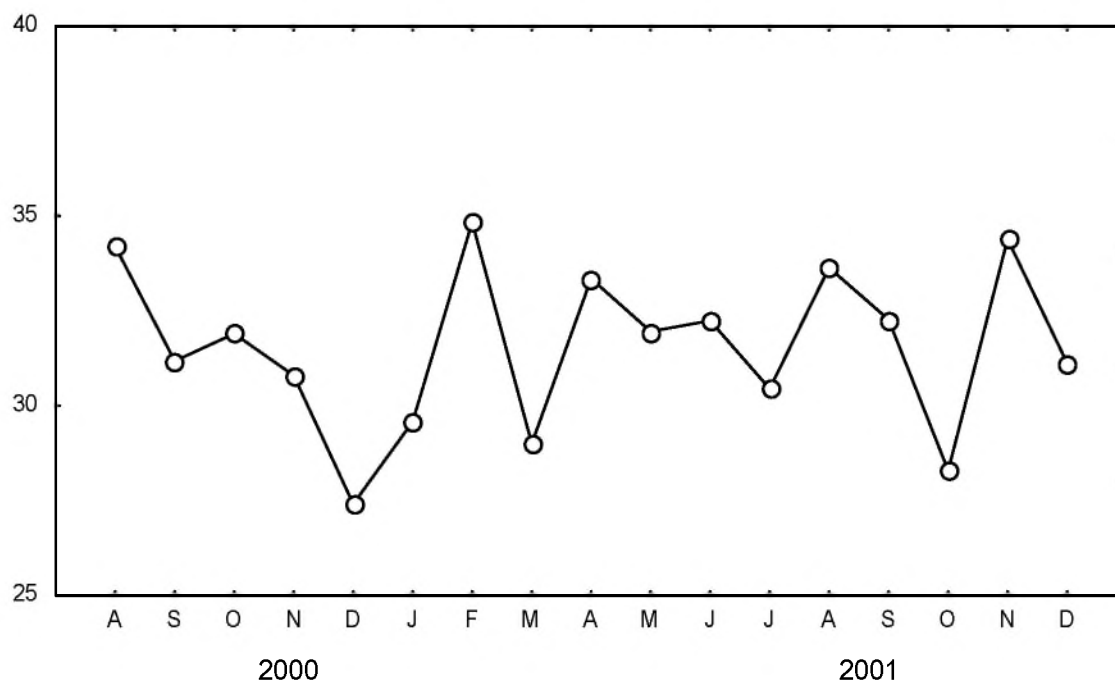


Figura 6. Valores pontuais da salinidade da água registrada entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta.

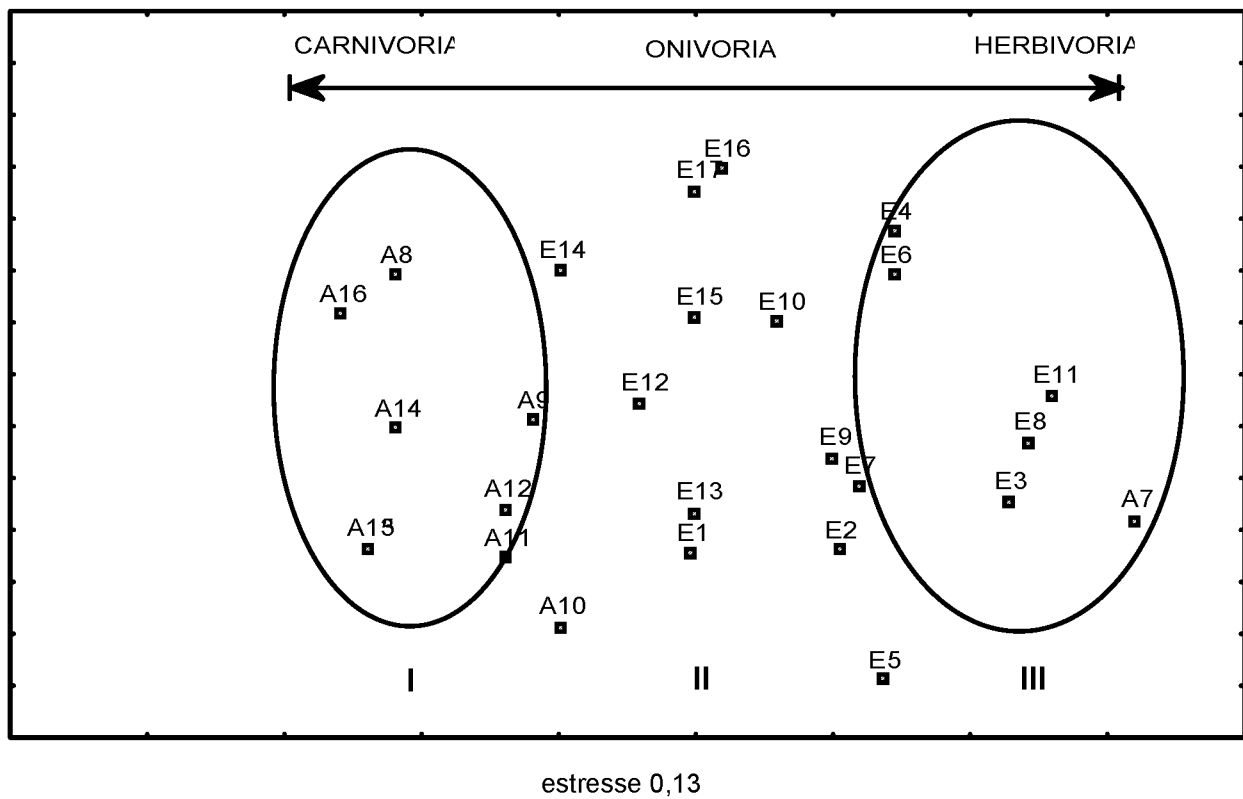


Figura 7. Resultados da análise numérica pelo método de ordenação n-MDS entre os meses com registros de itens alimentares nos conteúdos de *E. lucunter* (E) e de *A. lixula* (A) - representação gráfica. Legenda: E1-E17, amostras-mês de agosto/2000 a dezembro/2001; A7 a A16, amostras-mês de fevereiro/2001 a novembro/2001.

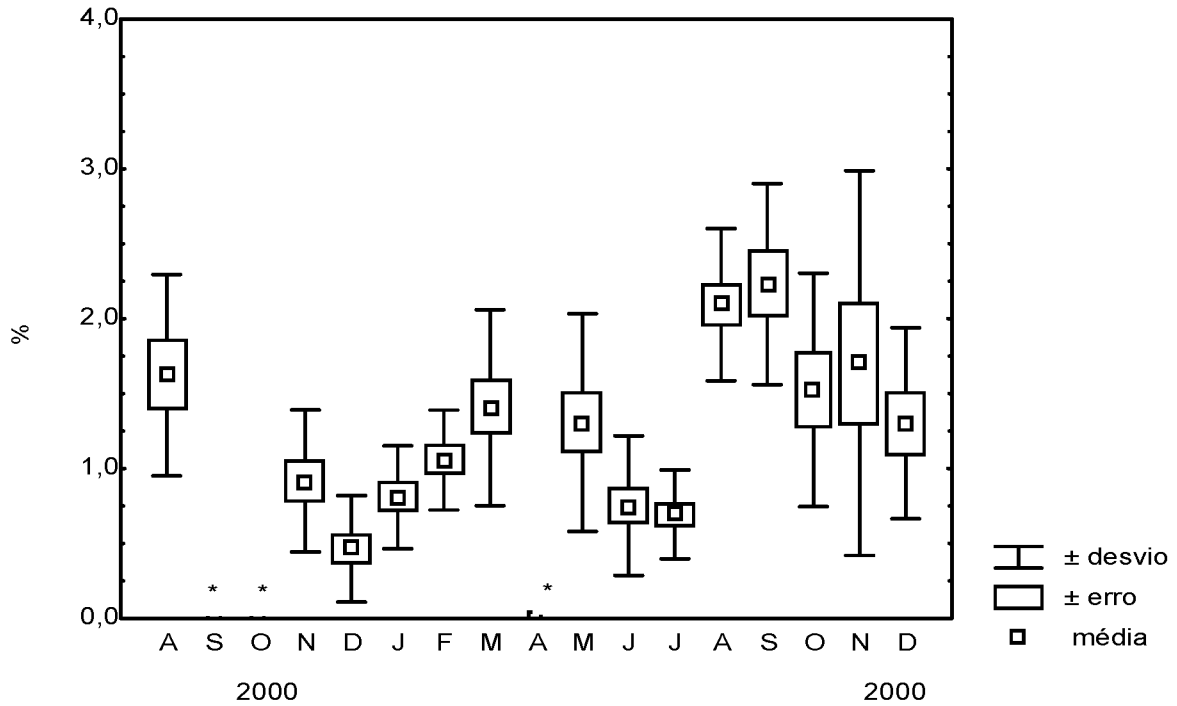


Figura 8. Variação do Índice de Repleção de *E. lucunter* entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta. (*) mês sem registro.

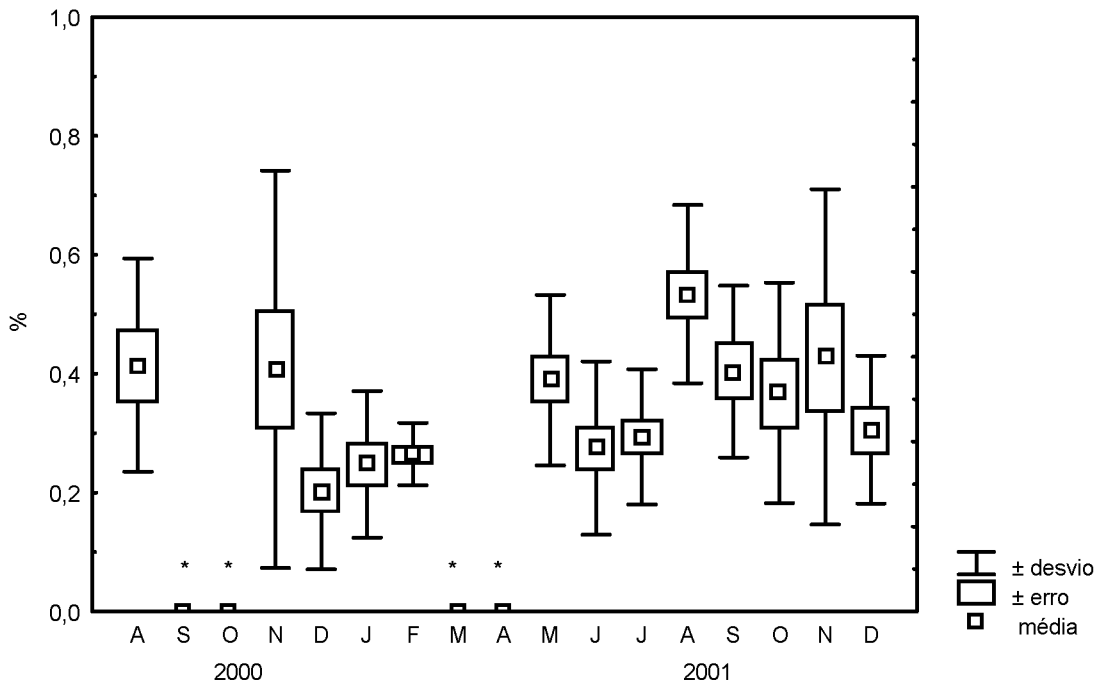


Figura 9. Variação do Índice de Repleção da matéria orgânica (IRMO) de *E. lucunter* entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta. (*) mês sem registro.

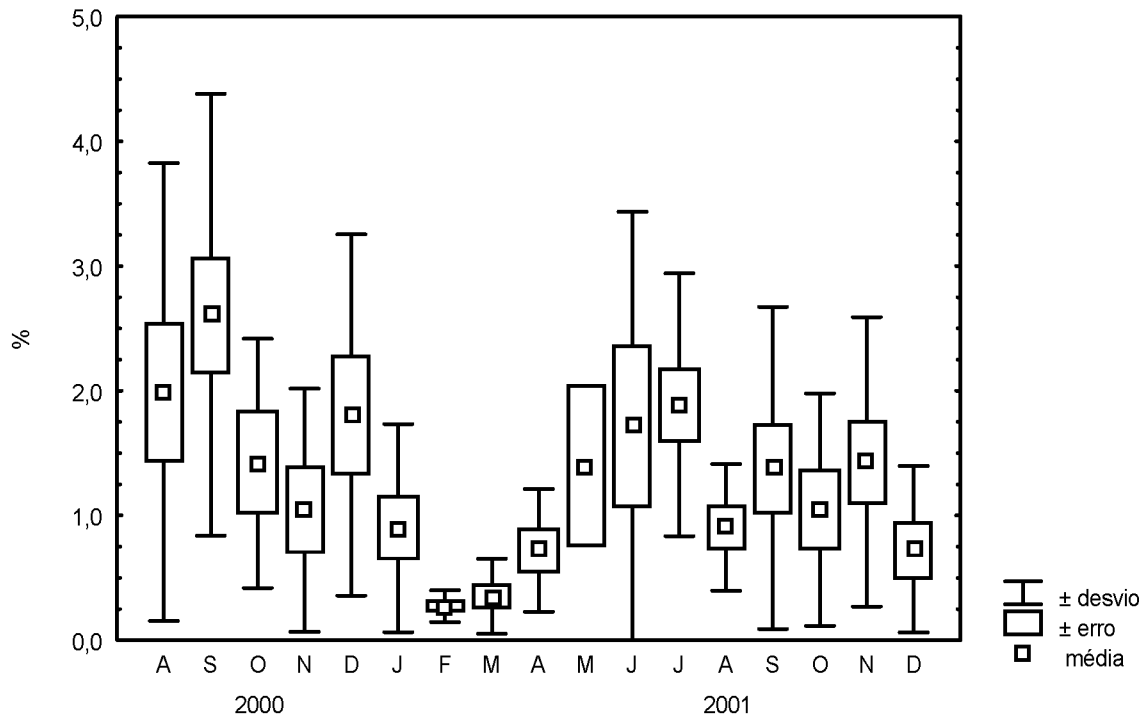


Figura 10. Variação do Índice de Repleção (IR) de *A. lixula* entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta.

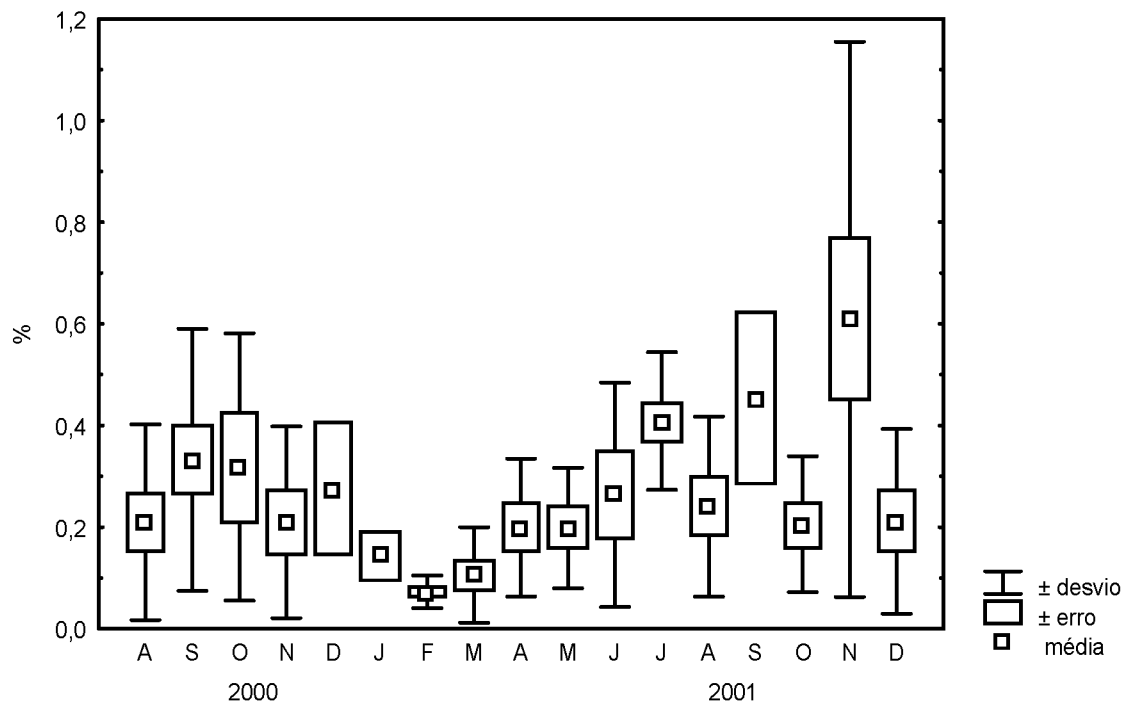


Figura 11. Variação do Índice de Repleção da matéria orgânica (IRMO) de *A. lixula* entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta.

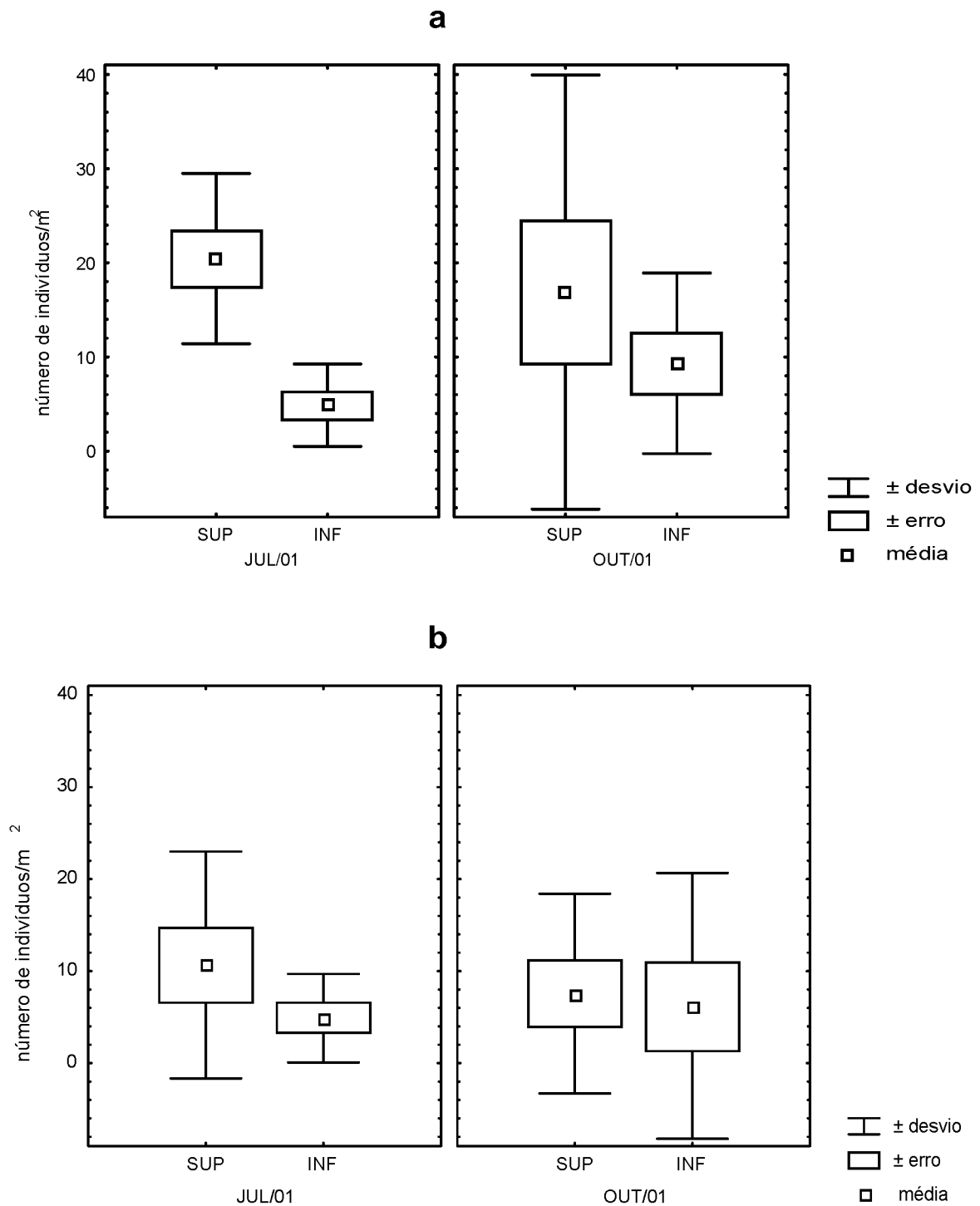


Figura 12. Variação da densidade média (número de indivíduos/m²) dos equinóides amostrados em julho e outubro de 2001 nos diferentes níveis de profundidade na Ilha da Galheta. a: *E. lucunter*; b: *A. lixula*.

Anexo1.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Índice de Repleção do conteúdo alimentar (IR) de *E. lucunter* x meses

ANOVA	VARIÁVEL: IR EFEITO PRINCIPAL: MESES GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)						
	Média	1	2	3	4	5	6
MESES							
ABR/01	0,00	xxxx					
SET/00	0,00	xxxx					
OUT/00	0,00	xxxx					
DEZ/00	0,46	xxxx					
JUL/01	0,69	xxxx					
JUN/01	0,75	xxxx					
JAN/01	0,81	xxxx					
NOV/00	0,92	xxxx	xxxx				
FEV/01	1,06	xxxx	xxxx	xxxx			
DEZ/01	1,30		xxxx	xxxx	xxxx		
MAI/01	1,31		xxxx	xxxx	xxxx		
MAR/01	1,41			xxxx	xxxx		
OUT/01	1,52			xxxx	xxxx		
AGO/00	1,62				xxxx	xxxx	
NOV/01	1,70				xxxx	xxxx	xxxx
AGO/01	2,09					xxxx	xxxx
SET/01	2,23						xxxx

Anexo 2.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Índice de Repleção da matéria orgânica (IRMO) de *E. lucunter* x meses

ANOVA	VARIÁVEL: IRMO EFEITO PRINCIPAL: MESES GRUPOS HOMOGENEOS ($\alpha = 0,05$)										
	MESES	Média	1	2	3	4	5	6	7	8	9
MAR/01	0,00	xxxx									
ABR/01	0,00		xxxx								
SET/00	0,00		xxxx								
OUT/00	0,00			xxxx							
DEZ/00	0,20		xxxx		xxxx						
JAN/01	0,25		xxxx		xxxx	xxxx					
FEV/01	0,26		xxxx		xxxx	xxxx	xxxx				
JUN/01	0,27		xxxx		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx			
JUL/01	0,29		xxxx		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx		
DEZ/01	0,31		xxxx		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx		
OUT/01	0,37					xxxx	xxxx	xxxx	xxxx		
MAI/01	0,39						xxxx	xxxx	xxxx		
SET/01	0,40						xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
NOV/00	0,41								xxxx	xxxx	
AGO/00	0,41							xxxx	xxxx	xxxx	
NOV/01	0,43								xxxx	xxxx	
AGO/01	0,53									xxxx	

Anexo 3.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Índice de Repleção do conteúdo alimentar (IR) de *A. lixula* x meses

ANOVA	VARIÁVEL: IR EFEITO PRINCIPAL: MESES GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)					
MESES	Média	1	2	3	4	5
FEV/01	0,27	xxxx				
MAR/01	0,35	xxxx	xxxx			
ABR/01	0,72	xxxx	xxxx	xxxx		
DEZ/01	0,72	xxxx	xxxx	xxxx		
JAN/01	0,89	xxxx	xxxx	xxxx		
AGO/01	0,90	xxxx	xxxx	xxxx		
NOV/00	1,04	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
OUT/01	1,04	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
SET/01	1,38			xxxx	xxxx	
MAI/01	1,40		xxxx	xxxx	xxxx	
OUT/00	1,41	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
NOV/01	1,43			xxxx	xxxx	
JUN/01	1,71			xxxx	xxxx	xxxx
DEZ/00	1,80			xxxx	xxxx	xxxx
JUL/01	1,88				xxxx	xxxx
AGO/00	1,99				xxxx	xxxx
SET/00	2,61					xxxx

Anexo 4.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Índice de Repleção da metéria orgânica (IRMO) de *A. lixula* x meses

ANOVA	VARIÁVEL: IRMO EFEITO PRINCIPAL: MESES GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)					
	Média	1	2	3	4	5
MESES						
FEV/01	0,07	xxxx				
MAR/01	0,10	xxxx				
JAN/01	0,14	xxxx	xxxx			
MAI/01	0,19	xxxx	xxxx	xxxx		
ABR/01	0,19	xxxx	xxxx	xxxx		
OUT/01	0,20	xxxx	xxxx	xxxx		
NOV/00	0,20	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
AGO/00	0,20	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
DEZ/01	0,21	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
AGO/01	0,24	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
JUN/01	0,26	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
DEZ/00	0,27	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
OUT/00	0,31	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
SET/00	0,33		xxxx	xxxx	xxxx	
JUL/01	0,40			xxxx	xxxx	xxxx
SET/01	0,45				xxxx	xxxx
NOV/01	0,60					xxxx

Anexo 5.

Resultados do teste *a posteriori* LSD (Least Square Distance)
 Densidade X Meses X Níveis de profundidade (SUP e INF) X Espécies

ANOVA	VARIÁVEL: DENSIDADE INTERAÇÃO: MÊS x NÍVEL X ESPÉCIE GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)			
	MÊS/NÍVEL/ESPÉCIE	Média	1	2
JUL/01 INF ECH	4,88	xxxx		
JUL/01 INF ARB	4,88	xxxx		
OUT/01 INF ARB	6,22	xxxx	xxxx	
OUT/01 SUP ARB	7,55	xxxx	xxxx	
OUT/01 INF ECH	9,33	xxxx	xxxx	xxxx
JUL/01 SUP ARB	10,66	xxxx	xxxx	xxxx
OUT/01 SUP ECH	16,88		xxxx	xxxx
JUL/01 SUP ECH	20,44			xxxx

CAPÍTULO II

Ciclo reprodutivo de *Echinometra lucunter* (Linnaeus, 1758) e *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758) (ECHINODERMATA: ECHINOIDEA) na Ilha da Galheta, litoral paranaense, Brasil.

INTRODUÇÃO

Vários trabalhos sobre a reprodução de invertebrados marinhos têm focalizado os equinodermos como organismos particularmente apropriados para estudos desta natureza devido à sua pouca mobilidade, grande tamanho e ciclo reprodutivo anual (Byrne, 1990; Laegdsgaard *et al*, 1991; Lessios, 1991; Bishop e Watts, 1994; King *et al*, 1994; Drummond, 1995; Bentley, 1998).

Os equinóides são largamente utilizados como material embriológico e nesses estudos também provêm informações sobre as atividades reprodutivas das espécies. Por mais de cinco décadas uma vasta quantidade de indivíduos tem sido coletada nas regiões temperadas e tropicais para estudos sobre as condições reprodutivas destes animais (Giese *et al*, 1964; Boolootian, 1966; Gonor, 1972; Lawrence, 1987; Adiyodi, 1983; Strathmann, 1987; Pearse e Cameron, 1991).

Na classe Echinoidea ocorre a gonocoria com machos e fêmeas na mesma proporção sendo os gametas liberados no ambiente onde ocorre a fertilização. Tipicamente possuem alta fecundidade e produzem ovos pequenos, com dimensões inferiores a 250 μm e o desenvolvimento larval é predominantemente planctotrófico. Formas de desenvolvimento pelágico com larvas lecitotróficas e o não-pelágico (incubação e encapsulação) são menos comuns (Jaeckle, 1995; George, 1996; Lawrence, 1987; Pearse e Cameron, 1991).

O evento reprodutivo nos equinóides (como em muitos invertebrados marinhos) é um fenômeno que pode se manifestar rítmica ou esporadicamente. As gônadas passam por uma série de estágios até a maturação sexual, que caracterizam o que é definido

como ciclo reprodutivo ou gametogênico. Um ciclo gametogênico se inicia com a multiplicação e a diferenciação das células precursoras dos gametas (gônias), acúmulo e liberação de gametas maduros e um período de repouso ou recessão da atividade gonadal, onde gametas residuais ou remanescentes são reabsorvidos (Giese, 1959; Strathmann e Strathmann, 1972).

A organização tissular e celular da gônada dos equinóides

Autores como Walker (1982), Adiyodi (1983), Lawrence (1987), Strathmann (1987), Pearse e Cameron (1991) descreveram pormenorizadamente a organização tissular e celular do órgão reprodutivo nos equinóides.

As gônadas são estruturas saculiformes (ácinos ou túbulos) mais ou menos fusionadas e ressuspendidas por um mesentério ao longo da superfície interna da cavidade celomática. A parede da gônada é formada por quatro camadas: o peritônio, o tecido conetivo, o tecido muscular e o epitélio germinal que por sua vez envolve o lúmen gonadal.

O epitélio germinal é a camada mais interna do túbulo gonadal e apresenta dois tipos celulares principais: células gametogênicas que se desenvolvem em espermatozóides e ovócitos e células não germinais denominadas fagócitos nutritivos. O lúmen é obliterado quando os fagócitos nutritivos estão desenvolvidos. Nos estágios iniciais da gametogênese as células gaméticas apresentam-se organizadas sobre a lâmina basal formando uma espessa camada de intensa basofilia.

A gametogênese é um processo de mudanças tanto das células gaméticas quanto das somáticas presentes no tecido gonadal. Os gametas dos equinóides podem ser acumulados em um discreto momento do ano (1 a 2 meses) ou por longos períodos, entretanto a diferenciação e o crescimento celular ocorrem apenas um pouco antes da desova ou emissão.

As gônias (oogônias e espermatogônias) são células compactas variando entre 3 a 5 μm nos machos e de 5 a 10 μm nas fêmeas. As oogônias transformam-se em ovócitos primários (pré-vitelogênicos) ainda junto ao epitélio germinal. A partir dessa fase inicia-se gradualmente o crescimento celular, quando então pode ser visualizado um grande e conspícuo núcleo que ao completar seu desenvolvimento denomina-se vesícula germinal. O gameta feminino assume a forma típica de ovócito vitelogênico. Durante a vitelogênese a presença de interdigitações e microvilosidades unindo os gametas e os fagócitos nutritivos garantem a transferência de nutrientes por difusão ou pinocitose.

Com a maturação os ovócitos separam-se das células nutritivas e a vesícula germinal degenera. A segunda divisão meiótica é completada e forma-se o óvulo haplóide e o corpúsculo polar. O gameta então é liberado no lúmen onde ocorre ainda o desenvolvimento de uma camada externa ou capa gelatinosa à superfície da membrana celular e grânulos corticais concentrados abaixo desta.

Na espermiogênese ocorre síntese de proteína e de glicogênio provavelmente para o aumento do citoplasma celular. Os espermatócitos diferenciam-se e acumulam-se entre os fagócitos nutritivos formando camadas e colunas empilhadas. A meiose inicia-

se entre os espermatócitos primários próximos ao lúmen gonadal. Os espermatozóides acumulam-se e são estocados até a emissão dos gametas.

Há discordâncias entre autores quanto à terminologia utilizada para conceituar a linhagem de células somáticas presentes nas gônadas: células nutritivas, fagócitos nutritivos ou células acessórias. Entretanto, em termos funcionais, tais células são reconhecidas por desempenhar importante papel na gametogênese.

Ao longo do ciclo gonadal estas células apresentam mudanças de tamanho do seu conteúdo citoplasmático: elas são pequenas e pouco diferenciadas quando as gônadas estão cheias de gametas e após a liberação destes, os fagócitos nutritivos aparecem especialmente ativos na fagocitose de gametas não liberados (residuais ou remanescentes). Com o repouso da atividade reprodutiva os fagócitos nutritivos aumentam de tamanho e número até preencherem toda a gônada o que caracteriza para algumas espécies de equinóides uma fase de aumento de peso do órgão e de reserva nutritiva.

A regulação do ciclo reprodutivo nos equinóides

Fatores ambientais (exógenos) e o controle interno dos indivíduos (endógeno) são mecanismos reguladores da periodicidade e da extensão do ciclo gametogênico. Tais mecanismos agindo isolados ou em associação podem atuar como “gatilhos”, que sincronizam ou direcionam a época reprodutiva (Pearse e Cameron, 1991).

Dentre os fatores ambientais, a temperatura da água do mar foi sugerida como o principal agente sincronizador do desenvolvimento gonadal em um grande número de trabalhos em regiões temperadas como os de Bauer (1976), Yamamoto *et al* (1988), Byrne (1990), Chen e Chen (1993) e Sewell e Young, (1999). O fotoperíodo demonstrou regular a gametogenêse em estudos como os de Pearse (1969), Pearse *et al* (1986), Bay-Schmith (1981), McClintock e Watts (1990), Pearse e Cameron (1991), Vernon *et al* (1993). Fatores como a salinidade da água (Lessios,1981), a maré (Pearse, 1972), o ciclo lunar (Pearse, 1990, Iliffe e Pearse, 1982; Lessios, 1991), a turbulência da água (Pearse, 1969; Pearse e Cameron, 1991) e a disponibilidade de alimento (Booolotian, 1966; Gonor, 1973; Lawrence e Lane, 1982; Pearse e Cameron, 1991) também foram citados como fatores direcionadores do ciclo reprodutivo.

A presença de ritmos reprodutivos independentes das condições locais pode indicar a manifestação de um controle endógeno. Combinações entre os centros de controle nervoso, sistemas hormonais e as gônadas foram citados nos trabalhos de Booolotian (1966) e Bay-Schmith (1981).

As espécies-alvo

Echinometra lucunter e *Arbaxia lixula* são equinóides comumente encontrados ao longo da costa do Atlântico Sul e em especial no litoral brasileiro, onde são extremamente abundantes em substratos consolidados de ambientes costeiros (Bernasconi,1955; Tommasi, 1966; Giordano, 1986; Castro *et al*, 1995; Ventura *et al*, 2003; Tavares *et al*, 2004).

As condições reprodutivas das populações de *E. lucunter* foram descritas por McPherson (1969) para o Atlântico Norte, Cameron (1986), Lewis e Storey (1984) e Lessios (1984) em águas do Caribe e por Ventura *et al* (2003) na costa nordeste e sudeste do Brasil. Registros sobre a reprodução para *A. lixula* na costa atlântica são inexistentes.

O objetivo deste capítulo foi caracterizar qualitativa e quantitativamente o ciclo reprodutivo de *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula*. Análises microscópicas do tecido gonadal foram utilizadas para: a) descrever os principais eventos da gametogênese; b) determinar a proporção sexual e c) avaliar o potencial reprodutivo das fêmeas de cada espécie em relação à dimensão dos ovócitos maduros.

MATERIAL E MÉTODOS

I - Área de estudo

O litoral do Estado do Paraná estende-se por 105 km, entre os paralelos 25°20' e 25°55'S e os meridianos 48°10' e 48°35'W. A linha costeira da planície litorânea tem uma orientação NNE e sua continuidade é interrompida, na porção centro-norte pela desembocadura da baía de Paranaguá. A região é caracterizada pela presença da Ilha do Mel, que divide este trecho em dois setores: um ao norte, pelos canais Norte e Sueste e outro ao sul, pelo canal da Galheta.

O setor sul da entrada do estuário, compreendido entre a Ponta Caraguatá (Ilha do Mel) e o continente (balneário Pontal do Sul) é caracterizado pela presença do canal da Galheta, principal via de acesso ao estuário, e um pequeno afloramento em forma de linhas rochosas abruptas denominado Ilha da Galheta (25°35'S, 48°19'W). Um trecho de costão rochoso da face norte desta ilha, em razão das particularidades quanto à organização espacial dos equinóides e acessibilidade, foi escolhido como local de coleta para o presente estudo.

A descrição detalhada do local de coleta bem como da metodologia da amostragem encontra-se pormenorizada no capítulo I.

II- Parâmetros Biológicos

De agosto de 2000 a dezembro de 2001 foram coletados mensalmente cerca de 20 exemplares adultos das espécies *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* em um trecho do costão

rochoso da Ilha da Galheta, no litoral do Paraná. Os animais foram coletados manualmente por um mergulhador autônomo e transportados até o laboratório, onde foram mantidos em aquários com aeração contínua até o processamento. A cada mês quinze indivíduos de cada espécie foram escolhidos dentro do menor intervalo de variação do tamanho corporal (diâmetro da carapaça – vide metodologia capítulo I).

Após a fixação em formalina 10% por três dias, os exemplares foram dissecados e uma das cinco gônadas foi retirada e conservada em álcool 70% até o processamento em técnica histológica de rotina para microscopia óptica.

1. Análise histológica

A técnica consistiu na retirada de uma fração de aproximadamente 3,5 cm³ de tecido gonadal da porção central da estrutura. O material foi então desidratado em série alcoólica crescente, diafanizado em xilol, impregnado e embocado em parafina. Cortes histológicos de 7µm de espessura foram obtidos com o auxílio de um micrótomo manual tipo Minot, montados em lâminas e corados com soluções de Hematoxilina de Harry e Eosina aquosa (10%).

Mensalmente foram confeccionadas lâminas de tecido gonadal. O reconhecimento do sexo e da fase do desenvolvimento gonadal foi realizado sob microscópio óptico. As imagens das seções histológicas foram capturadas por um sistema de análise digital (câmara de vídeo acoplado a um microscópio óptico marca Olympus BX51) do Laboratório de Manipulação de Imagens do Departamento de

Zoologia/UFPR com o auxílio do software *Image Pro[®] Express 4.0*, Media Cybernetics Co.

A razão sexual foi calculada mensalmente pela relação $r =$ número de fêmeas/número de machos e analisada estatisticamente pelo teste de “Qui-quadrado” (χ^2) (onde, H_0 : r é igual a 1; H_1 : r é diferente de 1), assumindo um nível de significância de 95%.

A avaliação do desenvolvimento gonadal baseou-se na aparência da maior parte dos ácinos. Machos e fêmeas foram classificados tomando como base estágios de escalas de maturação sexual usualmente descritas para os equinóides (Fugi, 1960; Lane e Lawrence, 1979; Laegdgaard *et al.*, 1991; Drummond, 1995; Bentley, 1998). Para uma melhor visualização do ciclo reprodutivo as freqüências dos estágios de desenvolvimento gonadal foram representadas em gráficos (histogramas) por sexo e espécie.

2. Análises biométricas

Análises biométricas foram realizadas para verificar o processo de maturação máxima na oogênese através da identificação e mensuração dos ovócitos maduros ou óvulos. Todas as lâminas de tecido gonadal das fêmeas diagnosticadas nas fases de “em maturação”, “maturação máxima” e “emissão de gametas” foram observadas.

Os gametas maduros, ovócitos de aspecto poliédrico e apresentando grânulos corticais junto à superfície celular, foram mensurados com relação ao diâmetro (valor médio das distâncias entre os eixos maior e menor da superfície celular) (Lessios, 1987).

Foram descartadas as células onde as regiões do núcleo e do nucléolo não fossem evidentes, devido ao possível comprometimento com as dimensões celulares. Para a determinação do diâmetro médio dos ovócitos maduros foi utilizado o software *Jandel SigmaScan® Pro 2.0* sendo expresso em micrômetros (μm).

Análises de variância (ANOVA) unifatoriais foram aplicadas para testar as diferenças no diâmetro médio mensal dos gametas maduros para cada espécie e também para as dimensões globais (valor mínimo, médio e máximo do diâmetro ovócitos maduros) atingidas pelas espécies. Nestas análises, as diferenças significativas ($p < 0,05$) foram identificadas utilizando-se o teste *a posteriori* de LSD (Least Square Distance).

RESULTADOS

I – Descrição ambiental

O local apresenta marcada sazonalidade, com as estações de inverno e verão apresentando valores extremos para a temperatura da água (18 a 28,5°C), a intensidade de radiação solar (1723,1 a 5657,2 W/m²) e a transparência da água (122 a 370 cm). A salinidade da água esteve constantemente acima de 30 (parâmetros ambientais – ver descrição pormenorizada dos resultados do capítulo I).

II- Parâmetros Biológicos

Quatrocentos e setenta e duas gônadas foram processadas para a confecção de lâminas histológicas: 255 exemplares de *Echinometra lucunter* e 220 exemplares de *Arbacia lixula*. Os indivíduos de *E. lucunter* apresentaram diâmetro médio mensal da carapaça (DC) variando de 66,5 a 78,3 (média = 71,2 mm; desvio= 6,7 mm) e os de *A. lixula* com DC entre 40,9 a 48,5 mm (média = 45,5 mm; desvio = 4,0 mm) (diâmetro da carapaça – vide resultados do capítulo I).

1.1. Razão sexual

Nas análises microscópicas foram identificados cento e onze fêmeas e cento e quarenta e um machos para *Echinometra lucunter* (razão sexual média = 0,86; DP=0,40). Para *Arbacia lixula* foram totalizados cento e quatro fêmeas e cento e dezesseis machos (razão sexual média = 1,17; DP=0,93). Os resultados da estatística do teste χ^2 aceitaram a hipótese nula (H_0), para a razão sexual igual a 1 para *E. lucunter* ($\chi^2 = 2,86$; GL=16; $\alpha=0,05$) e rejeitaram para *A. lixula* ($\chi^2 = 14,18$; GL=16; $\alpha=0,05$) (Fig.1, Anexos 1 e 2, respectivamente).

Para a descrição da gametogênese foram considerados cinco (5) fases ou estágios de desenvolvimento diagnosticados a seguir para ambos os sexos.

1. 2. Estágios de desenvolvimento gonadal

FÊMEAS

I – Proliferação

Nos indivíduos de *Echinometra lucunter* o tecido gonadal se encontra ocupado por fagócitos nutritivos (Fig. 2 a). Entretanto, junto à parede dos ácinos, podem ser observados ovócitos pré-vitelogênicos com intensa basofilia. Não foram encontradas fêmeas de *Arbacia lixula* nesse estágio.

II – Em maturação

Numerosos ovócitos pré-vitelogênicos são encontrados aderidos à parede do tecido gonadal (Fig. 2 b). Com a diferenciação celular os ovócitos apresentam a região nuclear bastante visível e envolvida por uma vesícula germinativa que pode ocupar até a metade do citoplasma da célula (estágio avançado da vitelogênese). Com a maturação os gametas passam a apresentar uma coloração mais acidófila. Com o aumento celular, tanto em número quanto em dimensão, há uma redução na presença dos fagócitos nutritivos que passam a ocupar uma posição periférica no ácino. Não foram encontradas fêmeas de *A. lixula* nesse estágio.

III – Maturação máxima

Um grande número de células maduro preenche o lúmen dos ácinos. No tecido gonadal de *E. lucunter* ainda podem ocorrer fagócitos nutritivos ocupando uma estreita camada junto ao epitélio germinativo (Fig. 2 c). Os óvulos são caracterizados pelo aspecto compactado desenvolvendo diferentes formas poliédricas (Figs. 2 d e 3 a). Circundando a superfície celular podem ser visualizados vários

grânulos corticais localizados logo abaixo da membrana celular.

IV – *Emissão de gametas*

O ácino sofre contração e o lúmen gonadal é esvaziado drasticamente, podendo ainda conter ovócitos maduros remanescentes, mas predominam os espaços vazios. Fagócitos nutritivos foram raros ou ausentes (Fig. 2 e). Em *A. lixula* muitos indivíduos em maturação máxima apresentaram sinais de emissão induzida de gametas como resposta ao estresse da manipulação (Fig. 3 c). Tais sinais caracterizam-se pela grande espessura que a parede do ácino apresenta e pela presença de muitos óvulos vitelogênicos no tecido em contração formando uma imagem de mosaico. Também parece ser característica da espécie a presença de células (pré-vitelogênicas e vitelogênicas) esparsas.

V - *Reserva*

Em *Echinometra lucunter* o lúmen gonadal é preenchido totalmente pelos fagócitos nutritivos que apresentam inclusões de tamanho e coloração variada (Fig. 2 f). Algumas imagens de proliferação podem ser confundidas com esta fase. No entanto os ovócitos pré-vitelogênicos, quando presentes, não se destacam nem em quantidade nem em coloração. A quantidade de tecido de reserva pode variar entre os indivíduos de *Arbacia lixula* (Fig. 3 d).

MACHOS

I – *Proliferação*

Presença de espesso epitélio germinal junto à parede do ácino, devido ao grande número de células sexuais primárias de intensa basofilia (espermatogônias e espermatócitos) formando uma camada periférica contínua (primórdios das colunas espermáticas). Pequenas quantidades de espermatozóides podem ser encontradas no lúmen

gonadal envolvidos pelo tecido de reserva (fagócitos nutritivos) que ainda preenche grande parte do ácino (Figs. 4 a e 5 a).

II- *Em maturação*

Ocorre um considerável aumento na quantidade de gametas maduros (espermatozóides). O tecido de reserva sofre em consequência uma redução da área ocupada, compreendida agora entre a parede e o lúmen gonadal. Em alguns indivíduos é evidente a série espermatogênica formando colunas espermáticas que se desenvolvem até o centro do ácino (Figs. 4 b e 5 b).

III- *Maturação máxima*

Praticamente todo o ácino está preenchido por uma densa massa de espermatozóides. Em alguns indivíduos de *E. lucunter* pode estar presente uma fina camada de fagócitos nutritivos (Fig. 4 c). Noutros o ácino pode estar repleto de células maduras (Fig. 4 d). Em *A. lixula* o epitélio germinativo (camada de células sexuais primárias) está diferenciado pela basofilia (intensa espermatogênese) (Fig. 5 c).

IV - *Emissão de gametas*

Em *E. lucunter* o estágio pode ser confundido com o de “em maturação”, no entanto, neste já ocorrem espaços vazios no lúmen e a massa de espermatozóides aparenta uma certa desorganização espacial (Fig. 3 e). Imagens de contração da estrutura do ácino, redução do número de células e espaços vazios no lúmen foram sinais característicos nos indivíduos de *A. lixula* (Fig. 5 d).

V- *Reserva*

Os fagócitos nutritivos podem ocorrer distribuídos irregularmente ou em nítida fase de expansão da ocupação do lúmen (Fig. 4 f). Em estágios avançados, essas células ocupam

praticamente todo o lúmen, com presença ou não de espermatozóides. O tecido nutritivo, quando em grande quantidade, apresenta diminutos grânulos basófilos distribuídos irregularmente. Em alguns indivíduos o ácino apresenta uma mistura de fagócitos nutritivos, células primárias e espermatozóides remanescentes. Não foram encontrados indivíduos de *A. lixula* neste estágio do ciclo gametogênico.

1.3. Frequência de estágios do desenvolvimento gonadal

Echinometra lucunter

Nas fêmeas, o período de repouso da atividade reprodutiva caracterizou-se pela extensão e sincronia: ocorreu por todo o inverno (de agosto a setembro de 2000 e de junho a setembro de 2001), quando 80 a 100% dos indivíduos apresentaram suas gônadas em estágio de reserva (Fig. 6 a).

O estágio de proliferação ocorreu em um curto período da primavera, restrito aos meses de outubro de 2000 e 2001 e novembro de 2001 quando, respectivamente 75%, 57% e 29% das fêmeas foram observadas neste estágio. No fim desta estação e no início do verão os indivíduos começaram a maturar. Em novembro e dezembro de 2000 e 2001 mais da metade das fêmeas (50 a 60%) foram observadas nesse estágio. A fase de emissão de gametas iniciou-se no final do verão estendendo-se nos meses de outono, com frequências máximas nos meses de março (100%) e maio (71%) de 2001.

Nos machos, o estágio de repouso foi mais concentrado, ocorrendo nos meses de inverno e no início da primavera com picos em agosto de 2000 (83%) e agosto (100%) e setembro de 2001

(89%), respectivamente (Fig. 6 b). Na primavera deu-se o início da proliferação dos gametas. De setembro a novembro de 2000 e em outubro de 2001, pelo menos metade dos machos foram encontrados nesse estágio. Indivíduos em maturação foram registrados ainda nesta estação: em novembro de 2000 e 2001 mais de 50% dos machos encontravam-se maturando. A partir de fevereiro de 2001 a proporção de indivíduos em maturação máxima atingiu 100%. De 60 a 100% dos indivíduos maduros foram observados até o início do inverno (julho de 2001). O período de emissão de gametas foi pouco observado. Foram registrados alguns animais nesse estágio em agosto de 2000 (10% dos indivíduos), maio e julho de 2001 (25 e 12% respectivamente).

Arbacia lixula

Durante todo o período de estudo foram observadas fêmeas maduras ou liberando gametas (Fig. 7 a). A ausência de indivíduos nos estágios de proliferação e em maturação caracterizou o ciclo reprodutivo como praticamente contínuo. Destacaram-se picos de desova nas estações do outono e do inverno. Em agosto de 2000 e nos meses de maio e junho de 2001 todas as fêmeas foram diagnosticadas no estágio de emissão de gametas. Períodos de menor atividade reprodutiva foram observados durante o verão e o início do outono (janeiro a março de 2001), quando 40 a 80% dos indivíduos apresentaram substâncias de reserva nas suas gônadas. No entanto, a quantidade de fagócitos nutritivos foi consideravelmente menor daquela encontrada nas fêmeas de *Echinometra lucunter*.

Nos machos o estágio de proliferação foi observado no verão: fevereiro de 2001 (60%) e dezembro de 2001 (13%) (Fig. 7 b). Como nas fêmeas, foi possível encontrar indivíduos em maturação máxima

em praticamente todas as estações do ano. A emissão de gametas foi observada em praticamente todas as estações do ano (inverno, primavera e verão) com um pico registrado para o mês de agosto de 2000, onde 80% dos machos encontravam-se nesse estágio. Nenhum macho foi encontrado no estágio de reserva.

2. Análises biométricas

Os resultados das análises de variância unifatorial quanto à variação mensal do diâmetro médio dos ovócitos maduros mensurados em *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* foram sumarizados na tabela 1.

A variação mensal deste parâmetro apresentou diferenças significativas tanto para *E. lucunter* ($F= 9,8$; $p<0,001$) quanto para *A. lixula* ($F= 27,1$; $p<0,0000$) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 3 e 4, respectivamente). *E. lucunter* apresentou ovócitos maduros com diâmetro médio entre 44,87 μm (dezembro/01) a 51,30 μm (novembro/01) (Fig. 8 a). Durante os meses de verão o diâmetro médio estabilizou-se em torno de 47,0 μm apresentando uma diminuição gradativa durante o outono. Para *A. lixula* a dimensão média dos gametas oscilou entre 31,71 μm (março/01) a 39,14 μm (setembro/00). (Fig. 8 b). No restante do período observado o diâmetro médio apresentou variações entre 32,0 μm e 34,0 μm .

Na tabela 2 são apresentados os resultados das análises de variância uniatorial para as dimensões globais (diâmetros mínimo, médio e máximo) dos ovócitos maduros. Os valores apresentaram diferenças significativas ($F=3636,0$; $p<0,0000$) (Fig. 9) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 6). *E. lucunter* apresentou diâmetro médio de 46,74 μm (desvio=4,22 μm) e valores mínimo e máximo de 35,40 μm e 64,26

μm respectivamente. Para *A. lixula* o valor médio do ovócito maduro foi de 33,19 μm (desvio= 3,25 μm) e valor mínimo de 25,81 μm e máximo de 45,92 μm .

DISCUSSÃO

Neste capítulo foram constatadas diferenças na periodicidade e na duração do ciclo gametogênico e nas dimensões atingidas pelo gameta feminino das espécies co-ocorrentes *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula*.

A espécie *E. lucunter* apresentou marcada sazonalidade do ciclo gametogênico: a proliferação e a maturação das células sexuais ocorreram durante a primavera e o verão, a eliminação dos gametas deu-se no outono e foi observado ainda um repouso invernal, tanto nos machos como nas fêmeas, caracterizado por uma fase de acúmulo de substâncias nas gônadas (estágio de reserva).

A principal característica do ciclo reprodutivo de *A. lixula* foi a grande frequência de indivíduos maduros durante grande parte do período analisado, indicando uma eliminação de gametas praticamente contínua. Ambos os sexos parecem maturar rapidamente seus gametas e na estação da primavera ocorreu a maior concentração de fêmeas e machos maduros. Particularmente nas fêmeas tal constatação foi possível através da biometria do ovócito maduro. No verão ocorreu uma redução da atividade reprodutiva. As fêmeas utilizaram as gônadas como local de acúmulo de substâncias e os machos apresentaram seus gametas em fase de proliferação.

Para a espécie *E. lucunter* a existência de um ciclo anual de liberação dos gametas, com emissão no outono, foi semelhante ao verificado para as populações estudadas no hemisfério norte por McPherson (1969), na Flórida (EUA), e por Cameron (1986) em Puerto Rico. Na costa brasileira Giordano (1986) fez menção à

condição reprodutiva dos indivíduos coletados no litoral de São Paulo. Experimentos de fecundação artificial indicaram uma menor taxa de fertilização nos meses de julho e setembro e uma maior incidência nos meses de abril e novembro. De acordo com os resultados apresentados neste capítulo os meses de inverno e primavera corresponderiam as épocas de reserva, proliferação e início da maturação dos indivíduos. Os meses do outono corresponderiam à época de emissão dos gametas.

Recentes estudos com populações de *E. lucunter* no nordeste e sudeste brasileiro realizados por Ventura *et al* (2003), indicaram particularidades no ciclo gametogênico. A população residente em substratos rochosos da região de ressurgência de Cabo Frio (RJ) apresentou, como nos resultados deste capítulo, um pico do índice gonadal no final da primavera. Análises histológicas indicaram que, no início da primavera, o índice gonadal foi influenciado tanto pelo acúmulo de reservas quanto pelo crescimento celular. No outono, a presença de grande parte dos indivíduos em estágios de “maduro” e “parcialmente vazio” coincidem com a periodicidade reprodutiva verificada no litoral paranaense.

Entretanto na população do arquipélago de Abrolhos (BA) os autores observaram um período de eliminação parcial e total dos gametas num período mais extenso (abril a setembro/00). No fim da primavera (novembro/00) foi observada mais da metade da população em fase de reserva. Esta população apresentou uma atividade reprodutiva mais extensa e, como conseqüência, as fases de reserva e proliferação ocorreram mais tardiamente. Diferenças latitudinais com relação à disponibilidade de alimento e a possibilidade da existência de uma barreira ao fluxo gênica, imposta pela região de

ressurgência de Cabo Frio, estariam atuando entre os indivíduos destas localidades, justificando assim as diferenças encontradas.

Populações assincrônicas ou com períodos mais extensos de eliminação de gametas para *Echinometra lucunter* também foram descritas nos estudos de Lessios (1984) no Panamá e no trabalho de Lewis e Storey (1984) com populações de Barbados. Lessios (1984) registrou diferenças no ciclo reprodutivo das populações de locais com condições hidrodinâmicas distintas. Em áreas abrigadas o autor não encontrou um padrão sazonal no desenvolvimento gonadal. As populações de Barbados estudadas por Lewis e Storey (1984) também apresentaram diferenças na periodicidade da liberação de gametas. Os indivíduos localizados na área de menor agitação da água apresentaram dois eventos de emissão contrastando com a população submetida a condições mais severas, onde foi registrada apenas uma época de eliminação de gametas.

Tais exemplos argumentam a idéia de que a variabilidade reprodutiva intraespecífica pode ocorrer entre populações separadas espacialmente ou que habitam ambientes heterogêneos. Essa variabilidade pode expressar divergências genéticas, adaptações fenotípicas aos estímulos externos ou ambos (Ernest e Black, 1981; Black *et al*, 1984; Lessios, 1984; Ventura *et al*, 2003). Os dados disponíveis para as populações de *E. lucunter* são um claro exemplo de como espécies com ampla ocorrência geográfica respondem às diferenças ambientais.

Para *Arbacia lixula* são inexistentes estudos comparativos para a variedade *A. lixula lixula*. Para *A. lixula* var. *africana* foi realizado um estudo na costa francesa do Mediterrâneo onde foram observados indivíduos com gônadas maduras durante a primavera (Fenaux *et al*,

1977). No Atlântico Sul (Argentina) estudos sobre a biologia reprodutiva da congênera *A. dufresnei* indicaram valores elevados do índice gonadal também durante a primavera e para os meses de verão. Os menores valores ocorreram no outono, considerado como momento de reabsorção e repouso celular para um novo ciclo na primavera austral seguinte (Brögger *et al*, 2004).

Embora restritas, as informações disponíveis para o gênero são similares entre as populações do hemisfério norte (França) e sul (Brasil e Argentina), pelo menos com relação à época de maturação máxima e liberação de gametas. Contudo deve-se ressaltar que estudos considerando apenas o tamanho das gônadas como indicativo da condição reprodutiva (utilizando, portanto, o índice do órgão) apresentam sérias limitações na interpretação do ciclo gametogênico. Segundo Magniez (1983), o peso das gônadas pode ser influenciado pelo ciclo de estocagem de reservas nutritivas quando este fenômeno é acentuado na referida espécie. Essa constatação foi feita também nos estudos com *Echinometra lucunter* e *E. viridis* (McPherson, 1969), *Strongylocentrotus purpuratus* (Gonor, 1972; Pearse *et al*, 1986), *S. droebachiensis* (Oganesyan, 1998), *Lytechinus variegatus* (Ernest e Black, 1981; Bishop e Watts, 1994; Beddingfield e McClintock, 1998), *Evechinus chloroticus* (Andrew, 1986) e *Heliocidaris erythrograna* e *H. tuberculata* (Laegdsgaard *et al*, 1991).

Na maioria das espécies de climas temperados a liberação dos gametas ocorre em um estreito período, geralmente na primavera, com o intuito de assegurar as condições ideais para a fertilização e a sobrevivência das larvas. Os organismos aproveitam períodos favoráveis das condições ambientais (temperatura, fotoperíodo,

blooms fitoplanctônicos, entre outros) para sustentar seus maciços esforços reprodutivos (Lessios, 1981; Montero-Torreiro et al, 1998).

Fenômenos de altas concentrações sazonais de fitoplâncton, por exemplo, podem alterar o suprimento momentâneo de recursos alimentares para os adultos, ou estar associado ainda às condições favoráveis para o desenvolvimento de larvas e juvenis. Esta relação é em parte confirmada pela numerosa quantidade de organismos de águas rasas que em climas temperados, reproduzem-se na primavera e no verão, quando o alimento no plancton é abundante (Gonor, 1973; Lawrence e Lane, 1982; Pearse e Cameron, 1991; Montero-Torreiro *et al*, 1998).

São conhecidas as proposições feitas com relação à ação dos fatores ambientais (isolados ou não) na sincronia dos ciclos reprodutivos em equinóides. Estudos realizados por Tavares e Borzone (no prelo) com o equinóide irregular *Mellita quinquiesperforata* na mesma área geográfica indicaram as condições morfodinâmicas das praias arenosas como fator modelador das diferenças encontradas no ciclo reprodutivo entre populações de uma praia intermediária-dissipativa e outra reflectiva (*sensu* Wright e Short, 1984). Durante o inverno a população exposta às condições de maior agitação da água desenvolveu como resposta uma fase mais extensa de recesso da atividade reprodutiva do que a encontrada nos indivíduos da praia com menor hidrodinamismo.

Nos equinodermos as demandas metabólicas destinadas à atividade reprodutiva são tão intensas que os organismos despendem a maior de parte do ano preparando-se tanto nutricional como fisiologicamente. Mudanças sazonais na gametogênese pode ser o resultado de diferentes requerimentos nutricionais para atividades de

síntese associadas ao crescimento e maturação dos gametas (Lawrence e Lane, 1982; Montero-Torreiro *et al*, 1998).

A reprodução tem um custo e significa um risco para o organismo. Ela exige que os recursos potencialmente disponíveis para outras atividades metabólicas sejam investidos no evento reprodutivo (Grahme e Branch, 1985). Inúmeros autores descreveram que nas fêmeas, o desenvolvimento dos gametas é mais dispendioso energeticamente do que nos machos. Isso implica em um maior investimento metabólico para oogênese e, conseqüentemente, uma maturação mais lenta do que a observada nas gônadas masculinas (Fuji, 1960; McPherson, 1965; Walker, 1982; Lawrence e Lane, 1982; Pearse e Cameron, 1991; Bishop e Watts, 1994).

A redução da atividade reprodutiva verificada nos indivíduos de *A. lixula* estaria ligada ao momento de estocagem de suprimentos energéticos para o crescimento e subseqüente eliminação de gametas. Segundo Laegdsgaard *et al* (1991) indivíduos apresentando um bom estado nutricional investem mais no crescimento gonadal, o que pode significar uma produção de gametas por períodos mais extensos. O menor investimento energético na espermatogênese justificaria um breve ou inexistente estágio de reserva pelos machos de *A. lixula*. Deste modo os indivíduos entrariam rapidamente em estágio proliferativo, maturariam e liberariam seus produtos sexuais. A maturação tardia verificada nas fêmeas seria explicada pela necessidade de um período mais extenso para a obtenção de recursos energéticos e conseqüentemente investimento nos gametas.

A estratégia verificada nas fêmeas desta espécie não coincide com o padrão observado em *Echinometra lucunter* que, após o

período de reserva, iniciou uma lenta fase de crescimento dos gametas às custas do material estocado nas gônadas. A ausência de uma fase notadamente de proliferação em *A. lixula* pode ser o resultado de um singular mecanismo endógeno. Gonor (1973) estudando o ciclo reprodutivo de *Strongylocentrotus purpuratus* descreveu a existência de aglomerados oogoniais, também vistos por Chatlynne (1969). Ainda segundo o autor, esse tipo celular localiza-se na periferia nos túbulos e não corresponde a um epitélio contínuo de células primordiais. São agrupamentos isolados, formados por uma ou mais oogônias além de ovócitos primários visualizados apenas por coloração cromossômica. Aparecem como agregados de pequenos núcleos, fortemente corados (coloração cromossômica específica) em atividade de divisão celular assincrônica.

Tais agrupamentos oogoniais nem sempre se desenvolvem em ovócitos primários, podendo se multiplicar e recomeçar novos aglomerados celulares. Com o crescimento dos ovócitos primários, as oogônias tornam-se imperceptíveis, sendo compactadas junto ao epitélio germinal. A produção desses aglomerados inicia-se bem antes da maturação total dos ovócitos vitelogênicos. Durante a primavera ocorre uma multiplicação ou “disparo” oogonial abrupto que induz assim a liberação dos gametas.

Gonor (1973) não descreveu enfaticamente quais os mecanismos externos que poderiam estimular tal fenômeno, entretanto, assumiu que um grande número de gametas maduros poderia inibir a proliferação oogonial. Aglomerados oogoniais foram descritos por ¹Gross *et al* (1965 *apud* Gonor, 1973) para o gênero *Arbacia*. A rápida mudança da fase de reserva para maturação observada nas fêmeas de *A. lixula* neste estudo poderia ser justificada por esse singular mecanismo retrocontrole descrito acima.

Observações histológicas confirmaram a existência de populações de células pré-vitelogênicas mesmo em indivíduos maduros. No entanto técnicas citológicas apropriadas devem ser utilizadas para corroborar tal afirmativa.

Populações submetidas ao estresse ambiental devotam um maior compromisso à sobrevivência (manutenção). Vance (1973) postulou uma correlação negativa entre investimento no crescimento, na reprodução e na manutenção. Como a reprodução requer uma boa parte da energia do animal, a seleção deve favorecer os modelos de reprodução que são mais eficazes, ou seja, aqueles que resultam num grande número de descendentes por caloria destinada ao evento reprodutivo. No presente estudo o equinóide *Echinometra lucunter* apresentou como resposta ao estresse ambiental a redução das atividades reprodutivas nos meses de condições menos favoráveis, ou seja, no inverno, quando ocorre maior hidrodinamismo ambiental. A espécie habitante do sublitoral, *Arbacia lixula*, estaria menos exposta a severidade do ambiente o que justificaria a atividade reprodutiva contínua.

Cabe também ressaltar as estratégias de utilização das reservas para o crescimento dos gametas. Em *A. lixula* a existência de um longo período de desova e uma menor provisão energética comparativamente à encontrada nas gônadas de *E. lucunter* explicariam as diferenças encontradas nas dimensões dos gametas femininos, com *E. lucunter* produzindo ovócitos maduros maiores do que os encontrados em *A. lixula*.

O tamanho do ovo nos invertebrados marinhos é um parâmetro delineador da história de vida, particularmente associado às estratégias de alocação de recursos (Lessios, 1987). George (1996)

apresentou diferentes interpretações dos modelos de história de vida envolvendo esse parâmetro, associando, por exemplo, o tamanho, a quantidade e o estresse ambiental. As fêmeas produziram uma maior quantidade de ovos pequenos em condições ambientais favoráveis, enquanto que, em situações adversas haveria uma produção menor de ovos com dimensões maiores. Em outras predições, assume-se a relação entre o estado nutricional das fêmeas, a quantidade, o tamanho do ovo ou ambas. De acordo com Sibly e Calow (1986), haveria um tamanho ótimo para a produção de ovos abaixo do qual haveria um comprometimento da sobrevivência da prole.

Os equinóides são organismos com desenvolvimento planctotrófico e o ovo constitui o único investimento parental devotado à prole. A presença de substâncias de reserva pode ser interpretada como um investimento na produção de ovos de maior tamanho (Lessios, 1990). Postula-se também que o acúmulo de material de reserva possa ser utilizado tanto para a gametogênese como para a vitelogênese (Laegdsgaard *et al*, 1991). A hipótese de uma produção de gametas maiores traduziria uma estratégia voltada para a sobrevivência da larva e/ou juvenil. Diante de uma estratégia onde é alto o custo da manutenção, a alocação de energia poderia ser maximizada assegurando, conseqüentemente, o desenvolvimento pós-zigótico no plâncton onde a competição por alimento é maior (Strathmann 1977; George, 1996).

Um exemplo interessante da relação disponibilidade de recursos e energia destinada aos gametas foi verificado por Tavares e Borzone (no prelo) em duas populações do equinóide irregular *Mellita quinquiesperforata*. Nos indivíduos residentes em um ambiente com maior hidrodinamismo ambiental (praia intermediária-dissipativa), as fêmeas produziram ovócitos maduros com 75 a 90 μm enquanto que

na população exposta a condições mais amenas (praia reflectiva) foram observados gametas com diâmetros entre 80 a 115 μm . A existência de um maior período devotado à manutenção (praia intermediária-dissipativa) levou a população alocar menos recursos para a reprodução.

As características reprodutivas verificadas para as populações interespecíficas analisadas no presente trabalho parecem refletir, no entanto, estratégias naturalmente distintas das espécies *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula*. As distinções encontradas tanto nos aspectos ecológicos quanto na reprodução dessas espécies sugerem também estratégias metabólicas que serão discutidas no próximo capítulo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

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

ANDREW, N. L. (1986). The interaction between diet and density in influencing reproductive output in the echinoid *Evechenus chloroticus*. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 97, p. 63-79.

BAUER, J. C. (1976). Growth aggregation and maturation in the echinoid *Diadema antillarum*. **Bull. Mar. Sci.**, New York, v. 26, n. 2, p. 273-277.

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

BYRNE, M. (1990). Annual reproductive cycles of the commercial sea urchin *Paracentrotus lividus* from an exposed intertidal and a sheltered subtidal habitat habitat on the west coast of Ireland. **Mar. Biol.**, New York, v.104, p.275-289.

BEDDINGFIELD, S. D.; MCCLINTOCK, J. B. (1998). Differential survivorship, reproduction growth and nutrient allocation in the regular echinoid *Lytechinus variegatus* (Lamarck) fed natural diets. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 226, p. 195-215.

BENTLEY, A. C. (1998). 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.

BERNASCONI, I. (1955). **Equinoideos y Asteroideos de la Colección del Instituto Oceanográfico de la Universidad de San Pablo** – 1^a contribución. 65 p.

BISHOP, C. D.; WATTS, S. A. (1994). Two stage recovery of gametogenic activity following starvation in *Lytechinus variegatus* Lamarck (Echinodermata: Echinoidea). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 177, p. 27-36.

BLACK, R.; COOD, C.; HERBBERT, D.; VINK, S.; BURT, J. (1984). The functional significance of the relative size of Aristotle's lantern in the sea urchin *Echinometra mathaei* (de Blainville). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 77, p. 81-97.

BOOLOOTIAN, R. A. (1966). **Physiology of Echinodermata**. New York: Interscience, 822 p.

BOOLOOTIAN, R. A. ; MOORE, A. R. (1956). Hermaphroditims in Echinoids. **Biol. Bull. Mar.**, Woods Hole, v. 111, p. 328-335.

BRÖGGER, M. I.; MARTINEZ, M. I.; PENCHASZADEH, P. E.(2004). Reproductive Biology of *Arbacia dufresnei* in Golfo Nuevo, Argentine Sea. *In*: Sea Urchin Fisheries and Ecology – Proceedings of the International Conference on Fisheries and Aquaculture. Lawrence & Guzmán (Eds.), DEStech Publications, p. 165-169.

BYRNE, M. (1990). 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. **Mar. Biol.**, Berlin, v.104, p. 275-289.

CAMERON, R. A. (1986). Reproduction larval occurrence and recruitment in Caribbean sea urchins. **Bull. Mar. Sci.**, New York, v. 39, p. 332-346.

CASTRO, C. B; ECHEVERRIA, C. A; PIRES, D. O.; MASCARENHAS; FREITAS, S. G. (1995). Distribuição de Cnidária e Echinodermata no infralitoral de costões rochosos de Arraial do Cabo, Rio de Janeiro, Brasil. **Rev. Bras. Biol.**, v. 55, n. 3, p. 471-480.

CHATLYNNE, L. G. (1969). A histochemical study of oogenesis in the Sea Urchir *Strongylocentrotus purpuratus*. **Biol. Bull.**, Woods Hole, v. 136, p. 167-184.

CHEN, B. Y.; CHEN, C. P. (1993). Reproduction and development of a miniature sand dollar *Sinaechinocyamus mai* (Echinoidea: Echinodermata) in Taiwan. **Bull. Inst. Zool. Acad. Sin.**, Taipei, v.32, n. 2, p. 100-110.

DRUMMOND, A. E. (1995). Reproduction of the sea urchins *Echinometra mathaei* and *Diadema savigny* on the South African eastern coast. **Mar. Fresh. Res.**, v. 46, p. 751-455.

ERNEST, R. G.; BLAKE, N. J. (1981). Reproductive patterns within *Lytechinus*. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 55, p. 25-38.

FENAUX, L.; MALARA, G.; CELLARIO, C.; CHARRA, R.; PALAZZOLI, I. (1977). Évolution des constituants biochimiques des principaux compartiments de l'oursin *Arbacia lixula* (L.) au cours d'un cycle

sexuel et effets d'un jeûne de courte durée au cours de la maturation sexuelle. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 28, p. 17-30.

FUJI, A. (1960). Studies on the biology of the sea urchin. I- Superficial and histological gonadal changes in the gametogenic process of two urchins *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius*. **Bull. Acad. Fish. Hokkaido Univ.**, Hokkaido, v. 11, p.1-14.

GEORGE, S. B (1996). Echinoderm egg and larval quality as a function of adult nutritional state. **Oceanol. Acta.**, v. 21, p. 547-576.

GIESE, A. C (1959). Comparative physiology: annual reproductive cycle of marine invertebrates. **Ann. Rev. Physiol.**, New York, v. 21, p. 547-576.

GIESE, A.C.; KRISHNASWAMY, B.S.; VASU; LAWRENCE, J.M. (1964). Reproductive and biochemical studies on a sea urchin, *Stomopneustes variolaris*, from Madras Harbor. **Comp. Biochem. Physiol.**, New York, v. 13, p. 367-380.

GIORDANO, F. (1986). **Ouriços do sublitoral rochoso da região de São Sebastião – São Paulo – Uma abordagem ecológica**. Campinas. 128 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual de Campinas.

GONOR, J. J. (1972). Gonad growth in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) (Echinodermata: Echinoidea) and the assumptions of gonad index methods. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 10, p. 89-103.

_____. (1973). Reproductive cycle in Oregon population of the echinoid *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) I: Annual gonad and ovarian gametogenic cycles. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 12, p. 45-64.

JAECKLE, N. B. (1995). Variation in the size, energy content and biochemical composition of invertebrate eggs: correlates to the mode of larvae development. *In: Ecology of marine invertebrate larvae*. L. McEdward, (Ed.). Boca Raton, p. 49-77.

ILIFFE, T. M.; PEARSE, J. S. (1982) Annual and lunar reproductive rhythms of the sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi) in Bermuda. **Int. J. Invert. Reprod.**, Rehovot, v. 5, p. 139-148

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

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

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

LAWRENCE, J. M.; LANE, J. M. (1982). The utilization of nutrients by post-metamorphic echinoderms. *In: Echinoderm nutrition*. Jangoux & Lawrence (Eds.). Netherlands: Balkema, p. 331-371.

LESSIOS, H. A. (1981). Reproductive periodicity of the echinoids *Diadema* and *Echinometra* on the two coasts of Panama. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 50, n. 1, p. 47-61.

_____. (1984). Annual reproductive periodicity in eight echinoid species on the Caribbean coast of Panamá. *In*: Proceedings of the 5th International Echinoderms Conference, Atami, p. 303-311.

_____. (1987). Temporal and spatial variation in egg size of 13 Panamanian echinoids. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 114, p. 217-239.

_____. (1990). Gametic incompatibility between species of the sea urchin *Echinometra* on the two sides of the isthmus of Panama. **Evolution**, New York, v. 44, n. 4, p. 933-941.

_____. (1991). Presence and absence of monthly reproductive rhythms among eight Caribbean echinoids of the coast of Panamá. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 153, n. 1, p. 27-48.

LEWIS, J. B.; STOREY, G. S. (1984). Differences in morphology and life history traits of the echinoid *Echinometra lucunter* from different habitats. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, Oldendorf, v.15, p. 207-211.

McPHERSON, B. F. (1969). Studies of the biology of the tropical sea urchins *Echinometra lucunter* and *Echinometra viridis*. **Bull. Mar. Sci.**, New York, v.19, p. 194-213.

MONTERO-TOREIRO, M. F.; GARCIA-MARTINEZ, P.; CATOIRA, J. L.; MOSQUERA, G. (1998). Seasonal variation in biochemical composition in gonads of the sea urchin, *Paracentrotus lividus* LMK.

In: Echinoderm Research. Moore & Telford (Eds.). Netherlands: Balkema. p. 753-758.

OGANESYAN, S. A. (1998). Reproductive cycle of the echinoid *Strongylocentrotus droebachiensis* in the Barents Sea. *In: Proceedings of the 9th International Echinoderms Conference.* San Francisco, p. 765-768.

PEARSE, J. S. (1969). Reproductive periodicities of Indo-Pacific invertebrates in the Gulf of Suez. II- The echinoid *Echinometra mathaei* (De Blainville). **Bull. Mar. Sci.**, New York, v. 19, n.3, p. 580-613.

_____. (1972). A monthly reproductive rhythm in the diadematid sea urchin *Centrostephanus coronatus* (Verril). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 8, p. 167-186.

PEARSE, J. S.; MCCLINTOCK, J. B. (1990). A comparison of reproduction by the brooding spatangoid echinoids *Abatus nimrodi* and *A. shackletoni*. **Invertebr. Reprod. Dev.**, Rehovot, v. 17, p. 181-191.

PEARSE, J. S.; CAMERON, R. A. (1991). Echinodermata: Echinoidea. *In: Reproduction of marine invertebrates: Echinoderms and Lophophorates.* Giese Pearse & Pearse (Eds.). v. 4, California: Boxwood Press. p. 513-662.

PEARSE, J. B.; PEARSE, V. B.; DAVIS, K. K. (1986). Photoperiodic regulation of gametogenesis and growth in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. **J. Exp. Zool.**, New York, v. 237, p. 107-118.

SEWELL, M. A.; YOUNG, C. M. (1999). Temperature limits to fertilization and early development in the tropical sea urchin *Echinometra lucunter*. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 236, p. 291-305.

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

STRATHMANN, R. R.; STRATHMANN, M. F. (1972). The relationship between adult size and brooding in marine invertebrates. **Am. Nat.**, Chicago, v. 119, n. 1, p. 91-101.

TAVARES, Y. A. G; KAWALL, H. G.; BORZONE, C. A. (2004). 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.

TOMMASI, L. R. (1966). Lista dos equinóides recentes do Brasil. **Contrib. Inst. Oceanogr. São Paulo, Série Oceanogr. Biol.**, São Paulo, v. 11, p.1-50.

VANCE, R. R. (1973). On reproductive strategies in marine benthic invertebrates. **Am. Nat.**, Chicago, v.107, n. 955, p. 339-352.

VENTURA, C. R. R.; VAROTTO, R. S.; CARVALHO A. L. P. S.; PEREIRA A. D.; ALVES, S. L. S.; MACCORD, F. S. (2003). Interpopulation comparison of the reproductive and morphological traits of *Echinometra lucunter* (Echinodermata: Echinoidea) from two

different habitats on Brazilian coast. *In: Echinoderms Research*. Féral & David (Eds.). Swets & Zeitlinger: Lisse, p.289-293.

VERNON, J. D.; MCCLINTOCK, J. B.; HOPKINS, T. S.; WATTS, S. A.; MARION, K. R. (1993). Reproduction of *Clypeaster ravenelii* (Echinodermata: Echinoidea) in the Northern Gulf of Mexico. **Invertebr. Reprod. Dev.**, Rehovot, v.24, n. 1, p. 71-78.

WALKER, C. W. (1982). Nutrition of gametes. *In: Echinoderm Nutrition*. Jangoux & Lawrence (Eds.). Netherlands: Balkema, p. 449-468.

WRIGHT, L. D.; SHORT, A. D. (1984). Morphodynamics variability of surf zone and beaches – A synthesis. **Mar. Geol.**, v.56, p. 93-119.

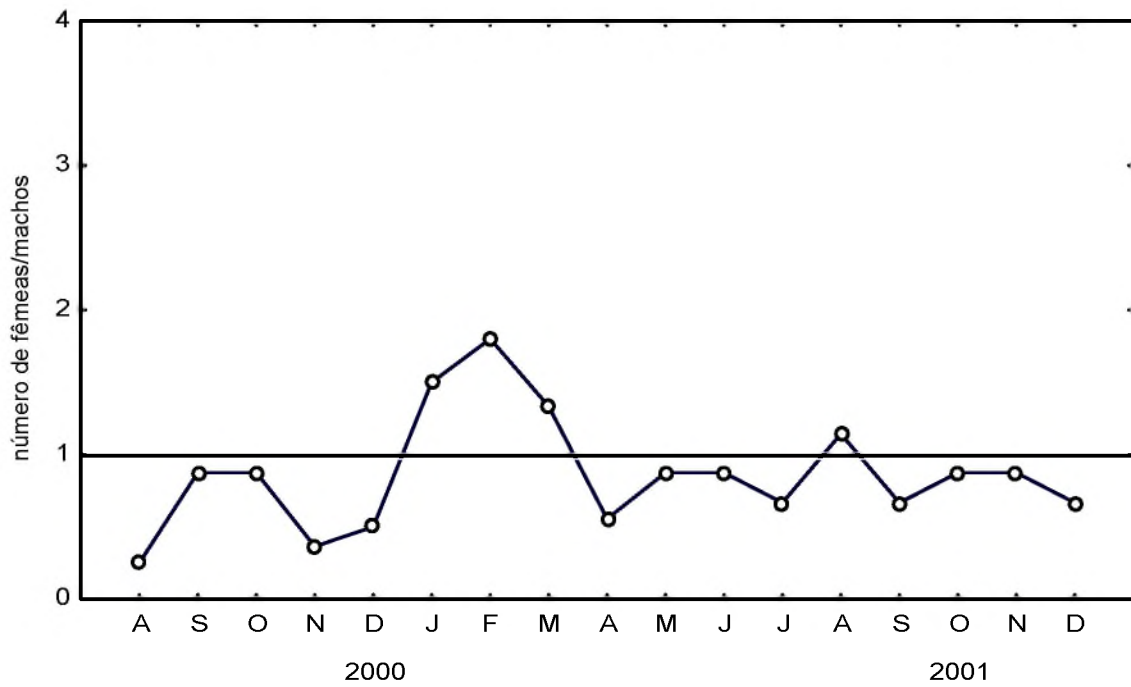
YAMAMOTO, M.; ISHINE, M.; YOSHIDA, M. (1988). Gonadal maturation independent of photic conditions in laboratory reared sea urchins, *Pseudocentrotus depressus* and *Hemicentrotus pulcherrinus*. **Zool. Sci.**, Tokyo, v. 5, n. 5, p. 979-988.

Tabela 1. Resultados da análise de variância (ANOVA) unifatorial para o diâmetro médio dos ovócitos maduros em *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula*

	SQ	GL	QM	F	<i>p</i>
<i>E. lucunter</i> (N=368)	1177,44	8	147,18	9,8660	0,0010
<i>A. lixula</i> (N=828)	2521,28	12	210,10	27,1804	0,0000

Tabela 2. Resultados da análise de variância (ANOVA) unifatorial para o diâmetro dos ovócitos maduros encontrados em *E. lucunter* e *A. lixula* amostrados entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta.

	SQ	GL	QM	F	<i>p</i>
DIÂMETRO (N= 1196)	46757,39	1	46757,39	3636,0160	0,0000



b

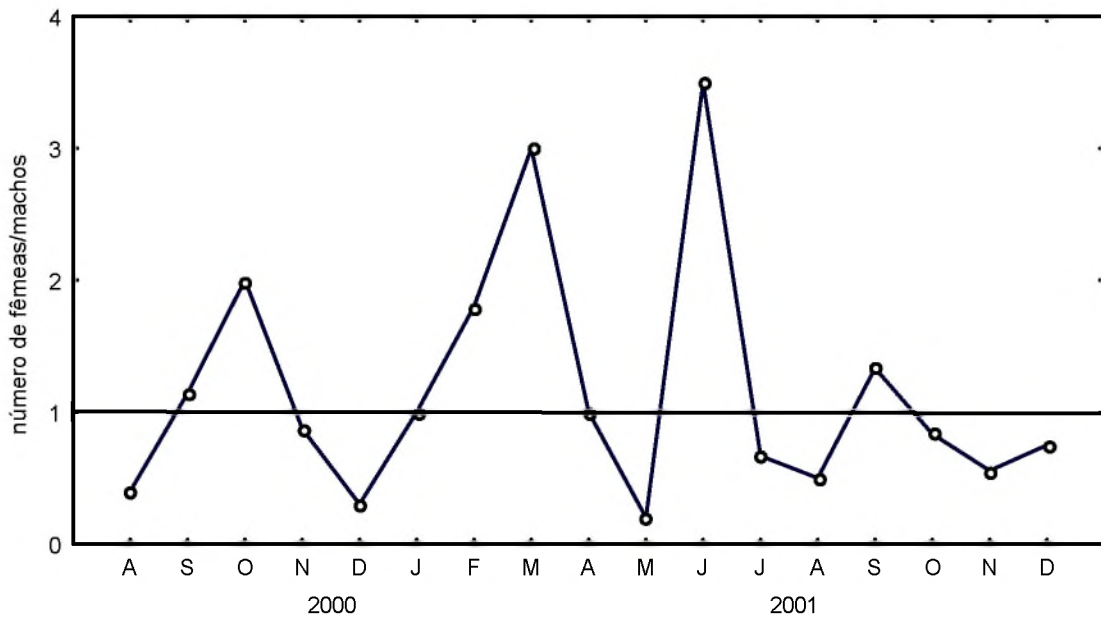


Figura 1. Flutuação da razão sexual para as espécies de equinóides entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta. **a:** *E. lucunter*; **b:** *A. lixula*. A linha contínua significa a razão 1/1.

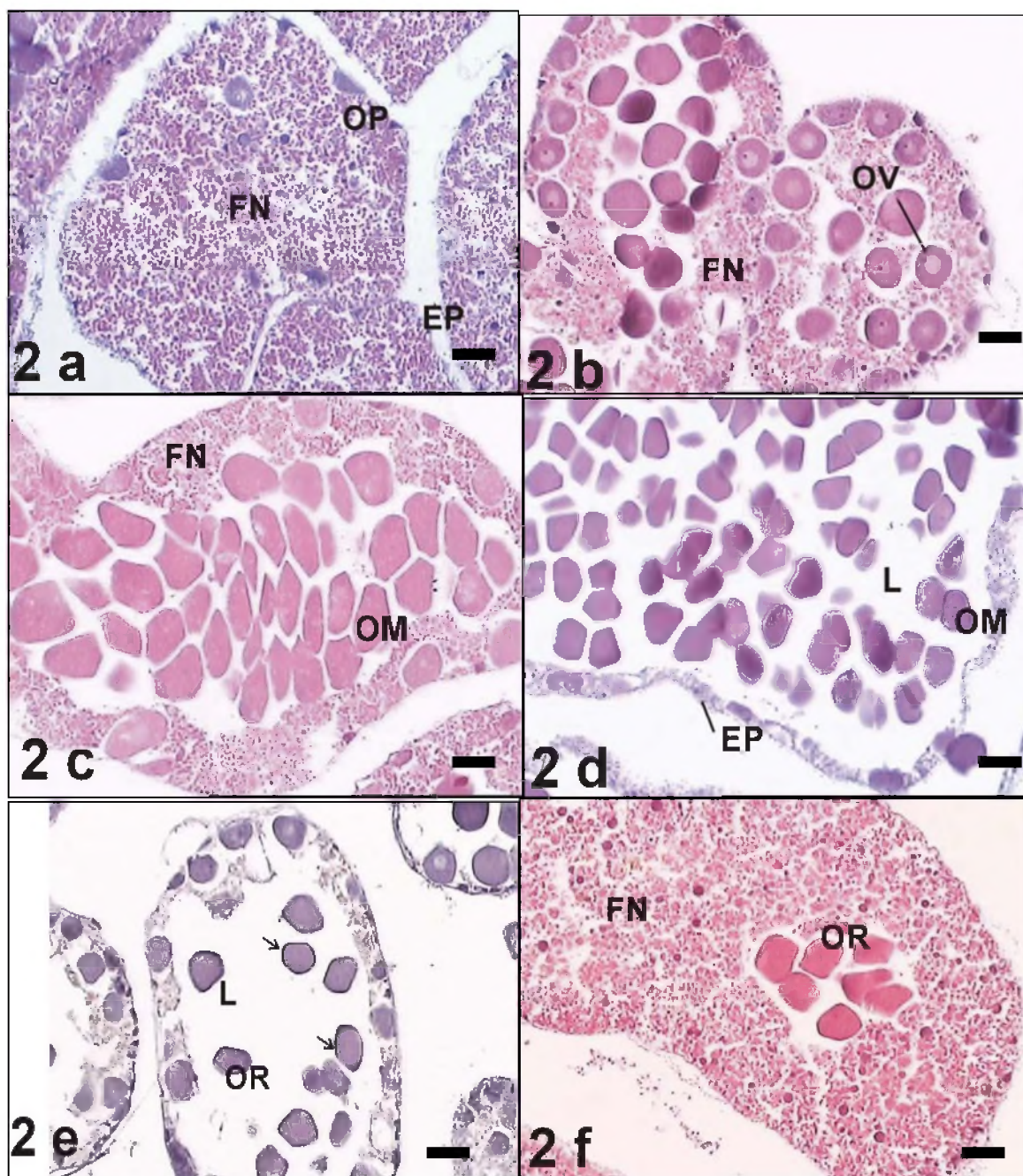


Figura 2. Estágios de desenvolvimento das gônadas femininas de *E. lucunter*. a: (I) proliferação, b: (II) em maturação, c: (III) maturação máxima apresentando tecido de reserva, d: (III) maturação máxima, e: (IV) desova, f: (V) reserva. EP: epitélio germinal; FN: fagócitos nutritivos; OP: ovócito pré-vitelogênico; OV: ovócito vitelogênico; OM: ovócito maduro; OR: ovócito remanescente; L: lúmen. A seta indica os grânulos corticais presentes na superfície do ovócito maduro. (Aumento: 100 x; coloração H.E.).

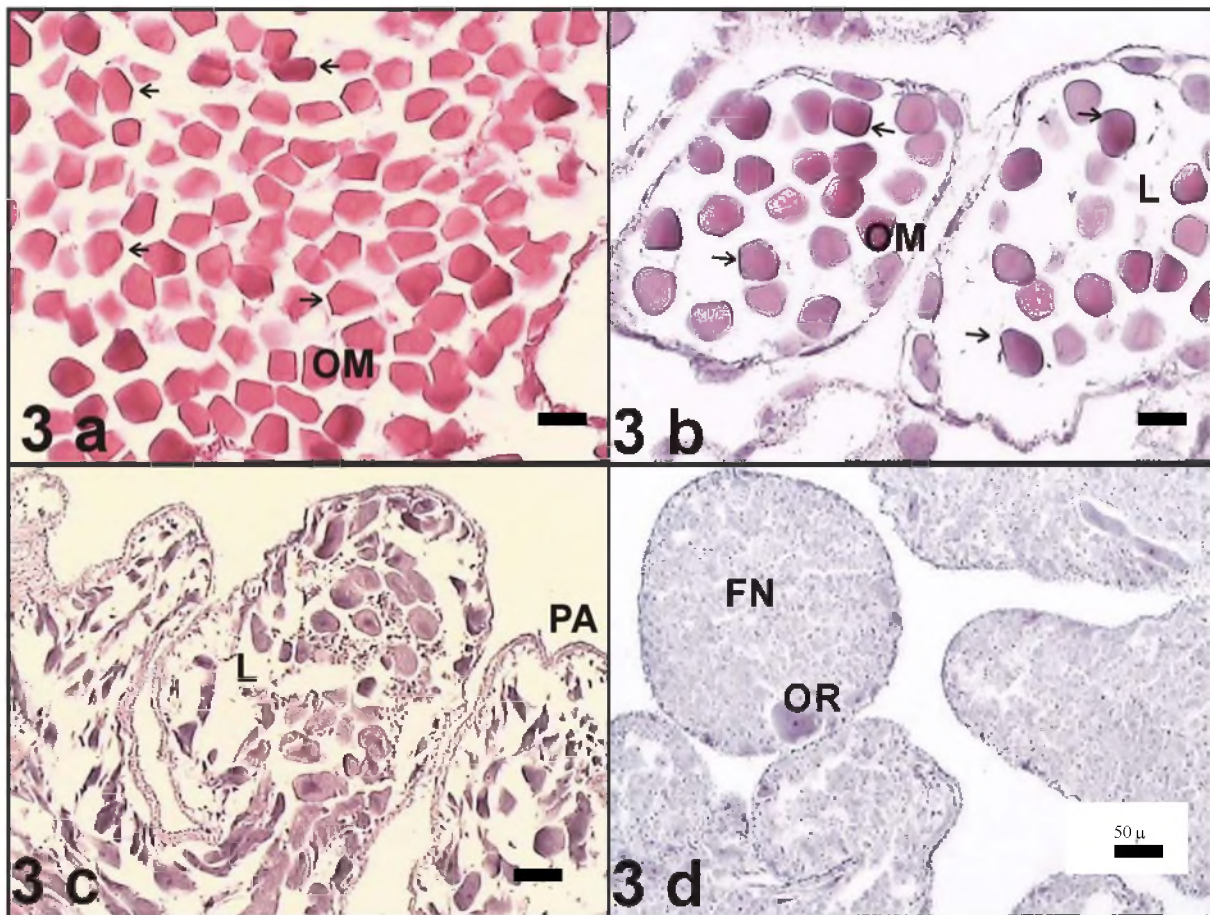


Figura 3. Estágios de desenvolvimento das gônadas femininas de *A. lixula*. a: (III) maturação máxima, b: (IV) desova, c: (IV) desova induzida, d: (V) reserva. PA: parede do ácino; FN: fagócitos nutritivos; OM: ovócito maduro; OR: ovócito remanescente L: lúmen. A seta indica os grânulos corticais presentes na superfície do ovócito maduro. (Aumeto: 100 x; coloração: H.E.).

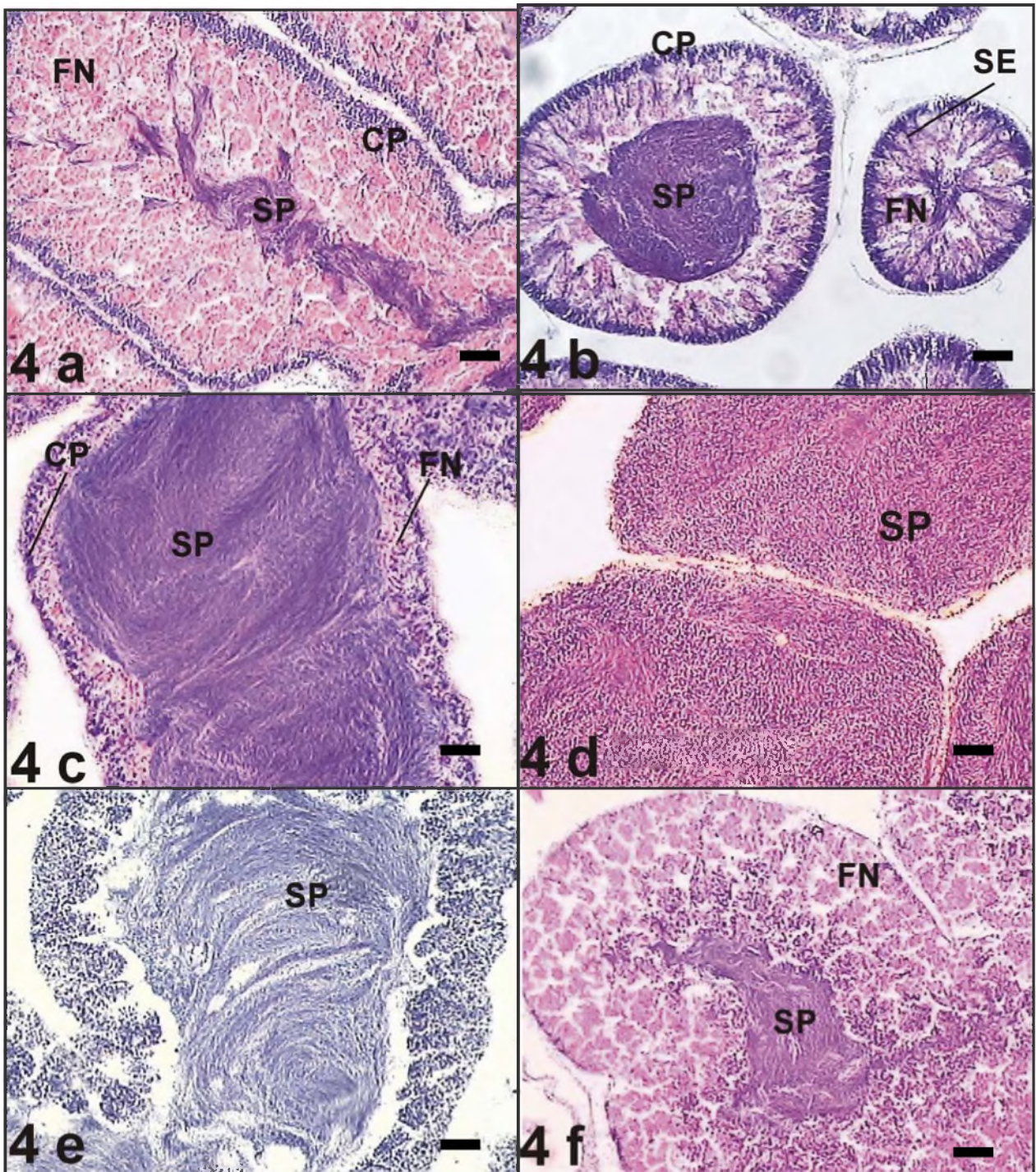


Figura 4. Estágios de desenvolvimento nas gônadas masculinas em *E. lucunter*. a: (I) proliferação, b: (II) em maturação, c: (III) maturação máxima com tecido de reserva, d: (III) maturação máxima, e: (IV) emissão de gametas, f: (V) reserva. FN: fagócitos nutritivos; CP: células primárias; SP: espermatozóides; SE: série espermatogênica; L: lúmen. (Aumento: 100 x ; H.E.)

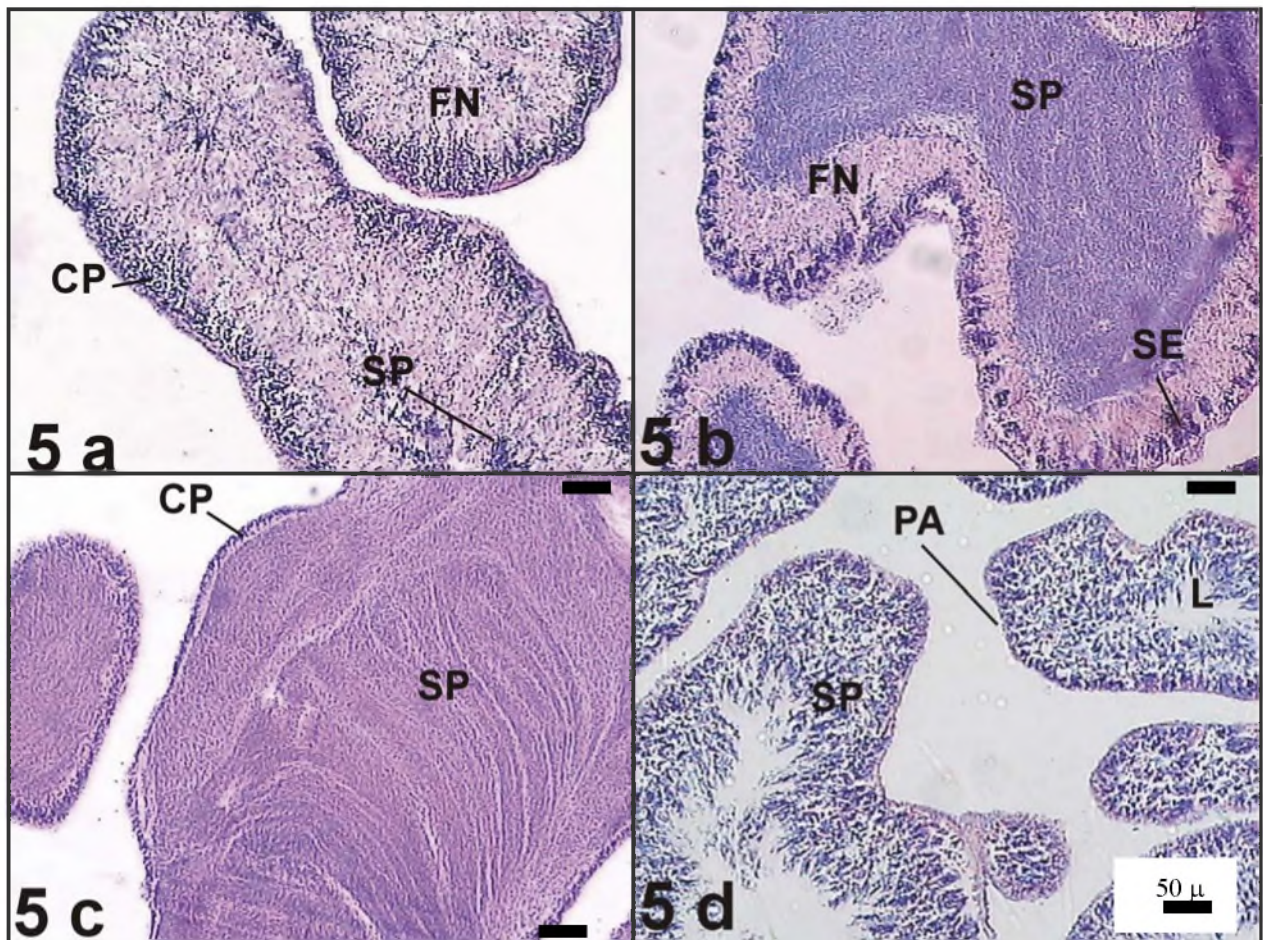
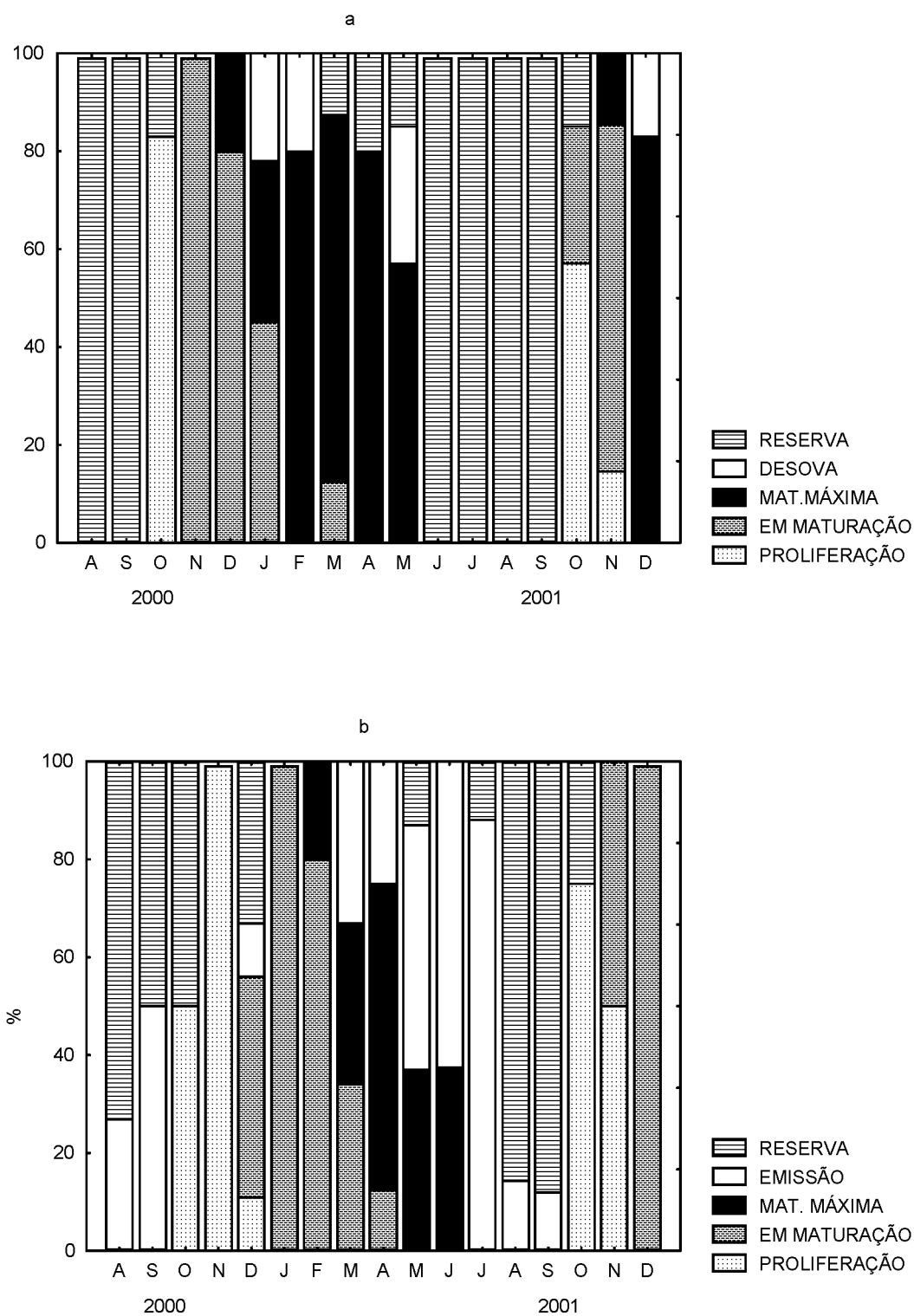


Figura 5. Estágios de desenvolvimento nas gônadas masculinas em *A. lixula*. a: (I) proliferação, b: (II) em maturação, c: (III) maturação máxima, d: (IV) emissão de gametas. FN: fagócitos nutritivos; PA: parede do ácino; CP: células primárias; SP: espermatozoides; SE: série espermatogênica; L: lúmen. (Aumeto:100 x; coloração: H.E.).



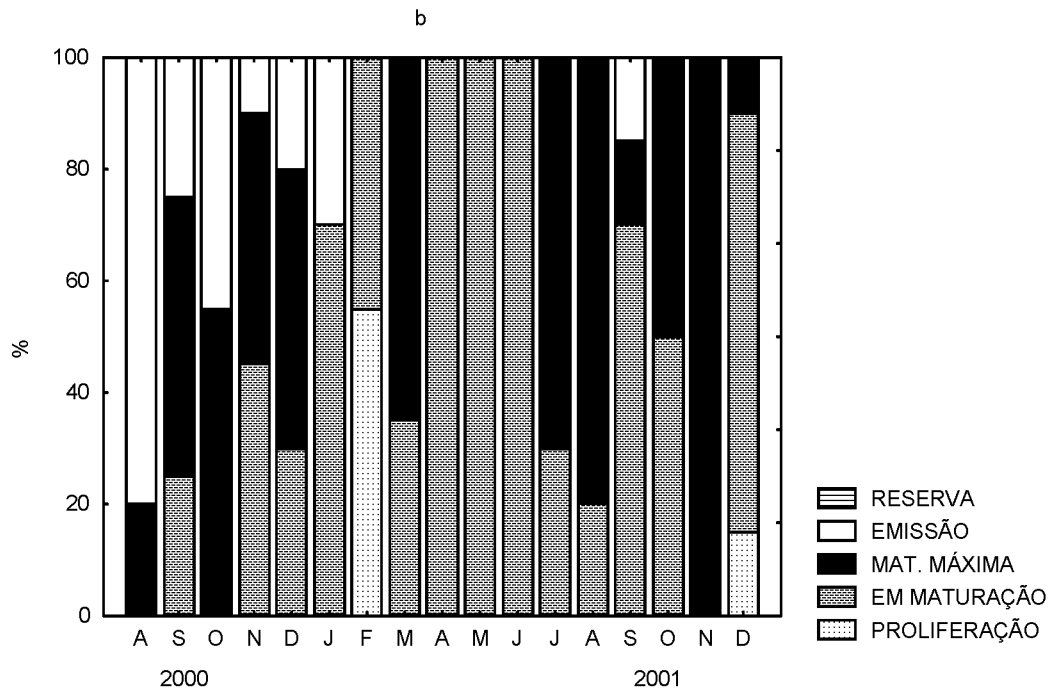
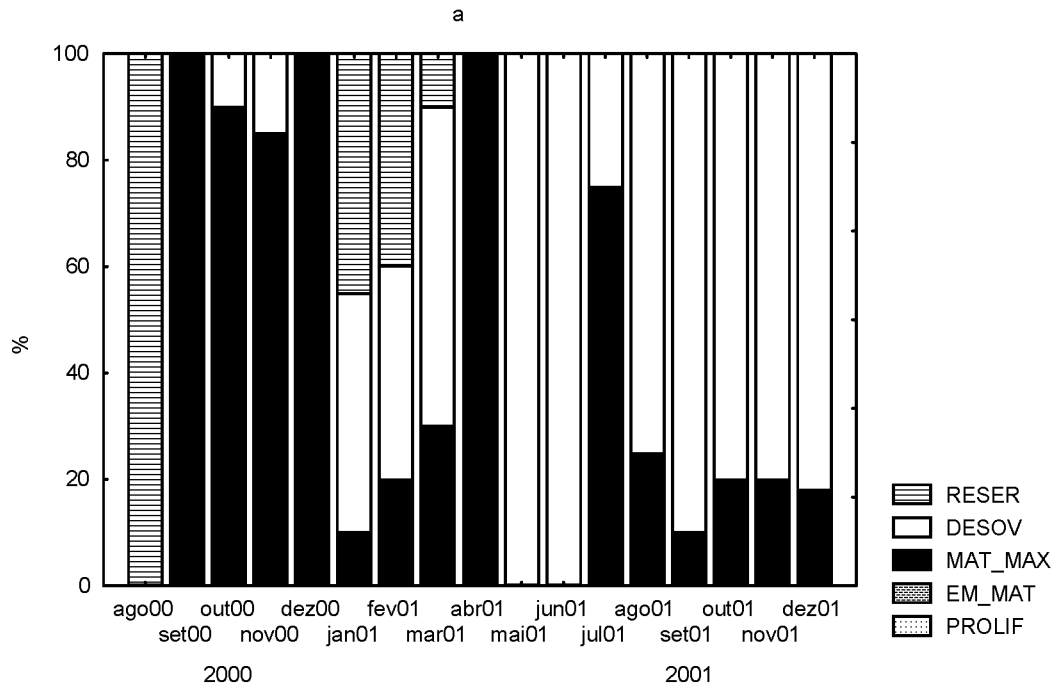


Figura 7. Frequência de estágios de desenvolvimento gonadal em *A. lixula*. **a:** fêmeas; **b:** machos.

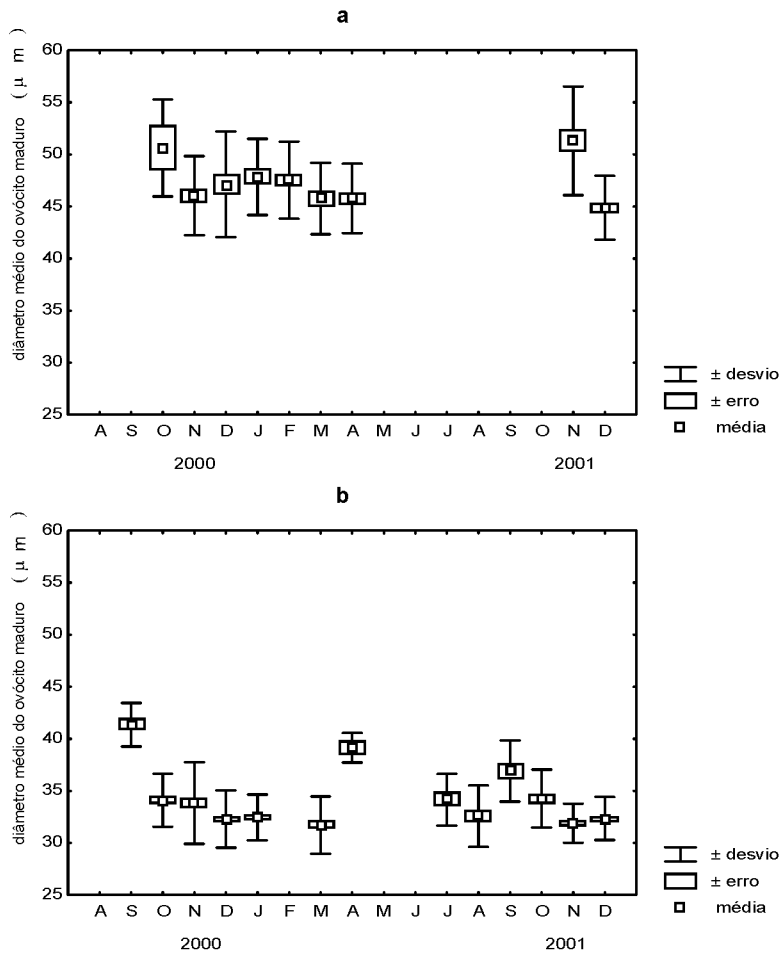


Figura 8. Variação mensal do diâmetro do ovócito maduro observado entre agosto de 2000 e dezembro de 2001. **a:** *E. lucunter*; **b:** *A. lixula*.

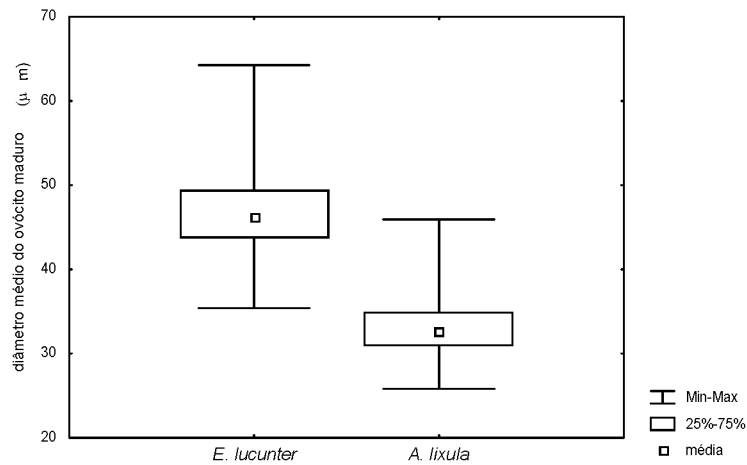


Figura 9. Variação global do diâmetro do ovócito maduro (valores mínimo, médio e máximo). **a:** *E. lucunter*; **b:** *A. lixula*.

Anexo1.

Resultado da estatística do Teste χ^2 para as freqüências observadas (O) e esperadas (E) de fêmeas (F) e machos (M) em *E. lucunter*.

graus de liberdade = 16

χ^2 crítico = 6,908

$\alpha=0,05$

MESES	F	M	O	E	(O-E) ² /E
AGO/00	3	12	0,25	1	0,56
SET/00	7	8	0,88	1	0,02
OUT/00	7	8	0,88	1	0,02
NOV/00	4	11	0,36	1	0,40
DEZ/00	5	10	0,50	1	0,25
JAN/01	9	6	1,50	1	0,25
FEV/01	9	5	1,80	1	0,64
MAR/01	8	6	1,33	1	0,11
ABR/01	5	9	0,56	1	0,20
MAI/01	7	8	0,88	1	0,02
JUN/01	7	8	0,88	1	0,02
JUL/01	6	9	0,67	1	0,11
AGO/01	8	7	1,14	1	0,02
SET/01	6	9	0,67	1	0,11
OUT/01	7	8	0,88	1	0,02
NOV/01	7	8	0,88	1	0,02
DEZ/01	6	9	0,67	1	0,11
Σ	111	141	14,70	17	2,86

Anexo 2.

Resultado da estatística do Teste χ^2 para as freqüências observadas (O) e esperadas (E) de fêmeas (F) e machos (M) em *A. lixula*.

graus de liberdade = 16

χ^2 crítico = 6,908

$\alpha=0,05$

MESES	F	M	O	E	(O-E) ² /E
AGO/00	4	10	0,40	1	0,36
SET/00	8	7	1,14	1	0,02
OUT/00	10	5	2,00	1	1,00
NOV/00	7	8	0,88	1	0,02
DEZ/00	3	10	0,30	1	0,49
JAN/01	7	7	1,00	1	0,00
FEV/01	9	5	1,80	1	0,64
MAR/01	9	3	3,00	1	4,00
ABR/01	6	6	1,00	1	0,00
MAI/01	2	10	0,20	1	0,64
JUN/01	7	2	3,50	1	6,25
JUL/01	4	6	0,67	1	0,11
AGO/01	4	8	0,50	1	0,25
SET/01	8	6	1,33	1	0,11
OUT/01	5	6	0,83	1	0,03
NOV/01	5	9	0,56	1	0,20
DEZ/01	6	8	0,75	1	0,06
Σ	104	116	19,86	17	14,18

Anexo 4.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Diâmetro médio do ovócito maduro de *E. lucunter* x meses

ANOVA	VARIÁVEL: DIÂMETRO MÉDIO DO OVÓCITO MADURO EFEITO PRINCIPAL: MESES GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)					
	MESES	Média	1	2	3	4
	DEZ/01	44,87	xxxx			
	MAR/01	45,77	xxxx	xxxx		
	ABR/01	45,78	xxxx	xxxx		
	NOV/00	46,03	xxxx	xxxx		
	DEZ/00	47,11		xxxx	xxxx	
	FEV/01	47,53			xxxx	
	JAN/01	47,83			xxxx	
	OUT/00	50,62			xxxx	xxxx
	NOV/01	51,30				xxxx

Anexo 5.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Diâmetro médio do ovócito maduro de *A. lixula* x meses

ANOVA	VARIÁVEL: DIÂMETRO MÉDIO DO OVÓCITO MADURO EFEITO PRINCIPAL: MESES GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)					
	MESES	Média	1	2	3	4
	MAR/01	31,71	xxxx			
	NOV/01	31,90	xxxx			
	DEZ/00	32,29	xxxx			
	JAN/01	32,35	xxxx			
	AGO/01	32,45	xxxx			
	NOV/00	32,57	xxxx			
	OUT/00	33,83		xxxx		
	JUL/01	34,10		xxxx		
	OUT/01	34,15		xxxx		
	SET/01	34,27		xxxx		
	ABR/01	36,91			xxxx	
	SET/00	39,14			xxxx	xxxx

Anexo 6.

Resultados do teste *a posteriori* LSD (Least Square Distance)
 Dimensões globais do diâmetro do ovócito maduro X Espécies.

ANOVA	VARIÁVEL: DIÂMETRO DO OVÓCITO MADURO GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)		
ESPÉCIE	Média	1	2
<i>Arbacia lixula</i>	33,19	xxxx	
<i>Echinometra lucunter</i>	46,74		xxxx

CAPÍTULO III

Estratégias de alocação de recursos pelas espécies *Echinometra lucunter* (Linnaeus, 1758) e *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758) (ECHINODERMATA: ECHINOIDEA) na Ilha da Galheta, litoral paranaense, Brasil.

INTRODUÇÃO

A origem e a disponibilidade da energia nos ecossistemas são determinantes nos processos funcionais de todos os organismos. Nos modelos de história de vida, as melhores estratégias de aquisição e distribuição de recursos energéticos estarão asseguradas pela seleção natural (Odum, 1986; Lawrence e Ellwood, 1991).

As estratégias de utilização e estocagem dos recursos energéticos adotadas pelos indivíduos poderão garantir investimentos (simultâneos ou não) no crescimento, na sobrevivência e na reprodução. Esses parâmetros são excelentes delineadores da história de vida de um organismo e da medida da significância ecológica e da capacidade de adaptação das espécies e suas populações (Magniez, 1983; Lawrence, 1987; Hill e Lawrence, 1999).

Nos equinodermos os recursos energéticos são inicialmente orientados para produção somática nos juvenis e torna-se progressivamente maior com o crescimento, para a produção gonadal e a sobrevivência. Variações espaciais e temporais das características físicas e biológicas do ambiente podem afetar a obtenção e a assimilação dos nutrientes. O investimento na produção somática e gonadal é dependente da disponibilidade de recursos. A níveis críticos, toda a energia disponível volta-se para a manutenção do organismo, sendo mínima (ou mesmo não ocorrendo) para o crescimento ou a reprodução. Por outro lado quando a disponibilidade é maior, os investimentos nesses parâmetros da história de vida intensificam-se, podendo ocorrer simultaneamente ou isolados temporalmente (Lawrence, 1987; Lawrence e Ellwood, 1991).

A alocação de energia tem sido amplamente discutida em equinodermos, assim como as preferências metabólicas e o papel das estruturas corporais utilizadas nesta função (Lawrence, 1987; McClintock, 1989; Lawrence e Byrne, 1994; Hill e Lawrence, 1999). Uma das particularidades mais interessantes do filo é a existência de órgãos acumuladores de reservas, como por exemplo, os cecos pilóricos em asteróides (Lawrence, 1973; McClintock 1989; Lawrence e Ellwood, 1991) e o tegumento em holoturóides (Ghyoot *et al*, 1990) cujas variações de conteúdo calórico muitas vezes estão correlacionadas aos ciclos reprodutivos destes organismos (Lawrence, 1987 Chia e Walker, 1991; Ventura *et al*, 1996).

Nos trabalhos relativos aos equinóides é comumente citada a participação do trato digestivo e das gônadas nos processos de alocação de recursos metabólicos para a manutenção e a reprodução (Moss e Lawrence, 1972; Lawrence, 1975; Fenaux *et al*, 1977, Lawrence e Kafri, 1979; De Ridder e Jangoux, 1982 Magniez, 1983; McClintock *et al.*, 1990; Lawrence e Byrne, 1994; Beddingfield e McClintock, 1998; Montero-Torreiro *et al*, 1998).

Nutrientes estocados podem ser utilizados tanto para o uso emergencial, em curtos períodos de jejum, como para a gametogênese. Diversos mecanismos de acumulação de reservas energéticas, na forma de lipídeos, carboidratos e proteínas também podem contribuir para a sincronia do ciclo reprodutivo, em especial na ativação da gametogênese (Lawrence, 1987; Lawrence e Lane, 1982). Os ciclos de estocagem energética podem estar correlacionados também com as estratégias reprodutivas desenvolvidas pelas espécies, particularmente com a nutrição dos gametas (Oganesyán, 1998; Guillou e Lumingas, 1999; Guillou *et al*, 2000).

O conhecimento das variações bioquímicas a nível tissular associado aos estudos sobre reprodução tem fornecido informações imprescindíveis para a compreensão do papel funcional dos órgãos de estocagem, na distribuição e na alocação de energia. Estudos sobre a demanda metabólica e quantificação dos níveis bioquímicos nos compartimentos corporais dos equinóides são praticamente inexistentes no país.

O objetivo deste capítulo foi diagnosticar as estratégias de alocação de recursos metabólicos dos equinóides *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* analisando a participação dos índices corporais (carapaça, lanterna de Aristóteles, gônadas e trato digestivo) e a composição bioquímica orgânica (proteínas, lipídeos e carboidratos) nas gônadas e no trato digestivo, enfocando também os fatores ambientais e os estágios de desenvolvimento gonadal das espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

I - Área de estudo

O litoral do Estado do Paraná estende-se por 105 km, entre os paralelos 25°20' e 25°55'S e os meridianos 48°10' e 48°35'W. A linha costeira da planície litorânea tem uma orientação NNE e sua continuidade é interrompida, na porção centro-norte pela desembocadura da baía de Paranaguá. A região é caracterizada pela presença da Ilha do Mel, que divide este trecho em dois setores: um ao norte, pelos canais Norte e Sueste e outro ao sul, pelo canal da Galheta.

O setor sul da entrada do estuário, compreendido entre a Ponta Caraguatá (Ilha do Mel) e o continente (balneário Pontal do Sul) é caracterizado pela presença do canal da Galheta, principal via de acesso ao estuário, e um pequeno afloramento em forma de linhas rochosas abruptas denominado Ilha da Galheta (25°35'S, 48°19'W). Um trecho de costão rochoso da face norte desta ilha, em razão das particularidades quanto à organização espacial dos equinóides e acessibilidade, foi escolhido como local de coleta para o presente estudo.

A descrição detalhada do local de coleta bem como da metodologia da amostragem encontra-se pormenorizada no capítulo I.

II- Parâmetros Biológicos

De agosto de 2000 a dezembro de 2001 foram coletados mensalmente cerca de 20 exemplares adultos das espécies *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* em um trecho do costão

rochoso da Ilha da Galheta, no litoral do Paraná. Os animais foram coletados manualmente por um mergulhador autônomo e transportados até o laboratório, onde foram mantidos em aquários com aeração contínua até o processamento. A cada mês quinze indivíduos de cada espécie foram escolhidos dentro do menor intervalo de variação do tamanho corporal (diâmetro da carapaça – vide metodologia capítulo I).

Após a fixação em formalina 10% por três dias, os exemplares foram dissecados totalmente para a análise descrita a seguir.

1. Análise dos índices corporais

Todos os exemplares-mês foram dissecados totalmente para a separação dos seguintes compartimentos corporais:

- a) **carapaça** (e epiderme associada ao endoesqueleto com espinhos e mesentério perivisceral);
- b) **lanterna de Aristóteles** (e musculatura associada);
- c) **trato digestivo** (do esôfago ao reto) sem o conteúdo alimentar (previamente separado – vide metodologia capítulo I);
- d) **gônadas** (quatro das cinco partes previamente separadas – vide metodologia capítulo II).

Cada compartimento foi identificado e seco em estufa a 80°C por 72 h e então pesado (balança digital: precisão 0,002 gramas). A determinação da participação de cada compartimento corporal em relação ao peso total do animal foi feita pelo do cálculo dos índices corporais, definido pela relação: peso seco (g) do órgão x 100/ peso seco (g) total do animal e expresso em percentagem. No caso

específico do peso das gônadas, foi feita uma correção para o valor total das cinco gônadas assumindo um peso aproximadamente igual para cada uma delas. Assim, foram obtidos os seguintes índices:

- da carapaça (IC)
- da lanterna de Aristóteles (IL)
- do trato digestivo (IT)
- gonadal (IG)

Análises de variância (ANOVA) bifatoriais foram aplicadas para testar as diferenças entre sexo e mês para cada índice corporal das espécies *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula*. As diferenças significativas ($p < 0,05$) foram identificadas utilizando-se o teste *a posteriori* de LSD (Least Square Distance). O grau de correlação entre os índices corporais foi analisado por regressões simples com nível de significância $p < 0,05$.

2. Análise da composição bioquímica tecidual

Cinco exemplares-mês de cada espécie foram escolhidos e processados segundo metodologia para análises bioquímicas descritas a seguir.

Após a coleta dos exemplares em campo e em um intervalo nunca superior a duas horas de acondicionamento em aquário (vide metodologia capítulo I), os organismos foram dissecados parcialmente para a retirada de amostras com cerca de 2 g de tecido fresco de gônada e intestino.

As amostras foram imediatamente acondicionadas em frascos eppendorff e estocadas a $- 20^{\circ} \text{C}$. Para o processamento das técnicas de dosagem bioquímica tecidual, as amostras foram descongeladas,

pesadas (balança digital: precisão 0,002 g) e a seguir, homogenizadas com água destilada em homogenizador de vidro manual na proporção 1:9 (peso úmido: água). Três alíquotas do homogenado foram separadas para extração de cada componente bioquímico nos seguintes volumes: 50 µl (proteínas), 1000 µl (lipídeos) e 200 µl (carboidratos). Todas as determinações foram conduzidas em duplicatas ou triplicatas.

Os níveis de proteínas e carboidratos foram dosados segundo as técnicas colorimétricas adaptadas de Lowry *et al* (1951) e Dubois *et al* (1956), respectivamente. As proteínas solúveis foram separadas após reação com hidróxido de sódio (NaOH), enquanto que os carboidratos totais foram extraídos com ácido tricloro-acético (TCA). O cálculo das concentrações de cada substância foi feito após leitura das absorbâncias utilizando como soluções-padrão albumina sérica bovina (nas dosagens de proteínas) e glucose (nas dosagens de carboidratos). A leitura das amostras foi realizada no Laboratório de Biogeoquímica do CEM/UFPR utilizando um espectrofotômetro (modelo Micronal B380).

A quantidade de lipídeos totais nos tecidos foi determinada por técnica gravimétrica (modificada de Freeman *et al*, 1957) utilizando clorofórmio-metanol (2:1) para a extração da fração lipídica da amostra que, após secagem, foi quantificada por diferença entre peso inicial e final em balança digital (precisão: 0,002 g). Os níveis teciduais de proteínas (P), lipídeos (L) e carboidratos (C) foram expressos por percentagem média mensal de peso úmido de tecido.

Análises de variância (ANOVA) unifatoriais foram aplicadas para testar a variação mensal da composição bioquímica de cada componente (proteínas, lipídeos e carboidratos) para cada tecido

(gônada e trato digestivo) e espécie. Para identificar as diferenças significativas ($p < 0,05$) foi utilizado o teste *a posteriori* de LSD (Least Square Distance). O grau de correlação entre os componentes bioquímicos teciduais foi analisado por regressões simples com nível de significância $p < 0,05$.

3. Análises numéricas globais

Para as análises numéricas globais foi utilizado o método de ordenação ACP (Análise em Componentes Principais), com os dados referentes aos parâmetros ambientais e biológicos obtidos nos capítulos I, II e neste capítulo. Para representar os parâmetros ambientais, análises preliminares testaram todos os fatores abióticos (isolados e combinados) obtidos no capítulo I. O fator abiótico intensidade da radiação luminosa foi escolhido entre os demais (a temperatura e a salinidade da água e a transparência da água), pois esses além de representarem medições pontuais (registradas no momento da coleta) foram influenciados por eventos esporádicos atípicos (frentes frias, por exemplo). Os dados brutos de intensidade de radiação luminosa, disponibilizados pelo SIMEPAR, corresponderam a valores horários de todo o período de estudo (18 meses) que para esta análise numérica foram transformados em médias mensais.

Dentre os parâmetros biológicos foram utilizados os valores médios mensais do índice de repleção da matéria orgânica do conteúdo alimentar (capítulo I), a frequência média dos estágios de desenvolvimento gonadal (capítulo II) e os valores médios mensais dos índices corporais e níveis bioquímicos teciduais (presente estudo). O método ACP estabeleceu a partir de uma matriz de correlação (modo Q) a disposição dos parâmetros em um sistema

reduzido de coordenadas extraídas das análises. Nestas procurou-se identificar os possíveis padrões sazonais nas estratégias fisiológicas e metabólicas das espécies. Os resultados foram representados graficamente em um espaço dos componentes principais estabelecidos por eixos perpendiculares, ou seja, cujas contribuições relativas (autovalores da matriz de dados) representassem a maior parte da variação dos dados, expressos pela distribuição dos pontos-amostra no hiper-espaço (Valentin, 2000).

RESULTADOS

I - Descrição ambiental

O local apresenta marcada sazonalidade, com as estações de inverno e verão apresentando valores extremos para a temperatura da água (18 a 28,5°C), a intensidade de radiação solar (1723,1 a 5657,2 W/m²) e a transparência da água (122 a 370 cm). A salinidade da água esteve constantemente acima de 30 (parâmetros ambientais – ver descrição pormenorizada dos resultados do capítulo I).

II - Parâmetros Biológicos

Quinhentos e dez indivíduos foram processados para a análise dos índices corporais: 255 exemplares de cada espécie de equinóide. Deste total 170 (85 por espécie) foram processados para as análises bioquímicas teciduais. Os indivíduos de *Echinometra lucunter* apresentaram diâmetro médio mensal da carapaça (DC) variando de 66,5 a 78,3 (média = 71,2 mm; desvio= 6,7 mm) e os de *Arbacia lixula* com DC entre 40,9 a 48,5 mm (média = 45,5 mm; desvio = 4,0 mm) (diâmetro da carapaça – vide resultados do capítulo I).

1. Análise dos índices corporais

Nas tabelas 1 a 4 são apresentados os resultados das análises de variância bifatoriais dos índices corporais de *Echinometra lucunter*. Nenhuma diferença significativa foi encontrada para as variações mensais entre os sexos (F= NS; p>0,05). Desta forma são descritos a seguir apenas os resultados referentes à variação mensal (unifatorial) destes parâmetros biológicos.

- Índice da carapaça, espinhos e tecidos associados (IC)

A variação mensal do IC apresentou diferenças significativas ($F= 3,4$; $p<0,0001$) (Tabela 1) variando entre 86,1% (novembro/00) e 90,1% (abril/01) (Fig. 1) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 1). A flutuação do IC apresentou um padrão sazonal com valores mínimos na primavera e máximos no verão.

- *Índice da lanterna de Aristóteles e musculatura associada (IL)*

A variação mensal do IL apresentou diferenças significativas ($F= 1,9$; $p<0,05$) (Tabela 2) oscilando entre 6,8% (agosto/00) a 8,6 % (dezembro/01) (Fig. 2) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 2). A variação do IL foi irregular, mas de modo geral apresentou valores mínimos no inverno e máximos no verão.

- *Índice gonadal (IG)*

A variação mensal do IG apresentou diferenças significativas ($F=12,7$; $p<0,0001$) (Tabela 3) variando entre 1,2% (fevereiro/01) e 5,9% (novembro/00) (Fig. 3) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 3). A flutuação do IG apresentou um padrão sazonal com picos ocorrendo durante a primavera.

- *Índice do trato digestivo (IT)*

A variação mensal do IT apresentou diferenças significativas ($F=14,4$; $p<0,0001$) (Tabela 4) variando entre 0,06% (abril/01) a 0,32% (agosto/00) (Fig. 4) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 4). A flutuação do IT foi marcadamente sazonal, com as menores médias ocorrendo nos meses do verão e as maiores sendo registradas durante o outono e o inverno.

Nas análises entre os índices corporais foram estabelecidas duas correlações cujo coeficiente linear r de Pearson foi maior que 0,5 (Anexo 5). Esta foi estabelecida entre os índices da carapaça (IC)

e o da lanterna de Aristóteles (IL) ($r = -0,60$; $r^2 = 0,36$; $p < 0,0001$) e entre os índices da carapaça (IC) e o gonadal (IG) ($r = -0,67$; $r^2 = 0,46$; $p < 0,0001$), ambas negativas.

Para *Arbacia lixula* os resultados das análises de variância bifatoriais dos índices corporais estão sumarizados nas tabelas 5 a 8. As análises indicaram diferenças significativas entre os sexos apenas para o índice gonadal. Os dados referentes à variação mensal dos demais parâmetros foram apresentados com os sexos conjugados.

- *Índice da carapaça, espinhos e tecidos associados (IC)*

A variação mensal do IC apresentou diferenças significativas ($F = 2,3$; $p < 0,01$) (Tabela 5) variando entre 87,9% (novembro/01) e 91,0% (março/01) (Fig. 5) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 6). A flutuação do IC apresentou um padrão sazonal com valores mínimos na primavera e máximos no verão.

- *Índice da lanterna de Aristóteles e musculatura associada (IL)*

A variação mensal do IL apresentou diferenças significativas ($F = 2,1$; $p < 0,01$) (Tabela 6) variando entre 6,6% (outubro/00) e 8,5% (dezembro/01) (Fig. 6) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 7). A flutuação do IL foi irregular sem um padrão definido.

- *Índice gonadal (IG)*

Os resultados das análises estatísticas do índice gonadal (IG) indicaram diferenças significativas entre os meses ($F = 3,3$; $p < 0,0001$) e os sexos ($F = 20,5$; $p < 0,0001$) (Tabela 7). A variação do IG foi marcadamente sazonal em fêmeas e machos (Fig. 7 a e b) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 8). Nas fêmeas os valores oscilaram entre 0,2% (novembro/00) e 0,9% (agosto/00) com as menores médias ocorrendo nos meses do outono e inverno e as maiores sendo registradas na

primavera e no verão. As médias do IG para os machos apresentaram as maiores amplitudes de variação: de 0,4% (março/01) a 2,2% (outubro/00) com valores elevados apenas nos meses de primavera.

- Índice do trato digestivo (IT)

A variação mensal do IT apresentou diferenças significativas ($F=4,5$; $p<0,0001$) (Tabela 8) variando entre 0,6% (julho/01) a 1,3% (janeiro/01) (Fig. 8) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 9). A flutuação do IT foi sazonal, com as menores médias ocorrendo nos meses do outono e do inverno e as maiores sendo registradas durante a primavera e o verão.

Nas análises entre os índices corporais apenas uma correlação apresentou coeficiente linear r de Pearson maior que 0,5 (Anexo 10). Esta foi estabelecida entre os índices da carapaça (IC) e o da lanterna de Aristóteles (IL) ($r= -0,69$; $r^2=0,47$; $p<0,0001$). A correlação entre os índices da carapaça (IC) e o gonadal (IG) apesar de apresentar um valor estatisticamente baixo ($r= -0,41$; $r^2=0,17$) teve alta significância ($p<0,0001$).

2. Análise da composição bioquímica tecidual

2.1. Variação temporal na gônada

Na tabela 9 são apresentados os resultados das análises de variância unifatoriais dos níveis de proteínas, lipídeos e carboidratos na gônada de *Echinometra lucunter*. A variação mensal do nível médio das proteínas apresentou diferenças significativas ($F=3,6$; $p<0,001$) oscilando entre 27,7% (dezembro/00) e 60,5% (dezembro/01) (Fig. 9 a) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 10). O nível de proteínas apresentou um padrão sazonal com maiores valores concentrando-se nos meses de verão e inverno.

As médias dos níveis dos lipídeos apresentaram diferenças significativas ($F=2,4$; $p<0,01$) ao longo do período de estudo com médias variando entre 15,3% (dezembro/00) a 34,5% (janeiro/01) (Fig. 9 a) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 11). A variação mensal apresentou também um padrão sazonal com um pico nos meses de verão e outono.

A variação mensal do nível médio dos carboidratos apresentou diferenças significativas ($F=9,1$; $p<0,0001$) oscilando entre 6,0% (fevereiro/01) e 49,3% (novembro/00) (Fig. 9 a) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 12). O nível de carboidratos apresentou um padrão marcadamente sazonal com picos sendo registrados durante a primavera.

Na tabela 10 são apresentados os resultados das análises de variância unifatorial dos níveis de proteínas, lipídeos e carboidratos na gônada de *Arbacia lixula*. A variação mensal do nível médio das proteínas apresentou diferenças significativas ($F=6,5$; $p<0,0001$) oscilando entre 39,0% (novembro/01) e 88,0% (agosto/01) (Fig. 10 a) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 13). O nível de proteínas apresentou uma flutuação irregular, mas de modo geral as maiores médias concentraram-se nos meses de verão e inverno.

As médias dos níveis dos lipídeos apresentaram diferenças significativas ($F=2,8$; $p<0,01$) ao longo do período de estudo com médias variando entre 13,1% (outubro/01) a 43,3% (janeiro/01) (Fig. 10 a) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 14). A variação mensal apresentou marcada sazonalidade com um pico nos meses de verão.

A variação mensal do nível médio dos carboidratos não apresentou diferenças significativas ($F=1,4$; $p>0,005$) oscilando entre

6,0% (fevereiro/01) e 49,3% (novembro/00) (Fig. 10 a) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 15).

2.1. Variação temporal no trato digestivo

Na tabela 11 são apresentados os resultados das análises de variância unifatoriais dos níveis de proteínas, lipídeos e carboidratos no trato digestivo de *Echinometra lucunter*. A variação mensal do nível médio das proteínas apresentou diferenças significativas ($F=12,1$; $p<0,0001$) oscilando entre 51,1% (novembro/00) e 90,3% (dezembro/01) (Fig. 9 b) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 17). O nível de proteínas apresentou um padrão sazonal com valores mínimos ocorrendo na primavera e máximos no verão.

As médias dos níveis dos lipídeos apresentaram diferenças significativas ($F=3,6$; $p<0,001$) ao longo do período de estudo com médias variando entre 13,1% (outubro/01) a 43,3% (janeiro/01) (Fig. 9 b) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 18). A variação mensal apresentou um padrão sazonal com valores mínimos ocorrendo no outono e inverno e máximos na primavera e no verão.

A variação mensal do nível médio dos carboidratos apresentou diferenças significativas ($F=5,1$; $p<0,0001$) oscilando entre 2,4% (novembro/01) e 25,0% (dezembro/00) (Fig. 9 b) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 19). O nível de carboidratos apresentou um padrão sazonal com valores mínimos ocorrendo no outono e inverno e máximos na primavera e no verão.

Na tabela 12 são apresentados os resultados das análises de variância unifatorial dos níveis de proteínas, lipídeos e carboidratos no trato digestivo de *Arbacia lixula*. A variação mensal do nível médio

das proteínas apresentou diferenças significativas ($F=8,1$; $p<0,0001$) oscilando entre 35,2% (agosto/00) e 87,0% (julho/01) (Fig. 10 b) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 20). O nível de proteínas apresentou um padrão marcadamente sazonal com picos nos meses de outono e inverno.

As médias dos níveis dos lipídeos apresentaram diferenças significativas ($F=6,8$; $p<0,0001$) ao longo do período de estudo com médias variando entre 9,6% (agosto/01) a 77,4% (julho/01) (Fig. 10 b) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 21). A variação mensal apresentou um padrão sazonal com valores mínimos ocorrendo na primavera e no verão e máximos no outono e inverno.

A variação mensal do nível médio dos carboidratos apresentou diferenças significativas ($F=13,2$; $p<0,0001$) oscilando entre 2,6% (dezembro/01) e 20,7% (junho/01) (Fig. 10 b) (teste *pos hoc* LSD, Anexo 22). O nível de carboidratos apresentou um padrão marcadamente sazonal com picos sendo registrados durante o inverno.

2.3. Análises de correlação/regressão

Nas análises dos níveis dos componentes bioquímicos teciduais de *Echinometra lucunter* foi observada apenas uma correlação inversa entre os níveis GON P e GON C ($r = - 0,62$; $r^2=0,38$; $p< 0,0001$) cujo coeficiente linear r de Pearson apresentou valor estatístico maior que 0,5 (Anexo 23). As relações estabelecidas entre os níveis GON P e INT P ($r= 0,44$; $r^2=0,20$) e os níveis GON C e INT C ($r= 0,38$; $r^2=0,15$) também foram consideradas relevantes devido à alta significância apresentada ($p< 0,0001$). Para *Arbacia lixula* nenhuma análise de correlação apresentou valores de $r >0,5$ (Anexo 24). No entanto, os resultados obtidos nas análises entre os níveis

GON P e INT L ($r = - 0,36$; $r^2=0,13$; $p < 0,001$), INT P e INT L ($r = 0,41$; $r^2=0,17$; $p < 0,001$) e os níveis INT P e INT C ($r = 0,37$; $r^2=0,14$; $p < 0,01$) demonstraram uma tendência de relacionamento inverso ou positivo devido a significância apresentada.

3. Análises numéricas globais

Na figura 11 são apresentados os resultados (plano fatorial) da Análise de Componentes Principais (ACP) entre os parâmetros intensidade de radiação solar, índice de repleção da matéria orgânica do conteúdo alimentar, estágios de desenvolvimento gonadal, índices corporais e componentes bioquímicos teciduais analisados para *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula*.

Para *E. lucunter* a representação gráfica dos eixos ortogonais 1 e 2 explicaram juntos 45,7% da variabilidade dos dados (Fig. 11 a). Observou-se a formação de um grande agrupamento (**grupo I**) ligado positivamente ao eixo 1, constituído por três subgrupos relacionados entre si: o primeiro formado pelo estágio emissão de gametas (EMISS) e o nível médio das proteínas no trato digestivo (INT P); o segundo formado pelo índice da carapaça (IC) e o estágio maturação máxima (MAT MAX) e o terceiro formado pelo índice da lanterna de Aristóteles (IL), os níveis médios de proteínas e lipídeos nas gônadas (GON P e GON L) e o nível médio dos lipídeos no trato digestivo (INT L). Em oposição apareceu o grupo formado pelo índice gonadal (IG), o estágio proliferação (PROL) e o nível médio de carboidratos na gônada (GON C) (**grupo II**).

No eixo 2 apareceu positivamente relacionado o agrupamento formado pelos parâmetros estágio de reserva (RES) e os índices do trato digestivo (IT), de repleção do trato digestivo (IR) e de repleção da matéria orgânica no conteúdo alimentar (IRMO) (**grupo III**).

Opuseram-se ao eixo, os parâmetros estágio em maturação (EM MAT), a intensidade de radiação solar (RAD) e o nível médio dos carboidratos na gônada (INT C).

Os resultados da Análise de Componentes Principais (ACP) para *Arbacia lixula* foram apresentados na representação gráfica da figura 11 b. Os eixos ortogonais 1 e 2 explicaram juntos 44,7% da variabilidade dos dados. No eixo 1 apareceu positivamente relacionado um agrupamento (**grupo I**) formado pelo índice da carapaça (IC) e o pelos parâmetros correlacionados: estágios proliferação (PROL) e reserva (RES), a intensidade de radiação solar (RAD) e o nível médio das lipídeos na gônada (GON L).

Projetou-se negativamente um grande agrupamento (**grupo II**) formado por dois subgrupos correlacionados entre si: um formado pelo índices de repleção do trato digestivo (IR) e de repleção da matéria orgânica no conteúdo alimentar (IRMO) e outro formado pelos estágios maturação máxima (MAT MAX) e emissão de gametas (EMISS), o nível médio das proteínas na gônada (GON P) e índice gonadal (IG).

No eixo 2 observou-se a formação de um agrupamento (**grupo III**) formado pelo nível médio dos carboidratos na gônada (GON C), os níveis médios das proteínas, lipídeos e carboidratos no trato digestivo (INT P, INT L e INT C) e o estágio em maturação (EM MAT). Em oposição aparecem isolados os índices da lanterna de Aristóteles (IL) e do trato digestivo (IT).

DISCUSSÃO

Estratégias ecológicas e energéticas

Os membros das famílias Arbaciae e Echinometridae apresentam aspectos morfológicos, biológicos e ecológicos distintos que podem indicar diferenças nas estratégias desenvolvidas pelas populações e conseqüentemente nas suas histórias de vida.

O conhecimento dos processos fisiológicos através da análise dos índices corporais pode elucidar o quanto e como cada compartimento ou órgão participa no requerimento energético total do organismo (Black *et al*, 1984; Lawrence e Byrne, 1994). Os compartimentos estudados nas espécies *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* apresentaram algumas particularidades que são apresentadas a seguir.

A carapaça e a lanterna de Aristóteles foram os compartimentos corporais com maior contribuição no peso corporal nas duas espécies de equinóides. Previsivelmente, compartimentos constituídos por uma matriz de carbonato de cálcio, como a carapaça e a lanterna de Aristóteles, seriam as estruturas com maior percentual no peso total. A parede do corpo é reconhecidamente o maior compartimento corporal dos equinóides (Moore e McPherson, 1965; Lawrence e Lane, 1982; Lawrence, 1975; Lawrence e Kafri, 1979).. O padrão estrutural das mandíbulas dos equinóides tem sido discutido em diversos trabalhos. A relação entre tamanho e a eficiência da estrutura na obtenção de alimento é interpretada por alguns autores como um dos melhores exemplos da plasticidade fenotípica adaptativa (Ebert, 1980; Black *et al*, 1984; Ebert, 1996) enquanto que para outros, não haveria uma relação causa-efeito direta (Lawrence, 1975; Lawrence *et al*, 1998).

Black *et al* (1984) estudando populações distintas de *Echinometra mathaei* encontraram diferenças nas dimensões da lanterna de Aristóteles em animais de mesmo tamanho. Apesar de associarem seus resultados à idéia de plasticidade postularam também que sob condições idênticas de grande disponibilidade de alimento, mais recursos podem ser investidos na aptidão populacional. Como conseqüência, indivíduos com maior performance seriam aqueles que apresentariam estruturas mais desenvolvidas, isto é, com maior capacidade de ingestão.

Na discussão do capítulo I, a associação feita entre a capacidade de ingestão e o tamanho na lanterna de Aristóteles foi o argumento utilizado para as distinções quanto à riqueza de táxons encontrados nos conteúdos alimentares de *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula*. Ainda segundo Black *et al* (1984), espécies que habitam microhabitats distintos apresentariam dimensões também diferenciadas da lanterna de Aristóteles. Os resultados apresentados nesse capítulo, entretanto, indicaram investimentos semelhantes diante da proporcionalidade observada. *E. lucunter* apresenta uma maior eficácia na obtenção de alimento em relação a *A. lixula*, no entanto essa espécie está adaptada a uma dieta diferenciada. A argumentação quanto ao tipo funcional de lanterna (camarodonte e estirodonte) presente nas espécies poderia ter como conseqüência especializações na obtenção de alimento como discutido no capítulo I.

Com relação aos compartimentos de constituição orgânica (gônadas e trato digestivo), foram registradas diferenças entre as espécies tanto no percentual de participação quanto na amplitude de variação. Comparativamente, enquanto que as gônadas de *E. lucunter* apresentaram dimensões médias pelo menos duas vezes

superiores as de *A. lixula*, o trato digestivo teve participação cinco vezes maior no peso corporal desta última.

Tais estruturas são comumente citadas como órgãos de estocagem nos equinóides (Lawrence, 1975; Lane e Lawrence, 1982; Bishop e Watts, 1994). As relações encontradas entre o índice gonadal e o índice do trato digestivo indicaram diferenças quanto ao órgão de estocagem mais utilizado pelas espécies. *E. lucunter* apresentou gônadas bastante volumosas que ocuparam praticamente todo o espaço celomático quando bastante desenvolvidas (*obs. pess.*) que acabaram comprimindo o compartimento digestivo. Em *A. lixula*, as variações dos índices gonadal e do trato digestivo foram simultâneas e correlacionadas positivamente. Sabendo que nessa espécie as gônadas apresentam dimensões menores pode-se inferir que o trato digestivo tenha mais espaço interno para o seu desenvolvimento.

O tamanho dos compartimentos corporais nos equinóides é, sem dúvida, uma característica facilitadora para a estocagem de nutrientes (Lessios, 1984). Entretanto a qualidade do recurso alimentar é um fator primário na determinação da variabilidade da alocação. O estudo da composição bioquímica gerou informações adicionais para a compreensão do significado funcional dessas relações fisiológicas. De acordo com Lawrence e Lane (1982) níveis elevados de componentes orgânicos nas vísceras dos equinodermos são considerados reservas nutritivas. Os resultados obtidos neste capítulo nesse trabalho confirmaram que as diferenças encontradas nas relações entre as gônadas e o trato digestivo das espécies analisadas devem-se a processos de estocagem dos componentes bioquímicos.

Tais compartimentos apresentaram particularidades nas concentrações dos seus principais componentes bioquímicos. Os níveis das proteínas presentes na gônada e do trato digestivo foram elevados para ambas as espécies. Nas gônadas os valores médios mensais foram semelhantes: de 27% a 60% em *E. lucunter* e de 39% a 88% em *A. lixula*. Para o trato digestivo *E. lucunter* apresentou valores ligeiramente mais altos: 51% a 90% contra 35% a 87% em *A. lixula*. Elevadas concentrações das proteínas nos compartimentos corporais são esperadas, devido ao papel que desempenham como substância estrutural. De acordo com Régis (1979) essas substâncias provêm mais nutrientes para o crescimento do que outros componentes orgânicos.

Os lipídeos representaram o segundo componente orgânico mais abundante. Nas gônadas, essa substância foi estocada praticamente na mesma quantidade tanto por *E. lucunter* (15% a 34%) quanto por *A. lixula* (13% a 43%). No trato digestivo observou-se um padrão distinto, com *A. lixula* apresentando concentrações superiores (9% a 77%) às encontradas em *E. lucunter* (15% a 48%). A presença de níveis proporcionais dessa substância nas gônadas dessas espécies está de acordo com as descrições da literatura, que descreve essa substância como comumente estocada nos equinóides. Elevados níveis foram encontrados, por exemplo, nas gônadas de *Strongylocentrotus purpuratus* (Lasker e Giese, 1954), *Paracentrotus lividus* (Régis, 1979), *S. droebachiensis* (Walker *et al*, 1998) e *Psammechinus miliaris* (Cook *et al*, 2000; Otero-Villaneuva *et al*, 2004).

Quanto à composição dos carboidratos, os níveis máximos registrados nas gônadas de *E. lucunter* (6% a 49%) foram duas vezes maiores aos encontrados em *A. lixula* (9% a 27%). No trato digestivo, entretanto, as proporções não apresentaram diferenças entre *E.*

lucunter (2% a 25%) e *A. lixula* (2% a 20%). O acúmulo de carboidratos verificado nas gônadas em *E. lucunter* poderia ser explicado ao nível de comparações morfológicas. Um compartimento corporal ao armazenar substâncias hidrossolúveis como os carboidratos, necessita de uma maior reserva hídrica tecidual. Em conseqüência, apresentam grande volume e exigem espaço suficiente para o seu desenvolvimento. Nas dessecações dos indivíduos adultos de *E. lucunter* foi observada a existência de uma ampla cavidade celomática, utilizada quase que exclusivamente pelas gônadas. As características anatômicas dessa espécie favorecem, portanto a utilização destas estruturas como órgão de estocagem do citado componente bioquímico.

Os resultados obtidos neste capítulo estão de acordo com as observações feitas para os gêneros *Echinometra* e *Arbacia*. A capacidade de reservar proteínas e carboidratos é descrita como característica para o gênero *Echinometra*: Lawrence (1976) observou elevada absorção dessas substâncias em *Echinometra lucunter* e *E. viridis*. Lawrence e Kafri (1979) encontraram grandes quantidades de proteínas contribuindo para a composição orgânica da carapaça de *E. lucunter*. A alocação de carboidratos e lipídeos nas gônadas de *A. lixula* também foi verificada por Fenaux *et al* (1977) durante o crescimento gonadal e por Fenaux *et al* (1975) em experimentos de jejum quando as reservas lipídicas deste compartimento estariam sendo utilizadas nos períodos críticos de sobrevivência.

O papel do trato digestivo como órgão de estocagem nos equinóides foi proposto também por diversos autores (Giese, 1961; Farmanfarmanian e Phillips, 1962; Lawrence *et al*, 1965; Lawrence *et al*, 1966; Lawrence, 1967; Lawrence, 1970; Fenaux *et al*, 1977; Klinger *et al*, 1988; Bishop e Watts, 1994). No gênero *Arbacia* há

registros da utilização deste compartimento como local de reservas energéticas. Para *A. punctulata* os experimentos realizados por Hill e Lawrence (1999) indicaram que em indivíduos alimentados após jejum ocorreu um aumento considerável dos níveis de lipídeos e carboidratos na parede do epitélio intestinal. Fenaux *et al* (1975) nos mesmos experimentos desenvolvidos com *A. lixula* demonstraram situação semelhante.

O gênero *Echinometra*, entretanto não parece utilizar esse órgão como maior acumulador de reservas. Lawrence (1967, 1970) já havia encontrado menores níveis de lipídeos e carboidratos no trato digestivo de *E. lucunter*. Segundo McClahanan e Kurtis (1991) as gônadas de *E. mathaei* seriam o único compartimento de reserva possível uma vez que o restante do corpo apresentaria baixos teores de matéria orgânica. Isso explicaria a menor quantidade dos carboidratos no trato digestivo de *E. lucunter* registrados no presente estudo.

Em diversos trabalhos há sugestões de que o trato digestivo dos equinóides, em especial a porção do intestino, teria um menor potencial para estocagens de longa duração. Períodos curtos, inferiores há um mês, seria o tempo limite para sua utilização (Lawrence e Lane, 1982; Hill e Lawrence, 1999; Lares e Pomory, 1998). Experimentos de jejum com *Lytechinus variegatus* feitos por Lares e Pomory (1998) não registraram diminuição na espessura do epitélio intestinal com o tratamento de jejum continuado, por mais de 4 semanas.

Desta forma a gônada seria o órgão mais adequado para alocação de recursos energéticos a longo prazo (Hill e Lawrence, 1999; Lares e Pomory, 1998). Aliado a esta argumentação pode ser discutido então a qualidade e a disponibilidade dos recursos como

fatores preponderantes no desenvolvimento das estratégias de alocação.

A qualidade de um alimento pode ser considerada como qualquer característica que afeta seu uso como nutriente: a sua digestibilidade, composição bioquímica e sazonalidade (Lawrence *et al*, 1966; Lawrence, 1975; Montero-Torrero *et al*, 1998; Mills *et al*, 2000). Os resultados obtidos no capítulo I indicaram o desenvolvimento de um hábito onívoro preferencialmente herbívoro por *Echinometra lucunter*, onde predominou a ingestão de celulose e outros carboidratos. No entanto os equinóides não são capazes de digerir os carboidratos estruturais das plantas. Os carboidratos insolúveis não são facilmente quebrados, por isso a assimilação de substâncias solúveis e orgânicas é maximizada por esses animais (Lawrence, 1976; Mills *et al*, 2000). Numa dieta onde itens de origem vegetal são predominantes, a presença de um potente aparato mastigador (como ocorre em *E.lucunter*) tem um papel determinante no mecanismo de maceração do alimento facilitando assim o processo de degradação e assimilação do recurso alimentar.

A relação entre a qualidade e a disponibilidade do alimento para os equinóides também foi discutida por diversos autores (McPherson, 1965; Lawrence *et al*, 1965; Lawrence *et al*, 1966, Régis, 1979; Fenaux *et al*, 1975; Bendingfield e McClintock, 1998). Régis (1979) estudando os aspectos bioquímicos da dieta de *Paracentrotus lividus* apresentou comentários sobre a composição bioquímica ficológica. As algas rodófitas, por exemplo seriam fontes alimentares ricas em proteínas (20 a 25%), pobres em celulose (2% do peso seco) e paupérrimas em lipídeos (0,2 a 0,3%). As feófitas por sua vez apresentariam glicídeos em abundância (40 a 50%), menores quantidades de proteínas (10-12%) e raros teores lipídicos.

Diante deste fato é possível explicar porque o período de maior abundância das macrófitas (verão) não coincidiu com um aumento nos teores de matéria orgânica no conteúdo alimentar de *E. lucunter*, nem tão pouco correspondeu ao período de maior acúmulo dos componentes bioquímicos no compartimento de reserva (gônadas). Isso demonstra que a quantidade de um recurso alimentar não reflete necessariamente a sua qualidade nutricional. No outono e inverno os elevados teores de matéria orgânica no conteúdo alimentar foram associados a maior demanda de recursos alimentares de origem animal. Os recursos ingeridos neste período poderiam ter sido posteriormente armazenados nas gônadas e no trato digestivo, o que explicaria então, os elevados níveis das proteínas e dos carboidratos registrados no final do inverno e na primavera.

Na dieta onívora de *E. lucunter* os invertebrados encontrados em epibiose com as rodófitas e as feófitas (particularmente *Padina gymnosphora*), também supririam a escassez de proteínas dos vegetais. A idéia inicial de ingestão acidental das associações faunísticas não deveria ser vista então como mera casualidade e sim como fator preponderante no metabolismo desta espécie.

Para *Arbacia lixula*, a flutuação na disponibilidade de recursos de origem vegetal parece não ter grande influência, tendo em vista a preferência pela carnívora. Infelizmente não houve registros dos itens do conteúdo para todo o verão, mas a ocorrência de *Padina gymnosphora* em fevereiro/2001 poderia ser um indício de que a espécie também se beneficie das associações fauna epibionte e algas.

No capítulo II as observações microscópicas das gônadas femininas de *Arbacia lixula* revelaram que no verão houve acúmulo de substâncias, caracterizando o estágio de repouso da atividade

reprodutiva, particularmente nas fêmeas. Esses resultados confirmaram-se no presente capítulo, com os aumentos verificados nos níveis de proteínas, lipídeos e carboidratos nas gônadas. Entretanto esse aumento na composição bioquímica tecidual não coincidiu com elevados teores de matéria orgânica no conteúdo alimentar o que pode indicar que o processo de incorporação dos recursos energéticos pelas gônadas seja lento.

Para Cook *et al* (2000) os equinóides adquirem quantidades consideráveis de lipídeos via alimentação animal. Experimentos de alimentação diferenciada com *Psammechinus miliaris* indicaram que dietas baseadas em ração animal teriam maior valor protéico e lipídico do que a constituída apenas pela alga *Laminaria saccharina*. Isso sugere que as maiores reservas de lipídeos registradas em *Arbacia lixula* estariam justificadas pela dieta predominantemente carnívora.

Com relação à variação dos índices corporais nas duas espécies os resultados deste capítulo revelaram que houve um padrão sazonal semelhante do índice da carapaça. Nos meses do verão ocorreram as maiores taxas deste índice e elevadas concentrações dos níveis bioquímicos no trato digestivo de *Echinometra lucunter* e nas gônadas de *Arbacia lixula*. Em *E. lucunter* com exceção dos níveis dos carboidratos, também foram observados aumentos nos níveis bioquímicos das gônadas neste período.

Moore e McPherson (1965), Giese (1966) e Lawrence *et al* (1966) argumentaram que a parede do corpo mesmo constituída por baixos níveis orgânicos (14 a 16% de constituição protéica) teria taxas metabólicas tão elevadas quanto às gônadas. Experimentos e determinações bioquímicas feitos com os equinóides *Tripneustes gratilla* (Lawrence, 1971), *Arbacia lixula* (Fenaux *et al*, 1975),

Echinometra lucunter (Lawrence e Kafri, 1979) e *Lytechinus variegatus* (Lares e Pomory, 1998) indicaram mobilizações dos níveis de proteínas, lipídeos e carboidratos no epitélio associado à carapaça. Sendo a carapaça um órgão de estocagem, os resultados encontrados no presente estudo poderiam indicar que o fenômeno de alocação de recursos energéticos também ocorreria neste compartimento.

Com relação ao trato digestivo, a estratégia de alocação de recursos durante o verão não apresentou relação direta com a variação do índice correspondente na espécie *E. lucunter*. O índice do trato digestivo esteve relacionado aos índices de repleção do trato digestivo e do conteúdo alimentar, cujas maiores médias ocorreram no outono e inverno. Um aumento no volume do alimento ingerido exigiria um maior desenvolvimento do órgão, justificando assim a sua maior participação no peso corporal. Isso indica também que, apesar de ocorrer alocação de recursos no trato digestivo, o processo não se compara ao observado na gônada, particularmente com relação aos carboidratos, cujos níveis chegam a influenciar o peso do órgão.

As estratégias ecológicas de repartição de recursos e segregação dos nichos pelos equinóides *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* e propostas no capítulo I argumentam as estratégias energéticas verificadas no presente estudo. Régis (1979) descreve que a facilidade na obtenção de alimentos resulta em economia energética para ser utilizada em outras atividades. Os resultados deste capítulo indicam que as espécies exploram bem os nichos ocupados e os recursos tróficos disponíveis parecem corresponder adequadamente às necessidades metabólicas específicas.

Estratégias energéticas e reprodutivas

Os equinóides regulares utilizam comprovadamente as gônadas como órgãos de estocagem em prol da reprodução onde as reservas bioquímicas como proteínas, lipídeos e carboidratos são convertidas em energia para as atividades reprodutivas. Tais estruturas são particularmente adaptadas para essa função devido à existência de células especializadas, os fagócitos nutritivos, responsáveis pela alimentação dos gametas na fase proliferativa da gametogênese (Moss e Lawrence, 1972; Lawrence, 1987).

Durante o crescimento da gônada ocorre a transferência, o acúmulo e a síntese das reserva energéticas por essas células acessórias. Nas imagens de microscopia os fagócitos nutritivos apresentam várias inclusões citoplasmáticas como cristais, grânulos de glicogênio, glico-proteínas e glóbulos de lipídeos de diferentes colorações (Moss e Lawrence, 1972; Fenaux *et al*, 1977; Magniez, 1983; Lawrence, 1987; McClintock, 1989; Lawrence e Byrne, 1994; Montero-Torreiro *et al*, 1998).

No capítulo II as análises microscópicas das gônadas classificaram os indivíduos de *Echinometra lucunter* no estágio de proliferação durante a primavera. Nessa fase é caracterizada pela diminuição do material estocado nos fagócitos nutritivos. Assim, após um período de estocagem de recursos (inverno), a energia alocada fora destinada ao crescimento dos gametas. Ao nível celular, no fim do inverno e no início da primavera os gametas estão ainda diminutos e escassos e não influenciam o peso das gônadas. Já os elevados níveis de proteínas e carboidratos acumulados contribuíram para o peso máximo alcançado pela estrutura influenciando assim a interpretação do índice desse compartimento corporal.

Nos invertebrados marinhos usualmente utiliza-se o tamanho da gônada como indicativo da condição reprodutiva da espécie, entretanto, o fenômeno de mobilização de reservas presente nos equinóides pode influenciar essas análises. Gonor (1972) descreveu o fenômeno de estocagem de reservas nas gônadas em *Strongylocentrotus purpuratus* como a principal fonte de variação do índice gonadal. Magniez (1983) estudando *Abatus cordatus*, um equinóide antártico, considerou o índice gonadal como um parâmetro exato da participação em peso dos tecidos somático e germinativo, uma vez que a espécie não apresenta fenômeno de alocação em tecidos de reserva. Por outro lado, Oganesyán (1998) analisando a reprodução de *Strongylocentrotus droebachiensis* encontrou aumento do IG no verão, porém tal incremento traduziu-se na utilização das gônadas como órgão de reserva uma vez que a análise histológica revelou apenas a presença de gametas em crescimento. Portanto em equinodermos, a interpretação do ciclo reprodutivo pelo índice gonadal deve ser visto com cautela, uma vez que muitas espécies apresentam mecanismos de alocação de recursos nas gônadas, mascarando assim a diagnose do ciclo reprodutivo.

Comparando-se os resultados apresentados no capítulo II e no presente estudo, verificou-se que as variações deste índice foram influenciadas pela alocação de recursos para *Echinometra lucunter* enquanto que para *Arbacia lixula*, a elevação do índice retratou tão somente o período de maturação máxima ou emissão dos gametas.

A capacidade de *A. lixula* em estocar recursos (lipídeos e carboidratos) nas gônadas já havia sido verificada por Fenaux *et al* (1975) e Fenaux *et al* (1977). A presença de indivíduos maduros ou desovando num breve período após o estágio de reserva (nas fêmeas) ou proliferação (machos) denota um investimento

extremamente rápido na maturação dos gametas. Segundo Montero-Torreiro *et al* (1998), os lipídeos são substâncias de reserva de alto valor energético, capazes de suprir o desenvolvimento inicial embrionário. Em *A. lixula* os níveis desses componentes nas gônadas foi praticamente o mesmo dos encontrados em *E. lucunter*. Apesar de não terem sido verificadas diferenças significativas nos níveis de lipídeos entre os sexos nesta espécie é de se supor que essas substâncias tenham um papel primordial na oogênese, uma vez que somente as fêmeas detiveram-se por mais tempo na fase de reserva (estocagem de recursos para o crescimento e a maturação dos ovócitos).

As estratégias energéticas e reprodutivas que delineiam os modelos de história de vida também envolvem o investimento e o esforço parental nos descendentes. O parâmetro tamanho do ovo nos invertebrados marinhos está altamente relacionado à alocação de energia (Lessios, 1987). Correlações entre estado nutricional e tamanho do adulto, quantidade e conteúdo energético, são alguns destes. Para autores como Strathmann (1977) e Laegdsgaard *et al* (1991) a presença de substâncias de reserva nos adultos pode estar relacionada com a energia devotada para a gametogênese, a vitelogênese e a produção de ovos grandes. Autores como George (1995) consideram ainda que as estratégias de alocação dos parentais possam delinear a sobrevivência do juvenil em ambientes onde a competição por alimento seja alta.

A análise temporal do diâmetro médio do ovócito maduro em *Arbacia lixula*, apresentada no capítulo anterior, também revelou que ao final do verão foram registrados os menores valores do gameta maduro. Ao reduzir a atividade reprodutiva, entrando nos estágios de reserva e proliferação os indivíduos teriam a chance repor seus estoques energéticos para dar continuidade à eliminação de gametas

no restante do ano, sem comprometer a qualidade das células sexuais e possivelmente o sucesso reprodutivo, como taxas de fertilização e desenvolvimento pós-zigótico.

Tal fato contribui com a idéia de que estratégia de liberação dos gametas em grande parte do ano apresentada pela espécie *A. lixula* não é compatível com mecanismos de alocação de recursos por longos períodos, como visto em *Echinometra lucunter*. Numa estratégia de reprodução continuada *A. lixula* investe na produção rápida de gametas, mas que em contrapartida apresentam um tamanho menor. A redução da atividade reprodutiva foi o indicativo de que os indivíduos atingem um momento crítico da produção de gametas, quando provavelmente os recursos já se encontram em exaustão.

Em *E. lucunter* o longo período de estocagem de recursos (junho a setembro) para ambos os sexos, corresponderia a uma estratégia de maior investimento na prole. Mudanças sazonais dos fatores ambientais, como por exemplo, o aumento da temperatura da água, poderia atuar como um gatilho para o disparo da multiplicação e diferenciação das células precursoras dos gametas (gônias) e assim as reservas seriam destinadas ao crescimento dos gametas.

Assim a estratégia de acúmulo de substâncias no inverno permitiria que os indivíduos na estação seguinte devotassem os recursos para o desenvolvimento de um gameta mais dispendioso, porém maior. A qualidade do gameta não deve ser totalmente questionada visto a estratégia de armazenamento de reservas altamente energéticas desenvolvida pelas duas espécies. Estudos aprofundados de bioenergética, analisando também a sobrevivência dos descendentes seriam importantes para a confirmação de distinções do investimento parental na viabilidade da prole.

O presente estudo verificou que os ciclos reprodutivos de espécies co-ocorrentes podem ser modulados por estratégias ecológicas e metabólicas. As particularidades encontradas nas histórias de vida dos equinóides *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula* no presente estudo sugerem a existência de padrões distintos de alocação de recursos relacionados à reprodução dessas espécies.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BEDDINGFIELD, S. D.; MCCLINTOCK, J. B. (1998). Differential survival, reproduction, growth and nutrient allocation in the regular echinoid *Lytechinus variegatus* fed natural diets. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 226, p. 195-216.

BISHOP, C.D; WATTS, S.A. (1994). Two stage recovery of gametogenic activity following starvation in *Lytechinus variegatus* Lamarck (Echinodermata: Echinordea). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 177, p. 27-36.

BLACK, R.; COOD, C.; HERBBERT, D.; VINK, S.; BURT, J. (1984). The functional significance of the relative size of Aristotle's lantern in the sea urchin *Echinometra mathaei* (de Blainville). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 77, p. 81-97.

COOK, E. J.; BELL, M. V.; BLACK, K. D.; KELLY, M. S. (2000). Fatty acid compositions of gonadal material and diets of the sea urchin, *Psammechinus miliaris*: trophic and nutritional implications. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 255, p. 261-274.

EBERT, T. A.(1982). Longevity, life history and relative body wall size in sea urchins. **Ecol. Monogr.**, Washington, v. 52, n. 4, p. 353-394.

_____. (1996). Adaptative aspects of phenotypic plasticity in echinoderms. **Oceanol. Acta**, Paris, v. 19, n.3-4, p. 347-355.

FARMANFARMAIAN, A.; PHILLIPS, J.H. (1962). Digestion, storage and translocation of nutrients in the purple sea urchin

(*Strongylocentrotus purpuratus*). **Biol. Bull.**, Woods Hole, v. 123, p. 105-120.

FENAUX, L.; MALARA, G.; CHARRA, R. (1975). Effets d'une jêune de courte durée sur les principaux constituants biochimiques de l'oursin *Arbacia lixula*. I: Stade de rêpos sexuel. **Mar. Biol.**, Berlin, v. 30, p. 232-244.

FENAUX, L.; MALARA, G.; CELLARIO, C.; CHARRA, R.; PALAZZOLI, I. (1977). Évolution des constituants biochimiques des principaux compartiments de l'oursin *Arbacia lixula* (L.) au cours d'un cicle sexuel et effets d'une jêune de courte durée au cours de la maturation sexuelle. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 28, p. 17-30.

GIESE, A. C. (1961). Further studies on *Allocentrotus fragilis*, a deep sea echinoid. **Biol. Bull**, v. 121, p. 141-150.

_____. (1966). On the biochemical constitution of some echinoderms. *In: Physiology of Echinodermata*. R. A. Boolootian (Ed.). New York: Interscience. P. 757-796.

GONOR, J. J. (1972). Gonad growth in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) (Echinodermata: Echinoidea) and the assumptions of gonad index methods. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 10, p. 89-103.

_____. (1973). Reproductive cycles in Oregon populations of the echinoid *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). I: Annual gonad and ovarian gametogenic cycles. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 12, p. 45-64.

HILL, S. K.; LAWRENCE, J. M. (1999). Effects of food and temperature on the energy budget of *Arbacia punctulata* and *Lytechinus variegatus*. In: Proceedings of the 5th International Conference of Echinodermata. p.73-78.

LARES, M.T.; POMORY, C.M. (1998). Use of body components during starvation in *Lytechinus varegatus* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 225, p. 99-106.

_____. (1970). The effect of starvation on the lipid and carbohydrate levels of the tropical sea urchins *Echinometra mathaei* (de Blainville). **Pac. Sci.**, Honolulu, v. 24, n. 4, p. 487-489.

_____. (1973). Level, content and caloric equivalents of the lipid, carbohydrate, and protein in the body components of *Luidia clathrata* (Echinodermata: Asteroidea: Platyasterida) in Tampa Bay. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 11, p. 263-274.

_____. (1975). The effect of temperature-salinity combinations on the functional well-being of adult *Lytechinus variegatus* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 18, p. 271-275.

_____. (1976). Absorption efficiencies of from species of tropical echinoids fed *Thalassia testudinum*. **Thalassia Jugosl.**, Zagreb, v. 12, n. 1, p. 201-205.

_____. (1987). **The functional biology of echinoderms**. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. 340 p.

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

LAWRENCE, J.M.; ELLWOOD, A. (1991). Simultaneous allocation of resources to asexual regeneration and to somatic and gonadal production in *Luidia clathrata* (Say) (Echinodermata: Asteroidea). *In*: Proceedings of the 7th International Conference of Echinodermata. p. 543-548.

LAWRENCE, J.M.; KAFRI, J. (1979). Numbers, biomass and caloric content of the Echinoderm fauna of the rocky shores of Barbados. **Mar. Biol.**, Berlin, v. 52, p: 87-91.

LAWRENCE, J. M.; LANE, J.M. (1982). The utilization of nutrients by post-metamorphic echinoderms. *In*: **Echinoderm Nutrition**. Jangoux & Lawrence. (Eds.). Netherlands: Balkema. p. 331-371.

LESSIOS, H. A. (1984). Annual reproductive periodicity in eight echinoid species on the Caribbean coast of Panamá. *In*: Proceedings of the 5th International Conference of Echinodermata. Atami, p. 303-311.

MAGNIEZ, P. (1983). Reproductive cycle of the brooding echinoid *Abatus cordatus* (Echinodermata) in Kerguelen (Antartic Ocean): changes in the organ indices, biochemical composition and caloric content of the gonads. **Mar. Biol.**, Berlin, v. 74, p. 55-64.

MCCLAHANAN, T. R; KURTIS, J. D. (1991). Population regulation of the rocky-boring sea urchin *Echinometra mathaei* (de Blainville). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 147, p.121-146.

MCCLINTOCK, J. B. (1989). Energetic composition, reproductive output and resource allocation of Antarctic asteroids. **Polar Biol.**, Berlin, v.9, p.147-153.

MCCLINTOCK, J. B.; HOPKINS, T.; WATTS, S. A.; MARION, K. (1990). The biochemical and energetic composition of somatic body components of echinoderms from the Northern Gulf of Mexico. **Comp. Biochem. Physiol. A**, New York, v. 95, n. 4, p. 529-532.

MCPHERSON, B. F. (1965). Contributions to the biology of the sea urchin *Eucidaris tribuloides* (Lamarck). **Bull. Mar. Sci.**, New York, v. 18, p. 400-443.

MONTERO-TOREIRO, M. F.; GARCIA-MARTINEZ, P.; CATOIRA, J. L.; MOSQUERA, G. (1998). Seasonal variation in biochemical composition in gonads of the sea urchin, *Paracentrotus lividus* LMK. *In: Echinoderm Research*. Moore & Telford (Eds.). Netherlands: Balkema, p. 753-758.

MOSS, J. E.; LAWRENCE, J. M. (1972). Changes in carbohydrate, lipid and protein levels with age and season in the sand dollar *Mellita quinquiesperforata* (Leske). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, v. 8, p. 225-239.

ODUM, E.P. (1986). **Ecologia**. Rio de Janeiro: Guanabara. 434 p.

OGANESYAN, S. A. (1998). Reproductive cycle and gonadal histology of *Strongylocentrotus droebachiensis* in the Barents Sea. *In: Echinoderm Research*. Moore & Telford (Eds.). Netherlands: Balkema, p. 765- 768.

OTERO-VILLANUEVA, M. D. M.; KELLY, M. S.; BURNELL, G. (2004). How diet influences energy partitioning in the regular echinoid *Psammechinus miliaris*, constructing an energy budget. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam. No prelo.

RÉGIS, M. B. (1979). Analyse des fluctuations des indices physiologiques chez deux échinoides (*Paracentrotus lividus*) (Lmk) et *Arbacia lixula* (L.) du Golfe de Marseille. **Tethys**, Marseille, v. 9, n. 2, p.167-181.

TAVARES, Y. A. G; KAWALL, H. G.; BORZONE, C. A. (2004). 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.

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

VENTURA, C. R. R.; FALCÃO, A. P. C.; SANTOS, J. S.; FIORI, C.S. (1996). Reproductive cycle and feeding periodicity in the starfish *Astropecten brasiliensis* in the Cabo Frio upwelling ecosystem (Brazil). **Inv. Reprod. Develop.**, Rehouot, v. 31, n.1-3, p. 135-141.

VENTURA, C. R. R.; VAROTTO, R. S.; CARVALHO A. L. P. S.; PEREIRA A. D.; ALVES, S. L. S.; MAcCORD, F. S. (2003). Interpopulation comparison of the reproductive and morphological traits of *Echinometra lucunter* (Echinodermata: Echinoidea) from two

different habitats on Brazilian coast. *In: Echinoderms Research.*
Féral & David (Eds.). Swets & Zeitlinger: Lisse. p.289-293.

Tabela 1. Resultados da análise de variância (ANOVA) bifatorial para os valores do índice da carapaça de *E. lucunter* (N= 217).

	SQ	GL	QM	F	<i>p</i>
1- MÊS	258,92	16	15,36	3,3791	0,0000
2- SEXO	7,80	1	7,80	1,7167	0,1917
1 X 2	245,80	16	15,36	3,3791	0,0000

Tabela 2. Resultados da análise de variância (ANOVA) bifatorial para os valores do índice da lanterna de Aristóteles de *E. lucunter* (N= 217).

	SQ	GL	QM	F	<i>P</i>
1- MÊS	52,61	16	3,28	1,9082	0,0214
2- SEXO	10,36	1	10,36	1,0324	0,1490
1 X 2	37,22	16	2,32	0,3534	0,1696

Tabela 3. Resultados da análise de variância (ANOVA) bifatorial para os valores do índice gonadal de *E. lucunter* (N= 217).

	SQ	GL	QM	F	<i>P</i>
1- MÊS	357,76	16	22,6	12,78	0,0000
2- SEXO	1,27	1	1,27	0,7225	0,3964
1 X 2	287,91	16	17,99	10,17	0,0000

Tabela 4. Resultados da análise de variância (ANOVA) bifatorial para os valores do índice do trato digestivo de *E. lucunter* (N= 217).

	SQ	GL	QM	F	P
1- MÊS	1,15	16	0,07	14,2161	0,0000
2- SEXO	0,00	1	0,00	0,3339	0,5640
1 X 2	1,04	16	0,06	12,8369	0,0000

Tabela 5. Resultados da análise de variância (ANOVA) bifatorial para os valores do índice da carapaça de *A. lixula* (N= 189).

	SQ	GL	QM	F	P
1- MÊS	190,60	16	11,91	2,2784	0,0048
2- SEXO	15,35	1	15,35	2,9957	0,0855
1 X 2	161,22	16	10,07	1,9658	0,0189

Tabela 6. Resultados da análise de variância (ANOVA) bifatorial para os valores do índice da lanterna de Aristóteles de *A. lixula* (N= 189).

	SQ	GL	QM	F	P
1- MÊS	68,43	16	4,27	2,1271	0,0099
2- SEXO	0,63	1	0,63	0,3167	0,5744
1 X 2	58,12	16	3,63	1,7167	0,0474

Tabela 7. Resultados da análise de variância (ANOVA) bifatorial para os valores do índice gonadal de *A. lixula* (N= 189).

	SQ	GL	QM	F	P
1- MÊS	31,14	16	1,94	3,27	0,0000
2- SEXO	10,11	1	10,11	20,54	0,0000
1 X 2	16,39	16	1,02	2,0811	0,0119

Tabela 8. Resultados da análise de variância (ANOVA) bifatorial para os valores do índice do trato digestivo de *A. lixula* (N= 189).

	SQ	GL	QM	F	P
1- MÊS	8,59	16	0,53	4,5622	0,0000
2- SEXO	0,00	1	0,00	0,0619	0,8037
1 X 2	6,92	16	0,43	3,6414	0,0000

Tabela 9. Resultados da análise de variância (ANOVA) unifatorial para os níveis de proteínas (PTN), lipídeos (LIP) e carboidratos (CAR) na gônada de *E. lucunter* (N= 77).

	SQ	GL	QM	F	p
PTN	7657,22	16	478,57	3,6527	0,0001
LIP	1810,07	16	113,12	2,3994	0,0075
CAR	13026,16	16	814,13	9,1183	0,0000

Tabela 10. Resultados da análise de variância (ANOVA) unifatorial para os níveis de proteínas (PTN), lipídeos (LIP) e carboidratos (CAR) na gônada de *A. lixula* (N= 62).

	SQ	GL	QM	F	P
PTN	10348,98	16	646,81	6,5250	0,0000
LIP	5208,62	16	325,54	2,8131	0,0033
CAR	2064,51	16	129,03	1,4528	0,1612

Tabela 11. Resultados da análise de variância (ANOVA) unifatorial para os níveis de proteínas (PTN), lipídeos (LIP) e carboidratos (CAR) no trato digestivo de *E. lucunter* (N= 82).

	SQ	GL	QM	F	P
PTN	9073,23	16	567,07	12,1428	0,0000
LIP	5682,68	16	355,16	3,5858	0,0001
CAR	287,91	16	175,47	5,1253	0,0000

Tabela 12. Resultados da análise de variância (ANOVA) unifatorial para os níveis de proteínas (PTN), lipídeos (LIP) e carboidratos (CAR) no trato digestivo de *A. lixula* (N= 59).

	SQ	GL	QM	F	P
PTN	9438,97	16	589,93	8,1822	0,0000
LIP	14685,67	16	917,85	6,8849	0,0000
CAR	1106,77	16	691,17	13,2468	0,0000

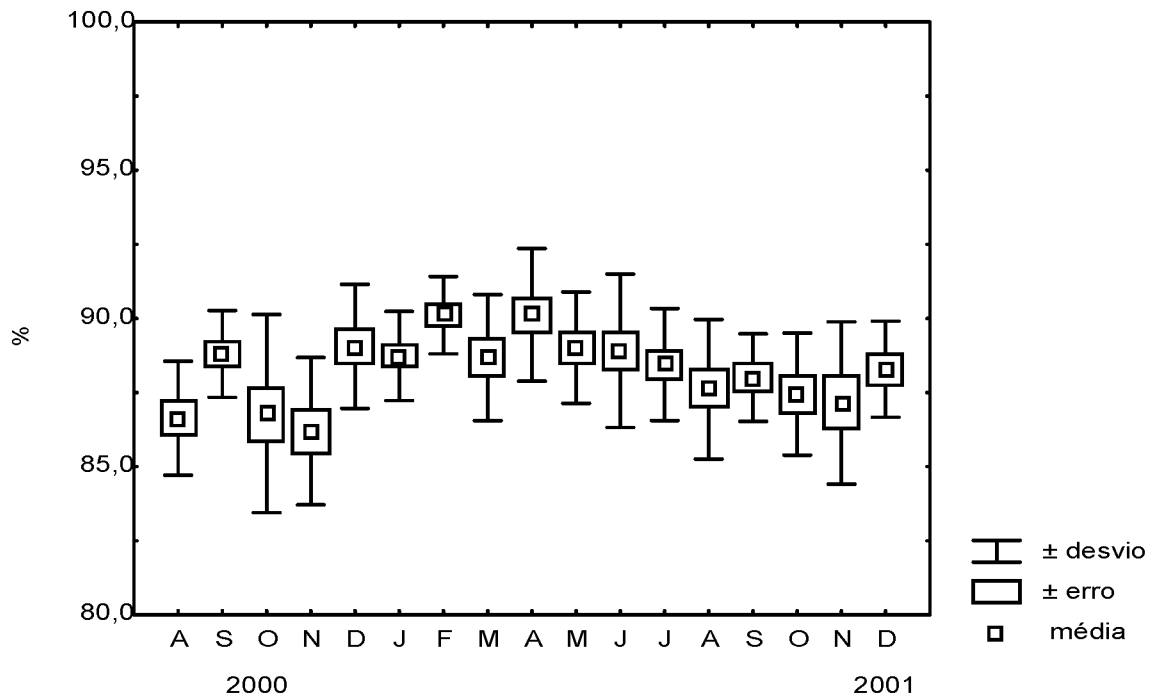


Figura 1. Variação do índice da carapaça (IC) em *E. lucunter* entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta.

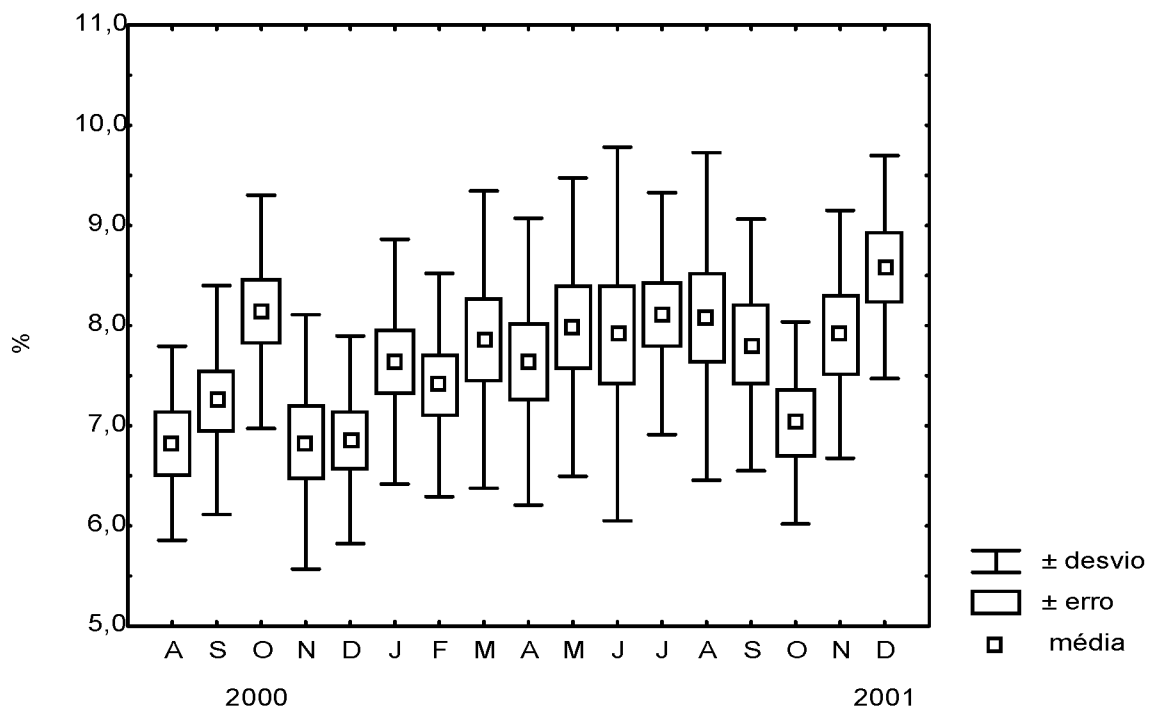


Figura 2. Variação do índice da lanterna de Aristóteles e musculatura associada (IL) em *E. lucunter* entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta.

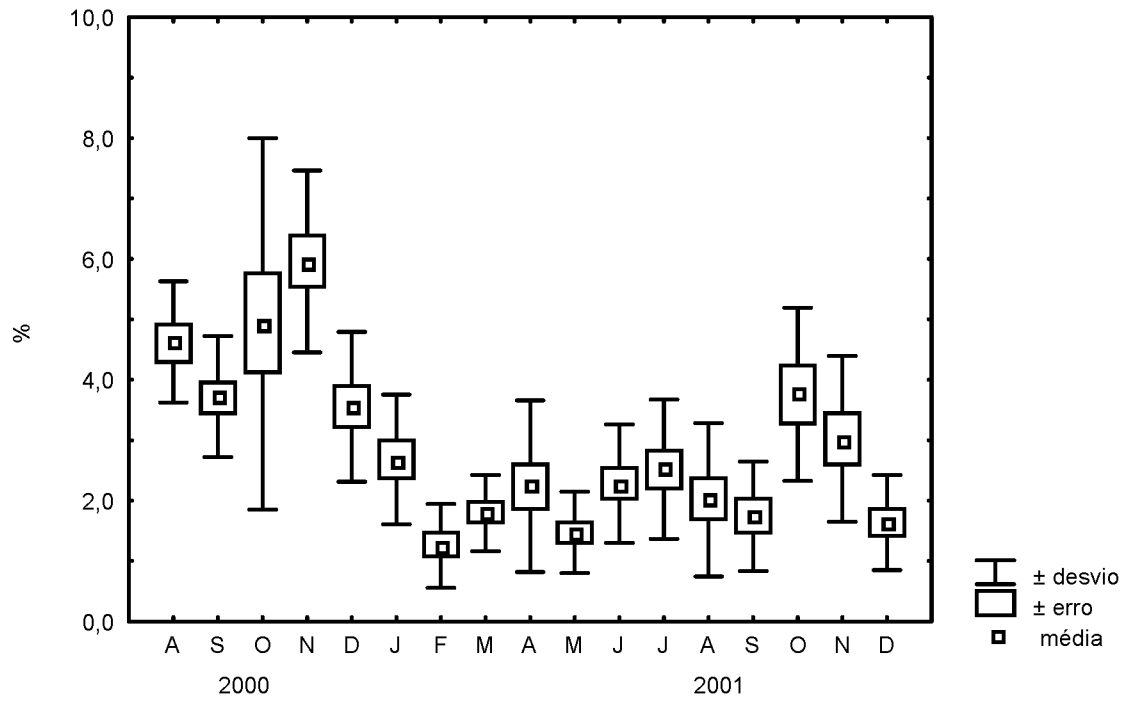


Figura 3. Variação do índice gonadal (IG) em *E. lucunter* entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta.

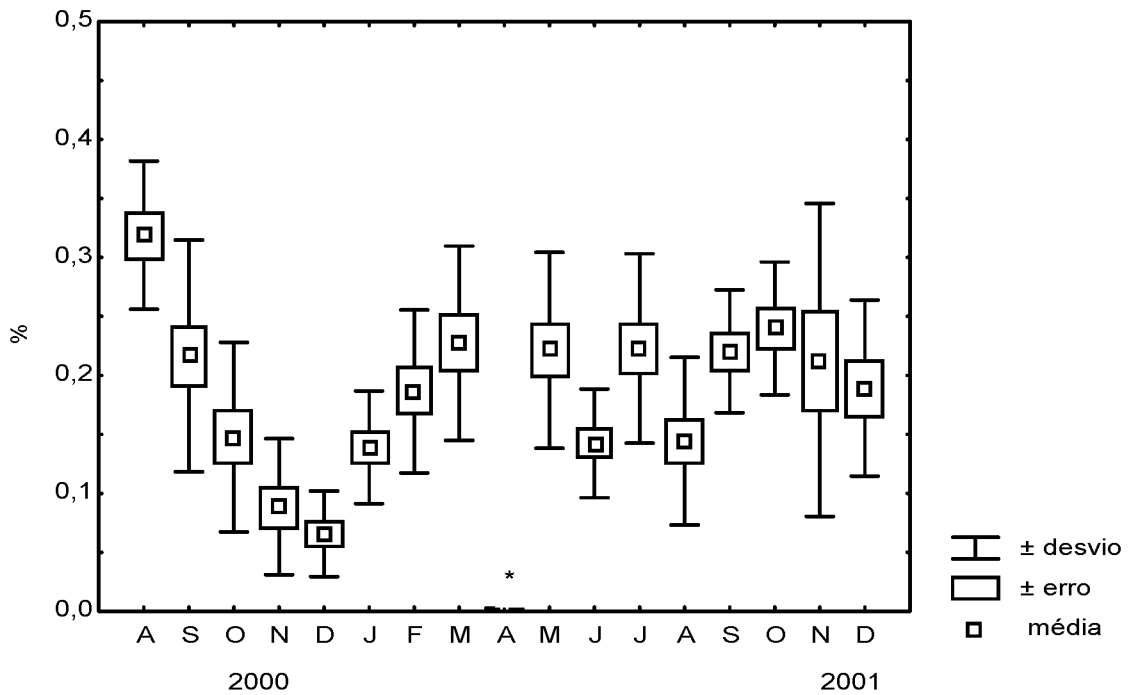


Figura 4. Variação do índice do trato digestivo (IT) em *E. lucunter* entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta. (*) mês sem registro).

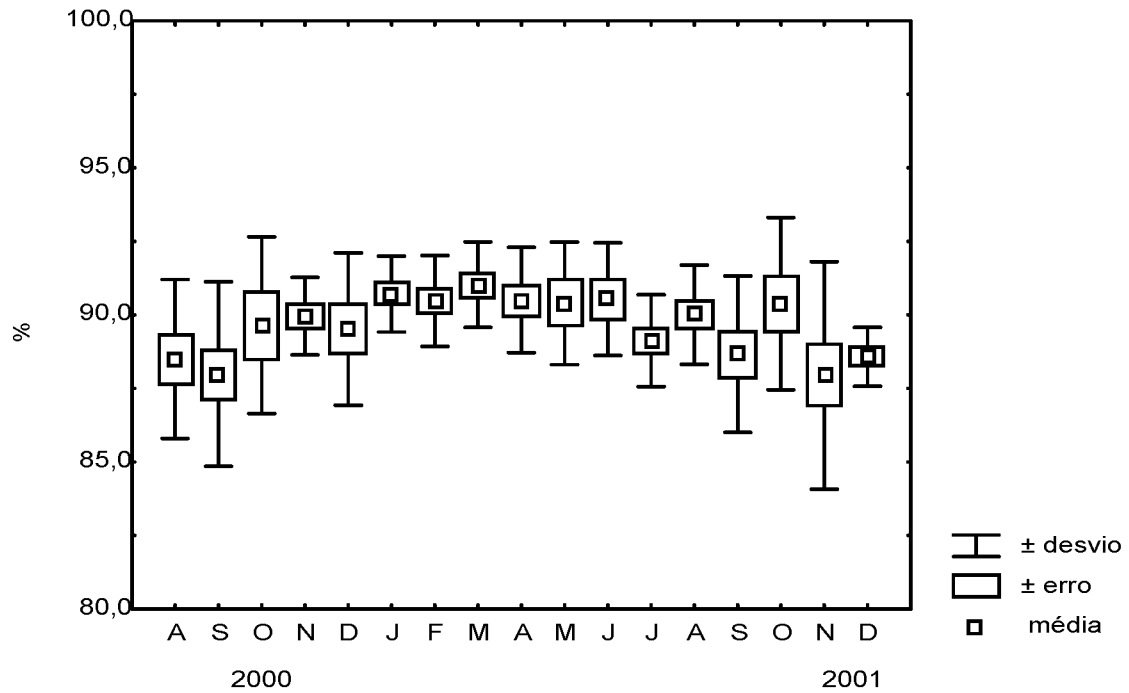


Figura 5. Variação do índice da carapaça (IC) em *A. lixula* entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta.

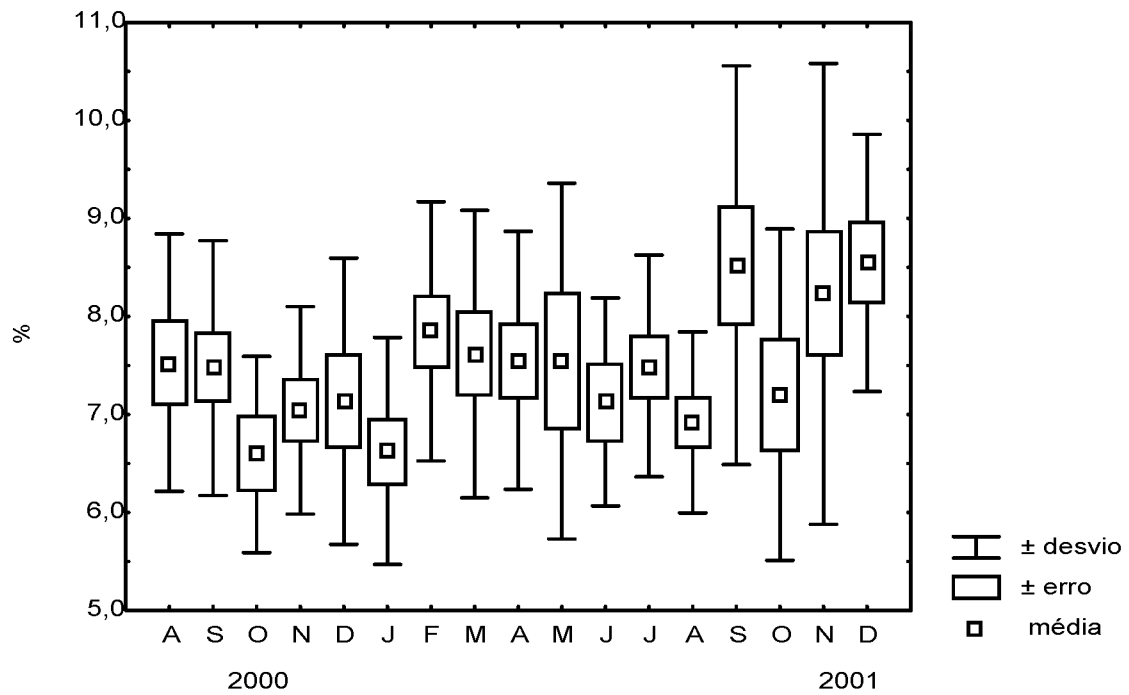


Figura 6. Variação do índice da lanterna de Aristóteles e musculatura associada (IL) em *A. lixula* entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta.

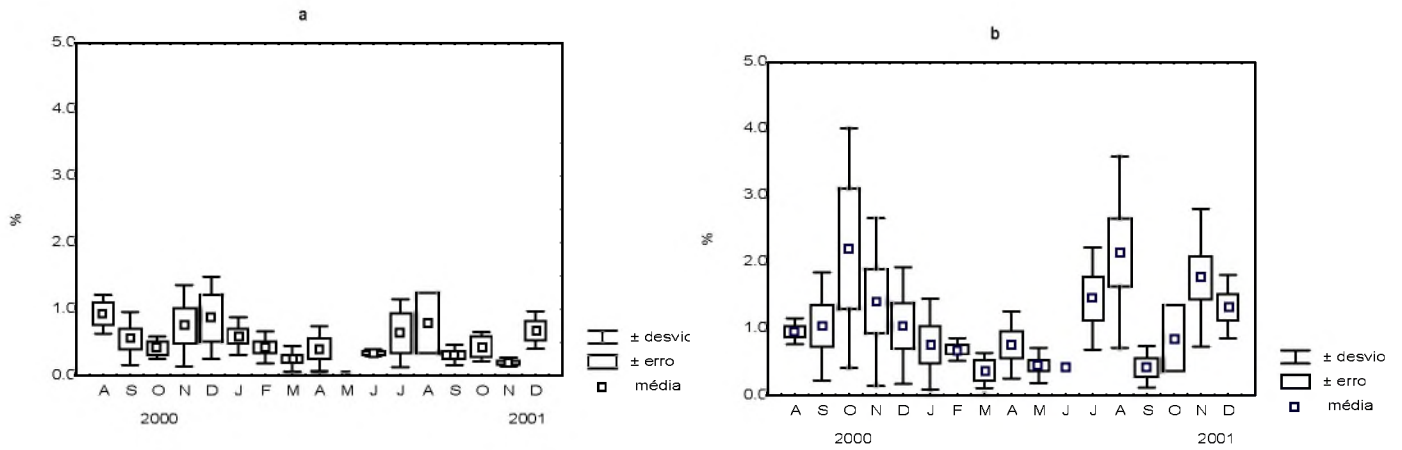


Figura 7. Variação do índice gonadal (IG) em *A. lixula* entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta. **a:** fêmeas; **b:** machos.

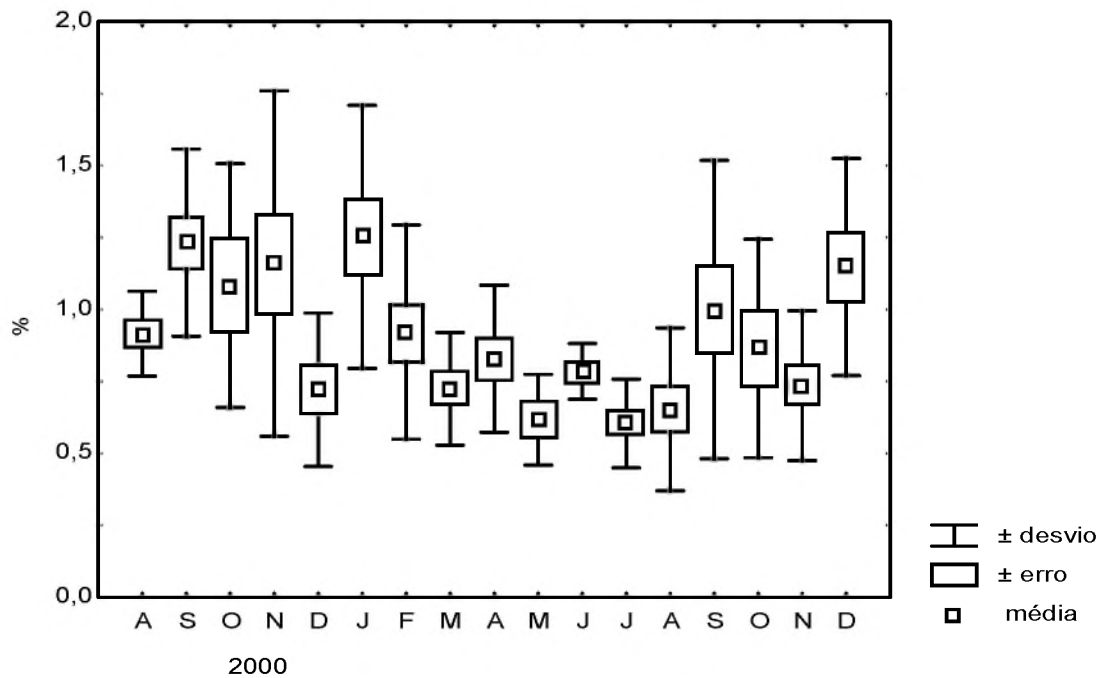


Figura 8. Variação do Índice do trato digestivo (IT) em *A. lixula* entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta.

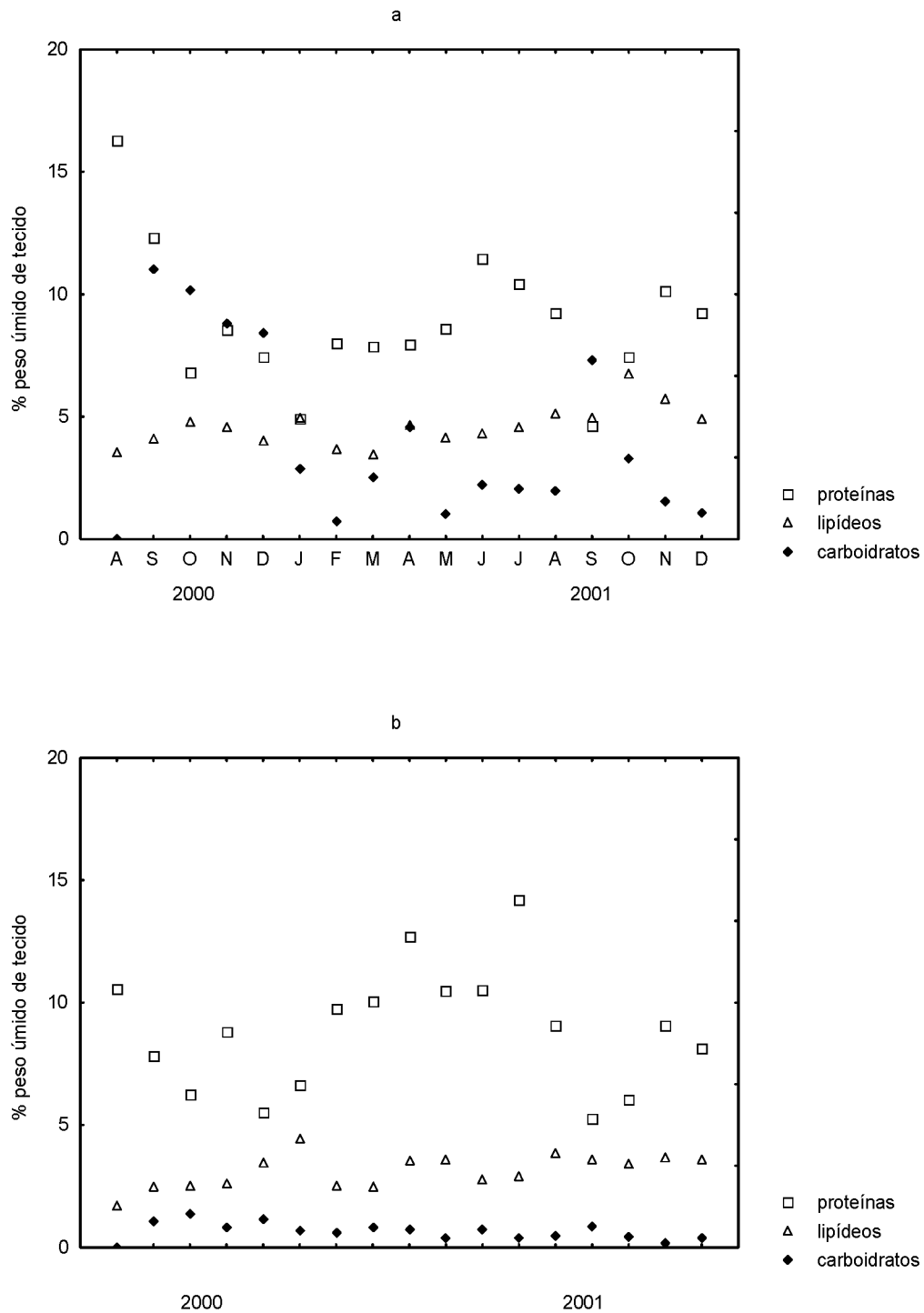


Figura 9. Variação dos níveis das proteínas, lipídeos e carboidratos em *E. lucunter* entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta. a: gônada; b: trato digestivo.

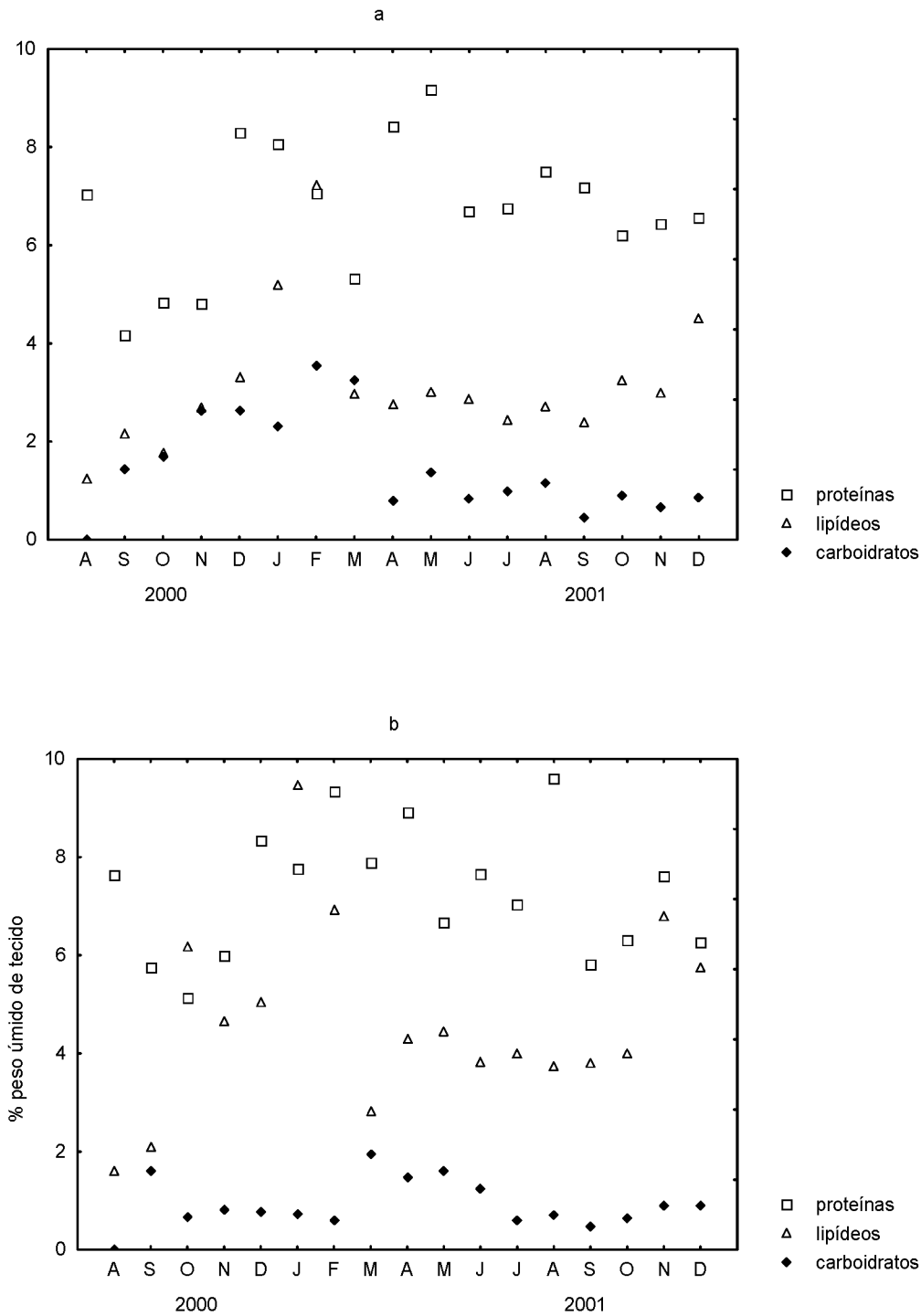


Figura 10. Variação dos níveis das proteínas, lipídeos e carboidratos em *A. lixula* entre agosto de 2000 e dezembro de 2001 na Ilha da Galheta. a: gônada; b: trato digestivo.

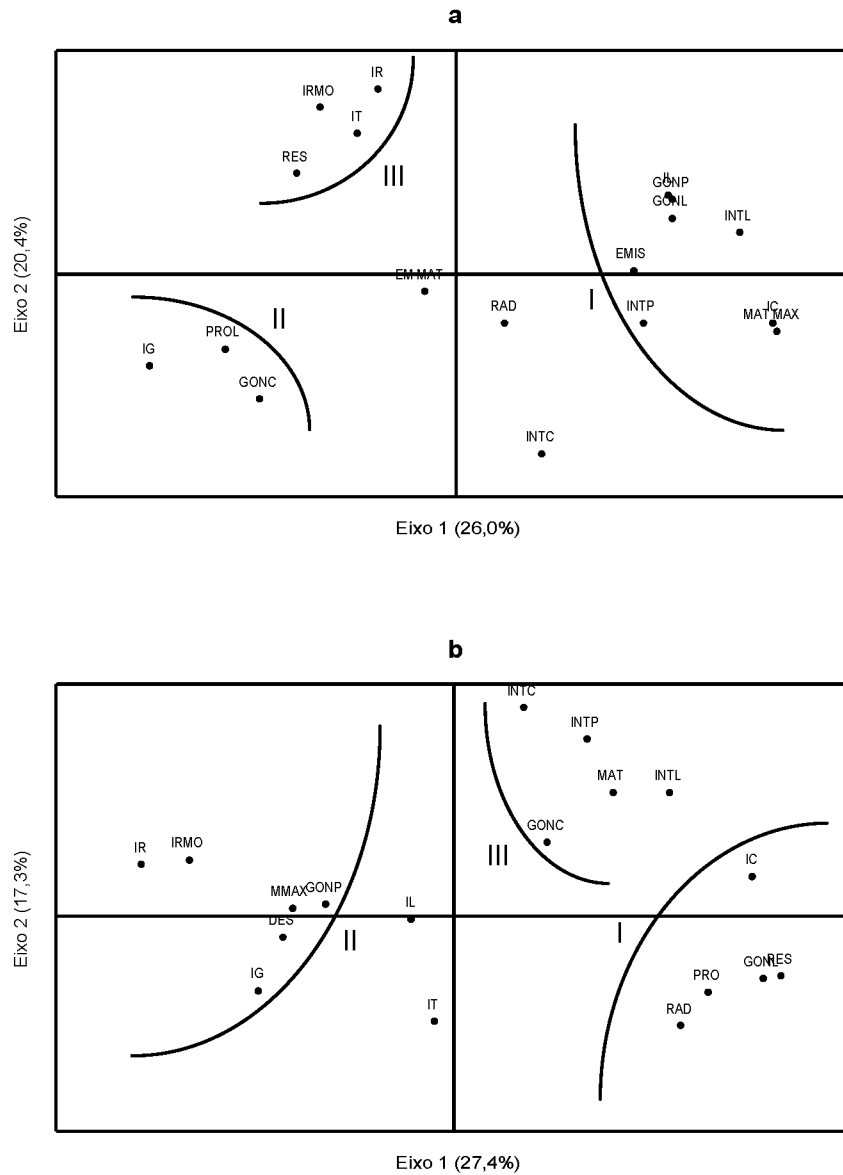


Figura 11. Resultados da Análise em Componentes Principais entre os parâmetros ambientais e biológicos - representação do plano fatorial. **a:** *E. lucunter*; **b:** *A. lixula*. Legenda: intensidade de radiação solar (**RAD**), índice médio mensal de repleção do trato digestivo (**IR**), índice médio mensal de repleção da matéria orgânica do conteúdo alimentar (**IRMO**), frequências médias globais dos estágios de desenvolvimento gonadal: proliferação (**PROL**), em maturação (**MAT**), maturação máxima (**MMAX**), emissão (**EMISS**), índice médio mensal da carapaça, espinhos e tecidos associados (**IC**), índice médio mensal da lanterna de Aristóteles e musculatura associada (**IL**), índice médio mensal gonadal (**IG**), índice médio mensal do trato digestivo (**IT**), nível médio mensal das proteínas nas gônadas (**GONP**), nível médio mensal dos lipídeos nas gônadas (**GONL**), nível médio mensal dos carboidratos nas gônadas (**GONC**), nível médio mensal das proteínas no trato digestivo (**INTP**), nível médio mensal dos lipídeos no trato digestivo (**INTL**), nível médio mensal dos carboidratos no trato digestivo (**INTC**).

Anexo1.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Índice da carapaça (IC) de *E. lucunter* X meses

ANOVA	VARIÁVEL: IC EFEITO PRINCIPAL: MESES GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)					
	Média	1	2	3	4	5
MESES						
NOV/00	86,19	xxxx				
AGO/00	86,63	xxxx	xxxx			
OUT/00	86,79	xxxx	xxxx			
NOV/01	87,14	xxxx	xxxx	xxxx		
OUT/01	87,44	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
AGO/01	87,61	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
SET/01	88,00		xxxx	xxxx	xxxx	
DEZ/01	88,28		xxxx	xxxx	xxxx	
JUL/01	88,44			xxxx	xxxx	
MAR/01	88,67			xxxx	xxxx	xxxx
JAN/01	88,73			xxxx	xxxx	xxxx
SET/00	88,80			xxxx	xxxx	xxxx
JUN/01	88,91				xxxx	xxxx
MAI/01	89,01				xxxx	xxxx
DEZ/00	89,05				xxxx	xxxx
FEV/01	90,10					xxxx
ABR/01	90,12					xxxx

Anexo 2.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Índice da lanterna de Aristóteles (IL) de *E. lucunter* X meses

ANOVA	VARIÁVEL: IL EFEITO PRINCIPAL: MESES GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)					
	MESES	Média	1	2	3	4
AGO/00	6,82	xxxx				
NOV/00	6,83	xxxx				
DEZ/00	6,85	xxxx				
OUT/01	7,02	xxxx	xxxx			
SET/00	7,25	xxxx	xxxx	xxxx		
FEV/01	7,40	xxxx	xxxx	xxxx		
JAN/01	7,63	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
ABR/01}	7,64	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
SET/01	7,80	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
MAR/01	7,85	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
NOV/01	7,91	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
JUN/01	7,91		xxxx	xxxx	xxxx	
MAI/01	7,98		xxxx	xxxx	xxxx	
AGO/01	8,09		xxxx	xxxx	xxxx	
JUL/01	8,11			xxxx	xxxx	
OUT/00	8,13			xxxx	xxxx	
DEZ/01	8,58				xxxx	

Anexo 3.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Índice gonadal (IG) de *E. lucunter* x meses

ANOVA										
VARIÁVEL: IG										
EFEITO PRINCIPAL: MESES										
GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)										
MESES	Média	1	2	3	4	5	6	7	8	9
FEV/01	1,25	xxxx								
MAI/01	1,47	xxxx	xxxx							
DEZ/01	1,63	xxxx	xxxx	xxxx						
SET/01	1,73	xxxx	xxxx	xxxx						
MAR/01	1,79	xxxx	xxxx	xxxx						
AGO/01	2,01	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx					
ABR/01	2,23	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx					
JUN/01	2,27		xxxx	xxxx	xxxx					
JUL/01	2,51			xxxx	xxxx					
JAN/01	2,68			xxxx	xxxx	xxxx				
NOV/01	3,02				xxxx	xxxx	xxxx			
DEZ/00	3,55					xxxx	xxxx	xxxx		
SET/00	3,72						xxxx	xxxx		
OUT/01	3,75					xxxx	xxxx	xxxx		
AGO/00	4,62							xxxx	xxxx	
OUT/00	4,92								xxxx	
NOV/00	5,95									xxxx

Anexo 4.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Índice do trato digestivo (IT) de *E. lucunter* x meses

ANOVA	VARIÁVEL: IT EFEITO PRINCIPAL: MESES GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)							
	MESES	Média	1	2	3	4	5	6
	ABR/01	0,00	xxxx					
	DEZ/00	0,06		xxxx				
	NOV/00	0,08		xxxx	xxxx			
	JAN/01	0,13			xxxx	xxxx		
	JUN/01	0,14			xxxx	xxxx		
	AGO/01	0,14				xxxx		
	OUT/00	0,14				xxxx		
	FEV/01	0,18				xxxx	xxxx	
	DEZ/01	0,18				xxxx	xxxx	
	NOV/01	0,21					xxxx	
	SET/00	0,21					xxxx	
	SET/01	0,22					xxxx	
	MAI/01	0,22					xxxx	
	JUL/01	0,22					xxxx	
	MAR/01	0,22					xxxx	
	OUT/01	0,23					xxxx	
	AGO/00	0,32						xxxx

Anexo 5.

Resultado das análises de regressão simples

Variáveis: Índices da carapaça (IC), da lanterna de Aristóteles (IL), gonadal (IG) e do trato digestivo (IT) de *E. lucunter*

	r(X,Y)	r ²	t	p	N	Const. b	Coef. A
IC x IL	-0,602	0,3621	-11,05	0,0000	217	38,585	-0,35
IC x IT	-0,128	0,0163	-1,888	0,0604	217	0,6554	-0,005
IC x IG	-0,675	0,456	-13,43	0,0000	217	49,204	-0,525
IL X IG	-0,05	0,0025	-0,741	0,4596	217	3,3866	-0,067
IL x IT	0,0812	0,0066	1,1948	0,2335	217	0,1248	0,006
IT x IG	-0,111	0,0123	-1,638	0,1029	217	3,2138	-2,007

Anexo 6.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Índice da carapaça (IC) de *A. lixula* X meses

ANOVA	VARIÁVEL: IC					
	EFEITO PRINCIPAL: MESES					
	GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)					
MESES	Média	1	2	3	4	5
NOV/01	87,94	xxxx				
SET/00	87,99	xxxx				
AGO/00	88,50	xxxx	xxxx			
DEZ/01	88,57	xxxx	xxxx	xxxx		
SET/01	88,66	xxxx	xxxx	xxxx		
JUL/01	89,12	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
DEZ/00	89,51	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx
OUT/00	89,64	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx
NOV/00	89,95		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx
AGO/01	90,00		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx
OUT/01	90,38		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx
MAI/01	90,39		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx
FEV/01	90,47				xxxx	xxxx
ABR/01	90,50			xxxx	xxxx	xxxx
JUN/01	90,53		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx
JAN/01	90,70				xxxx	xxxx
MAR/01	91,03					xxxx

Anexo 7.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Índice da lanterna de Aristóteles (IL) de *A. lixula* X meses

ANOVA	VARIÁVEL: IL EFEITO PRINCIPAL: MESES GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)				
	MESES	Média	1	2	3
	OUT/00	6,59	xxxx		
	JAN/01	6,62	xxxx		
	AGO/01	6,91	xxxx		
	NOV/00	7,04	xxxx		
	JUN/01	7,12	xxxx	xxxx	
	DEZ/00	7,13	xxxx	xxxx	
	OUT/01	7,20	xxxx	xxxx	
	SET/00	7,47	xxxx	xxxx	xxxx
	JUL/01	7,49	xxxx	xxxx	xxxx
	AGO/00	7,52	xxxx	xxxx	xxxx
	MAI/01	7,54	xxxx	xxxx	xxxx
	ABR/01	7,55	xxxx	xxxx	xxxx
	MAR/01	7,61	xxxx	xxxx	xxxx
	FEV/01	7,84	xxxx	xxxx	xxxx
	NOV/01	8,23		xxxx	xxxx
	SET/01	8,52			xxxx
	DEZ/01	8,54			xxxx

Anexo 8.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Índice gonadal (IG) de *A. lixula* X sexo X meses

ANOVA		VARIÁVEL: IG INTERAÇÃO: SEXO x MÊS GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)						
MESES	SEXO	Média	1	2	3	4	5	6
MAI/01	FEMEAS	0	xxxx					
NOV/01	FEMEAS	0,20		xxxx				
MAR/01	FEMEAS	0,25		xxxx				
SET/01	FEMEAS	0,31		xxxx				
JUN/01	FEMEAS	0,34		xxxx				
MAR/01	MACHOS	0,37		xxxx	xxxx			
ABR/01	MACHOS	0,40		xxxx	xxxx			
JUN/01	MACHOS	0,41		xxxx	xxxx	xxxx		
OUT/00	MACHOS	0,41		xxxx	xxxx	xxxx		
FEV/01	FEMEAS	0,42		xxxx	xxxx	xxxx		
SET/01	MACHOS	0,43		xxxx	xxxx	xxxx		
OUT/01	FEMEAS	0,43		xxxx	xxxx	xxxx		
MAI/01	MACHOS	0,49		xxxx	xxxx	xxxx		
JAN/01	FEMEAS	0,54		xxxx	xxxx	xxxx		
SET/00	FEMEAS	0,56		xxxx	xxxx	xxxx		
JUL/01	FEMEAS	0,63		xxxx	xxxx	xxxx		
DEZ/01	FEMEAS	0,68		xxxx	xxxx	xxxx		
FEV/01	MACHOS	0,69		xxxx	xxxx	xxxx		
NOV/00	FEMEAS	0,75		xxxx	xxxx	xxxx		
ABR/01	MACHOS	0,76		xxxx	xxxx	xxxx		
JAN/01	MACHOS	0,76		xxxx	xxxx	xxxx		
AGO/01	FEMEAS	0,79		xxxx	xxxx	xxxx		
OUT/01	MACHOS	0,86		xxxx	xxxx	xxxx		
DEZ/00	FEMEAS	0,87		xxxx	xxxx	xxxx		
AGO/00	FEMEAS	0,92		xxxx	xxxx	xxxx		
AGO/00	MACHOS	0,96		xxxx	xxxx	xxxx		
SET/00	MACHOS	1,03		xxxx	xxxx	xxxx		
DEZ/00	MACHOS	1,05		xxxx	xxxx	xxxx		
DEZ/01	MACHOS	1,33			xxxx	xxxx	xxxx	
NOV/00	MACHOS	1,40				xxxx	xxxx	
JUL/01	MACHOS	1,45				xxxx	xxxx	xxxx
NOV/01	MACHOS	1,76				xxxx	xxxx	xxxx
AGO/01	MACHOS	2,15						xxxx
OUT/00	MACHOS	2,21					xxxx	xxxx

Anexo 9.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Índice do trato digestivo (IT) de *A. lixula* x meses

ANOVA	VARIÁVEL: IT EFEITO PRINCIPAL: MESES GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)							
	MESES	Média	1	2	3	4	5	6
	JUL/01	0,60	xxxx					
	MAI/01	0,62	xxxx	xxxx				
	AGO/01	0,65	xxxx	xxxx				
	DEZ/00	0,72	xxxx	xxxx	xxxx			
	MAR/01	0,72	xxxx	xxxx	xxxx			
	NOV/01	0,74	xxxx	xxxx	xxxx			
	JUN/01	0,78	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx		
	ABR/01	0,83	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx		
	OUT/01	0,86	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
	AGO/00	0,92		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
	FEV/01	0,92		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
	SET/01	1,00			xxxx	xxxx	xxxx	xxxx
	OUT/00	1,08				xxxx	xxxx	xxxx
	DEZ/01	1,15					xxxx	xxxx
	NOV/00	1,16					xxxx	xxxx
	SET/00	1,23						xxxx
	JAN/01	1,25						xxxx

Anexo 10.

Resultado das análises de regressão simples

Variáveis: Índices da carapaça (IC), da lanterna de Aristóteles (IL), gonadal (IG) e do trato digestivo (IT) de *A. lixula*.

	r(X,Y)	r ²	t	p	N	Const. b	Coef. a
IC x IL	-0,692	0,479	-13,11	0,0000	189	46,091	-0,431
IC x IG	-0,413	0,1704	-6,197	0,0000	189	13,785	-0,144
IC x IT	-0,285	0,081	-4,061	0,0001	189	5,05	-0,046
IL x IG	-0,035	0,0012	-0,48	0,6315	189	0,9949	-0,02
IL x IT	0,008	0,0001	0,1094	0,9130	189	0,884	0,0021
IT x IG	0,2313	0,0535	3,2506	0,0014	189	0,3994	0,4972

Anexo 11.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
 Nível de proteínas na gônada de *E. lucunter* X meses

ANOVA	VARIÁVEL: NÍVEL DE PROTEÍNAS EFEITO PRINCIPAL: MESES GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)						
	MESES	Média	1	2	3	4	5
DEZ/00	27,70	xxxx					
SET/01	28,05	xxxx					
JAN/01	34,90	xxxx	xxxx				
NOV/00	39,89	xxxx	xxxx	xxxx			
OUT/01	40,54	xxxx	xxxx	xxxx			
OUT/00	43,08	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx		
AGO/00	43,82	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
MAI/01	44,94		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
SET/00	46,13		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
AGO/01	49,88		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
MAR/01	50,61			xxxx	xxxx	xxxx	
ABR/01	52,41			xxxx	xxxx	xxxx	
FEV/01	54,80			xxxx	xxxx	xxxx	
NOV/01	56,16				xxxx	xxxx	
JUN/01	57,52				xxxx	xxxx	
JUL/01	59,99					xxxx	
DEZ/01	60,53					xxxx	

Anexo 12.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Nível de lipídeos na gônada de *E. lucunter* X meses

ANOVA	VARIÁVEL: NÍVEL DE LIPÍDEOS					
	EFEITO PRINCIPAL: MESES					
	GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)					
MESES	Média	1	2	3	4	5
DEZ/00	15,24	xxxx				
NOV/00	19,47	xxxx	xxxx			
AGO/00	19,77	xxxx	xxxx	xxxx		
SET/00	22,93	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
JUN/01	24,11	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
JUL/01	26,05		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx
MAR/01	26,68		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx
SET/01	26,76		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx
MAI/01	27,26		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx
AGO/01	27,72		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx
OUT/00	29,49			xxxx	xxxx	xxxx
FEV/01	30,48				xxxx	xxxx
OUT/01	31,56				xxxx	xxxx
NOV/01	31,77				xxxx	xxxx
ABR/01	31,92				xxxx	xxxx
DEZ/01	32,14				xxxx	xxxx
JAN/01	34,57					xxxx

Anexo 13.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
 Nível de carboidratos na gônada de *E. lucunter* X meses

ANOVA	VARIÁVEL: NÍVEL DE CARBOIDRATOS EFEITO PRINCIPAL: MESES GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)									
	MESES	Média	1	2	3	4	5	6	7	8
AGO/00	0	xxxx								
FEV/01	6,00	xxxxxxxx								
DEZ/01	7,01	xxxxxxxx								
NOV/01	8,59	xxxxxxxx	xxxx							
ABR/01	11,93	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx					
JUL/01	14,97		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx				
JUN/01	15,81		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx				
MAR/01	19,32			xxxx	xxxx	xxxx				
AGO/01	21,44				xxxx	xxxx				
JAN/01	22,38				xxxx	xxxx	xxxx			
OUT/01	23,79				xxxx	xxxx	xxxx			
MAI/01	25,16					xxxx	xxxx			
DEZ/00	34,97						xxxx	xxxx		
OUT/00	35,28						xxxx	xxxx		
SET/01	39,49							xxxx	xxxx	
SET/00	40,86							xxxx	xxxx	
NOV/00	49,36								xxxx	

Anexo 14.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Nível de proteínas na gônada de *A. lixula* X meses

ANOVA	VARIÁVEL: NÍVEL DE PROTEÍNAS					
	EFEITO PRINCIPAL: MESES					
	GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)					
MESES	Média	1	2	3	4	5
NOV/01	39,02	xxxx				
FEV/01	39,82	xxxx				
NOV/00	40,00	xxxx				
DEZ/01	44,75	xxxx	xxxx			
OUT/00	44,85	xxxx	xxxx			
AGO/01	45,56	xxxx	xxxx			
OUT/01	48,50	xxxx	xxxx	xxxx		
JUL/01	49,65	xxxx	xxxx	xxxx		
DEZ/00	51,11	xxxx	xxxx	xxxx		
ABR/01	53,60		xxxx	xxxx		
SET/01	55,50		xxxx	xxxx		
MAR/01	58,09		xxxx	xxxx	xxxx	
MAI/01	63,06			xxxx	xxxx	
JUN/01	65,93			xxxx	xxxx	
JAN/01	67,10			xxxx	xxxx	
SET/00	74,80				xxxx	xxxx
AGO/00	88,08					xxxx

Anexo 15.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Nível de lipídeos na gônada de *A. lixula* X meses

ANOVA	VARIÁVEL: NÍVEL DE LIPÍDEOS			
	EFEITO PRINCIPAL: MESES			
	GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)			
MESES	Média	1	2	3
OUT/01	13,08	xxxx		
SET/00	13,22	xxxx		
AGO/00	15,45	xxxx		
ABR/01	15,95	xxxx		
AGO/01	16,15	xxxx		
SET/01	16,29	xxxx		
OUT/00	16,50	xxxx		
NOV/01	18,21	xxxx		
JUL/01	18,54	xxxx	xxxx	
JUN/01	20,36	xxxx	xxxx	
MAI/01	22,13	xxxx	xxxx	
MAR/01	22,32	xxxx	xxxx	
NOV/00	22,50	xxxx	xxxx	
DEZ/00	27,28	xxxx	xxxx	
DEZ/01	32,45	xxxx	xxxx	xxxx
FEV/01	40,72		xxxx	xxxx
JAN/01	43,34			xxxx

Anexo 16.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
Nível de carboidratos na gônada de *A. lixula* X meses

ANOVA	VARIÁVEL: NÍVEL DE LIPÍDEOS EFEITO PRINCIPAL: MESES GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)				
	MESES	Média	1	2	3
	AGO/00	0	xxxx		
	SET/00	9,43	xxxx	xxxx	
	OUT/00	10,37	xxxx	xxxx	
	NOV/00	12,78	xxxx	xxxx	
	DEZ/00	13,90	xxxx	xxxx	xxxx
	JAN/01	14,17	xxxx	xxxx	xxxx
	FEV/01	15,75		xxxx	xxxx
	MAR/01	16,15		xxxx	xxxx
	ABR/01	17,30		xxxx	xxxx
	MAI/01	17,57		xxxx	xxxx
	JUN/01	18,16		xxxx	xxxx
	JUL/01	19,96		xxxx	xxxx
	AGO/01	21,33		xxxx	xxxx
	SET/01	21,53		xxxx	xxxx
	OUT/01	22,00		xxxx	xxxx
	NOV/01	22,30		xxxx	xxxx
	DEZ/01	27,20			xxxx

Anexo 17.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
 Nível de proteínas no trato digestivo de *E. lucunter* X meses

ANOVA	VARIÁVEL: NÍVEL DE PROTEÍNAS EFEITO PRINCIPAL: MESES GRUPOS HOMOGENEOS ($\alpha = 0,05$)									
	MESES	Médias	1	2	3	4	5	6	7	8
	NOV/00	51,10	xxxx							
	SET/00	55,28	xxxxxxxx							
	JAN/01	56,32	xxxxxxxx							
	SET/01	61,41		xxxxxxxx						
	OUT/00	65,03			xxxxxxx	xxxx				
	MAI/01	65,16			xxxxxxx	xxxx				
	NOV/01	65,93			xxxxxxx	xxxx				
	OUT/01	70,29				xxxxxxx	xxxx			
	JUL/01	70,75				xxxxxxx	xxxx			
	AGO/00	71,55				xxxxxxxxxxx	xxxx			
	JUN/01	72,42				xxxxxxxxxxx	xxxx	xxxx		
	MAR/01	73,51				xxxxxxxxxxx	xxxx	xxxx		
	AGO/01	75,21					xxxxxxx			
	DEZ/00	79,62						xxxxxxxx		
	ABR/01	80,98						xxxxxxxx		
	FEV/01	86,29							xxxxxxxx	
	DEZ/01	90,33								xxxx

Anexo 18.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
 Nível de lipídeos no trato digestivo de *E. lucunter* X meses

ANOVA	VARIÁVEL: NÍVEL DE PROTEÍNAS						
	EFEITO PRINCIPAL: MESES						
GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)							
MESES	Média	1	2	3	4	5	6
AGO/00	15,80	xxxx	xxxx				
NOV/01	26,03	xxxx	xxxx	xxxx			
JUL/01	27,27		xxxx	xxxx	xxxx		
JUN/01	31,36		xxxx	xxxx	xxxx		
OUT/01	32,24		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
SET/00	36,64		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
FEV/01	37,03		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
MAR/01	38,11			xxxx	xxxx	xxxx	xxxx
DEZ/00	39,81				xxxx	xxxx	xxxx
MAI/01	42,56				xxxx	xxxx	xxxx
ABR/01	42,72				xxxx	xxxx	xxxx
SET/01	43,11				xxxx	xxxx	xxxx
AGO/01	43,76				xxxx	xxxx	xxxx
OUT/00	43,82					xxxx	xxxx
NOV/00	46,33					xxxx	xxxx
DEZ/01	48,98						xxxx

Anexo 19.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
 Nível de carboidratos no trato digestivo de *E. lucunter* X meses

ANOVA	VARIÁVEL: NÍVEL DE CARBOIDRATOS EFEITO PRINCIPAL: MESES GRUPOS HOMOGENEOS ($\alpha = 0,05$)								
	MESES	Média	1	2	3	4	5	6	7
	AGO/00	0	xxxx						
	NOV/01	2,35	xxxx						
	MAI/01	4,40	xxxx	xxxx					
	OUT/01	4,51	xxxx	xxxx					
	JUN/01	4,74	xxxx	xxxx	xxxx				
	JUL/01	5,24	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx			
	DEZ/01	5,54	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx			
	AGO/01	5,63	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx			
	OUT/00	6,61	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx		
	ABR/01	7,80	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx		
	SET/01	10,11		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
	FEV/01	11,48		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
	JAN/01	12,02			xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	
	MAR/01	12,30				xxxx	xxxx	xxxx	
	NOV/00	13,97					xxxx	xxxx	
	SET/00	16,46						xxxx	
	DEZ/00	25,04							xxxx

Anexo 20.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
 Nível de proteínas no trato digestivo de *A. lixula* X meses

ANOVA	VARIÁVEL: NÍVEL DE PROTEÍNAS							
	EFEITO PRINCIPAL: MESES							
GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)								
MESES	Média	1	2	3	4	5	6	7
AGO/00	35,20	xxxx						
SET/00	36,45	xxxx						
SET/01	44,42	xxxx	xxxx					
DEZ/00	45,91	xxxx	xxxx					
FEV/01	49,29	xxxx	xxxx					
JAN/01	50,33		xxxx	xxxx				
OUT/00	52,41		xxxx	xxxx	xxxx			
OUT/01	53,83	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx		
AGO/01	57,77		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx		
DEZ/01	61,17			xxxx	xxxx	xxxx		
NOV/01	61,34				xxxx	xxxx		
NOV/00	63,06				xxxx	xxxx		
MAI/01	68,65					xxxx	xxxx	
ABR/01	70,39					xxxx	xxxx	
JUN/01	74,36					xxxx	xxxx	xxxx
MAR/01	85,70							xxxx
JUL/01	87,03						xxxx	xxxx

Anexo 21.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
 Nível de lipídeos no trato digestivo de *A. lixula* X meses

ANOVA		VARIÁVEL: NÍVEL DE LIPÍDEOS EFEITO PRINCIPAL: MESES GRUPOS HOMOGENEIOS ($\alpha = 0,05$)							
MESES	Médias	1	2	3	4	5	6	7	8
AGO/00	9,63	xxxx							
SET/00	16,20	xxxxxxx							
AGO/01	22,57	xxxx	xxxx	xxxx					
SET/01	30,37		xxxx	xxxx	xxxx				
OUT/01	34,82	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx			
MAR/01	39,93			xxxx	xxxx	xxxx			
OUT/00	45,63				xxxx	xxxx	xxxx		
NOV/01	45,98				xxxx	xxxx	xxxx		
DEZ/00	49,02					xxxx	xxxx	xxxx	
NOV/00	49,14					xxxx	xxxx	xxxx	
FEV/01	53,64					xxxx	xxxx	xxxx	xxxx
MAI/01	54,92					xxxx	xxxx	xxxx	xxxx
ABR/01	59,51					xxxx	xxxx	xxxx	xxxx
DEZ/01	61,10						xxxx	xxxx	xxxx
JAN/01	61,72							xxxx	xxxx
JUN/01	65,72							xxxx	xxxx
JUL/01	77,36								xxxx

Anexo 22.

Resultado do teste *a posteriori* Least Square Distance.
 Nível de carboidratos no trato digestivo de *A. lixula* X meses

ANOVA	VARIÁVEL: NÍVEL DE CARBOIDRATOS										
	EFEITO PRINCIPAL: MESES										
GRUPOS HOMOGÊNEOS ($\alpha = 0,05$)											
MÊSES	Médias	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
AGO/00	0	xxxx									
DEZ/01	2,60	xxxx	xxxx								
NOV/01	3,39	xxxx	xxxx	xxxx							
DEZ/00	4,49		xxxx	xxxx	xxxx						
AGO/01	4,81		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx					
FEV/01	5,18		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx					
ABR/01	5,44		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx					
SET/01	5,81		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx				
OUT/00	6,05			xxxx	xxxx	xxxx	xxxx				
OUT/01	7,33		xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx			
JAN/01	7,46				xxxx	xxxx	xxxx	xxxx			
NOV/00	8,65					xxxx	xxxx	xxxx			
SET/00	8,80						xxxx	xxxx			
MAR/01	11,69							xxxx	xxxx		
MAI/01	14,59								xxxx	xxxx	
JUL/01	17,96									xxxx	xxxx
JUN/01	20,75										xxxx

Anexo 23.

Resultado das análises de regressão simples

Variáveis: Níveis de proteínas (PTN), lipídeos (LIP) e carboidratos (CAR) na gônada (GON) e no trato digestivo (INT) *E. lucunter*.

	r(X,Y)	r ²	t	p	N	Const. b	Coef. A
GON P x GON L	0,176	0,031	1,552	0,1250	77	22,688	0,322
GON P x GON C	-0,616	0,380	-6,781	0,0000	77	53,481	-0,566
GON P x INT P	0,449	0,202	4,356	0,0000	77	29,417	0,322
GON P x INT L	-0,127	0,016	-1,105	0,2729	77	21,641	-0,245
GON P x INT C	-0,338	0,114	-3,111	0,0026	77	7,536	-1,497
GON L x GON C	-0,334	0,111	-3,065	0,0030	77	39,992	-0,167
GON L x INT P	-0,085	0,007	-0,743	0,4600	77	64,770	-0,033
GON L x INT L	0,250	0,063	2,239	0,0281	77	12,135	0,265
GON L x INT C	-0,115	0,013	-1,005	0,3182	77	5,241	-0,279
GON L x INT P	-0,244	0,060	-2,179	0,0325	77	65,690	-0,190
GON C x INT L	-0,136	0,018	-1,186	0,2395	77	19,977	-0,286
GON C x INT C	0,388	0,151	3,648	0,0005	77	2,182	1,872
INT P x INT L	-0,107	0,011	-0,933	0,3540	77	20,904	-0,288
INT P x INT C	-0,059	0,003	-0,512	0,6103	77	4,509	-0,363
INT L x INT C	0,099	0,010	0,859	0,3932	77	3,144	0,225

Anexo 24.

Resultado das análises de regressão simples

Variáveis: Níveis de proteínas (PTN), lipídeos (LIP) e carboidratos (CAR) na gônada (GON) e no trato digestivo (INT) *A. lixula*.

	r(X,Y)	r ²	t	p	N	Const. b	Coef. A
GON P x GON L	-0,0742	0,0055	-0,5761	0,5667	62	26,355	54,826
GON P x GON C	-0,2473	0,0612	-1,9771	0,0526	62	24,950	59,202
GON P x INT P	-0,0352	0,0012	-0,2661	0,7912	59	58,128	55,202
GON P x INT L	-0,3644	0,1328	-2,9545	0,0045	59	68,941	67,278
GON P x INT C	0,2025	0,0410	1,5610	0,1241	59	3,955	48,225
GON L x GON C	0,2888	0,0834	2,3370	0,0228	62	11,515	16,787
GON L x INT P	-0,0346	0,0012	-0,2611	0,7950	59	57,270	24,309
GON L x INT L	0,2678	0,0717	2,0986	0,0403	59	37,486	13,904
GON L x INT C	-0,0125	0,0002	-0,0943	0,9252	59	7,299	22,810
GON C x INT P	0,0507	0,0026	0,3836	0,7027	59	55,155	14,940
GON C x INT L	0,1208	0,0146	0,9188	0,3620	59	42,321	13,905
GON C x INT C	0,1933	0,0374	1,4877	0,1423	59	5,651	13,972
INT P x INT L	0,4181	0,1748	3,4754	0,0010	59	15,990	41,301
INT P x INT C	0,3761	0,1414	3,0643	0,0033	59	0,279	48,100
INT L x INT C	0,2771	0,0768	2,1777	0,0336	59	3,933	38,294

CAPÍTULO IV

CONSIDERAÇÕES FINAIS

CONCLUSÕES

- A natureza e a disponibilidade de alimento nos microhabitats ocupados pelos equinóides refletiram nas diferenças encontradas nas dietas alimentares de *Echinometra lucunter* e *Arbacia lixula*;
- É sugerida a existência de um modelo de coexistência com repartição de recursos e nichos específicos. *E. lucunter* aparece em maiores densidades junto ao limite superior da franja do sublitoral onde desenvolve um nicho onívoro-herbívoro enquanto *A. lixula* distribui-se uniformemente ao longo do costão apresentando um hábito onívoro preferencialmente carnívoro;
- *E. lucunter* apresentou um ciclo reprodutivo anual. No inverno ocorre um recesso da atividade reprodutiva com uma fase de reserva de substâncias nas gônadas. O crescimento, a maturação e a eliminação dos gametas nos indivíduos ocorreram durante a primavera, o verão e o outono;
- *A. lixula* apresentou uma eliminação praticamente contínua de gametas. No verão ocorre uma breve redução da atividade reprodutiva, com as fêmeas entrando em estágio de reserva e os machos em proliferação;
- A redução da atividade reprodutiva verificada nos indivíduos de *A. lixula* ocorreria num momento crítico da produção continuada dos gametas. O maior investimento energético para a oogênese,

justificaria a necessidade de um período mais extenso para a obtenção de recursos energéticos pelas fêmeas;

- A estratégia de liberação dos gametas em grande parte do ano apresentada pela espécie *A. lixula* não é compatível com mecanismos de alocação de recursos por longo período desenvolvido por *E. lucunter*;
- As diferenças temporais na alocação de recursos para o crescimento dos gametas explicariam as diferenças encontradas nas dimensões dos ovócitos maduros, com *E. lucunter* produzindo gametas femininos maiores do que os encontrados em *A. lixula*;
- As espécies alocam os recursos energéticos mais abundantes de seus microhabitats como carboidratos e lipídeos. *E. lucunter* apresenta uma dieta rica em carboidratos e suas gônadas atuam como o principal órgão de estocagem deste componente. *A. lucunter* consome grande quantidade de lipídeos e o trato digestivo é o compartimento preferencial de alocação;
- Os compartimentos de maior constituição inorgânica (carapaça e a lanterna de Aristóteles) apresentaram percentuais semelhantes de participação no peso corporal das espécies. As gônadas e o trato digestivo contribuíram de modo inverso;

- Na primavera ocorreu um grande acúmulo de nutrientes (carboidratos, em particular) nas gônadas de *E. lucunter*. Para *A. lixula* a estação de estocagem de nutrientes foi o verão, tanto nas gônadas quanto no trato digestivo. É sugerido que a carapaça possa atuar como órgão de estocagem de recursos energéticos nas duas espécies;
- As análises histológicas e bioquímicas revelaram que no início da primavera, o índice gonadal em *E. lucunter* foi influenciado tanto pelo acúmulo de reservas quanto pelo crescimento celular. Para *A. lixula*, a elevação do índice gonadal registrou o período de maturação máxima ou emissão dos gametas;
- No presente estudo concluiu-se que ciclos reprodutivos das espécies co-ocorrentes podem ser modulados por distintas estratégias ecológicas e metabólicas.

ESPÉCIE	HABITAT	HÁBITO ALIMENTAR	CICLO REPRODUTIVO	ESTRATÉGIA REPRODUTIVA
<i>Echinometra lucunter</i>	franja do sublitoral	onívoro-herbívoro	anual: INVERNO – reserva PRIMAVERA – crescimento VERÃO – maturação OUTONO – eliminação	Redução da atividade reprodutiva no inverno (longo período) Investimento no gameta feminino: Produção lenta ovócitos maduros maiores
<i>Arbacia lixula</i>	sublitoral	onívoro-carnívoro	praticamente contínuo	Redução da atividade reprodutiva no verão (breve período) Investimento no gameta feminino: Produção rápida ovócitos maduros menores

ESPÉCIE	PRINCIPAL ÓRGÃO DE ESTOCAGEM	NATUREZA BIOQUÍMICA	ESTRATÉGIA ENERGÉTICA
<i>Echinometra lucunter</i>	<u>gônadas</u> trato digestivo carapaça (?)	carboidratos	Alocação de recursos no inverno
<i>Arbacia lixula</i>	<u>trato digestivo</u> gônadas carapaça (?)	lipídeos	Alocação de recursos no verão