

**SAMANTHA LEE SALGUEIRO ALVES**

**Biologia reprodutiva e estrutura de tamanho de duas populações de *Coscinasterias tenuispina* (Lamarck, 1816) (Echinodermata: Asteroidea) na região do Cabo Frio, Rio de Janeiro**



Dissertação apresentada à Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas – Zoologia.

Rio de Janeiro

2002

**Samantha Lee Salgueiro Alves**

**Biologia reprodutiva e estrutura tamanho de duas populações de  
*Coscinasterias tenuispina* (Lamarck, 1816) (Echinodermata:  
Asteroidea) na região do Cabo Frio, Rio de Janeiro**

Banca examinadora:

Prof. Carlos Renato Rezende Ventura  
(Presidente da banca)

Prof. Flávio da Costa Fernandes

Prof. Paulo César Paiva

Rio de Janeiro, 08 de Janeiro de 2002.

Trabalho realizado no Setor de Echinodermata  
Departamento de Invertebrados, Museu Nacional  
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Orientador:

Prof. Dr. Carlos Renato Rezende Ventura  
Departamento de Invertebrados, Museu Nacional  
Universidade Federal do Rio de Janeiro

**Ficha Catalográfica**

Alves, Samantha Lee Salgueiro

Biologia reprodutiva e estrutura de tamanho de duas populações de *Coscinasterias tenuispina* (Lamarck, 1816) (Echinodermata: Asteroidea) na região do Cabo Frio, Rio de Janeiro

Rio de Janeiro. UFRJ, Museu Nacional, 2002.

i- xii, 1-75

Tese: Mestrado em Ciências Biológicas (Zoologia)

1. Reprodução sexuada 2. Reprodução assexuada 3. *Coscinasterias tenuispina* 4.

Asteroidea 5. Echinodermata 6. Cabo Frio

I - Universidade Federal do Rio de Janeiro

II – Teses

Ao meu amor César Ferreira, que nunca  
deixou de acreditar em mim.

"A alegria está na luta, na tentativa, no sofrimento envolvido. Não na vitória propriamente dita."  
(Mahatma Gandhi)

## Agradecimentos

Ao meu orientador Carlos Renato Rezende Ventura pelas idéias, pela confiança e pelo apoio durante a realização deste trabalho.

Às “Coscinas”, por terem sido, novamente, tão surpreendentes e por ocorrerem no paraíso (Arraial do Cabo).

Aos grandes amigos Andréa Pereira, Adriana Carvalho, Fábio MacCord e Ricardo Varotto, pela agradável convivência, pelas boas discussões e pela importantíssima ajuda no trabalho de campo. Sem a ajuda de vocês este trabalho não seria possível. Valeu galera..... Telefonema uhuullll!!!

À amiga Andrea Pereira, por ter parado seus afazeres para me ajudar nas complicadas análises. Obrigada pela amizade!!!

À Daniela Batista, pelas muitas formas de apoio manifestadas.

À Renata Lima, pela atenciosa leitura deste trabalho.

À querida Thaís Melo, pela divertida presença e ajuda em algumas coletas.

Ao meu amor César Ferreira, não só pela ajuda no trabalho de campo, em alguns meses, mas pelo amor, pela compreensão e por ser o meu ponto de apoio e o principal responsável por eu ter iniciado e concluído este trabalho.

À minha mãe Marli Alves e ao meu irmão Deyves Ramai Alves, pelo apoio, carinho e compreensão, principalmente nos últimos meses.

À minha “irmã” Lilica Lee Alves, pela companhia, pelo amor e por encher a minha vida de alegria.

Ao meu irmão loiro Cláudio Garrido, por me incentivar, entender a minha ausência, e principalmente por não me esquecer.

Ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, principalmente aos professores Miguel Monné e Cátia Patiu pelo apoio dado à este trabalho.

À professora Magda Padilha pelo empréstimo “quase doação” do micrótomo.

Ao CNPq, pela concessão da bolsa durante o período do curso.

## Índice

Agradecimentos.....	vii
Índice.....	viii
Lista de figuras.....	ix
Lista de tabelas.....	x
Resumo.....	xi
Abstract.....	xii
Introdução.....	1
Hipóteses.....	7
Áreas de estudo.....	8
Material e Métodos.....	11
Dados abióticos.....	11
Fotoperíodo.....	11
Altura das marés.....	11
Dados bióticos.....	11
Campo.....	11
Laboratório.....	12
Reprodução assexuada.....	12
Reprodução sexuada.....	14
Tratamento histológico das gônadas.....	16
Tratamento Estatístico.....	17
Resultados.....	19
Fotoperíodo.....	19
Variação das marés.....	19
Razão sexual.....	20
Índice dos órgãos.....	20
Análise histológica das gônadas.....	24
Espermatogênese.....	24
Estágio de recuperação.....	25
Estágio de crescimento.....	25
Estágio de liberação.....	25
Estágio vazio.....	25
Ovogênese.....	27
Estágio de recuperação.....	27
Estágio de crescimento.....	27
Estágio de liberação.....	28
Estágio vazio.....	28
Gametogênese.....	30
Reprodução assexuada e estrutura de tamanho.....	40
Discussão.....	46
Razão sexual.....	46
Desenvolvimento gonadal.....	46
Cecos pilóricos.....	56
Relação entre IG e ICP.....	57

Periodicidade da fissão .....	58
Estrutura de tamanho .....	61
Interações entre as reproduções sexuada e assexuada.....	64
Conclusões.....	66
Referências Bibliográficas .....	67

### **Lista de figuras**

Figura 1 - Áreas de estudo.....	10
Figura 2 - Exemplares de <i>Coscinasterias tenuispina</i> .....	12
Figura 3 - Diagrama da metodologia da reprodução assexuada .....	13
Figura 4 - Diagrama da metodologia da reprodução sexuada .....	15
Figura 5 - Diagrama da metodologia do tratamento histológico das gônadas .....	18
Figura 6 - Variação do fotoperíodo .....	19
Figura 7 - Variação da altura das marés baixas .....	20
Figura 8 - Variação dos indivíduos com gônadas vazias e dos índices dos órgãos da população da Prainha .....	21
Figura 9 - Variação dos índices dos órgãos entre as classes de indivíduos em regeneração e intacto da população da Prainha .....	22
Figura 10 - Variação dos indivíduos com gônadas vazias e dos índices dos órgãos da população da Praia da Ferradura .....	23
Figura 11 - Variação dos índices dos órgãos entre as classes de indivíduos em regeneração e intacto da população da Praia da Ferradura .....	24
Figura 12 - Cortes histológicos dos testículos .....	26
Figura 13 - Cortes histológicos dos ovários .....	29
Figura 14 - Ggametogênese da população da Prainha .....	30
Figura 15 - Gametogênese de machos e fêmeas da população da Prainha .....	31
Figura 16 - Frequência do diâmetro dos ovócitos das fêmeas da população da Prainha .....	32
Figura 17 - Gametogênese da população da Praia da Ferradura .....	33
Figura 18 - Gametogênese de machos e fêmeas da população da Praia da Ferradura .....	34

Figura 19 - Freqüência do diâmetro dos ovócitos das fêmeas da população da Praia da Ferradura .....	34
Figura 20 - Gametogênese das classes de regeneração da população da Prainha ..	35
Figura 21 - Gametogênese das classes de regeneração da população da Praia da Ferradura .....	36
Figura 22 - Freqüência dos estágios de maturidade nas classes de tamanho .....	37
Figura 23 - Variação das freqüências das classes de regeneração .....	40
Figura 24 - Freqüência de tamanho .....	41
Figura 25 - Freqüência de tamanho mensal da Prainha .....	42
Figura 26 - Freqüência de tamanho mensal da Praia da Ferradura .....	43
Figura 27 - Freqüência de tamanho de indivíduos recém-partidos e em regeneração da Prainha .....	44
Figura 28 - Freqüência de tamanho de indivíduos recém-partidos e em regeneração da Praia da Ferradura .....	44

### **Lista de tabelas**

Tabela I - Razão sexual .....	20
Tabela II - Estágio gonadal de gônadas provenientes de braços intactos e em regeneração da população da Prainha .....	38
Tabela III - Estágio gonadal de gônadas provenientes de braços intactos e em regeneração da população da Praia da Ferradura .....	38
Tabela IV - Estágio gonadal de gônadas provenientes de braços intactos da população da Prainha .....	39
Tabela V - Estágio gonadal de gônadas provenientes de braços intactos de indivíduos da população da Praia da Ferradura .....	39
Tabela VI - Freqüências das configurações dos braços da população da Prainha ....	45
Tabela VII - Freqüências das configurações dos braços da população da Praia da Ferradura .....	45

## Resumo

A reprodução sexuada e assexuada do asteróide fissíparo *Coscinasterias tenuispina* foi estudada em duas populações da região do Cabo Frio, Rio de Janeiro entre agosto de 1999 e dezembro de 2000. Uma população encontrava-se na região de infralitoral da Prainha, Arraial do Cabo, enquanto a outra localizava-se na região de entre-marés da Praia da Ferradura, Búzios. Os índices gonadais de ambas as populações revelaram um baixo potencial reprodutivo, e a análise histológica das gônadas registrou que a liberação dos gametas ocorreu durante todo o ano. Não foi observada uma relação inversa entre o índice gonadal e o índice dos cecos pilóricos. A liberação contínua de gametas sugere que larvas sejam formadas durante todo o ano. Contudo, foi registrada uma baixa frequência de indivíduos pequenos ( $\leq 3\text{mm}$ ) em uns poucos meses na Prainha e os mesmos não foram encontrados na Praia da Ferradura. A reprodução assexuada foi estimada com base na frequência de indivíduos recentemente fissionados (com sinais claros de fissão ou com o raio do maior braço em regeneração medindo até 25% do raio do maior braço intacto). A frequência de indivíduos recentemente fissionados não apresentou um ciclo anual e não foi inferior a 20% em nenhum dos meses amostrados, o que sugere que a fissão tenha ocorrido durante todo o período de estudo em ambas as populações. O baixo assentamento larval e a alta taxa de fissão sugerem que estas populações sejam mantidas principalmente pela reprodução assexuada.

## Abstract

Sexual and asexual reproduction of the fissiparous asteroid *Coscinasterias tenuispina* were studied in two populations at Cabo Frio region, Rio de Janeiro, from August 1999 to December 2000. One population occurs on subtidal region at Prainha, Arraial do Cabo, and the other occurs on intertidal region at Praia da Ferradura, Búzios. Gonad indices of both populations showed low reproductive potential, and the histological analyses recorded that gametes were released during all months. A reciprocal relationship between gonad and pyloric caecum indices was not evident. The continuous spawning suggests that larva are producing throughout the year. Although this continuous spawning, low frequency of small individuals ( $\leq 3$  mm) was recorded in a few months at Prainha and this individuals were not found at Praia da Ferradura. Asexual reproduction was estimated by frequency of recently-split individuals (with clear signs of fission or with the longest regenerating arm  $\leq 25\%$  of the longest intact arm). Frequency of recently-split individuals did not show an annual cycle and was not lower than 20% in any sampled month, suggesting that fission occurred during all over the year on both populations. Low recruitment and high fission rate suggest that these populations are maintained mainly by asexual reproduction.

## Introdução

A reprodução sexuada, que ocorre em cerca de 99% dos invertebrados, é responsável pela recombinação gênica e, conseqüentemente, pela variabilidade genética entre os indivíduos de uma mesma espécie (Barnes *et al.*, 1993). A produção de indivíduos geneticamente iguais através da reprodução assexuada faz parte da história de vida de muitos invertebrados, dentre eles alguns equinodermas (Emson & Wilkie, 1980; Chia & Walker, 1991; Mladenov & Burke, 1994). Esta forma de reprodução é responsável por uma rápida amplificação de genótipos bem adaptados às condições locais.

Dentro do Filo Echinodermata já foram descritas diferentes formas de reprodução assexuada, tanto na fase adulta como na larvai, como: partenogênese ameiótica, reprodução assexuada das larva, autotomia e fissão.

A partenogênese ameiótica envolve uma modificação no processo de meiose dos ovócitos que os torna diplóides, dispensando assim a fecundação dos mesmos por um espermatozóide (Barnes *et al.*, 1993). Esta forma de reprodução foi observada em cinco espécies de ofiuróides, uma de asteróide e uma de equinóide (Mladenov, 1996).

A reprodução assexuada das larvas se dá por autotomia ou brotamento e já foi registrada em asteróides e ofiuróides (Boch *et al.*, 1989; Mladenov, 1996). Esta forma de reprodução acarreta além das vantagens da reprodução assexuada, em um aumento no número de larvas sem que haja um maior investimento na produção de gônadas por parte da geração parental e um aumento da permanência das larvas na fase planctônica, possibilitando o transporte teleplânico através dos oceanos (Mladenov, 1996). Contudo, durante este período de dispersão as larvas têm que sobreviver a pressões ambientais tais como: encontrar alimento (no caso da larva se alimentar no ambiente), evitar a predação, voltar à zona bêntica (Shanks, 1995) e encontrar o substrato adequado para assentar para só então completar seu desenvolvimento. Desta forma, o aumento da fase planctônica também representa um alto risco de mortalidade para as larvas.

A autotomia foi observada em apenas 6 espécies da Classe Asteroidea, estas são capazes de autotomizar um braço apto a regenerar um novo disco e braços, formando um novo animal completo (Emson & Wilkie, 1980; Mladenov & Burke, 1994; Mladenov, 1996).

A fissão foi descrita para 21 espécies de asteróides, 45 de ofiuróides e 8 de holoturóides (Mladenov, 1996). Geralmente, nas espécies fissíparas há a divisão do corpo em duas partes iguais ou desiguais, que são capazes de regenerar o animal inteiro. O processo de fissão parece ser distinto para cada classe. Nos asteróides, durante o processo de fissão, são observados dois conjuntos de braços que fazem força em direções opostas, ocasionando a divisão do corpo do animal e o aparecimento de dois indivíduos independentes. Nos ofiuróides surge uma abertura interradianal unilateral no disco, esta aumenta e acaba por dividir o animal em dois. Os pés ambulacrários não parecem ajudar no processo de fissão como observado nos asteróides, mas é possível que os braços estejam envolvidos neste processo. Nos holoturóides a fissão pode ser causada por um esticamento do corpo ocasionado pela ação da musculatura circular e pelos pés ambulacrários, que formam dois grupos e fazem força para lados opostos causando a ruptura do animal. A outra forma de fissão é a torção do corpo resultando numa constrição e conseqüentemente na ruptura dos pedaços, esta última parece ser mais difundida entre os holoturóides (Emson & Wilkie, 1980; Mladenov & Burke, 1994; Lawrence, 1987).

Os fatores ambientais podem interagir com os fatores fisiológicos para regular a reprodução assexuada nos equinodermas. Segundo Mladenov (1996), os principais fatores ambientais que influenciam os fatores fisiológicos desencadeando a reprodução assexuada seriam: baixa disponibilidade de alimento, baixa densidade populacional, altos níveis de predação, instabilidade ambiental e grandes variações na temperatura da água do mar.

Os asteróides fissíparos comumente apresentam braços com tamanhos assimétricos, ou seja, um conjunto de braços mais longos e outro de braços mais curtos (em regeneração). A presença de mais de 5 braços, mais de um madreporito e

mais de um ânus também são características muito comuns dentre estes asteróides (Emson & Wilkie, 1980).

A reprodução sexuada é predominante dentre os asteróides. A maioria dos asteróides é gonocórica, sendo raros os casos de hermafroditismo. A diferenciação do sexo em asteróides é feita através da coloração das gônadas (ou dos gametas, no caso de ser observada a liberação dos mesmos) e/ou de cortes histológicos das mesmas. Segundo Chia & Walker (1991), o dimorfismo sexual de caracteres morfológicos externos, ainda que já tenha sido sugerido por alguns autores, provavelmente não ocorre na classe Asteroidea. A reprodução sexuada nos asteróides envolve produção, desenvolvimento e liberação de gametas, fertilização externa e o desenvolvimento de fases larvais.

Os asteróides fissíparos geralmente são capazes de investir no desenvolvimento gonadal, logo, também reproduzem-se sexuadamente (Emson & Wilkie, 1980; Mladenov & Burke, 1994; Ottessen & Lucas, 1982; Crump & Barker, 1985; Alves *et al.*, no prelo). Um padrão sazonal na produção e desenvolvimento de gametas foi descrito para asteróides fissíparos (Ottessen & Lucas, 1982; Crump & Barker, 1985; Alves *et al.*, no prelo) e não fissíparos (Mauzey, 1966; Scheibling, 1981; Fraz, 1986; Conand, 1984; Ventura *et al.*, 1997 e 1998). Este padrão sazonal é resultado da sincronia no desenvolvimento gonadal dentre os indivíduos de uma população. Esta sincronia aumenta a possibilidade de fertilização e a formação de um grande número de larvas em condições ambientais favoráveis (Olive, 1992). A gametogênese é regulada por fatores endógenos e exógenos, sendo que os últimos representados pelas variações ambientais, parecem ser os principais responsáveis pela sincronia de um evento reprodutivo (Giese & Pearse, 1974). Os principais fatores exógenos que parecem influenciar a gametogênese são: a temperatura da água do mar, o fotoperíodo e a disponibilidade de alimentos (Giese & Pearse, 1974; Chia & Walker, 1991). Contudo, duas espécies diferentes que habitam uma mesma localidade, e portanto, sofrem as mesmas variações ambientais, podem possuir diferentes ciclos reprodutivos, pois estes estariam relacionados à história filogenética das espécies

(Ventura *et al.*, 1997 e 1998). Uma mesma espécie pode apresentar variações no ciclo reprodutivo de uma localidade para outra (Farmanfarmanian, 1958; Mauzey, 1966) ou até de um ano para outro numa mesma localidade (Dhen, 1979). Nestes dois casos, as oscilações ambientais seriam as responsáveis pelas variações nos ciclos reprodutivos.

O desenvolvimento gonadal dos asteróides parece estar intimamente relacionado à disponibilidade de alimentos. Sob alta disponibilidade de alimentos estes investem tanto no crescimento gonadal como no crescimento somático. Porém, em condições de baixa disponibilidade de alimento, há uma diminuição no tamanho das gônadas, ou seja, no potencial reprodutivo. Em geral, asteróides em estado de inanição não desenvolvem gônadas (Crump, 1971).

Os principais órgãos responsáveis pela estocagem de nutrientes nos asteróides são os cecos pilóricos e a parede do corpo, sendo que os primeiros ainda realizam funções digestivas (McClintock, 1989). Os cecos pilóricos são extensões do estômago que ocorrem em pares em cada braço dos asteróides. As principais funções destes órgãos estão relacionadas à produção de enzimas, assimilação de produtos da digestão, estocagem de reservas nutritivas e transferência de nutrientes para a manutenção corpórea (Lawrence & Lane, 1982; Franz, 1986). Assim, a variação do peso dos cecos pilóricos está relacionada ao balanço entre a demanda e a aquisição de nutrientes. Os cecos pilóricos são responsáveis pelo estoque de proteínas, lipídeos e carboidratos, sendo os dois últimos de extrema importância na gametogênese (McClintock, 1989; Barker & Xu, 1991b).

Ainda que muitas populações de equinodermas fissíparos possuam potenciais reprodutivos consideráveis, comumente é observado um baixo assentamento larval nas mesmas. Este fato associado à alta taxa de reprodução assexuada sugere que a principal forma de manutenção destas populações seja a fissão (Ottessen & Lucas, 1982; Mladenov & Emson, 1984; Mladenov *et al.*, 1986; Johnson & Threlfall, 1987; Emson & Mladenov, 1987; Achituv & Sher, 1991; Chao *et al.*, 1993 e 1994; Alves *et al.*, no prelo). Desta forma, a reprodução sexuada nas espécies fissíparas

provavelmente tem como principais funções a recombinação genética e a produção de larvas, que migram e colonizam novos habitats.

A classificação do tipo de desenvolvimento larval pode basear-se no modo de nutrição, no habitat do desenvolvimento, no potencial de dispersão e/ou na morfogênese (desenvolvimento direto ou indireto) (Levin & Bridges, 1995). A grande maioria dos equinodermas possui um desenvolvimento indireto (McEdward & Janies, 1993), apresentando uma fase larval, que sofre metamorfose e se transforma numa forma bêntica. Considerando-se o modo de nutrição e o hábitat, as larvas podem ser classificadas em: planctotróficas (se alimentando de partículas em suspensão na coluna d'água) ou lecitotróficas (utilizando os nutrientes do vitelo, não se alimentando no ambiente). A larva lecitotrófica pode ser pelágica (habitando a coluna d'água), bentônica (vivendo próximo ao fundo) ou encubada (ficando retida geralmente nas fêmeas), enquanto a larva planctotrófica é pelágica (Boch, 1989; McEdward & Janies, 1993).

Espécies com desenvolvimento lecitotrófico produzem um pequeno número de ovócitos grandes, rico em vitelo (pois este será utilizado na nutrição da larva) e a larva tem uma curta permanência na coluna d'água (Strathman, 1985; Boch, 1989; McEdward & Janies, 1993). Já as espécies com desenvolvimento planctotrófico produzem um grande número de ovócitos pequenos com insuficiência de vitelo para subsidiar o desenvolvimento, e por isso estes devem ser obtidos do ambiente. Este fato aumenta consideravelmente o período de permanência da larva na coluna d'água, propiciando um potencial de dispersão maior (Strathman, 1985; McEdward & Janies, 1993).

As espécies fissíparas podem produzir larvas planctotróficas (Barker, 1978) ou lecitotróficas (Ottessen & Lucas, 1982). A principal importância das larvas para estas espécies não parece ser a manutenção das populações, mas sim a dispersão e, conseqüentemente, a colonização de novos habitats. Desta forma, o desenvolvimento planctotrófico parece atender melhor as necessidades destas espécies, tendo em vista a maior permanência da larva na coluna d'água.

O gênero *Coscinasterias* Verrill, 1870 é composto por quatro espécies fissíparas: *Coscinasterias tenuispina* (Lamarck, 1816), *Coscinasterias calamaria* (Gray, 1840), *Coscinasterias acutispina* (Stimpson, 1862), *Coscinasterias muricata* Verrill, 1870. *C. tenuispina* e *C. calamaria* ocorrem no Atlântico, enquanto *C. acutispina* e *C. muricata* se distribuem no Indo-Pacífico. Assim como outras espécies fissíparas, *C. tenuispina* possui uma ampla distribuição geográfica que inclui ilhas remotas como Santa Helena. Sua ocorrência na costa das Américas se dá na Carolina do Norte, Bermudas e no Brasil (de Salvador/BA a Santos/SP). Na costa euro-africana há registros de *C. tenuispina* na Baía de Biscaia (França), Açores, Ilhas Canárias. Cabo Verde, Guiné e também em Santa Helena e no Mediterrâneo (Clarck & Downey, 1992).

*C. tenuispina* é uma espécie comum na costa do Rio de Janeiro, que ocorre entre as regiões de mesolitoral e sublitoral raso, e em geral está associada a substratos rochosos. *C. tenuispina* é uma espécie predadora e devido aos seus hábitos alimentares é provável que atue como predador topo das comunidades bênticas das quais faz parte. Logo, deve desempenhar um importante papel na manutenção do equilíbrio da diversidade destas comunidades, como já registrado para outras espécies de asteróides (Jangoux, 1982; Hendler, 1995; Nybakken, 1996).

Esta dissertação tem como objetivos verificar o ciclo da reprodução sexuada e assexuada de duas populações de *Coscinasterias tenuispina* da região do Cabo Frio (litoral norte do Rio de Janeiro), analisar possíveis relações entre os processos de reprodução, assim como as conseqüências destes para as populações e comparar os dados aqui obtidos com resultados obtidos anteriormente em uma população desta mesma espécie na Ponta de Itaipu, Niterói (Rio de Janeiro).

O estudo sobre os aspectos reprodutivos de duas populações de *C. tenuispina* contribui de forma relevante para uma maior compreensão das estratégias utilizadas na manutenção de populações de equinodermas fissíparos.

## Hipóteses

Inicialmente partiu-se das seguintes hipóteses:

- ★ As populações de *Coscinasterias tenuispina* da região do Cabo Frio apresentam um ciclo gonadal anual.
- ★ As populações *C. tenuispina* da região do Cabo Frio apresentam um ciclo anual para os cecos pilóricos.
- ★ As populações *C. tenuispina* da região do Cabo Frio apresentam inversão entre o ciclo gonadal e o ciclo dos cecos pilóricos.
- ★ As populações *C. tenuispina* da região do Cabo Frio apresentam um ciclo anual para a reprodução assexuada.

Cada hipótese alternativa foi estabelecida como a negativa literal de cada uma das hipóteses acima.

## Áreas de estudo

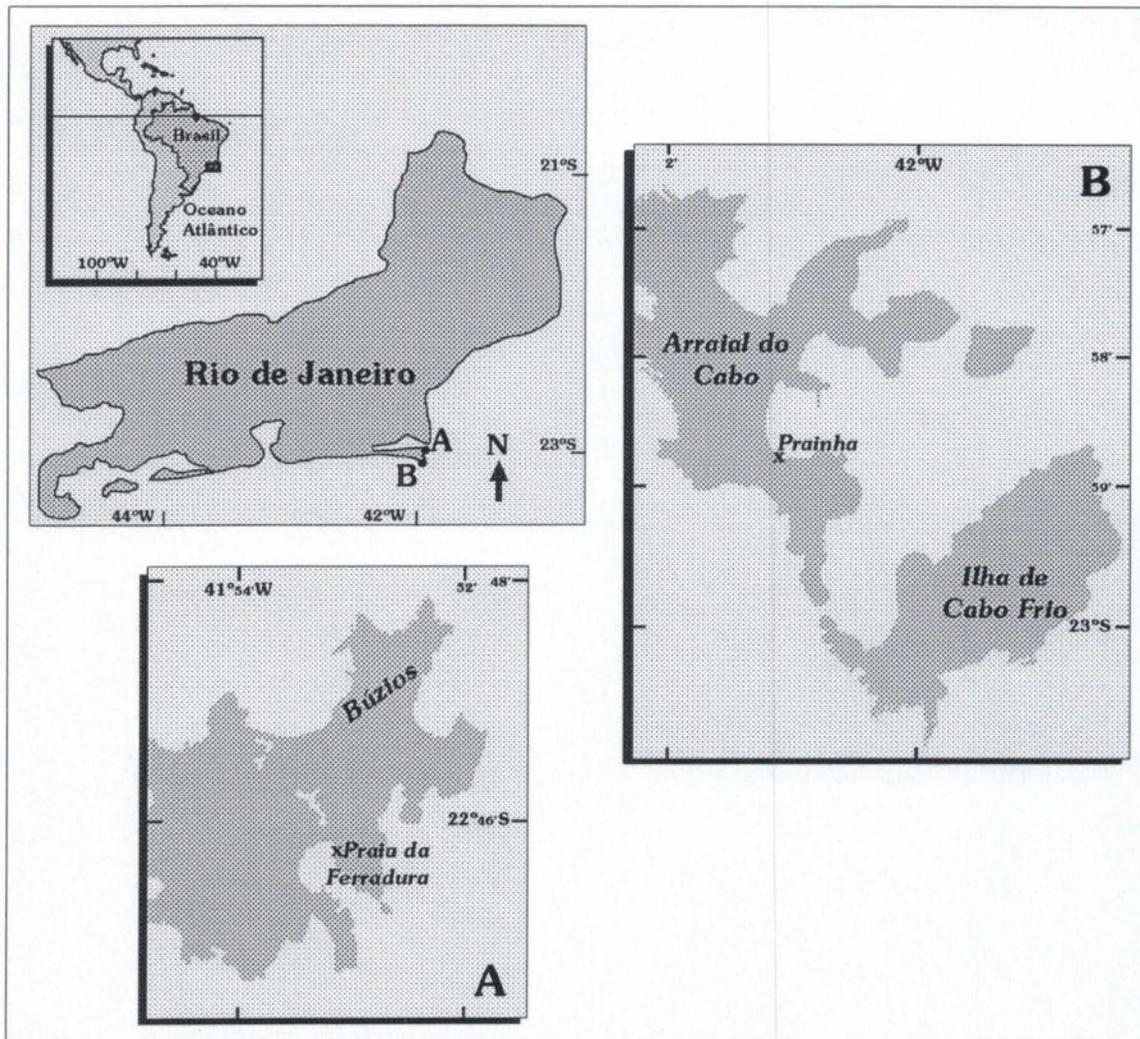
A primeira área analisada é conhecida como Prainha (Fig. 1) e se localiza no Município de Arraial do Cabo (Estado do Rio de Janeiro) entre as coordenadas 22°58'S e 43°01'W. A Prainha é uma praia arenosa cercada por dois costões rochosos, o que faz com que suas águas sejam calmas. Também é característica desta praia águas muito claras. As amostragens foram realizadas no costão direito, na região de sublitoral. A área amostrada possui um fundo arenoso, com muitos fragmentos de rochas nos quais os indivíduos de *Coscinasterias tenuispina* eram encontrados com muita frequência. Mesmo em marés extremamente baixas não ocorre a exposição da área estudada.

A outra área estudada é dominada Praia da Ferradura (Fig. 1) e se localiza no Município de Búzios (Estado do Rio de Janeiro) entre as coordenadas 22°46'S e 42°53'W. A Praia da Ferradura também é uma praia arenosa cercada por dois costões rochosos, possuindo forma de ferradura (daí surgiu seu nome), sendo ainda mais abrigada do que a Prainha, e conseqüentemente possui águas ainda mais calmas. Suas águas são turvas devido a suspensão de sedimentos. Os indivíduos de *C. tenuispina* foram coletados no costão direito, na região de mesolitoral. O fundo desta área também é arenoso e os indivíduos de *C. tenuispina* eram geralmente encontrados nas reentrâncias das rochas ou sob fragmentos destas. Raramente eram observados indivíduos andando sobre as rochas ou sobre a areia. Marés extremamente baixas expunham grande parte da área amostrada.

Na região do Cabo Frio ocorre o fenômeno de afloramento de águas profundas denominado ressurgência. Devido a este fenômeno, a temperatura da água do mar pode variar de 15°C a 24°C ao ano (Valentin, 1994). A topografia desta região, a intensidade e a direção dos ventos influenciam diretamente a ocorrência da ressurgência. No Cabo Frio há uma inflexão da costa brasileira de N-S para E-W, formando uma zona de divergência entre a costa e a corrente do Brasil, que é uma corrente de águas quentes que banha todo o nosso litoral. Além disso, nesta região

também ocorre um estreitamento da plataforma continental, o que suaviza o talude e facilita a subida da corrente de águas frias, proveniente das Malvinas, denominada Água Central do Atlântico Sul (ACAS). Devido a sua densidade, a ACAS se situa abaixo da corrente do Brasil. Durante os meses de primavera e verão (setembro a março) há um aumento na frequência e intensidade do vento nordeste na região do Cabo Frio, ocasionando o afastamento das águas quentes superficiais (Corrente de Brasil) e a conseqüente subida das águas profundas e frias (ACAS). Nos meses de outono e inverno o vento predominante é o sudoeste, que causa o retorno da corrente do Brasil para o litoral e o regresso da ACAS para as profundezas, fenômeno este denominado subsidência (Valentin, 1994).

Águas profundas são ricas em nutrientes que são responsáveis por um aumento na produtividade primária. Este aumento tem efeito direto sobre a biota marinha, aumentando a biodiversidade local e ocasionando a ocorrência de espécies tropicais e subtropicais nas comunidades que sofrem os efeitos diretos do fenômeno de ressurgência (Valentin, 1994). A Prainha e a Praia da Ferradura parecem ser diretamente afetadas pela ressurgência devido às baixas temperaturas registradas nestas localidades. Na Praia da Ferradura foram registradas temperaturas pouco mais baixas do que na Prainha, sugerindo que a primeira sofra uma influência ainda maior da ressurgência do que a última.



**Figura 1** – Mapa localizando as áreas de estudo: Prainha (A) e Praia da Ferradura (B) (ambas indicadas pelo X).

## **Material e Métodos**

### **Dados abióticos**

#### **Fotoperíodo**

Os dados de luz solar apresentados neste estudo foram cedidos pelo Museu de Astronomia do Rio de Janeiro. Utilizando-se estes dados foram calculados a média e o erro padrão de agosto de 1999 a dezembro de 2000.

#### **Altura das marés**

A altura das marés de agosto de 1999 a dezembro de 2000 foi obtida na tábua das marés do Porto do Forno (Diretoria de Hidrografia Naval – DHN). Foi calculada a média mensal das baixa-mares diurnas e noturnas.

### **Dados Bióticos**

#### **Campo**

Entre o período de agosto de 1999 a dezembro de 2000, foram realizadas amostragens diurnas mensais de duas populações de *Coscinasterias tenuispina*, uma na Prainha (Arraial do Cabo) e outra na Praia da Ferradura (Búzios).

Foram feitas amostragens aleatórias de cada uma destas populações por meio de mergulho livre. Em média, 105 indivíduos de *C. tenuispina* foram capturados e medidos mensalmente, em cada população. Um total de 1802 e 1778 indivíduos foram amostrados na Prainha e na Praia da Ferradura, respectivamente, durante o período de agosto de 1999 a setembro de 2000. De cada indivíduo foi obtido: o número de braços intactos, o número de braços em regeneração, o raio do maior intacto (R) (distância em milímetros do centro do disco a extremidade do maior braço intacto) e o raio do maior braço em regeneração (R. reg) (distância em milímetros do centro do disco a extremidade do maior braço em regeneração). As medidas de tamanho foram realizadas utilizando-se um paquímetro com precisão de 0,1mm.

Na análise da reprodução sexuada, apenas os maiores indivíduos encontrados (de 32 a 85 mm) foram selecionados, para minimizar a possibilidade de utilização de

indivíduos que ainda não haviam alcançado a maturidade sexual. Estes asteróides foram rapidamente anestesiados em água doce e fixados em formol a 10%. Todos os demais indivíduos foram devolvidos ao mar após a biometria.

## Laboratório

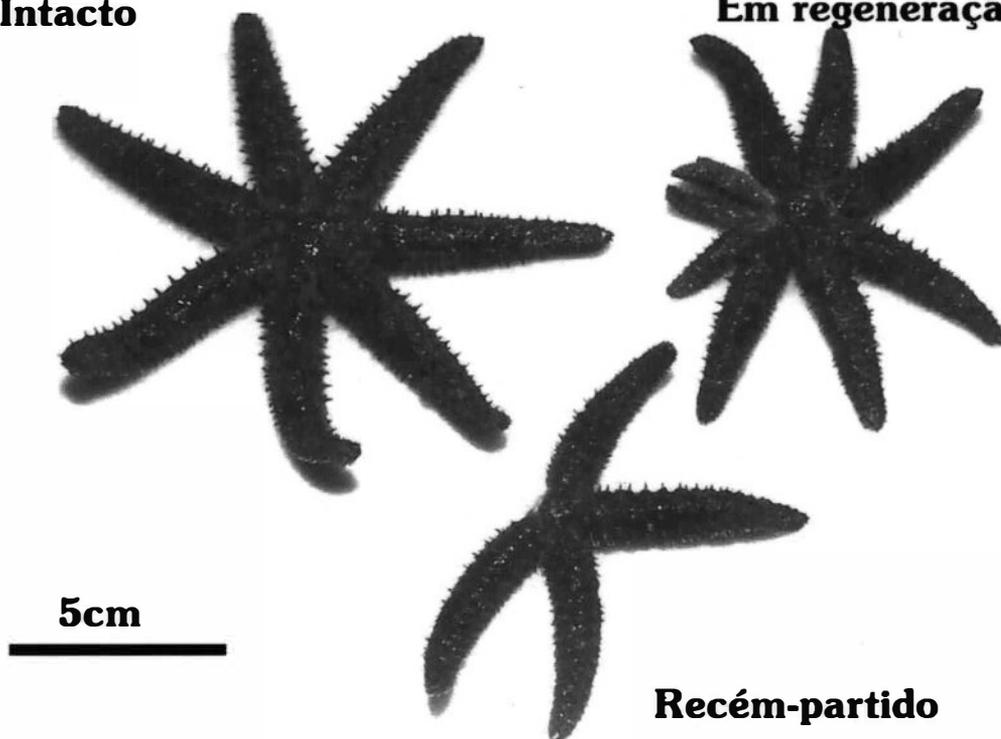
### Reprodução assexuada

Utilizando-se o tamanho do maior braço intacto (R) e do maior braço em regeneração (R. reg) obtidos no campo, os indivíduos de *C. tenuispina* foram classificados de acordo com Chao & Tsai (1995) em:

- 1) Recém-partido – R. reg  $\leq$  25% do R;
- 2) Em regeneração – R. reg  $>$  25% e  $<$  80% do R;
- 3) Intacto – R. reg  $\geq$  80% do R ou não apresentava sinais de fissão (Fig. 2).

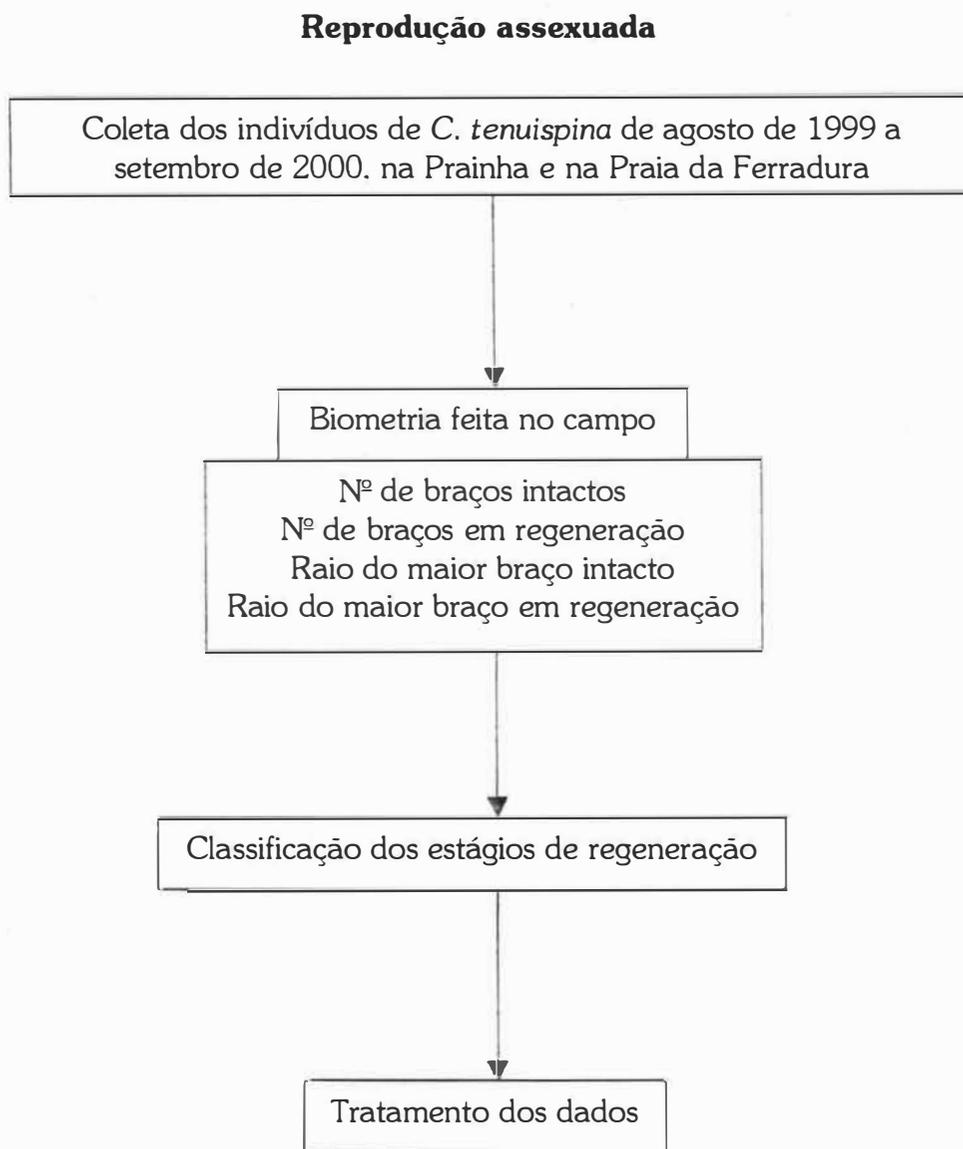
**Intacto**

**Em regeneração**



**Figura 2** – *Coscinasterias tenuispina*. – Classificação dos estágios de regeneração: recém-partido; em regeneração; intacto. Barra de escala medindo 5 cm.

O diagrama da metodologia utilizada no estudo da reprodução assexuada deste trabalho está representado na figura 3.



**Figura 3** – Diagrama da metodologia utilizada no estudo da reprodução assexuada.

### **Reprodução sexuada**

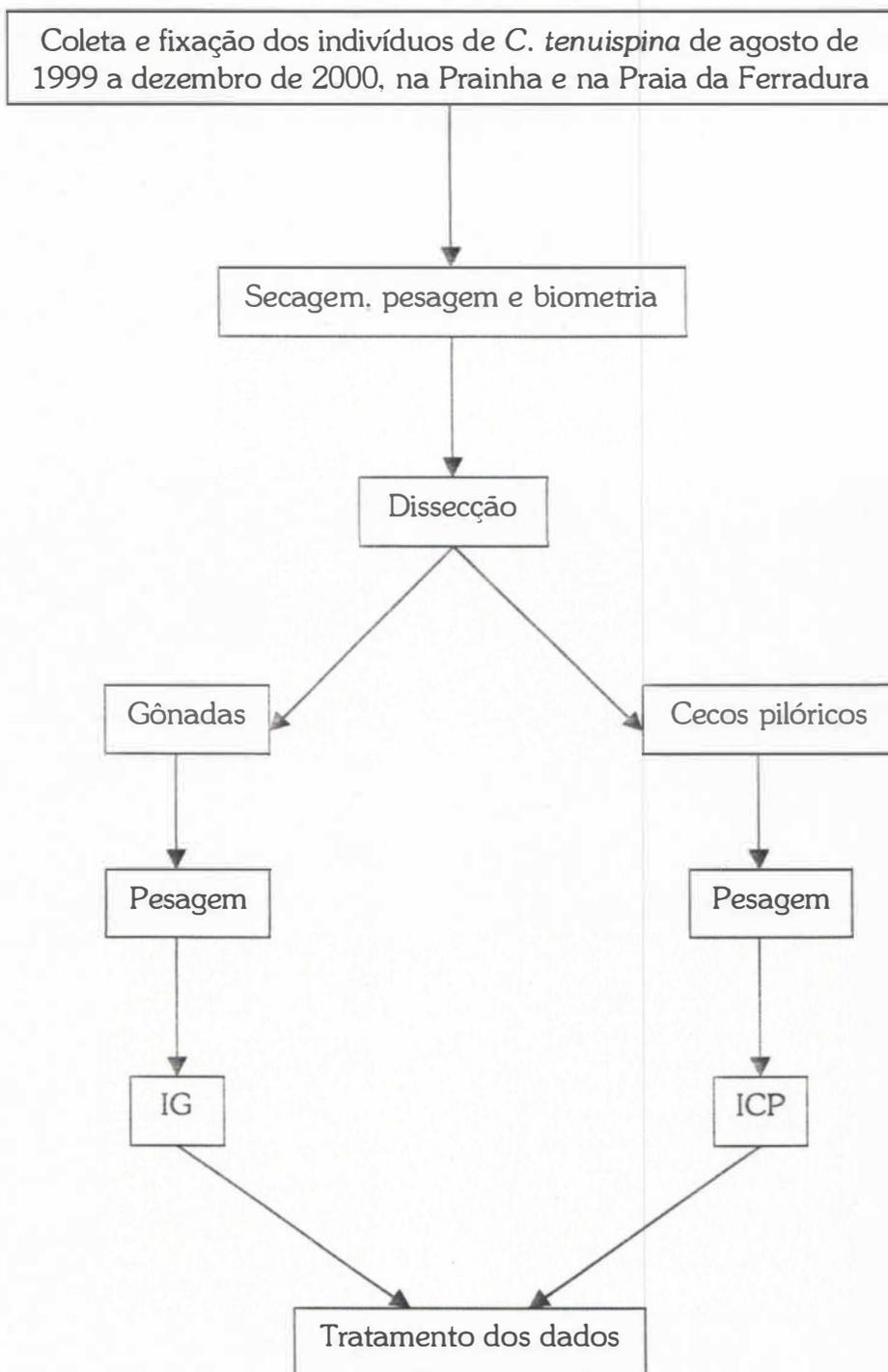
Indivíduos das três classes de regeneração foram coletados mensalmente e fixados, afim de avaliar o desenvolvimento gonadal em cada uma das classes. Os indivíduos fixados foram postos para secar sobre papel absorvente durante 30 min para que fosse eliminado o excesso de formol. Em seguida, estes foram pesados em uma balança digital com 0,01 g de precisão, para a obtenção do peso úmido. Destes indivíduos também foi obtido o número de braços intactos, o número de braços em regeneração, assim como o R e o R. reg. (os dois últimos utilizando-se um paquímetro de 0.1 m de precisão). Após secagem, a pesagem e a medição, cada espécime foi dissecado. Utilizando-se uma tesoura, foram feitas incisões laterais nos braços de cada indivíduo, até que fosse separada a face oral da face aboral. Cada face foi separadamente levada a um microscópio estereoscópio para a observação e remoção das gônadas e dos cecos pilóricos. Após a remoção, gônadas e cecos pilóricos foram pesados (peso úmido) também em uma balança digital com 0,01 g de precisão. Estes órgãos foram armazenados em frascos com formol a 10%. As gônadas dos braços em regeneração foram pesadas e guardadas separadamente daquelas dos braços intactos. Gônadas pertencentes aos braços intactos que apresentavam diferenças no seu aspecto também foram separadas das demais.

Utilizando-se o peso úmido do indivíduo (peso total) e de seus órgãos (gônadas e cecos pilóricos), foi calculado o índice das gônadas (IG) e dos cecos pilóricos (ICP) como segue:

$$\frac{\text{Peso do órgão}}{\text{Peso total} - (\text{peso das gônadas} + \text{peso dos cecos pilóricos})} \times 100$$

Após o cálculo do IG e do ICP para cada indivíduo, foi calculada a média mensal e os respectivos erros padrões. O diagrama da metodologia utilizada no estudo da reprodução sexuada deste estudo está representado na figura 4.

## Reprodução sexuada



**Figura 4** – Diagrama da metodologia utilizada no estudo da reprodução sexuada.

### **Tratamento histológico das gônadas**

Na primeira parte da preparação histológica das gônadas foi realizada a desidratação em gradiente alcoólico. Isto consiste em retirar parte das gônadas mantidas em frascos com formol a 10% e pô-las em cassetes perfurados, do tipo “microflow” ou “turboflow”, dependendo do tamanho do material. Os cassetes foram devidamente identificados e imersos em banhos de uma série de gradiente alcoólico, que se inicia com álcool a 60% e termina com álcool a 100%, ficando 1h em cada álcool. Em seguida, o material foi diafanizado, passando por dois banhos de xilol, com duração de 10 min cada um. Posteriormente, as gônadas foram incluídas em parafina. Nesta etapa, o material passou por três banhos de parafina, cada um com duração de 1h, dentro de uma estufa com temperatura de 60°C (para manter o estado líquido da parafina). Após o terceiro banho, o material foi emblocado. Os blocos foram cortados em um micrótomo, em cortes com espessura de 7µm, que foram postos em lâminas de vidro. Os cortes foram corados com hematoxilina e eosina. Após a coloração, estas lâminas foram montadas, ou seja, foi colocada uma lamínua sobre a lâmina com os cortes, utilizado-se *entellan*, para mantê-las juntas e assim proteger o material. O diagrama desta metodologia está representado na figura 5.

A última etapa consistiu na análise das lâminas, depois de secas, ao microscópio óptico sob os aumentos de 4, 10 e 43 vezes. Os cortes das gônadas foram classificados quanto ao sexo e quanto ao estágio reprodutivo. O desenvolvimento dos testículos e ovários foi dividido em quatro estágios (recuperação, crescimento, liberação e vazio). Os testículos foram caracterizados de acordo com a organização dos espermatócitos no epitélio germinal, a quantidade de espermatozóides no lúmen e o desenvolvimento da camada hernal. A classificação dos ovários baseou-se no número, no tamanho e na coloração dos ovócitos, na largura da parede do ovário e no desenvolvimento da camada hernal. As gônadas que possuíam mais de um estágio de maturidade no mesmo corte foram classificadas com base no estágio predominante. Nos cortes em que foi caracterizada a liberação de gametas, este foi o estágio considerado, mesmo que não fosse predominante.

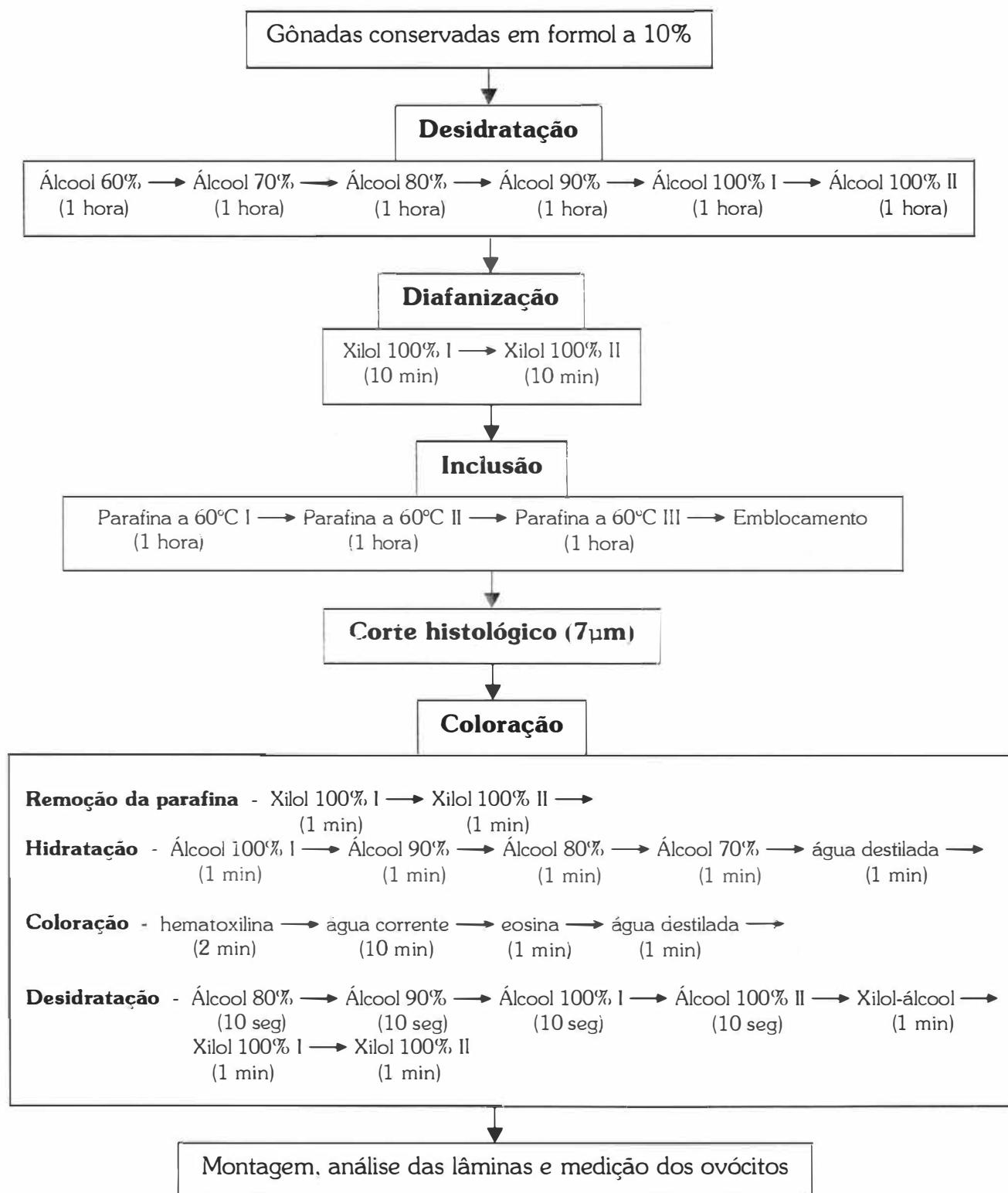
Nas fêmeas, os ovócitos seccionados através do núcleo foram medidos, utilizando-se uma ocular milimetrada acoplada ao microscópio óptico. Foram analisadas 87 fêmeas e, em média, 180 ovócitos foram medidos em cada uma.

### **Tratamento Estatístico**

Foi utilizado o teste não-paramétrico do Qui-quadrado (Vieira, 1998; Zar, 1984) para testar a significância das diferenças entre o número de machos e fêmeas existentes em cada uma das populações estudadas. Este mesmo teste foi empregado para testar a diferença entre o IG e o ICP de indivíduos em regeneração e indivíduos sem sinais de regeneração de cada uma das populações. No último caso, para o cálculo do observado foram quantificados o número de indivíduos que possuíam o IG e o ICP acima, abaixo e igual à média mensal destes índices (Crump & Barker, 1985).

O teste não-paramétrico de Kolmogorov-Smirnov (Siegel, 1975) foi utilizado para comparar a estrutura de tamanho entre indivíduos intactos e em regeneração, dentro de cada população e para verificar se havia uma diferença significativa entre as populações estudadas em relação à estrutura de tamanho.

## Tratamento histológico das gônadas

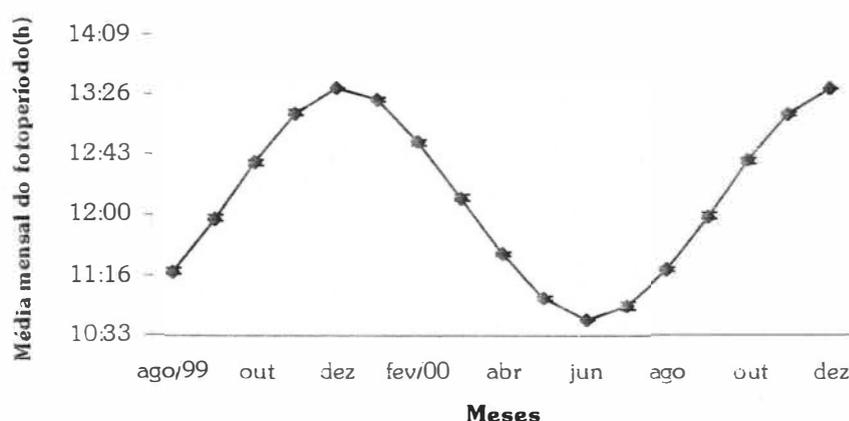


**Figura 5** – Diagrama da metodologia utilizada no tratamento histológico das gônadas.

## Resultados

### Fotoperíodo

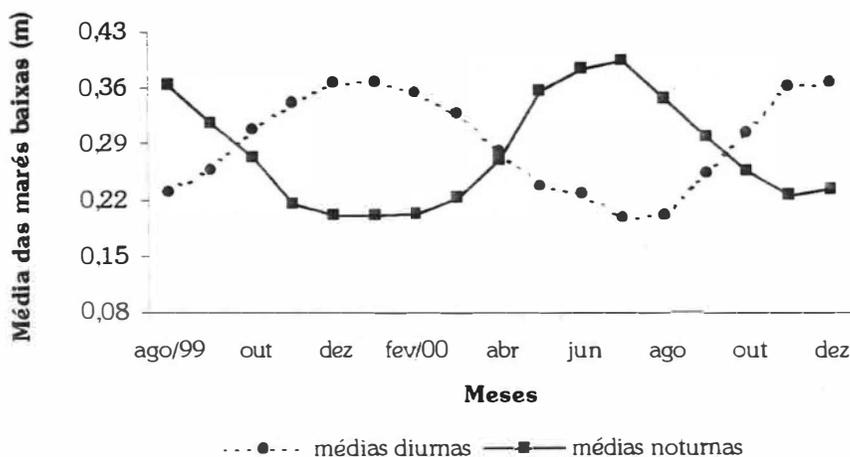
A variação das médias mensais do fotoperíodo mostra que dias com menos horas de luminosidade (<12h) ocorreram durante os meses de outono e inverno (agosto de 1999 e de abril a agosto de 2000), enquanto que os dias com maior fotoperíodo (>12h) ocorreram na primavera e no verão (de outubro de 1999 a março de 2000 e de outubro a dezembro de 2000) (Fig. 6).



**Figura 6** – Valores da média mensal do fotoperíodo (h) (média  $\pm$  1 erro padrão) para o Estado do Rio de Janeiro.

### Variação das marés

As marés diurnas mais baixas (média  $\cong$  0,20m) do Porto do Forno ocorreram nos meses de julho e agosto de 2000. As baixa-mares diurnas mais altas (média  $\cong$  0,36m) ocorreram entre dezembro de 1999 e fevereiro de 2000 e entre outubro e dezembro de 2000 (Fig. 7). As marés noturnas mais baixas ocorreram entre dezembro de 1999 e fevereiro de 2000 e em novembro e dezembro de 2000 (média  $\cong$  0,20m) e as baixa-mares noturnas mais altas em agosto de 1999 e de maio a julho de 2000 (média  $\cong$  0,37m) (Fig. 7).



**Figura 7** – Variação da média mensal dos valores das marés mais baixas diurnas e noturnas (m) do Porto do Forno.

### Razão sexual

A razão sexual (macho : fêmea) na população de *C. tenuispina* da Prainha foi de 1 : 1,3 e na Praia da Ferradura foi de 1,4 : 1. As razões de ambas as populações não foram significativamente diferentes de 1 : 1 ( $\chi^2=11,90$ ; g.l.=16,  $p \geq 0,05$ ;  $\chi^2=21,98$ ; g.l.=16,  $p \geq 0,05$ ) (Tab. I). Para esta análise foram excluídos todos os indivíduos que possuíam gônadas vazias.

Tabela I – *Coscinasterias tenuispina* - Razão sexual nas populações da Prainha e da Praia da Ferradura: n.s. não significativo.

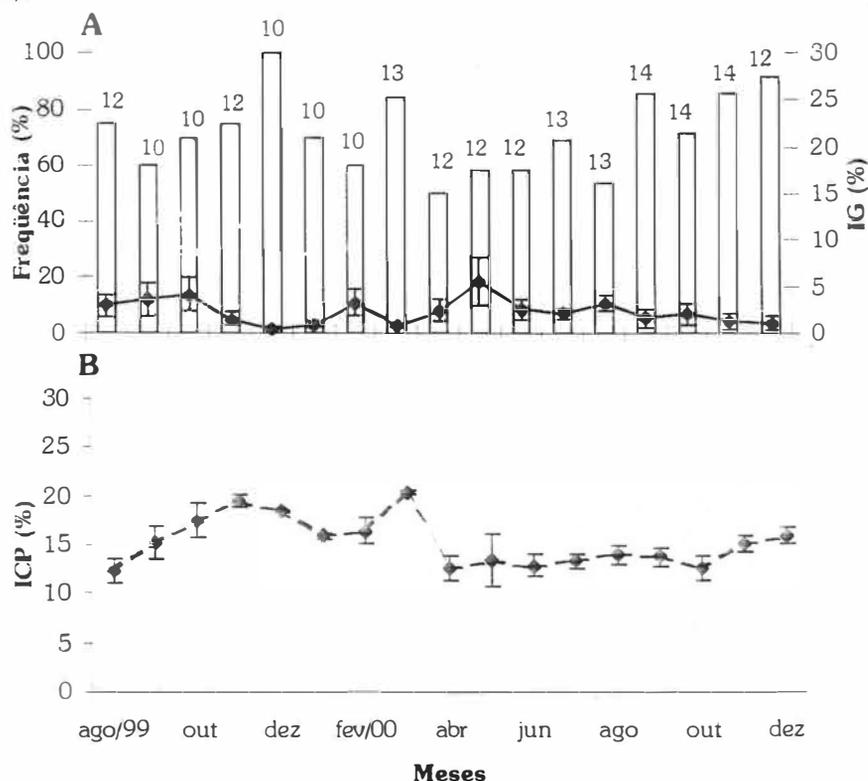
Área	Nº total	Nº de machos	Nº de fêmeas	Nº de indivíduos vazios	$\chi^2$	Diferença significativa
Prainha	54	23	31	145	11,90	n.s.
Praia da Ferradura	71	42	29	130	21,98	n.s.

### Índice dos órgãos

Na população de *C. tenuispina* da Prainha foram registrados baixos valores do índice gonadal (IG) e uma pequena variação (de 1% a 5%) durante todo o período de estudo. O IG desta população atingiu seus maiores valores nos meses de outubro de 1999 (média  $\cong$  4 %) e maio de 2000 (média  $\cong$  5 %). Assim, foram registrados dois suaves picos nos meses citados. Nos demais meses a variação do IG ficou entre 3% e 1% (Fig. 8A). Não foi observado um ciclo gonadal anual bem definido nesta população. Os baixos valores registrados para o IG são consequência, principalmente,

da alta frequência de indivíduos com gônadas vazias em todos os meses amostrados (Fig. 8A). Cerca de 72% dos indivíduos analisados da população da Prainha possuíam gônadas vazias, e destes apenas 14% tiveram o sexo determinado. Logo, não foi possível identificar o sexo da maioria dos indivíduos. Isto torna pouco conclusiva a análise do IG de machos e fêmeas separadamente, devido à drástica diminuição do tamanho amostral.

Os valores mais altos do índice dos cecos pilóricos (ICP) foram registrados entre setembro de 1999 e março de 2000 (média  $\cong$  15% a 20%). Entre os meses de abril e outubro de 2000, os valores foram inferiores e ocorreu uma variação menor (média  $\cong$  13%). Em novembro e dezembro de 2000, ocorreu um ligeiro aumento (média  $\cong$  15,5%). Também não foi observado um ciclo anual para a variação dos valores do ICP (Fig. 8B).

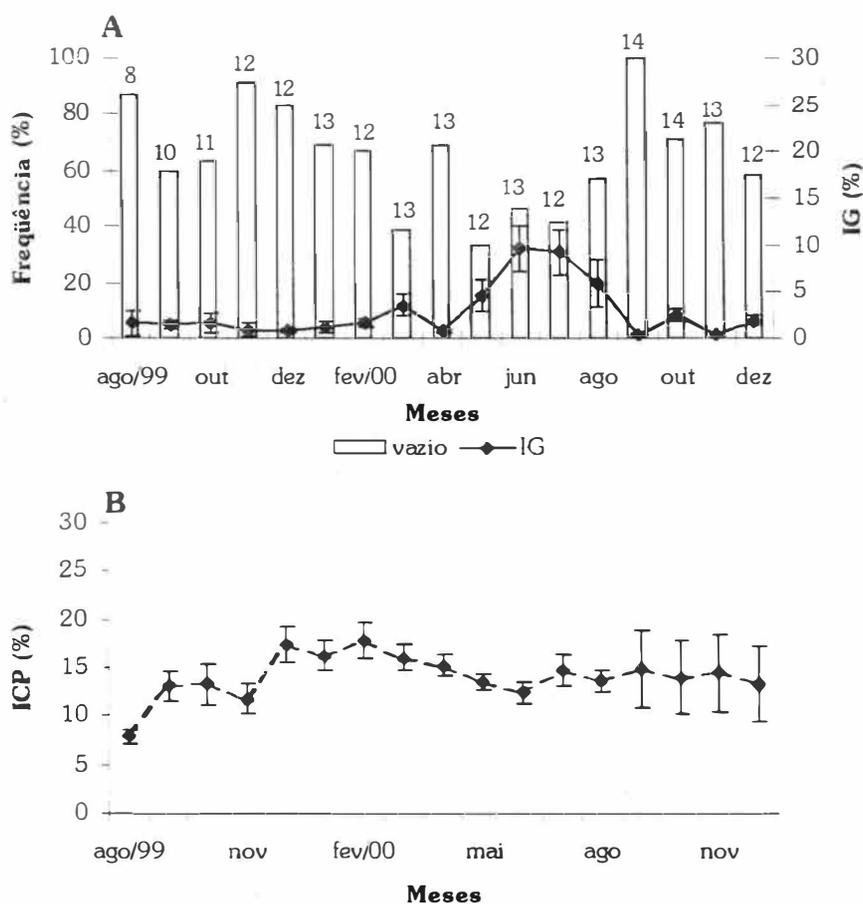


**Figura 8** – *Coscinasterias tenuispina*. – Variação mensal da frequência de indivíduos com gônadas vazias e dos índices das gônadas (A) e dos cecos pilóricos (B) da população da Prainha (média  $\pm$  1 erro padrão). Os números representam a quantidade de indivíduos analisados em cada mês.



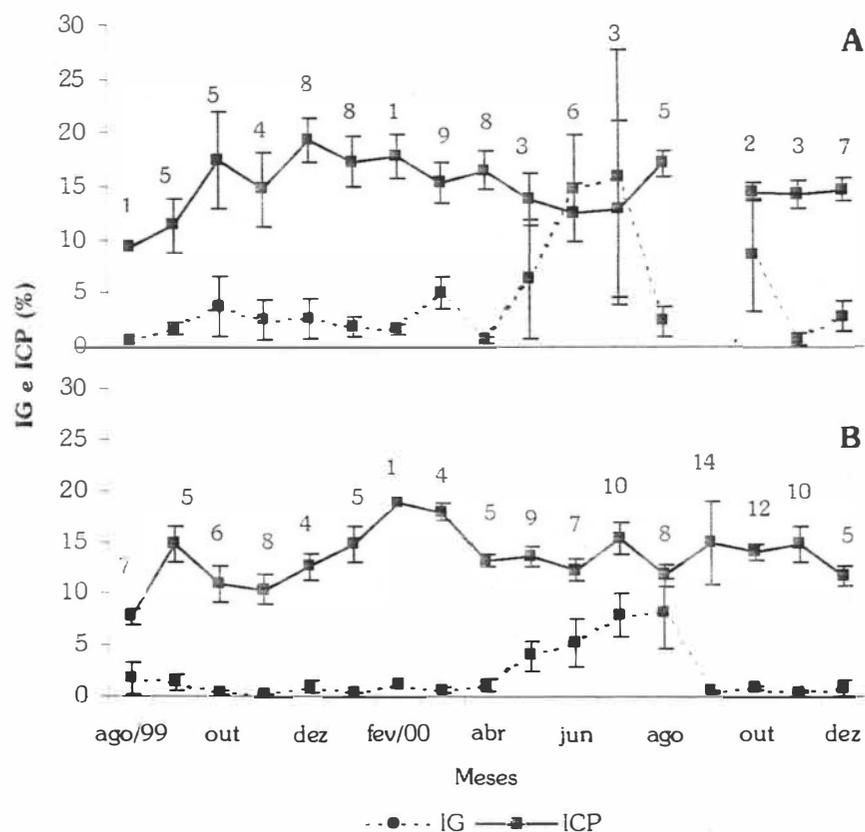
população sugere que haja um ciclo gonadal anual com picos em junho e julho de 2000 (Fig. 10A). Também na população da Praia da Ferradura durante todo o período de estudo foi registrado um alto número de indivíduos com gônadas vazias que não tiveram o sexo determinado (Fig.10A). Dos indivíduos analisados nesta população, cerca de 65% possuíam gônadas vazias, e destes, em apenas 5,7% foi possível determinar o sexo. Este fato torna a análise do IG de machos e fêmeas pouco representativa.

Os valores mais altos dos índices dos cecos pilóricos (ICP) foram registrados entre dezembro de 1999 e fevereiro de 2000 (média  $\cong$  17%). Já os valores mais baixos ocorreram entre agosto e novembro de 1999 e de maio a dezembro de 2000 (média  $\cong$  12%) (Fig. 10B).



**Figura 10** – *Coscinasterias tenuispina*. – Variação mensal da frequência de indivíduos com gônadas vazias e dos índices das gônadas (A) e dos cecos pilóricos (B) da população da Praia da Ferradura (média  $\pm$  1 erro padrão). Os números representam a quantidade de indivíduos analisados em cada mês.

Assim como na população da Prainha, não foi encontrada diferença significativa tanto entre os IGs quanto entre os ICPs de indivíduos sem sinais de regeneração e indivíduos em regeneração, apesar da aparente diferença na variação temporal dos valores de IG e ICP (Fig. 11) ( $\chi^2 = 0,47$ , g.l. = 2,  $p \geq 0,05$ ;  $\chi^2 = 1,16$ , g.l. = 2,  $p \geq 0,05$ ).



**Figura 11** – *Coscinasterias tenuispina*. – Variação mensal dos índices dos órgãos dos indivíduos sem sinais de regeneração (A) e em regeneração (B) da Praia da Ferradura (média  $\pm$  1 erro padrão). Os números representam a quantidade de indivíduos analisados em cada mês.

## Análise histológica das gônadas

### Espermatogênese

Os testículos de *C. tenuispina* possuíam uma coloração esbranquiçada quando em estágios de desenvolvimento mais avançados. Nos estágios iniciais ou no estágio vazio os testículos eram sempre semitransparentes e possuíam uma coloração amarelada ou esbranquiçada.

### **Estágio de recuperação**

Nos testículos em recuperação, os espermatócitos formam as colunas espermáticas que se estendem para o lúmen. A camada germinal pode possuir dobras, aumentando a superfície para espermatogênese. A camada hemal geralmente está bem desenvolvida e a estrutura de dois sacos pode ser observada. Pode haver fagócitos no lúmen (Fig. 12A).

### **Estágio de crescimento**

Os testículos em crescimento são caracterizados por uma intensa espermatogênese. As colunas de espermatócitos são longas e se estendem em direção ao lúmen. Os espermatócitos se soltam do topo destas colunas e se acumulam no lúmen. A camada hemal pode ser notada em alguns pontos (Figs. 12B e C).

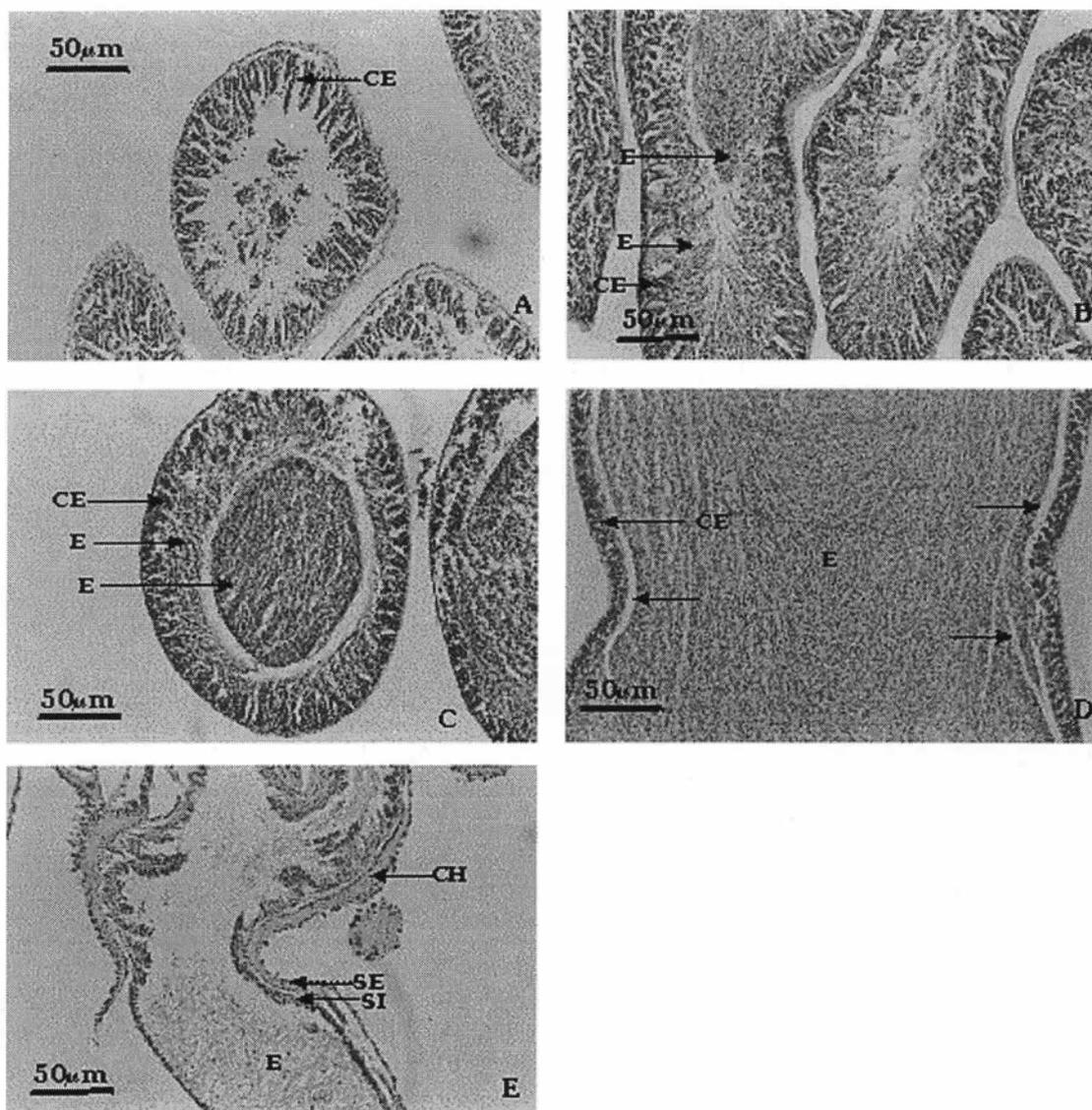
### **Estágio de liberação**

Nos testículos em liberação, a massa de espermatozóides torna-se menos densa, havendo alguns espaços que foram criados pela liberação dos espermatozóides. Algumas vezes, é possível notar um espaço entre a massa de espermatozóides e a camada espermatogênica. Pode haver ainda atividade gametogênica que é evidenciada pela presença de colunas espermáticas bem desenvolvidas. A parede gonadal é muito fina (Fig. 12D).

### **Estágio vazio**

O lúmen torna-se muito vazio, raramente com espermatozóides e fagócitos podem ser observados. A parede encontra-se pouco distendida ficando evidente os sacos interno e externo, a camada hemal se expande (Fig. 12E).

Devido ao processo de gametogênese ser um processo contínuo, freqüentemente foi observado mais de um estágio nos cortes de uma mesma gônada. Por exemplo, em um corte, grande parte da gônada foi classificada no estágio de crescimento, porém, o estágio de recuperação também foi observado (mesmo que em menor quantidade que o primeiro estágio). Na maioria dos casos, os estágios de maturidade encontrados foram complementares: recuperação-crescimento-vazio, recuperação-crescimento, recuperação-crescimento-maduro, crescimento-maduro, crescimento-maduro-liberação. O estágio maduro se diferencia da liberação por



**Figura 12** – *Coscinasterias tenuispina*. – Cortes histológicas dos testículos. A) Estágio de recuperação mostrando as longas colunas espermáticas (CE). B) Estágio de crescimento inicial com os espermatozoides (E) estacando-se das colunas espermáticas e se acumulando no lúmen. C) Estágio de crescimento avançado com colunas espermáticas menores e com densa massa central de espermatozoides. D) Estágio de liberação com as setas indicando os espaços ocasionados pela saída de espermatozoides. E) Estágio vazio mostrando poucos espermatozoides no lúmen. (CH - camada hemal; SE - saco externo; SI - saco interno).

possuir um lúmen repleto de espermatozóides, sem espaços. Nos cortes em que este estágio foi predominante, espaços na massa de espermatozóides podiam ser vistos em alguns pontos, indicando o início da liberação, e este último foi o estágio considerado. Em um dos indivíduos analisados foram observados quatro dos cinco estágios descritos (recuperação-crescimento-maduro-liberação). Gônadas no estágio de liberação com uma grande atividade espermatogênica (crescimento) foram muito comuns. Em geral, na parte mais proximal do testículo pode ser notado o estágio de crescimento e na parte mais distal liberação. Também foi encontrado um indivíduo com estágios de liberação e recuperação em uma mesma gônada.

### **Ovogênese**

Os ovários de *C. tenuispina* apresentavam coloração salmão quando em estágios de desenvolvimento tardios. Assim como nos testículos, os ovários em estágios iniciais ou no estágio vazio eram semitransparentes e possuíam uma coloração amarelada ou esbranquiçada, não havendo nestes casos a possibilidade de diferenciar os sexos pela coloração.

#### **Estágio de recuperação**

Os ovários em recuperação se caracterizam pela presença de pequenos ovócitos (ovócitos primários). A parede da gônada é grossa e a estrutura de dois sacos é evidente. O epitélio germinal pode apresentar um aumento de sua superfície possuindo dobras que lhe conferem um contorno tortuoso. Pode haver ovócitos maiores recentes no lúmen. O lúmen pode conter fagócitos e restos celulares destinados à absorção (Fig. 13A).

#### **Estágio de crescimento**

Nos ovários em crescimento, são observadas células de tamanhos variados. Em geral, células primárias encontram-se presas ao epitélio germinal, células maiores em forma de pêra (com a sua parte mais estreita presa ao epitélio) se soltam da parede e se acumulam no lúmen. Estas últimas são muito abundantes neste estágio. A parede da gônada torna-se mais fina e a estrutura de dois sacos nem sempre é evidente (Fig. 13B).

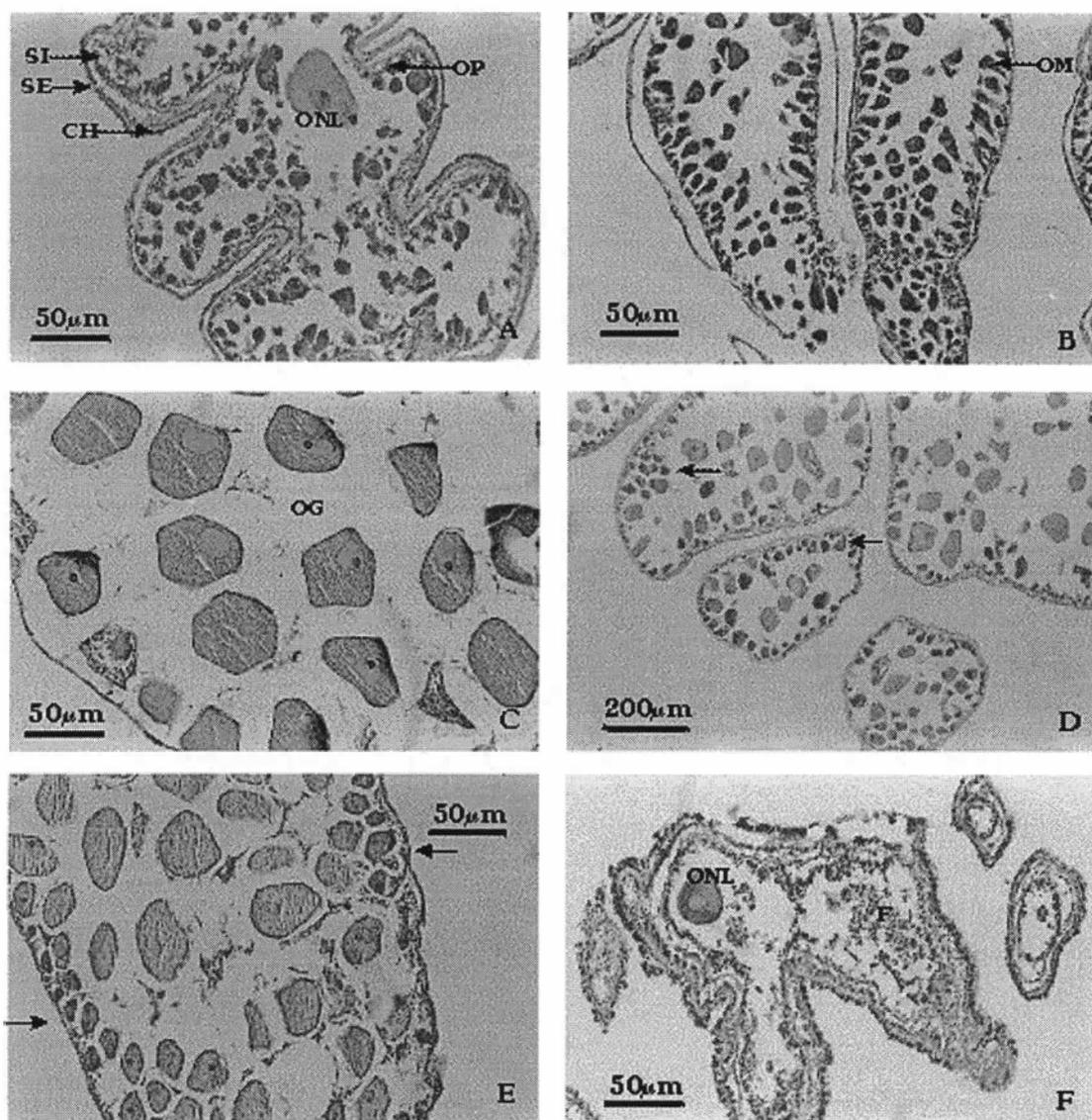
### **Estágio de liberação**

No estágio de liberação, o lúmen dos ovários encontra-se com ovócitos grandes. Devido à liberação dos gametas, ocorrem espaços entre os ovócitos. O tamanho destes espaços, assim como o número de ovócitos no interior da gônada, dependem da quantidade de ovócitos liberados (Fig. 13C). Uma grande atividade da camada germinativa pode ser evidenciada neste estágio. Esta atividade é caracterizada por uma grande quantidade de células primárias presas à parede. Estas irão crescer, se soltar da parede e permanecer no lúmen até serem liberadas (Figs. 13D e E). Assim, ovócitos em forma de pêra também são comumente encontrados neste estágio, contudo, em menor quantidade do que no estágio de crescimento. A parede gonadal é muito fina não sendo evidente sua estrutura.

### **Estágio vazio**

Nos ovários vazios, podem ocorrer restos de ovócitos que serão absorvidos e, em alguns casos, há a presença de fagócitos. A parede gonadal começa a engrossar e sua estrutura de dois sacos torna-se evidente novamente. A camada hemal se expande, podendo ser visualizada (Fig. 13F).

Assim como os testículos, mais de um estágio foi freqüentemente registrado nos cortes de um mesmo ovário e a classificação foi baseada no estágio predominante. Na maioria das vezes, os estágios de maturidade observados foram complementares: recuperação-crescimento, maduro-liberação, vazio-recuperação. O estágio maduro, que seria muito similar ao de liberação, exceto pelo espaçamento entre os ovócitos, não foi encontrado. Contudo, quando foi notado algum espaçamento entre os ovócitos, ainda que existissem muitas partes maduras, o estágio considerado foi o de liberação. Em um determinado indivíduo foram identificados os quatro estágios (recuperação-crescimento-liberação-vazio) ocorrendo de uma forma gradativa de uma ponta a outra do mesmo ovário. Foi bastante comum a ocorrência do estágio de crescimento (pontos da camada germinativa com grande atividade gametogênica) associado ao estágio de liberação (Figs. 13 D e E). Também foi registrada a ocorrência do estágio de liberação associado aos estágios de crescimento e vazio e do estágio de liberação associado ao estágio de recuperação.

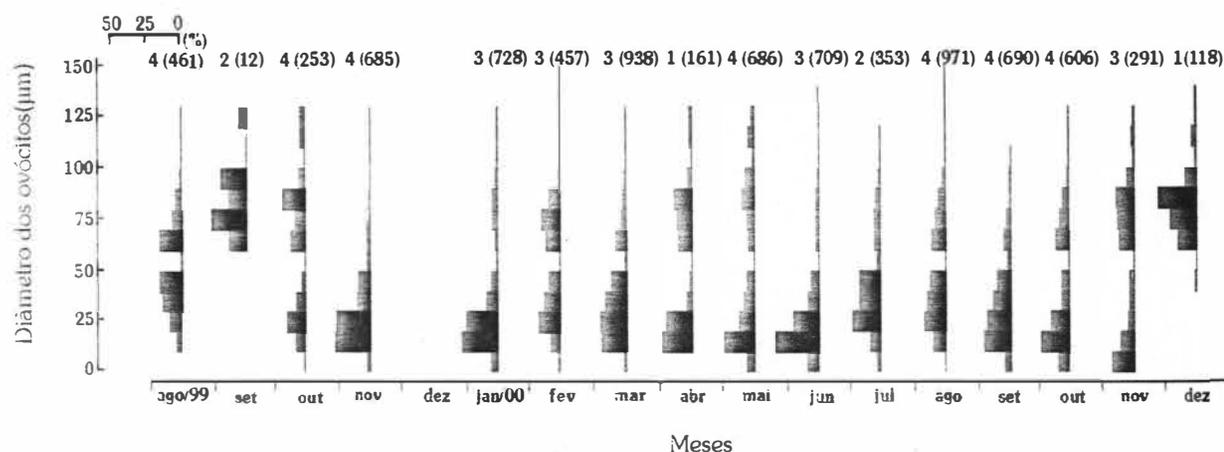


**Figura 13** – *Coscinasterias tenuispina*. – Cortes histológicas dos ovários. A) Estágio de recuperação com ovócitos pequenos (OP) próximos a parede gonadal (ONL- ovócito não liberado(SI - saco interno; SE - saco externo; CH - camada hemal). B) Estágio de crescimento mostrando ovócitos médios (OM) migrando para o lúmen. C) Estágio de liberação avançado com ovócitos grandes (OG) esparsos.D) e E) Estágio de liberação mostrando atividade de proliferação de células (setas). F) Estágio vazio com ovócitos não liberados (ONL) e fagócitos (F).





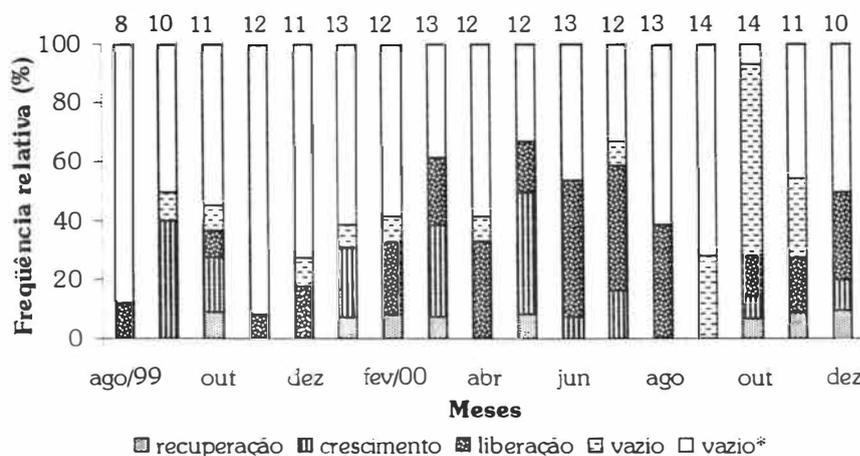
Devido ao baixo número de fêmeas analisadas em cada mês, pouco pode ser concluído a respeito da existência de um padrão na distribuição do diâmetro dos ovócitos na população da Prainha. Contudo, pode-se notar claramente a ocorrência de células grandes ( $>75\mu\text{m}$ ) e pequenas ( $<25\mu\text{m}$ ) na única fêmea analisada no mês de abril de 2000 (que estava liberando gametas). Este padrão também se repetiu no mês de fevereiro de 2000, quando três fêmeas no estágio de liberação de gametas foram analisadas. Isto evidencia uma grande atividade do epitélio germinal durante a liberação de gametas (Fig. 16).



**Figura 16** – *Coscinasterias tenuispina*. – Distribuição da frequência do diâmetro dos ovócitos da população da Prainha. Os números acima dos histogramas representam o número de indivíduos analisados e, entre parênteses, o número de ovócitos medidos a cada mês.

Na população de *C. tenuispina* da Praia da Ferradura, assim como na população da Prainha, o estágio vazio foi o estágio mais freqüente, ocorrendo em todos os meses amostrados. Os meses de agosto, novembro e dezembro de 1999 e setembro de 2000, foram caracterizados como os meses de menor atividade gametogênica, já que houve muitos indivíduos com gônadas vazias. Os estágios de recuperação e de crescimento ocorreram em vários meses não consecutivos, evidenciando a assincronia desta população. A liberação dos gametas ocorreu durante todo o estudo, pois apenas nos meses de setembro de 1999, janeiro e setembro de 2000 este estágio não foi observado. A gametogênese, diferentemente do IG, mostrou a ausência de um ciclo reprodutivo anual e uma grande assincronia entre o

desenvolvimento gonadal dos indivíduos na população da Praia da Ferradura (Fig. 17).

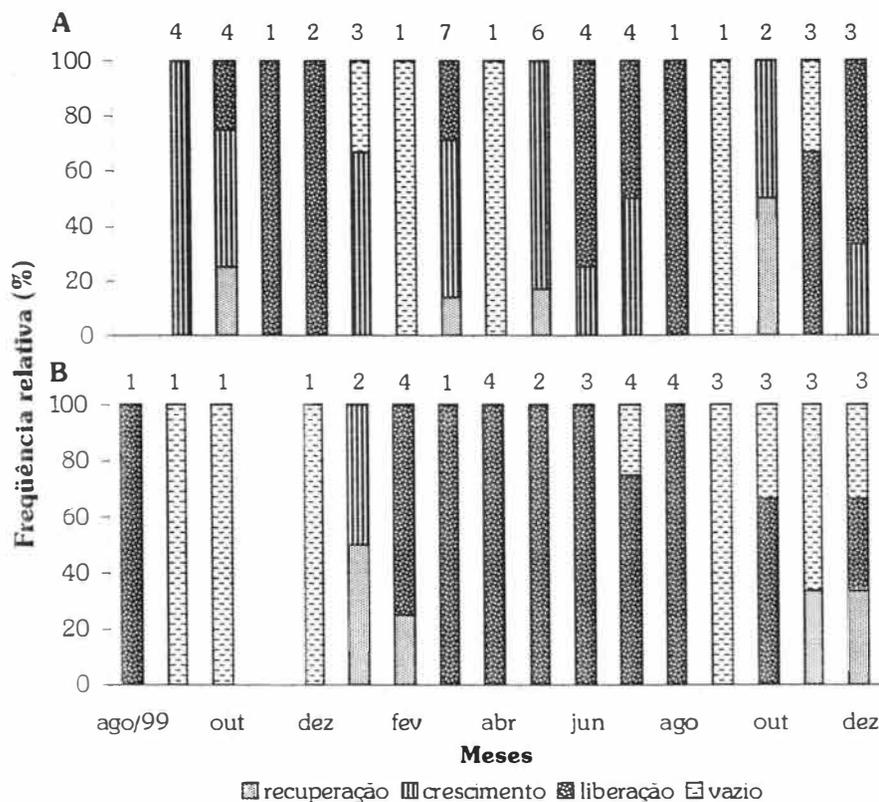


**Figura 17** – *Coscinasterias tenuispina*. – Variação dos estágios de maturidade da população da Praia da Ferradura. Os números acima das barras representam a quantidade de indivíduos analisados em cada mês. Vazio\* = sexo indeterminado.

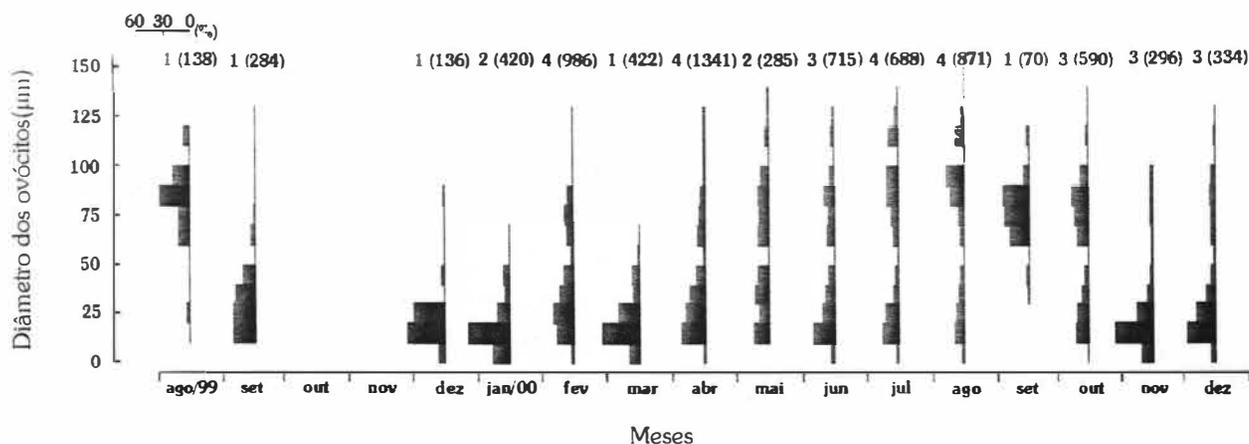
Na gametogênese dos machos da população da Praia da Ferradura, o estágio de maturidade predominante foi o crescimento. O estágio de liberação foi o segundo estágio de maturidade mais freqüente (34%). Os estágios de recuperação e vazio foram menos comuns, representando 8% e 10% respectivamente do total (Fig. 18A).

A gametogênese das fêmeas foi diferente do padrão observado nos machos, onde o estágio de maturidade predominante foi a liberação (60%). O estágio vazio foi muito freqüente (27%), enquanto os estágios de recuperação e de crescimento foram menos comuns (10% e 2,5% respectivamente) (Fig. 18 B). As fêmeas possuem aparentemente maior sincronia do que os machos.

Também na Praia da Ferradura, o número de fêmeas amostradas em cada mês foi baixo, o que torna a análise da distribuição das freqüências do diâmetro dos ovócitos limitada. Contudo, pode-se destacar a ocorrência tanto de células grandes, como de células pequenas nos meses de maio e agosto de 2000. Nestes meses, não foram registrados os estágios de recuperação e crescimento. Logo, ocorre a produção de novos ovócitos durante a liberação dos gametas (Fig. 19).

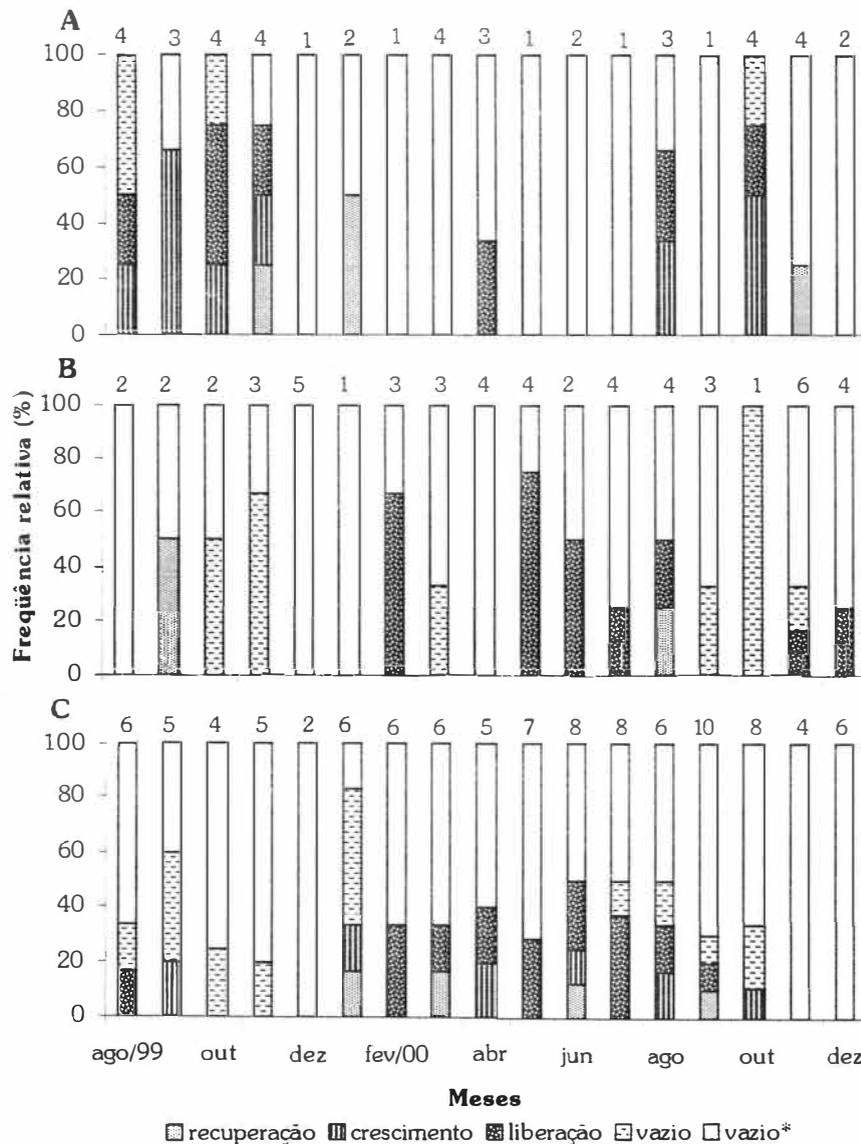


**Figura 18** – *Coscinasterias tenuispina*. – Variação dos estágios de maturidade gametogênico dos machos (A) e fêmeas (B) da população da Praia da Ferradura. Os números acima das barras representam a quantidade de indivíduos analisados em cada mês.

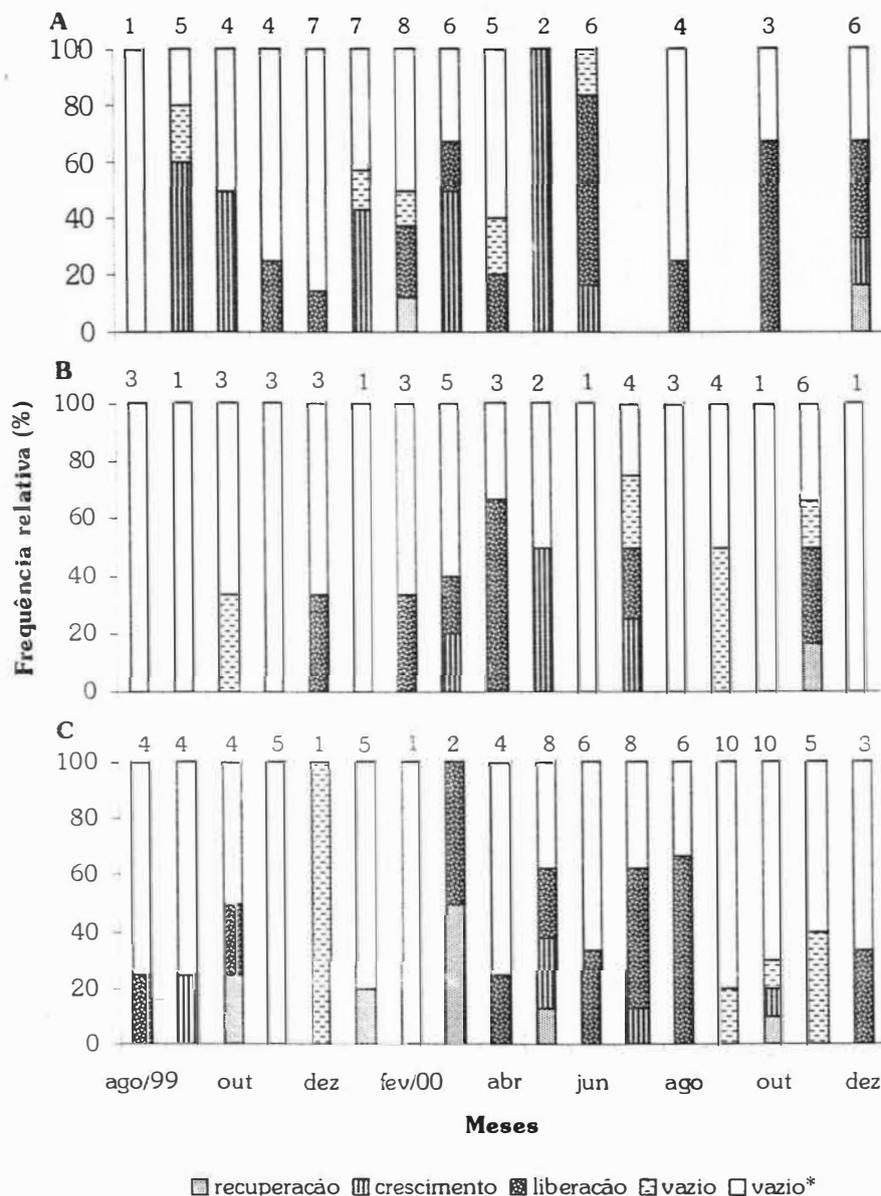


**Figura 19** – *Coscinasterias tenuispina*. – Distribuição da frequência do diâmetro dos ovócitos da população da Praia da Ferradura. Os números acima dos histogramas representam o número de indivíduos analisados e entre parênteses o número de ovócitos medidos a cada mês.

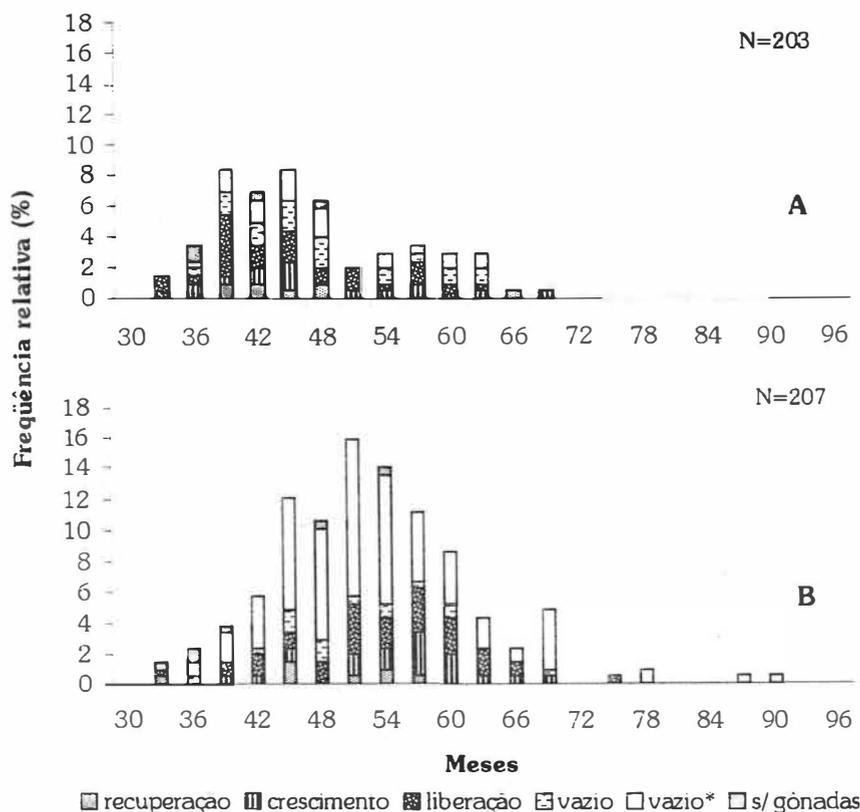
Verificando a ocorrência dos estágios de maturidade dentro de cada classe de regeneração, em ambas as populações, pode-se notar a predominância do estágio vazio e a ausência de um padrão cíclico em todas as classes. A liberação de gametas também foi muito freqüente, nas três classes de regeneração. Foi registrada uma maior freqüência do estágio de crescimento dentre os indivíduos intactos, o que não se repetiu nas demais classes. O estágio de recuperação foi o menos freqüente (Figs. 20 e 21).



**Figura 20 - *Coscinasterias tenuispina*.** - Variação dos estágios de maturidade das classes de regeneração da população da Prainha. Os números acima das barras representam a quantidade de indivíduos analisados em cada mês. (A) intacto, (B) recém-partido, (C) em regeneração. Vazio\* = sexo indeterminado.



Analisando a frequência dos estágios de maturidade gonadal nas diferentes classes de tamanho, em ambas as populações estudadas, pode-se verificar que: os estágios de maturidade foram bem representados dentro das classes de tamanho encontradas e dois indivíduos com 33mm de raio possuíam gônadas sexualmente ativas, enquanto indivíduos com raio acima de 75mm possuíam apenas gônadas vazias (Fig. 22).



**Figura 22** – *Coscinasterias tenuispina*. – Distribuição da frequência dos estágios de maturidade dentro das classes de tamanho da população (A) Prainha e (B) Praia da Ferradura. N= número total de indivíduos analisados. Vazio\*=sexo. indeterminado.

A análise histológica das gônadas provenientes dos braços intactos e dos braços em regeneração de 30 indivíduos coletados na Prainha e 31 na Praia da Ferradura revelou a ocorrência tanto de estágios de maturidade gonadal iguais como diferentes, entre estes dois conjuntos de braços. Em alguns casos, ainda que estas gônadas estivessem em um mesmo estágio de maturidade, pôde ser verificada a ocorrência de um adiantamento ou de um atraso em um dos conjuntos de braços. Quando foram encontrados estágios de maturidade diferentes, estes podiam ser consecutivos ou fora de seqüência (Tabs. II e III).

Foi possível notar diferenças relacionadas ao tamanho ou a coloração das gônadas entre os braços intactos de um mesmo indivíduo. A análise histológica em 12 indivíduos da Prainha e em 16 da Praia da Ferradura destas gônadas diferenciadas revelou que podem ocorrer estágios de maturidade diferentes (complementares ou não) entre os braços intactos de um mesmo indivíduo (Tabs. IV e V).

Tabela II - *Coscinasterias tenuispina*. – Variação do estágio gonadal de gônadas provenientes de braços intactos e em regeneração de um mesmo indivíduo, da população da Prainha. Os sinais (+) e (-) indicam estágio adiantado e inicial, respectivamente: \* indica os meses do ano de 2000: (f) fêmeas, (m) machos e (i) sexo indeterminado.

Nº de indivíduos	Mês e sexo	Estágio de maturidade	
		braços intacto	braços em regeneração
1	ago (f)	liberação	vazio
4	set(f); nov(f); ago*(m); out*(m)	crescimento	crescimento <sup>(-)</sup>
2	nov; set* (f)	liberação	crescimento <sup>(-)</sup>
1	jan* (m)	recuperação <sup>(-)</sup>	crescimento
1	jan* (f)	crescimento	liberação
1	fev* (m)	liberação	liberação
1	abr* (m)	crescimento <sup>(-)</sup>	recuperação <sup>(-)</sup>
1	mai* (f)	liberação	recuperação <sup>(-)</sup>
1	jun* (m)	liberação	recuperação
1	jun* (f)	recuperação	crescimento <sup>(-)</sup>
2	jul*; set* (f)	liberação	crescimento <sup>(+)</sup>
1	ago* (f)	liberação	liberação <sup>(-)</sup>
2	out* (f)	vazio	crescimento
11	set (i); out (f); nov (f,i); jan* (i); fev* (i); set*(i,f); out* (f,i)	vazio	vazio

Tabela III - *Coscinasterias tenuispina*. – Variação do estágio gonadal de gônadas provenientes de braços intactos e em regeneração de um mesmo indivíduo, na população da Praia da Ferradura. Os sinais (+) e (-) indicam estágio adiantado e inicial, respectivamente: \* indica os meses do ano de 2000: (f) fêmeas e (m) machos e (i) sexo indeterminado.

Nº de indivíduos	Mês e sexo	Estágio de maturidade	
		braços intacto	braços em regeneração
1	set (m)	crescimento <sup>(-)</sup>	recuperação
1	set (m)	crescimento <sup>(+)</sup>	crescimento
1	set (f)	vazio	liberação <sup>(+)</sup>
1	out (m)	recuperação <sup>(-)</sup>	recuperação <sup>(-)</sup>
2	jan* (f); out*(m)	crescimento	liberação
1	jan* (m)	crescimento <sup>(-)</sup>	crescimento <sup>(+)</sup>
1	jan* (m)	crescimento	crescimento <sup>(+)</sup>
1	fev* (f)	liberação	liberação
1	mar* (m)	crescimento	crescimento <sup>(-)</sup>
3	ma*r (m); jun* (m); jul* (f)	liberação	crescimento
2	jun* (f); ago*	liberação	liberação <sup>(+)</sup>
1	jul*	liberação	recuperação
1	jul* (m)	liberação	recuperação
14	set (i); out (i); nov (i); jan*(i); abr* (i); jun* (i); jul* (i); ago* (i); set*(i); out*(i)	vazio	vazio

Tabela IV - *Coscinasterias tenuispina*. – Variação do estágio gonadal de gônadas provenientes de braços intactos de um mesmo indivíduo, na população da Prainha. Os sinais (+) e (-) indicam estágio adiantado e inicial, respectivamente; \* indica os meses do ano de 2000; (f) fêmeas, (m) machos e (i) sexo indeterminado.

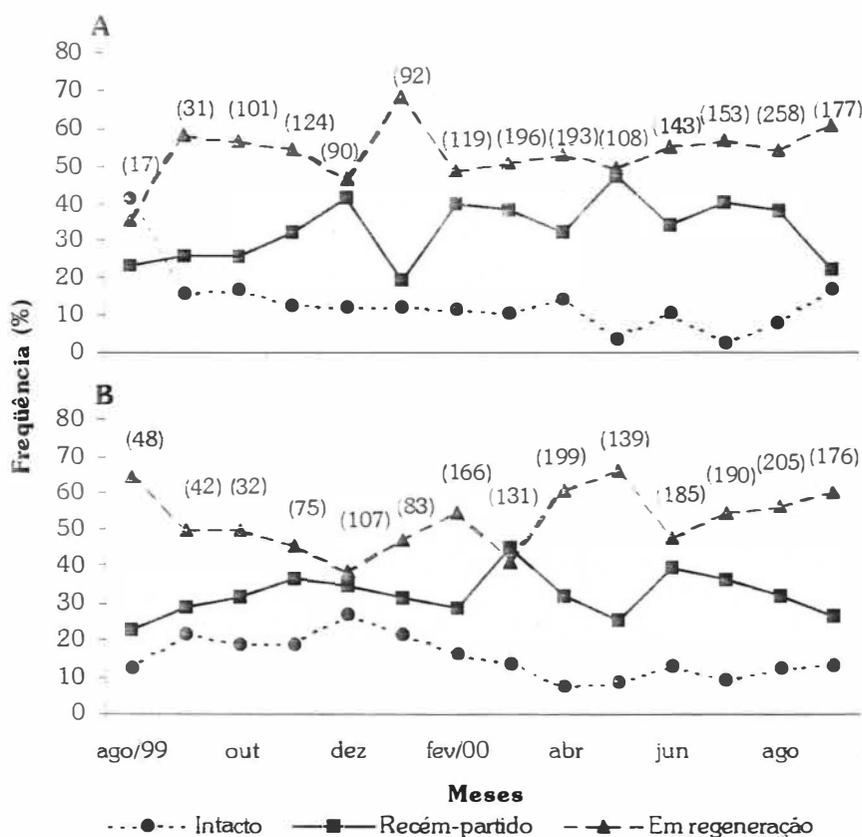
Nº de indivíduos	Mês e sexo	Estágio de maturidade	
		maioria dos braços	braço diferente
1	set (m)	crescimento	recuperação <sup>(-)</sup>
1	out (m)	liberação <sup>(-)</sup>	crescimento
1	nov (f)	vazio	recuperação <sup>(+)</sup>
1	jan* (f)	vazio	crescimento <sup>(-)</sup>
1	fev* (f)	liberação	liberação <sup>(+)</sup>
1	mar* (f)	liberação	vazio
1	mar* (f)	recuperação	vazio
2	mar* (f); ago (f)	vazio	liberação <sup>(+)</sup>
1	mai* (f)	liberação	recuperação <sup>(-)</sup>
1	jun* (f)	crescimento	liberação
1	ago* (m)	crescimento <sup>(+)</sup>	vazio

Tabela V - *Coscinasterias tenuispina*. – Variação do estágio gonadal de gônadas provenientes de braços intactos de um mesmo indivíduo, na população da Praia da Ferradura. Os sinais (+) e (-) indicam estágio adiantado e inicial, respectivamente; \* indica os meses do ano de 2000; (f) fêmeas, (m) machos e (i) sexo indeterminado.

Nº de indivíduos	Mês	Estágio de maturidade	
		maioria dos braços	braço diferente
2	out (m)	crescimento	recuperação <sup>(-)</sup>
1	fev* (f)	recuperação	liberação <sup>(+)</sup>
1	fev* (f)	liberação	liberação
2	mar* (f)	crescimento	liberação
1	mar* (m)	crescimento	crescimento <sup>(-)</sup>
1	mar* (m)	recuperação <sup>(+)</sup> ; crescimento; liberação; vazio	
1	abr* (f)	liberação; liberação <sup>(+)</sup>	crescimento
1	mai* (m)	recuperação	crescimento <sup>(+)</sup>
1	jul* (m)	vazio	crescimento; crescimento <sup>(-)</sup>
1	ago*(f);mar* (m)	liberação	vazio
1	ago* (m)	crescimento <sup>(+)</sup>	liberação
1	out* (m)	recuperação; recuperação <sup>(+)</sup>	liberação <sup>(+)</sup>

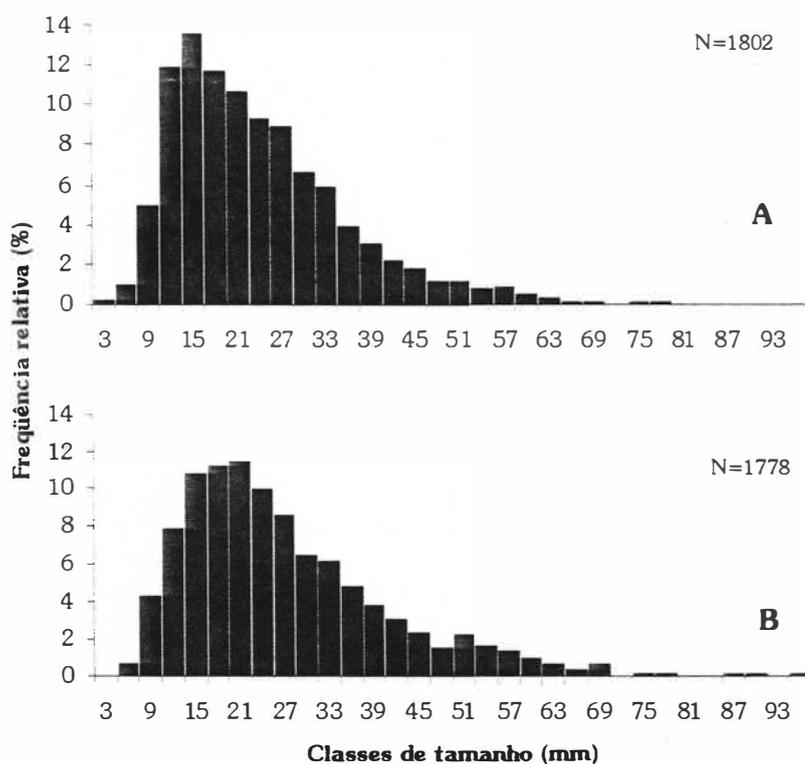
## Reprodução assexuada e estrutura de tamanho

A variação mensal das freqüências das classes de regeneração atribuídas a *C. tenuispina* mostrou algumas semelhanças entre a população da Prainha e a população da Praia da Ferradura. Em ambas as populações, as três classes de regeneração foram amostradas em todos os meses. A freqüência de indivíduos intactos foi mais baixa que das demais classes de regeneração, sendo ainda mais baixa na Prainha do que na Praia da Ferradura. Indivíduos em regeneração foram mais freqüentes (acima de 50% na maioria dos meses amostrados). No mínimo, 20% dos indivíduos amostrados em cada mês foram classificados como recém-partidos, o que indica que a fissão foi muito comum nestas populações e que ocorreu durante todo o período de estudo. Não foi observada nenhuma variação cíclica na freqüência das classes de regeneração (Fig. 23).



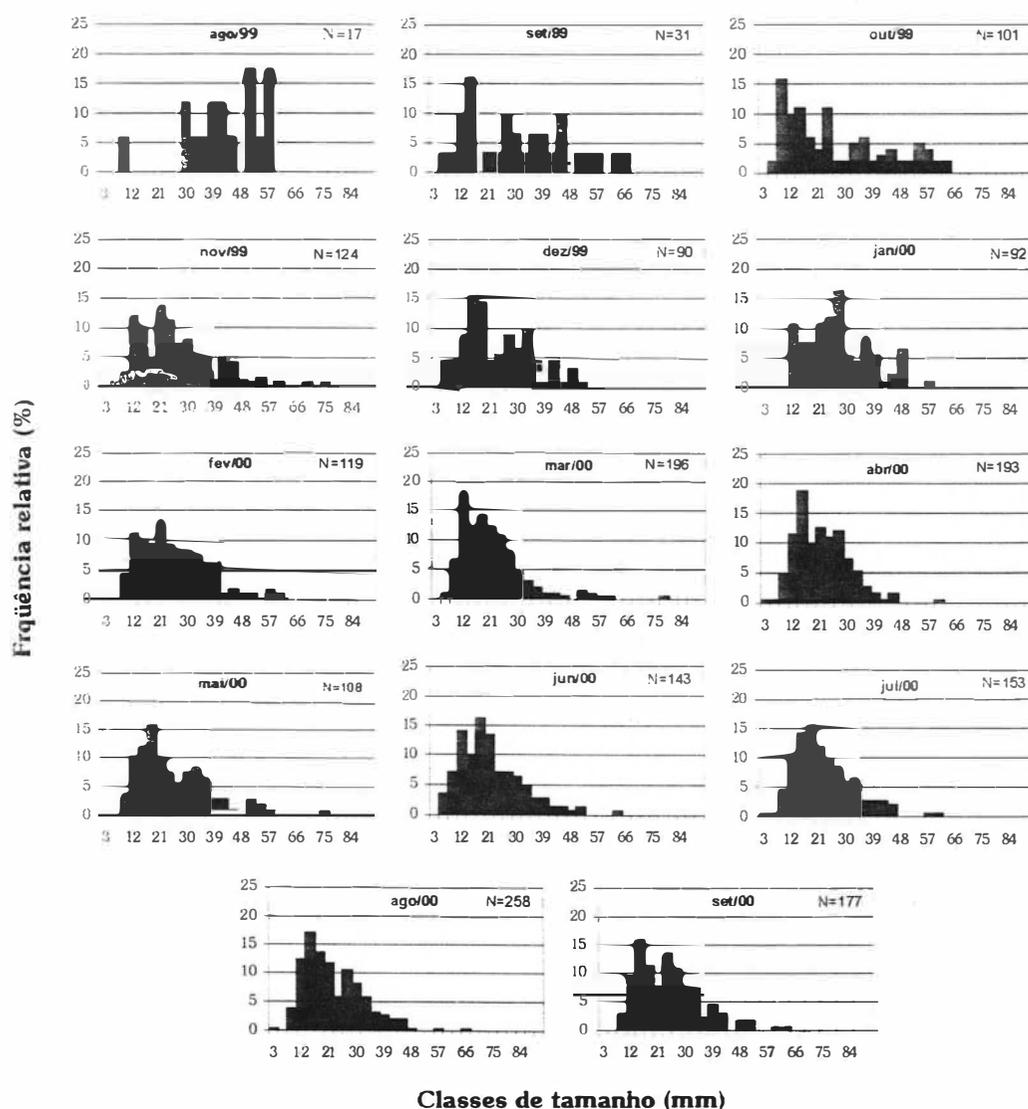
**Figura 23** – *Coscinasterias tenuispina*. – Variação das freqüências das classes de regeneração na população da (A) Prainha e (B) Praia da Ferradura. Os números representam a quantidade de indivíduos analisados em cada mês.

Analisando a distribuição das freqüências de tamanho do raio (R) dos 1802 indivíduos amostrados na população de *C. tenuispina* da Prainha, foi constatado que os indivíduos amostrados nesta população mediam entre 2,5 e 76mm de raio (R) e que a média de tamanho foi de  $\cong 23 \text{ mm} \pm 11,36 \text{ d.p.}$ . Devido à presença de indivíduos com raio menor ou igual a 3 mm, pode-se deduzir que houve um baixo recrutamento nesta população durante o período amostrado (Fig. 24A). A distribuição da freqüência de tamanho dos 1778 indivíduos amostrados na população da Praia da Ferradura mostrou que o raio dos indivíduos desta população variou de 5 a 96 mm e que a média de tamanho desta população foi de  $\cong 26 \text{ mm} \pm 13,19 \text{ d.p.}$ . Devido à ausência de indivíduos menores que 3mm, acredita-se que o recrutamento tenha sido insignificante nesta população. A maior parte destas populações é constituída por indivíduos pequenos (<33 mm de raio) (Fig. 24B). O teste não paramétrico de Kolmogorov-Smirnov mostrou uma diferença significativa entre as distribuições de tamanho das duas populações estudadas ( $D_{\text{calc}} = 1,00$ ;  $D_{\text{tab } 0,05} = 0,045$ ) (Fig. 24).

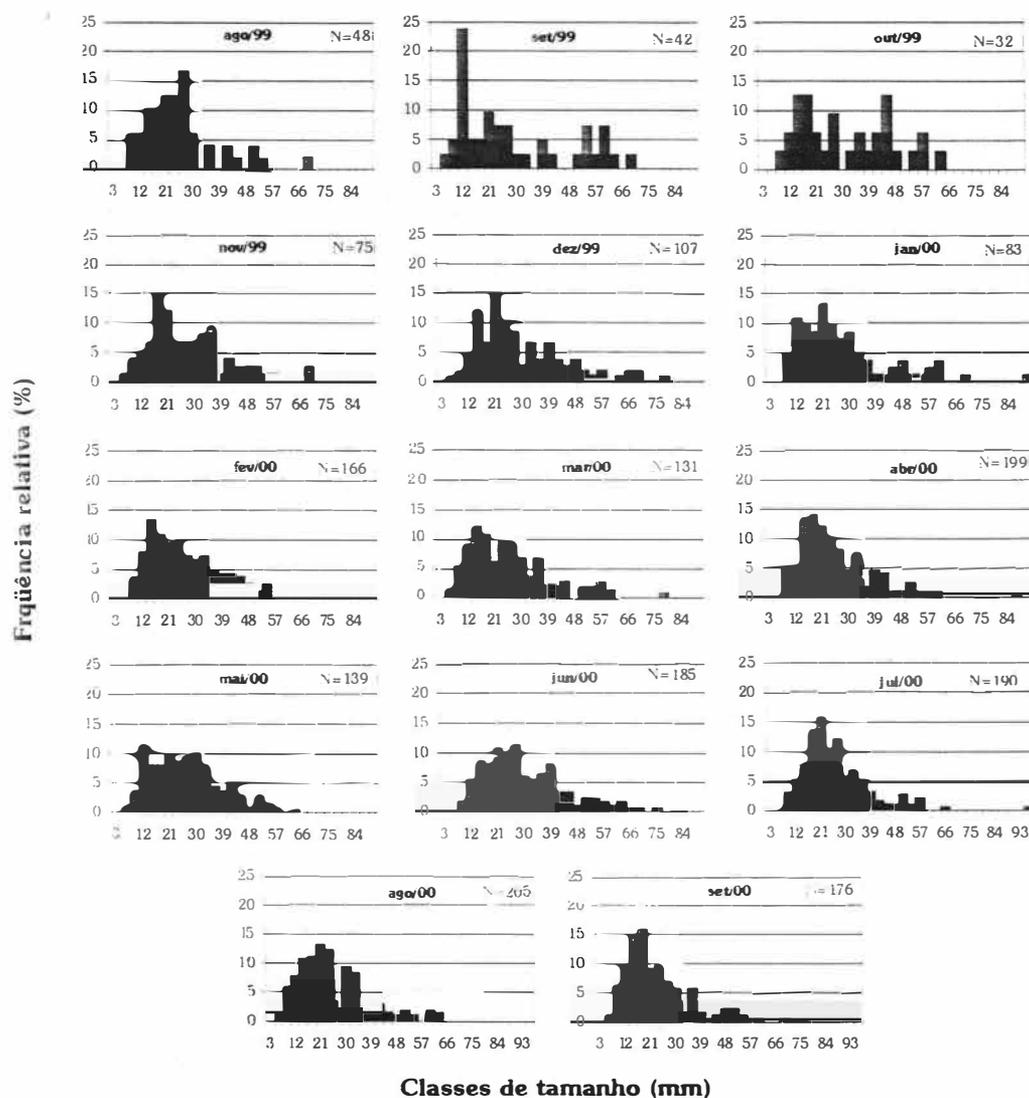


**Figura 24** – *Coscinasterias tenuispina*. – Distribuição da freqüência de tamanho (R) da população da Prainha (A) e da Praia da Ferradura (B). N=número total de indivíduos medidos.

Examinando as freqüências de tamanho dos raios em cada mês amostrado, tanto na população da Prainha, quanto na população da Praia da Ferradura, pode-se constatar novamente que estas populações são constituídas principalmente por indivíduos que possuem entre 15 e 30 mm de raio (Figs. 25 e 26). A moda variou de 6 a 27 mm na população da Prainha e de 12 a 27 mm na população da Praia da Ferradura, durante todo o período estudo. Indivíduos pequenos (recrutas), com raio  $\leq 3$  mm, ocorreram nos meses de abril, julho e agosto de 2000 na população da Prainha (Fig. 25) e não foram encontrados na Praia da Ferradura (Fig. 26).

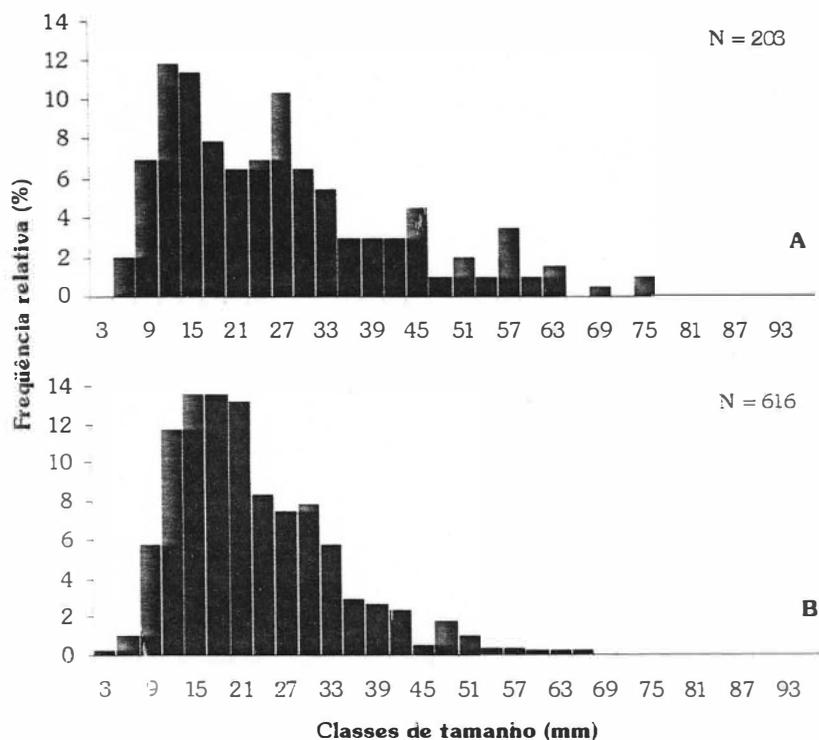


**Figura 25** – *Coscinasterias tenuispina*. -- Distribuição da freqüência de tamanho (R) na população da Prainha. N = número total de indivíduos medidos.

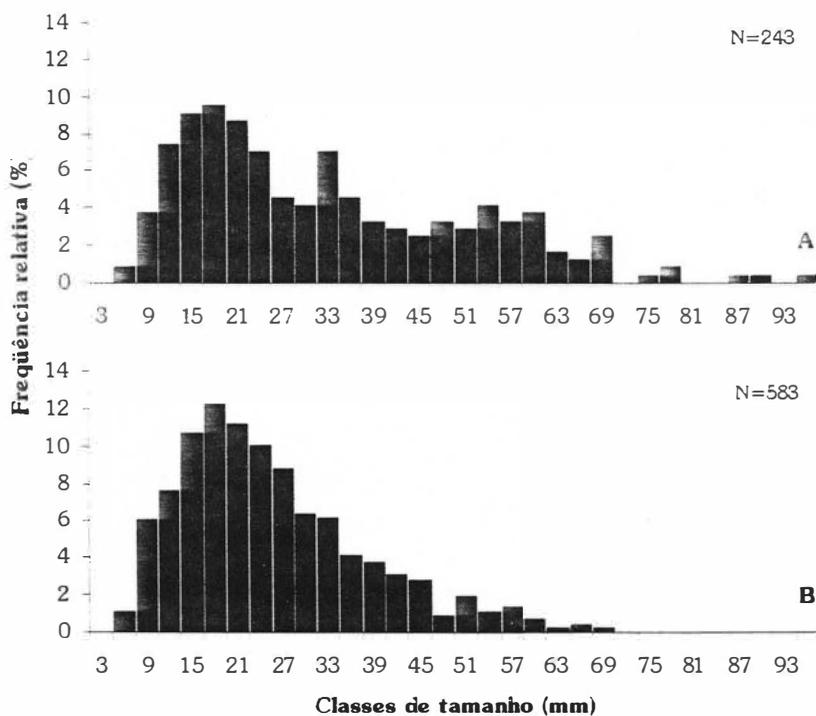


**Figura 26** – *Coscinasterias tenuispina*. – Distribuição da frequência de tamanho (R) da população da Praia da Ferradura. N = número total de indivíduos medidos.

Em cada uma das populações estudadas foi encontrada uma diferença significativa das distribuições das frequências de tamanho do raio entre indivíduos intactos e recém-partidos (Prainha:  $D_{\text{calc}}=1,00$ ;  $D_{\text{tab } 0,05}=0,11$ ) (Praia da Ferradura:  $D_{\text{calc}}=19$ ;  $D_{\text{tab } 0,05}=10$ ). Em ambas as populações, pode-se notar que a classe intacta possui uma maior frequência de indivíduos com raio acima de 33 mm (Figs. 27 e 28).



**Figura 27** – *Coscinasterias tenuispina*. – Distribuição da frequência de tamanho (R) de indivíduos intactos (A) e em regeneração (B) da população da Prainha. N = número total de indivíduos medidos.



**Figura 28** – *Coscinasterias tenuispina*. – Distribuição da frequência de tamanho (R) de indivíduos intactos (A) e em regeneração (B) da população da Praia da Ferradura. N = número total de indivíduos medidos.



## Discussão

### Razão sexual

A maioria dos equinodermas reproduz-se sexuadamente, é gonocórica e geralmente possui uma razão sexual de 1 : 1 (macho : fêmea) (Lawrence, 1987). As razões sexuais de ambas as populações aqui estudadas não diferiram significativamente de 1 : 1. Ao contrário, estudos realizados em uma população de *Coscinasterias tenuispina* da Ponta de Itaipu (Niterói), entre os anos de 1997 e 1998, mostraram um grande desequilíbrio sexual, pois apenas machos foram encontrados (Alves *et al.*, no prelo). Acentuados desequilíbrios sexuais com predominância de machos ou fêmeas já foram descritos em populações do asteróide fissíparo *Coscinasterias calamaria* da Nova Zelândia (Crump & Barker, 1985). A ausência de fêmeas foi observada também na espécie fissípara *Asterina burtoni* (Achituv & Sher, 1991). É importante chamar a atenção para o fato de que o desequilíbrio sexual não está relacionado apenas ao fenômeno de fissão, já que grandes desequilíbrios sexuais foram registrados em populações de equinodermas não fissíparos, como por exemplo populações do ouriço-do-mar *Paracentrotus lividus* (chegando a apresentar uma razão de 3 : 1) (Guettaf *et al.*, 2000).

### Desenvolvimento gonadal

O ciclo gonadal da população da Prainha sugere uma pequena produção de gametas (devido aos baixos valores de IG registrados) e a ausência de um ciclo reprodutivo anual. A análise do ciclo gametogênico corrobora as observações feitas sobre o IG. Esta registrou uma grande ocorrência de indivíduos vazios e uma grande assincronia. Os estágios de maturidade ocorreram de forma aleatória dentre os meses estudados e a liberação de gametas também ocorreu durante a maioria dos meses.

O IG da população da Praia da Ferradura sugere que haja maior produção de gametas nesta população (tendo em vista os valores mais elevados do IG) e um ciclo gonadal anual. Contudo, a análise do gametogênese revelou uma intensa atividade gametogênica e a liberação de gametas quase contínua. Segundo Giese & Pearse

(1974), nas populações que se reproduzem de forma contínua, a intensidade da reprodução não é a mesma o ano inteiro, havendo períodos em que a reprodução é mais intensa. Diferenças entre o IG e a gametogênese também foram descritas para outras espécies de asteróides (Byrne, 1992). Estes dados demonstram a importância das análises histológicas das gônadas juntamente com índice gonadal para determinar com uma maior precisão a atividade reprodutiva e, principalmente, o período de liberação de gametas (época em que as larvas estarão no ambiente). A análise do IG é importante, principalmente, porque este registra de forma imediata a produção de gametas nas populações (Grant & Tyler, 1983a).

A população de *C. tenuispina* da Prainha encontra-se na região de infralitoral raso, onde o estresse ambiental é bem menor, enquanto a população da Praia da Ferradura está localizada na zona entre marés que é uma região de grande estresse ambiental (podendo-se destacar a ação das ondas, dessecação e variação de temperatura). Contudo, na população da Praia da Ferradura registrou-se uma produção de gametas maior do que na população da Prainha. Segundo Pearse (1955), Crump (1971) e Scheibling (1981), a diminuição dos valores do IG de populações de *Odontaster validus*, *Patiriella regularis* e *Oreaster reticulatus*, respectivamente, estava intimamente relacionada à baixa disponibilidade de alimento. Bouland & Jangoux (1988) também demonstraram a importância da disponibilidade de alimento principalmente no início da gametogênese de *Asterias rubens*. A disponibilidade do alimento no ambiente (ou seja, densidade das presas) é uma forma indireta de aferir a taxa de obtenção de energia. É possível que uma diferença entre a disponibilidade (ingestão) de presas na Prainha e na Praia da Ferradura esteja causando tais discrepâncias entre os IGs destas populações.

A população de *C. tenuispina* da Ponta de Itaipu habita um ambiente aparentemente rico em alimentos, durante todo o ano (Alves *et al.*, no prelo). O IG registrado para esta população foi superior (com pico de  $\cong 14\%$  em agosto de 1997) àqueles registrados para as populações do Cabo Frio (máximo de  $\cong 5\%$  na Prainha e  $\cong 10\%$  na Praia da Ferradura). Estes dados podem ser indicativos de baixa disponibilidade de alimento para ambas as populações estudadas na região do Cabo

Frio.. No entanto, não há informações disponíveis sobre as densidades das presas nas três localidades. Outro fato que corrobora esta hipótese é a alta frequência de indivíduos com gônadas vazias nas populações estudadas (72% dos indivíduos analisados na Prainha e 65% na Praia da Ferradura). Assim, a quantidade e/ou qualidade do alimento disponível pode ser responsável pelas diferenças encontradas entre os índices gonadais destas duas populações. A ingestão de alimentos (obtenção de energia) é o principal fator responsável pela capacidade reprodutiva dos asteróides (Dhen, 1982). Sob um regime de baixa ingestão de alimentos, a demanda energética canaliza-se prioritariamente para a manutenção corpórea (somática) (Crump, 1971; Harold & Pearse, 1980; Mauzey, 1966), não ocorrendo produção de gametas ou havendo produção de gametas imaturos (Crump, 1971; Harold & Pearse, 1980; Dhen, 1982). Segundo Lares & Lawrence (1994), asteróides sob um regime de disponibilidade muito baixa de alimento, ou em inanição, não investem no desenvolvimento gonadal, mas apenas na manutenção da parede do corpo e dos cecos pilóricos. Ao contrário, sob uma baixa disponibilidade de alimentos, ocorre o desenvolvimento gonadal às custas dos tecidos somáticos. Já sob um regime de abundância alimentar, ocorre alocação nos tecidos somáticos e reprodutivos.

Outro fato que chama a atenção, é que na população da Ponta de Itaipu foi registrado um ciclo gonadal anual para *C. tenuispina* (com pico em agosto de 1997), um longo período de liberação de gametas (quatro meses) (Alves *et al.*, no prelo) e o ciclo gametogênico corroborou o padrão apresentado pelo IG (Pereira, 1999). Na população da Prainha não houve se quer um esboço de sazonalidade do IG. Mas na população da Praia da Ferradura, os valores máximos do IG coincidem com os meses de pico da população na Ponta de Itaipu, ainda que a reprodução seja contínua. O termo “reprodução contínua” está relacionado à ausência de sincronia entre indivíduos de uma população. Assim, a produção e a liberação de gametas ocorre durante todo o ano nas populações que utilizam esta estratégia reprodutiva. Segundo Guettaf *et al.* (2000), esta estratégia diminui os riscos com a fase planctônica das larvas, compensando a mortalidade durante esta fase com a liberação constante de gametas, e conseqüentemente formação de larvas o ano inteiro. A sazonalidade e a

sincronia são características comuns, descritas para muitas espécies de asteróides como *Patiriella gunii*, *P. calcar*, *P. pseudoexigua*, *Asterias amurensis*, *Astropecten brasiliensis* e *Asterina stellifera* (Byrne 1992; Chen & Chen, 1992; Byrne 1997; Ventura *et al.*, 1997; Carvalho & Ventura, no prelo). Estudos sugerem que a sincronia das populações é maior nas regiões temperadas do que nas tropicais, devido à maior sazonalidade das condições ambientais (Lessios, 1981; Giese & Pearse, 1974). Próximo ao Equador, as condições ambientais são mais constantes e a sincronia das populações parecem ser menos pronunciadas. Isto sugere que a sincronia esteja intimamente relacionada às variações das condições ambientais. As populações aqui estudadas são relativamente próximas à população da Ponta de Itaipu, porém, sofrem diretamente os efeitos do fenômeno de ressurgência na região do Cabo Frio. Este fenômeno ocorre quase que permanentemente entre os meses de setembro e março (primavera e verão e esporadicamente nos demais meses de outono e inverno) (Valentin, 1994). A população da Ponta de Itaipu está sob condições ambientais mais constantes, logo, seria esperado que as populações do Cabo Frio apresentassem uma maior sincronia no desenvolvimento gonadal do que a população da Ponta de Itaipu. É provável que outros fatores ambientais, como a disponibilidade de alimento, sejam responsáveis pela assincronia encontrada nas populações da região do Cabo Frio. Indivíduos de *Luidia clathrata* mantidos em laboratório, sob altos níveis de alimento, possuíam assincronia no desenvolvimento gonadal. Isto sugere que o ciclo reprodutivo sincrônico registrado no ambiente (Dhen, 1979) não seja característica desta espécie, mas sim que este seja moldado pelas condições ambientais (Dehn, 1982). É possível que isto também seja verdade para *C. tenuispina*, já que populações desta espécie sob, supostamente, pressões ambientais diferentes possuem diferentes estratégias reprodutivas.

O IG dos indivíduos em regeneração foi significativamente menor que o IG dos indivíduos sem sinais de regeneração na população de *C. tenuispina* da Ponta de Itaipu (Alves *et al.*, no prelo). Estes dados sugerem que devido à regeneração houve um menor investimento na produção de gônadas. Segundo Emson & Wilkie (1980), nas populações fissíparas em que prevalece uma alta frequência de indivíduos em

valores do ICP de *Nepanthia belcheri* mantiveram-se altos, porém quando se iniciou o desenvolvimento gonadal os valores caíram. Isto sugere que a regeneração não custa tanto às reservas dos cecos pilóricos quanto o desenvolvimento gonadal.

O alimento pode ser diferenciado de forma qualitativa e quantitativa. Variações na composição protéica, glicídica e lipídica dos alimentos causaram um pequeno efeito no desenvolvimento gonadal de *Luidia clathrata* mantidas sob altos níveis de alimento (Dhen, 1982). Isto também foi observado para *Patiriella regularis* (Crump, 1971). Indivíduos de *L. clathrata* mantidos sob baixos níveis de alimento e conseqüentemente menor energia, tiveram o desenvolvimento gonadal mais afetado. Assim, os efeitos da qualidade do alimento parecem ser acentuados quando há baixa disponibilidade deste (Dhen, 1982). Este mecanismo é esclarecido da seguinte forma: quando há abundância do alimento de baixa qualidade, pode haver conversão metabólica dos nutrientes disponíveis naqueles necessários para o desenvolvimento gametogênico. Contudo, quando o alimento de baixa qualidade é limitado, a conversão metabólica não ocorre, e os nutrientes que serão utilizados na atividade reprodutiva devem ser obtidos pela assimilação direta de alimento adequado (Dhen, 1982).

A quantidade de alimento afeta geralmente o IG, o ICP e até o tamanho dos indivíduos de uma população (Crump, 1971; Scheibling, 1981; Barker & Nichols, 1983). A população de *C. tenuispina* da Ponta de Itaipu (Alves *et al.*, no prelo) dispunha de grandes bancos de mexilhões, onde os asteróides eram comumente encontrados se alimentando. Esta população também apresentou altos valores de IG. O estudo de quatro populações de *C. calamaria* da Nova Zelândia mostrou que aquelas que viviam em ambientes ricos em mexilhões, possuíam um maior investimento no desenvolvimento gonadal e no crescimento somático dos indivíduos, já que indivíduos maiores eram encontrados com maior freqüência nestas áreas. As populações que não dispunham de grandes quantidades de mexilhões e se alimentavam basicamente de cracas, caranguejos e pequenos gastrópodes possuíam um investimento menor do desenvolvimento de gônadas e no crescimento somático.

Isto sugere que nas populações que dispunham de grandes quantidades de mexilhões, os indivíduos alcançavam melhores níveis de nutrição (Crump & Barker, 1985).

Nas populações de *C. tenuispina* da Prainha e da Praia da Ferradura foi observado que os indivíduos se alimentavam, principalmente, de gastrópodes, cracas, pequenos bivalves (sendo os dois primeiro aparentemente mais abundantes) e raras vezes de mexilhões (que não são muito comuns nas áreas estudadas), caranguejos e recrutas de equinóides. Logo, é possível que o alimento disponível nestas localidades tenha baixa quantidade e/ou qualidade.

Parece bastante contraditório que *C. tenuispina* apresente um ciclo gonadal anual em uma área onde há alimento em abundância durante todo o ano (Alves *et al.*, no prelo) e um ciclo reprodutivo contínuo numa área onde o alimento parece ser limitante. Neste último caso, provavelmente, aqueles poucos indivíduos que obtêm uma quantidade mínima de alimento, disparam o processo de gametogênese em qualquer época do ano. Isto resultaria em uma acentuada assincronia reprodutiva na população.

A estrutura das gônadas de *C. tenuispina* é típica dos asteróides, composta por dois sacos separados por um celoma genital. O saco externo é formado pelo peritônio visceral, tecido conectivo e pelo epitélio celômico onde inicia-se o saco interno composto pelo epitélio celômico, camada hemal e epitélio germinal (Chia & Walker, 1991). O aumento da camada hemal no estágio vazio e sua diminuição nos estágios de recuperação e crescimento, sugere que esta seja responsável por nutrir o epitélio germinal. A camada hemal é parte do sistema hemal que, associado ao sistema perihemal, são responsáveis pela translocação de nutrientes para as gônadas e parte dos pés ambulacrários. Desta forma, as gônadas dependem deste sistema para obter os nutrientes que serão utilizados na gametogênese (Ferguson, 1984). Por isso pode-se notar uma íntima associação dos gametas com a parede gonadal, principalmente nos estágios de recuperação e crescimento. Estudos detalhados da ovogênese de *Asterias rubens* indicam que as substâncias nutritivas estocadas na camada hemal passam para os ovócitos, subsidiando assim a vitelogênese (Chia & Walker, 1991).

A gametogênese de *C. tenuispina* é bastante confusa. Algumas vezes, em um mesmo corte foi possível identificar mais de dois estágios de maturidade. Em alguns casos, os estágios encontrados não foram nem complementares. Em alguns poucos cortes, foi possível perceber que as partes mais distais das gônadas apresentavam estágios de maturidade mais avançados do que as partes proximais. Outra peculiaridade da gametogênese de *C. tenuispina* é a ocorrência de diferentes estágios de maturidade entre os braços intactos e os braços em regeneração. Esta diferença entre os estágios de maturidade dos braços já foi descrita anteriormente para a população de *C. tenuispina* da Ponta de Itaipu (Pereira, 1999). Porém, os estágios de maturidade entre estes conjuntos de braços foram iguais ou complementares e diferentes, sendo em ambos os casos, um pouco mais adiantados nos braços em regeneração. Tais resultados sugerem um maior investimento de energia nas gônadas dos braços em regeneração (Pereira, 1999). As populações do Cabo Frio, aparentemente, não possuem nenhum padrão para a ocorrência destes estágios de maturidade entre os dois conjuntos de braços. A ocorrência de diferentes estágios de maturidade entre os braços intactos e em regeneração pode ser relacionada com a diferença de idades dos braços. O início do desenvolvimento gonadal ocorre posteriormente nos braços em regeneração, visto que estes são mais recentes. O padrão gametogênico descrito por Pereira (1999) pode ser consequência do grande suprimento de alimentos disponível para aquela população. Isto permitiria um maior investimento no desenvolvimento gonadal, principalmente dos braços em regeneração. Nas populações do Cabo Frio, este padrão complementar não foi observado, talvez, devido à baixa disponibilidade de alimento. A energia obtida teria que subsidiar o desenvolvimento gonadal, além do crescimento somático.

Também foi observada a ocorrência de diferentes estágios de maturidade entre os braços intactos. Provavelmente, isto se deve, em grande parte, ao fenômeno de fissão, já que este não se dá sempre no mesmo plano. A variação nos planos de fissão recombina braços intactos e em regeneração após uma fissão em um plano diferente da fissão anterior. Em alguns casos, há formação de novos braços sem que haja fissão.

As gônadas destes braços, mais recentes, se desenvolvem em ritmos diferentes dos demais braços, ocasionando a ocorrência de estágios de maturidade diferentes.

O tamanho máximo dos ovócitos de *C. tenuispina* ( $\cong 150 \mu\text{m}$ ) sugere que esta espécie desenvolva uma larva planctotrófica. As espécies com desenvolvimento planctotrófico produzem um grande número de pequenos ovos ( $\cong 100 - 250 \mu\text{m}$ ) como *Coscinasterias calamaria*, *Asterias rubens*, *Marthasterias glacialis*, *Patiriella regularis* e *Asterina stellifera* (Barker, 1978; Barker & Nichols, 1983; Byrne & Barker, 1991; Carvalho & Ventura, no prelo) com baixas reservas nutritivas, sendo necessário que a larva se alimente do plâncton (principalmente do fitoplâncton), o que possibilita uma maior permanência na coluna d'água, aumentando o potencial de dispersão e permitindo a colonização de novos habitats (McEdward & Janies, 1993).

A presença de duas coortes de ovócitos e a ausência de sincronia em uma única fêmea e entre a amostra de fêmeas são características de asteróides que possuem reprodução contínua ou com longos períodos reprodutivos (McClary & Mladenov 1989; Grant & Tyler, 1993b). Este padrão de duas coortes na ovogênese já foi descrito para *Patiriella gunii*, *P. calcar* e *P. pseudoexigua* (Byrne, 1992; Chen & Chen, 1992). Contudo, estas espécies possuem desenvolvimento lecitotrófico, com a ovogênese prolongada, que coincide o início da vitelogênese com o fim da liberação dos ovócitos, ocasionando desta forma o padrão de duas coortes de ovócitos. No caso da reprodução sazonal, é observado um desenvolvimento gonadal sincrônico dentro do indivíduo e entre os indivíduos de uma mesma população em um mesmo momento (com a presença de uma coorte de ovócitos). Este padrão foi registrado nas espécies *Patiriella regularis*, *Coscinasterias calamaria* e *Asterina stellifera* (Crump, 1971; Crump & Barker, 1985; Carvalho & Ventura, no prelo) que possuem desenvolvimento planctotrófico. O asteróide antártico *Odontaster validus*, que também tem desenvolvimento planctotrófico, apresentou o padrão de duas coortes de ovócitos assim como *C. tenuispina*. Mas isto se deve ao longo período de maturação dos ovócitos de *O. validus* (de 18 a 24 meses), que faz com seja necessário ao menos duas gerações de ovócitos dentro dos ovários, para que haja um ciclo reprodutivo anual

(Pearse, 1965). *Marthasterias glacialis*, que também possui desenvolvimento planctotrófico, mostrou uma curiosa distribuição nas frequências de tamanho dos ovócitos. Nesta espécie, o início da vitelogênese ocorre concomitantemente com a liberação dos gametas, o que caracteriza uma ovogênese contínua nos indivíduos desta população (Barker & Nichols, 1983).

A presença de ovócitos grandes e pequenos foi registrada em alguns meses de ambas as populações estudadas. Isto pode ser conseqüência da ocorrência de indivíduos com gônadas em recuperação ou crescimento juntamente com indivíduos em liberação, em um mesmo mês. A produção de ovócitos durante o estágio de liberação, em um mesmo ovário, também é responsável por este padrão. Estes gametas produzidos durante a liberação também serão liberados e, desta forma, devem aumentar a período de liberação de gametas dos indivíduo. Parece ser uma característica de *C. tenuispina* a ocorrência do estágio de maturidade vazio (Pereira, 1999) (caso haja restos celulares estes serão absorvidos) e só após este estágio é que se iniciaria o estágio de recuperação, iniciando-se assim um novo ciclo gametogênico. É provável que um indivíduo possua um ciclo reprodutivo a cada ano. Em *Astropecten irregularis* pode-se notar a proliferação de ovócitos ocorrendo mesmo quando os indivíduos possuíam gônadas maduras. Contudo, os autores sugerem que nem todos os ovócitos produzidos sejam liberados num mesmo ciclo reprodutivo (Grant & Tyler, 1986).

Os principais fatores exógenos que regulam a gametogênese dos invertebrados são a temperatura, o fotoperíodo e a disponibilidade de alimento. Mudanças sazonais na temperatura da água do mar podem regular a reprodução dos invertebrados marinhos (Giese & Pearse, 1974). Acentuadas variações na temperatura da água do mar podem desencadear o processo de liberação de gametas, como descrito para os asteróides *Luidia clathrata* (15°C a 30°C) (Dhen, 1979), *Acanthaster planci* (18°C a 26°C) (Conand, 1984), *Marthasterias glacialis* (13°C a 17°C a 1 m de profundidade e 12,5°C a 15°C a 3 m) (Michin, 1987) e *Asterias amurensis* (10°C a 16°C) (Byrne *et al.*, 1997). O fenômeno de ressurgência na região do Cabo Frio causa uma variação de

12°C na temperatura da água do mar (12°C-14°C a 24°C-26°C), com as temperaturas mais baixas ocorrendo, principalmente, durante a primavera e o verão e as mais altas no outono e inverno. A população da Praia da Ferradura registrou uma maior produção de gametas entre junho e agosto de 2000. Nestes meses a ressurgência é mais rara (logo a temperatura da água do mar é mais constante) e, provavelmente, a água é mais pobre em nutrientes para as larvas. Mas, as duas populações aqui estudadas apresentaram liberação de gametas na água do mar ao longo de todo o ano, logo é pouco provável que haja alguma relação entre a variação da temperatura da água do mar e a liberação de gametas.

O fotoperíodo é descrito como um fator de extrema importância, apontado como responsável pela regulação do início da gametogênese e da liberação dos gametas dos asteróides que vivem em águas rasas das regiões temperadas (Pearse & Beauchamp, 1986; Pearse & Walker, 1986; Xu & Barker, 1990; Byrne *et al.*, 1997). Contudo, este fator não parece ter muita importância na gametogênese de *C. tenuispina*, já que não ocorreu qualquer ciclo na gametogênese (com os estágios iniciais e finais do desenvolvimento gonadal acontecendo durante todo ano). É provável que este fator ambiental tenha uma importância maior para as espécies temperadas, já que nestas regiões há uma maior variação do mesmo ao longo do ano.

### **Cecos pilóricos**

Duas populações de *Scleraterias mollis* estudadas na Nova Zelândia mostraram um ciclo anual para o ICP (Barker & Xu, 1991a). Contudo, indivíduos desta espécie mantidos em laboratório apresentaram um aumento no ICP e uma perda da variação sazonal, que se deve provavelmente ao aumento da disponibilidade de alimento (Xu & Barker, 1990). Nas populações da *C. tenuispina* do Cabo Frio, assim como na população da Ponta de Itaipu, não foi registrada variação sazonal do ICP. Os valores do ICP destas três populações foram similares. Harrold & Pearse (1980) sugeriram que a ausência de um padrão sazonal para o ICP seria reflexo de um constante suprimento de alimento, pois a necessidade de estocagem de nutrientes para longos períodos de

baixa disponibilidade de alimento ou inanição seria reduzida. Assim, é possível que não haja muita variação na disponibilidade e na aquisição de alimento nas populações estudadas.

Na população da Ponta de Itaipu, foi observada uma diferença significativa entre o ICP de indivíduos em regeneração e sem sinais de regeneração (Alves *et al.*, no prelo), diferentemente do que ocorreu no presente estudo. Em *Echinaster paucispinus*, sob baixa disponibilidade alimentar, ocorre um decréscimo no tamanho dos cecos pilóricos e um aumento das gônadas de indivíduos intactos ou em regeneração (Lares & Lawrence, 1994). *Pisaster giganteus*, em condições de inanição, aloca nutrientes nos cecos pilóricos (Harrold & Pearse 1980), enquanto *Asterias Rubens*, sob baixos níveis de alimento ou em condições de inanição, prioriza o investimento energético na parede do corpo (Jangoux & van Impe, 1977). O processo de alocação de nutrientes é muito variável dentro dos asteróides, principalmente sob baixa disponibilidade de alimento.

Os valores do ICP registrados nas populações de *C. tenuispina* da região do Cabo Frio, foram similares aos valores registrados na população da Ponta de Itaipu. Assim, estes dados fornecem um indício de alta disponibilidade de alimento nestas três populações, já que foram registrados ICPs consideravelmente altos. Contudo, a análise do IG e da gametogênese sugerem que estas populações vivam sob baixas condições alimentares. Os dados obtidos neste trabalho não podem resolver tal questão, sendo necessário um estudo do balanço energético de *C. tenuispina*, para que então seja esclarecido o processo de alocação de energia nesta espécie.

### **Relação entre IG e ICP**

A relação inversa entre o índice gonadal e o índice dos cecos pilóricos foi amplamente descrita para várias espécies de asteróides, dentre elas: *Pisaster ochraceus*, *P. brevispinus*, *Asterias rubens*, *Oreaster reticulatus*, *Coscinasterias calamaria*, *Sclerasterias mollis*, *Patiriella calcar*, *P. gunii* e *Astropecten brasiliensis*

(Farmanfarmaian, 1958; Jangoux & van Impe, 1977; Scheibling, 1981; Crump & Barker, 1985; Barker & Xu, 1990 a; Byrne 1992; Ventura *et al.*, 1997). Esta relação sugere que haja um deslocamento de energia dos cecos pilóricos que irá subsidiar o desenvolvimento das gônadas. De fato, estudos bioquímicos realizados com o asteróide *Sclerasterias mollis* mostraram uma relação inversa entre os níveis de carboidratos e lipídeos entre os cecos pilóricos e as gônadas, sendo que esta relação foi mais óbvia entre as fêmeas (Barker & Xu, 1991 b). Entretanto, há espécies de asteróides que não apresentam esta relação inversa, como *Patiria miniata*, *Pisaster giganteus*, *Astrostele scabra*, *Patiriella pseudoexigua*, *P. exigua* e *Astropecten cingulatus* (Farmanfarmaian, 1958; Town, 1980; Byrne 1992; Ventura *et al.*, 1998). Segundo Lawrence & Lane (1982) é possível que *P. miniata* possua uma inversão entre o IG e o ICP, e que esta tenha sido ocultada pela ausência de um ciclo reprodutivo sincrônico. A população de *C. tenuispina* da Ponta de Itaipu também não apresentou uma inversão entre os valores de IG e ICP (Alves *et al.*, no prelo) o que se deve provavelmente, a abundância de alimento nesta localidade (Harrold & Pearse, 1980; Xu & Barker, 1990).

Segundo Lawrence (1987), a relação entre o IG e o ICP varia de acordo com a disponibilidade de alimento. É necessário uma quantidade mínima de alimento para que haja a manutenção do indivíduo. Quando há baixa disponibilidade de alimento (abaixo do necessário) não ocorre o desenvolvimento gonadal. Com uma maior disponibilidade de alimento pode ocorrer o crescimento gonadal e o crescimento somático limitado. Com o alimento em abundância, pode ocorrer o crescimento gonadal e somático, que são limitados pela capacidade do indivíduo de obter alimento.

### **Periodicidade da fissão**

O fenômeno de fissão pode ser observado durante todo o ano em muitas das espécies fissíparas. Contudo, um ciclo anual para o aumento da incidência de fissões foi descrito para os asteróides *Coscinasterias tenuispina*, *Nepanthia belcheri*, *C.*

*calamaria*, *Stephanasterias albula* e *Asterina burtoni* (Crozier, 1920; Ottessen & Lucas, 1982; Crump & Barker, 1985; Mladenov *et al.*, 1986; Achituv & Sher, 1991; Alves *et al.*, no prelo) os ofiuróides *Ophiocomella ophiactoides* e *Ophiactis savigni* (Mladenov & Emson, 1984; Chao & Tsai, 1995;) e os holoturóides *Holothuria parvula* e *Holothuria atra* (Emson & Mladenov, 1987; Chao *et al.*, 1993).

Os fatores que regulam a fissão ainda não estão bem elucidados. Porém, acredita-se que a interação entre fatores endógenos e exógenos seja responsável por regular não apenas o fenômeno de fissão, mas todas as formas de reprodução assexuada observadas dentre os equinodermas (Mladenov & Burke, 1994; Mladenov, 1996). Dentre as condições ambientais que são responsáveis por desencadear o aumento no número de fissões em uma população, podem ser citadas: baixa disponibilidade de alimento, elevação da temperatura da água do mar, tempestades, turbidez da água do mar, decréscimo do nível de oxigênio (Emson & Wilkie, 1980; Lawrence, 1987; Chia & Walker, 1991; Mladenov & Burke, 1994; Mladenov, 1996).

Alves *et al.* (no prelo) registraram um ciclo anual para o aumento da frequência de fissão na população de *C. tenuispina* da Ponta de Itaipu (com pico entre julho e setembro de 1997 e julho de 1998). Este aumento no número de fissões nos meses de inverno foi relacionado à ocorrência de marés diurnas extremamente baixas. A relação entre a ocorrência de marés diurnas baixas e o aumento de fissão já foi sugerida por outros autores (Crump & Barker, 1985; Chao *et al.*, 1993). As populações de *C. tenuispina* da Prainha e da Praia da Ferradura não exibiram um ciclo anual para o aumento da incidência de fissões, já que indivíduos recém-partidos foram encontrados em frequências relativamente altas durante todos os meses de estudo. A ausência de um ciclo sazonal na reprodução assexuada também já foi descrita para populações dos asteróides *C. calamaria* na Nova Zelândia (Crump, 1969 *apud* Mladenov & Burke, 1994), *C. tenuispina* no Mediterrâneo (Tartarin, 1953 *apud* Mladenov & Burke, 1994) e *Allostichaster insignis* na Nova Zelândia (Barker *et al.*, 1992 *apud* Mladenov & Burke, 1994).

A ocorrência de fissão nas duas populações aqui estudadas parece não estar relacionada com fatores ambientais que variam sazonalmente, como a ocorrência de

marés diurnas mais baixas, o aumento das horas de luminosidade ou o aumento da temperatura da água do mar. A fissão, provavelmente, foi desencadeada por um fator sem variação sazonal, como por exemplo, a baixa disponibilidade de alimentos.

Estudos realizados em quatro populações de *C. calamaria* sugerem que a frequência de fissões pode estar relacionada à quantidade e/ou qualidade de alimento e ao estresse físico. Nas populações de *C. calamaria* que habitavam a região de mesolitoral, foram registradas mais fissões do que nas populações que viviam no infralitoral. Nas localidades em que *C. calamaria* se alimentava de crustáceos e gastrópodes foi registrado um número maior de fissões. Isto se deve, provavelmente, à menor abundância de alimento ou à pior qualidade do mesmo. Nas localidades que dispunham de mexilhões, a frequência de fissões foi menor. Isto pode estar relacionado à maior abundância de alimento e/ou a melhor qualidade deste (Crump & Barker, 1985). Emson (1978 *apud* Crump & Barker, 1985) observou no asteróide fissíparo *Allostichaster polyplax* que estímulos que desencadeiam a fissão, como alta temperatura e anoxia, podem ter seus efeitos modificados pelas condições alimentares. Estes dados chamam a atenção para a importância do alimento no desencadeamento de fissão.

Os indivíduos recém-partidos de *C. tenuispina* freqüentemente possuem braços mais longos e braços mais curtos. Esta ocorrência também foi registrada no ofiuróide *Ophiocomella ophiactoides* (Mladenov *et al.*, 1983) e no asteróide *Stephanasterias albula* (Mladenov *et al.*, 1986). Tal fato sugere que a fissão ocorra antes dos braços novos estarem completamente regenerados. Se a fissão ocorre em curtos intervalos de tempo, um maior número de fissões pode ocorrer ao longo do ciclo de vida de um indivíduo. A ocorrência de vários planos de fissão já foi descrita para a maioria dos asteróides e ofiuróides fissíparos (Emson & Wilkie, 1980). A regeneração incompleta dos novos braços associada à ausência de um único plano de fissão também é vista como uma característica vantajosa, pois se a fissão ocorresse sempre em um mesmo plano, haveria a formação de um indivíduo com braços longos e outro com braços curtos (devido à regeneração incompleta dos braços). Isto poderia ser desvantajoso para um indivíduo pequeno em relação à locomoção, à fixação e talvez à habilidade

de se alimentar (Mladenov *et al.*, 1983). Assim, a regeneração incompleta e a mistura de braços intactos e em regeneração (após o evento de fissão) podem ser responsáveis por aumentar a sobrevivência dos indivíduos, manter a estrutura de tamanho da população e minimizar o intervalo entre os eventos de fissão.

O fenômeno de fissão, seguramente, pode ocorrer mais de uma vez durante a vida de um indivíduo fissíparo (Johnson & Threlfall, 1987), podendo ser anual. Estudos de taxas de regeneração em *Coscinasterias* sugerem que a fissão pode se dar mais de uma vez ao ano (Emson & Wilkie, 1980). A frequência da ocorrência de fissão varia de acordo com as condições ambientais. Os principais fatores que afetam a regeneração são a disponibilidade de alimento e a temperatura da água do mar. Segundo alguns autores, temperaturas mais elevadas aumentam o investimento energético no processo de regeneração (Mladenov *et al.*, 1983; Lawrence, 1987; Mladenov & Emson, 1987). Em indivíduos de *C. muricata*, mantidos sob baixa disponibilidade de alimento, foi registrado o crescimento negativo dos braços em regeneração (Sköld *et al.*, no prelo).

### **Estrutura de tamanho**

A média de tamanho da população de *C. tenuispina* da Ponta de Itaipu (39,64mm  $\pm$  13,11 d.p.) (Alves, comunicação pessoal) foi consideravelmente maior do que as médias de tamanho das populações aqui estudadas. Isto não significa que as populações do Cabo Frio sejam formadas por indivíduos imaturos (já que indivíduos com 33 mm de raio já possuíam gônadas sexualmente maduras), mas sim que os indivíduos destas populações são menores. Esta ocorrência pode ser mais um indício das condições de baixa disponibilidade de alimento em que estas populações se encontram. Crump & Barker (1985) também registraram a ocorrência de indivíduos pequenos de *C. calamaria* em populações que viviam sob baixas condições alimentares. A população da Praia da Ferradura apresentou uma frequência ligeiramente maior de indivíduos acima de 42 mm, além de possuir a média de

tamanho maior do que a média de tamanho da população da Prainha (25,67 mm e 22,78 mm, respectivamente). A ocorrência de indivíduos maiores e a maior produção de gametas na população da Praia da Ferradura sugerem que esta estaria sujeita a condições ambientais menos severas (provavelmente relacionadas à disponibilidade de alimento) do que a população da Prainha.

Em muitas espécies fissíparas, ainda que haja o desenvolvimento gonadal, foram registradas ausência ou baixa frequência de recrutas (Ottessen & Lucas, 1982; Mladenov & Emson, 1984; Emson & Mladenov, 1983 e 1987; Chao *et al.*, 1993; Chao & Tsai, 1995). Isto pode estar relacionado à quantidade de gametas produzidos nestas populações. A ausência de recrutas também pode estar relacionada com a morte na fase larval, de assentamento ou de recrutamento nas regiões estudadas ou com a dinâmica hidrológica que poderia dispersar as larvas para outras localidades (Pedrotti & Fenaux, 1992; Ventura & Fernandes, 1995).

Alguns autores sugerem que indivíduos pequenos de uma mesma espécie tenham maior tendência de sofrer fissão do que os indivíduos maiores (Crozier, 1915; Emson & Wilkie, 1980; Mladenov & Emson, 1988; Lawrence, 1987). Emson & Wilkie (1980) sugeriram que os indivíduos menores seriam mal nutridos e possuiriam conexões colágenas menos desenvolvidas (em comparação aos indivíduos maiores), o que os tornariam mais suscetíveis à fissão. Nas populações de *C. tenuispina* aqui estudadas, a principal diferença entre as distribuições de frequências de tamanho de indivíduos intactos e recém-partidos é a maior ocorrência de indivíduos com  $R > 45$  mm na classe intacta. Isto sugere que indivíduos maiores sejam menos suscetíveis à fissão. O mesmo ocorre na população de *C. tenuispina* na Ponta de Itaipu (Alves *et al.*, no prelo).

A simetria pentâmera não é uma característica fixa dos asteróides, já que formas com mais de 5 braços são conhecidas. Em geral, os braços supranumerários podem ser formados após um processo de fissão ou durante o desenvolvimento, antes ou depois da metarnorfose. No último caso, haveria uma relação com o tipo de

desenvolvimento (direto ou indireto) (Lawrence & Komatsu, 1990). Segundo Lawrence (1988), o aumento do número de braços resulta em um aumento no número de pés ambulacrários, cecos pilóricos e gônadas e, possivelmente, no aumento da capacidade de alimentação, estocagem e reprodução. Contudo, as formas multirradiadas não são muito comuns. Isto estaria relacionado, principalmente, à alocação de recursos para a produção e manutenção da parede do corpo. Tal investimento poderia diminuir a taxa de crescimento e atrasar a reprodução, tornando esta característica desvantajosa. *C. calamaria* possui de 7 a 11 braços e um desenvolvimento indireto (Barker, 1978), logo a formação de braços supranumerários se dá após a metamorfose, mas não se sabe se antes ou depois da fissão (Barker, comunicação pessoal, *apud* Lawrence & Komatsu, 1990). *C. tenuispina* possui de 5 a 11 braços e de acordo com este estudo, também possui um desenvolvimento indireto, logo, a formação dos braços supranumerários ocorreria após a metamorfose, podendo ser provenientes de fissão ou não.

Em geral, indivíduos com oito braços se dividem em duas partes com 4 braços, que irão regenerar outros 4 braços. Indivíduos com 7 braços, geralmente, se fissionam em duas partes com 3 e 4 braços que regenerarão 4 e 3 braços, respectivamente. Assim, é possível que haja um controle interno com relação ao número de braços a ser regenerado. Contudo, ainda podem ser encontrados indivíduos com configurações pouco comuns (por exemplo 7 braços em regeneração + 2 braços intactos), o que provavelmente é resultado de uma fissão assimétrica e/ou de desvios na regeneração (Mladenov *et al.*, 1986). Outras causas que podem afetar a configuração dos braços são a perda destes por autotomia e/ou a regeneração de um novo braço em qualquer parte do disco. No último caso, a regeneração pode estar relacionada à perda de um braço ou ser uma regeneração espontânea, independente de haver fissão ou perda de braços. Este tipo de regeneração foi previamente descrito por Crozier (1915) para uma população de *C. tenuispina* das Bermudas e por Johnson & Threlfall (1987) para *C. calamaria*.

### **Interações entre as reproduções sexuada e assexuada**

O fenômeno de fissão, pode ter efeito sobre o desenvolvimento gonadal. No holoturóide *Holothuria atra*, após a fissão, foi registrada a absorção das gônadas (Chao *et al.*, 1993), enquanto no asteróide *Nepanthia belcheri* houve uma masculinização dos ovários (Ottessen & Lucas, 1982). Possivelmente, o fenômeno de fissão não tem muito efeito no desenvolvimento gonadal de *C. tenuispina*, pois todos os estágios de maturidade gonadal foram registrados nos indivíduos recém-partidos. Com relação a regeneração, esta parece não impedir que haja produção de gametas, mas pode reduzir a quantidade dos mesmos (Emson & Wilkie, 1980; Lawrence, 1987; Alves *et al.*, no prelo).

Análises eletroforéticas de 14 populações de *C. calamaria* mostraram uma baixa diversidade genotípica e uma forte estrutura clonal, mesmo em populações onde a frequência de fissões era aparentemente mais baixa, sugerindo altos níveis de reprodução assexuada e baixos níveis de assentamento larval, ou seja, uma baixa contribuição da reprodução sexuada na manutenção destas populações (Johnson & Threlfall, 1987). Estudos realizados com os ophiuróides *Ophiocomella ophiactoides* e *Ophiactis savigni* (Mladenov & Emson, 1990) também mostraram uma baixa diversidade genotípica e uma forte estrutura clonal, novamente mostrando a importante contribuição da reprodução assexuada nas populações de equinodermas fissíparos. A alta incidência de fissão e a baixa frequência de recrutas nas populações aqui estudadas sugerem uma contribuição substancial da reprodução assexuada na manutenção destas populações. Assim como as populações citadas acima, é possível que as populações de *C. tenuispina* da Prainha e da Praia da Ferradura possuam uma baixa diversidade genética e uma estrutura clonal. Ainda que a contribuição da reprodução sexuada na manutenção destas populações, aparentemente, seja baixa (devido à baixa ocorrência de recrutas), a combinação destas formas de reprodução parece ser importante para a espécie, tendo em vista que ambas as formas de reprodução foram mantidas. A reprodução sexuada é responsável por promover a variabilidade genética e por formar larvas, cuja principal função seria escapar de

ambientes deteriorados e colonizar novos habitats. A reprodução assexuada aumenta a densidade populacional (ou a mantém), produzindo múltiplas cópias de um ou poucos genótipos adaptados às condições locais. Baixos níveis de recrutamento e alta frequência de fissão também foram descritos para *Nepanthia belcheri*, *Ophiocomella ophiactoides* e *Ophiactis savigni* (Ottessen & Lucas, 1982; Mladenov & Emson, 1984; Chao & Tsai, 1995).

Segundo Bell, (1982, *apud* Mladenov & Emson, 1988) na hipótese conhecida por “Tangled Bank”, as espécies que possuem reprodução assexuada, tendem a ocorrer em ambientes mais conturbados, onde a competição intraespecífica seria menos intensa. A reprodução assexuada seria uma adaptação a este tipo de habitat. Este mecanismo seria disparado sob baixa densidade populacional, saturando desta forma o habitat com indivíduos geneticamente iguais. Contudo, com o aumento da densidade populacional passa a ocorrer a utilização da reprodução sexuada, para que haja a formação de indivíduos geneticamente diferentes, que seriam capazes de explorar habitats novos e não povoados. Assim, a reprodução sexuada seria uma adaptação a ambientes espacialmente heterogêneos nos quais a competição intraespecífica predomina. Mladenov & Emson (1984) sugeriram que os dados obtidos para o ofiuróide *Ophiocomella ophiactoides* corroboram esta hipótese. Porém, os dados obtidos por Alves *et al.* (no prelo) e neste estudo não fortalecem tão claramente a hipótese “Tangled Bank”.

A ocorrência da reprodução assexuada é muito baixa dentre os equinodermas, ainda que esta seja muito bem sucedida. Isto chama a atenção para a necessidade de estudos que se concentrem nas conseqüências da reprodução sexuada e assexuada, para que sejam melhor avaliadas as teorias evolutivas da significância adaptativa destas formas de reprodução.

## Conclusões

★ A produção de gametas nas populações de *Coscinasterias tenuispina* da Prainha e da Praia da Ferradura foi pequena e muito assíncrona.

★ Ambas as populações estudadas reproduzem-se de forma contínua, com a liberação de gametas ocorrendo, praticamente, o ano inteiro.

★ A reprodução sexuada parece contribuir pouco para a manutenção destas populações devido à grande incidência de indivíduos com gônadas vazias e à baixa frequência de recrutas.

★ *C. tenuispina* pode possuir diferentes estágios de maturidade gonadal tanto entre os braços em regeneração e intactos quanto entre braços intactos, não havendo nenhum padrão para estas ocorrências.

★ *C. tenuispina* possui ovos pequenos e, conseqüentemente, deve desenvolver uma larva planctotrófica.

★ As populações estudadas têm um investimento reduzido no crescimento somático.

★ As populações analisadas parecem viver sob baixas condições de alimento, devido à alta ocorrência de indivíduos com gônadas vazias ao longo do ano, e o menor tamanho individual nestas populações quando comparadas à população da Ponta de Itaipu. Entre tanto, os baixos valores dos índices dos cecos pilóricos não corroboram a hipótese de baixa disponibilidade de alimento nas duas localidades estudadas.

★ A reprodução assexuada ocorre durante todo o ano, em ambas as populações, e deve ser regulada por fatores que não possuem grandes variações sazonais. Este modo de reprodução parece ser a principal forma de manutenção da densidade das populações aqui estudadas.

★ As fissões ocorrem em maior frequência em indivíduos menores que 36 mm de raio.

## Referências Bibliográficas

- Achituv, Y. & Sher, E., 1991. Sexual reproduction and fission in the sea star *Asterina burtoni* from the Mediterranean coast of Israel. **Bull. Mar. Sci.**, Miami, 48 (3): 670-678.
- Alves, S.L.S.; Pereira, A.D. & Ventura, C.R.R. Sexual and asexual reproduction of *Coscinasterias tenuispina* (Lamarck, 1816) from Rio de Janeiro, Brazil. **Mar. Biol.**, Berlin, No prelo.
- Barker, M.F., 1978. Descriptions of the larvae of *Stichaster australis* (Verrill) and *Coscinasterias calamaria* (Gray) (Echinodermata: Asteroidea) from New Zealand, obtained from laboratory culture. **Biol. Bull.**, Lancaster, 154: 32-46.
- Barker, M.F. & Xu, R.A., 1991a. Population differences in gonad and pyloric caeca cycles of the New Zealand seastar *Sclerasterias mollis* (Echinodermata: Asteroidea). **Mar. Biol.**, Berlin, 108: 97-103.
- Barker, M.F. & Xu, R.A., 1991b. Seasonal changes in biochemical composition of body walls, gonads and pyloric caeca in two populations of *Sclerasterias mollis* (Echinodermata: Asteroidea) during the annual reproductive cycle. **Mar. Biol.**, Berlin, 109: 27-34.
- Barker, M.F. & Nichols, D., 1983. Reproduction, recruitment and juvenile ecology of the starfish, *Asterias rubens* and *Marthasterias glacialis*. **J. Mar. Biol. Ass. U.K.**, Cambridge, 63: 745-765.
- Barnes, R.S.K.; Calow, P. & Olive P.J.W., 1993. **The invertebrates a new synthesis**. Second edition, Blackwell Science, Oxford, 488pp.
- Bosch, I., 1989. Contrasting modes of reproduction in two antarctic asteroids of the genus *Porania*, with a description of unusual feeding and non-feeding larval types. **Biol.Bull.**, Lancaster, 177: 77-82.
- Bosch, I.; Rivkin, R.B. & Alexander, S.P., 1989. Asexual reproduction by oceanic planktotrophic echinoderm larvae. **Nature**, London, 337: 169-170.

- Bouland, C. & Jangoux, M., 1988. Investigations of the gonadal cycle of the asteroid *Asterias rubens* under static condition. **Echinoderm Biology**, Burke *et al*, Balkema, Rotterdam, p. 169-175.
- Byrne, M. & Barker, M.F., 1991. Embriogenesis and larval development of the asteroid *Patiriella regularis* viewed by light and scanning electron microscopy. **Biol. Bull.**, Lancaster, 180: 332-345.
- Byrne, M., 1992. Reproduction of sympatric populations of *Patiriella gunnii*, *P. calcar* and *P. exigua* in New South Wales, asterinid seastars with direct development. **Mar. Biol.**, Berlin, 114: 297-316.
- Byrne, M.; Morrice, M.G. & Wolf, B., 1997. Introduction of the northern Pacific asteroid *Asterias amurensis* to Tasmania: reproduction and current distribution. **Mar. Biol.**, Berlin, 127: 673-685.
- Carvalho, A.L.P.S & Ventura, C.R.R. Reproductive cycle of *Asterina stellifera* (Möbius) (Echinodermata: Asteroidea) in Cabo Frio region Southeastern Brazil. **Mar. Biol.**, Berlin, **no prelo**.
- Chao, S.-M.; Chen, C.-P. & Alexander, P.S., 1993. Fission and its effect on population structure of *Holothuria atra* (Echinodermata: Holothuroidea) in Taiwan. **Mar. Biol.**, Berlin, 116: 109-115.
- Chao, S.-M.; Chen, C.-P. & Alexander, P.S., 1994. Reproduction and growth of *Holothuria atra* (Echinodermata: Holothuroidea) at two contrasting sites in southern Taiwan. **Mar. Biol.**, Berlin, 119: 565-570.
- Chao, S.-M. & Tsai, C.-C., 1995. Reproduction and population dynamics of the fissiparous brittle star *Ophiactis savignyi* (Echinodermata: Ophiuroidea). **Mar. Biol.**, Berlin, 124 : 77-83.
- Chen, B.Y. & Chen, C.P., 1992. Reproductive cycle, larval development, juvenile growth and population dynamics of *Patiriella pseudoexigua* (Echinodermata: Asteroidea) in Taiwan. **Mar. Biol.**, Berlin, 113: 271-280.

- Chia, F.S. & Walker, C.W., 1991. Echinodermata: Asteroidea **In:** A.C. Giese, J.S. Pearse and V.B. Pearse (eds). **Reproduction of Marine Invertebrates, Vol VI Echinoderms and Lophophorates**. Boxwood Press, Pacific Grove, California, p. 301-331.
- Clark, A.M. & Downey, M.E., 1992. **Star fishes of the Atlantic**. Chapman & Hall, London, pp 794.
- Conand, C., 1984. Distribution, reproductive cycle and morphometric relationship of *Acanthaster planci* (Echinodermata: Asteroidea) in New Caledonia, western tropical Pacific. **Proceedings of the Fifth International Echinoderm Conference**. Balkema Rotterdam, p. 499-506.
- Crozier, W.J., 1915. On the number of rays in *Asterias tenuispina* Lamk. at Bermuda. **Am. Nat.**, Chicago, 49: 28-36.
- Crozier, W.J., 1920. Notes on some problems of adaptation. 2. On the temporal relations of asexual propagation and gametic reproduction in *Coscinasterias tenuispina*: with a note on direction of progression and on the significance of the madrepores. **Biol. Bull. (Wood Hole, Mass)**. 34: 116-129.
- Crump, R.G., 1971. Annual reproductive cycles in three geographically separated populations of *Patiriella regularis* (Verrill) a common New Zealand asteroid. **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, 7 : 137-162.
- Crump, R.G. & Barker, M.F., 1985. Sexual and asexual reproduction in geographically separated populations of the fissiparous asteroid *Coscinasterias calamaria* (Gray). **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, 88: 109-127.
- Dhen, P.F., 1979. The annual reproductive cycle of two populations of *Luidia Clathrata* (Asteroidea). I. Organ indices and occurrence of larvae. **Proceedings of the European Colloquium on Echinoderms**. Michael Jangoux, Balkema, Rotterdam, p. 361-367.
- Dhen, P.F., 1982. The effect of food and temperature on reproduction in *Ludia clathrata* (Asteroidea). **Proceedings of the International Echinoderms Conference**. John Lawrence, Balkema, Rotterdam, p. 457-463.

- Diretoria de Hidrografia e Navegação. **Tábua das Marés para 1999**. 36ª ed Rio de Janeiro 194 pp.
- Diretoria de Hidrografia e Navegação. **Tábua das Marés para 2000**. 37ª ed Rio de Janeiro 194 pp.
- Emson, R.H. & Wilkie, I.C., 1980. Fission and autotomy in echinoderms. **Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.**, London. 18: 155-250.
- Emson, R.H. & Mladenov, P.V., 1987. Studies of the fissiparous holothurian *Holothuria parvula* (Selenka) (Echinodermata: Holothuroidea). **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, 111: 195-211.
- Farmanfarmaian, A.; Giese, A.C.; Boolootian, R.A. & Bennett, J. 1958. Annual reproductive cycles in four species of west coast starfishes. **J. Exp. Zool.** 138: 355-367.
- Ferguson, J.C., 1984. Translocative functions of the enigmatic organs of starfish – The axial organ, hemal vessels, Tiedemann's bodies and rectal caeca: an autoradiographic study. **Biol. Bull.**, Lancaster, 166: 140-155.
- Franz, D.R., 1986. Seasonal changes in pyloric caecum and gonad indices during the annual reproductive cycle in the seastar *Asterias forbesi*. **Mar. Biol.**, Berlin, 91: 553-560.
- Giese, A.C. & Pearse, J.S., 1974. Introduction: General principles. **In:** A.C. Giese and J.S. Pearse (eds). **Reproduction of Marine Invertebrates**. Academic Press, New York, p. 1-49.
- Grant, A. & Tyler, P.A., 1983a. The analysis of data in studies of invertebrate reproduction. I. Introduction and statistical analysis of gonad indices and maturity indices. **Int. J. Invert. Reprod. Develop.**, Philadelphia, 6: 259-269.
- Grant, A. & Tyler, P.A., 1983b. The analysis of data in studies of invertebrate reproduction. II. The analysis of the oocyte size/frequency data, and comparison of different types of data. **Int. J. Invert. Reprod. Develop.**, Philadelphia, 6: 271-283.

- Grant, A. & Tyler, P.A., 1986. An analysis of the reproductive pattern in the sea star *Astropecten irregularis* (Pennant) from the Bristol Channel. **Int. J. Invert. Reprod. Develop.**, Philadelphia, 9: 345-361.
- Guettaf, M.; Sam Martin G. A. & Francour, P. 2000. Interpopulation variability of the reproductive cycle of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in the south-western Mediterranean. **J. Mar. Biol. Ass. U.K.** Cambridge, 80: 899-907.
- Harrold, C. & Pearse, J.S., 1980. Allocation of pyloric caecum reserves in fed and starved sea stars, *Pisaster giganteus* (Stimpson): somatic maintenance comes before reproduction. **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, 48: 169-183.
- Hendler, G.; Miller, J.E.; Pawson, D.L. & Kier, P.M., 1995. **Echinoderms of Florida and Caribbean Sea Stars, Sea Urchins and Allies**. Smithsonian Institution Press, Washington, 390pp.
- Jangoux, M. & van Impe E., 1977. The annual pyloric cycle of *Asterias rubens* L. (Echinodermata: Asteroidea). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, 30: 165-184.
- Jangoux, M., 1982. Food and feeding mechanisms: Asteroidea. **In:** Jangoux, M.J.M. Lawrence (eds). **Echinoderm Nutrition**. Balkema, Rotterdam, p. 117-159.
- Johnson, M.S. & Threlfall, T.J., 1987. Fissiparity and population genetics of *Coscinasterias calamaria*. **Mar. Biol.** Berlin, 93: 517-525.
- Lares, M.T. & Lawrence, J. M., 1994. Nutrient and energy allocation during arm regeneration in *Echinaster paucispinus* (Clarck) (Echinodermata: Asteroidea). **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, 180: 49-58.
- Lawrence, J.M. & Lane, J.M., 1982. The utilization of nutrients by pos-metamorphic echinoderms. **In:** Jangoux, M.J.M. Lawrence (eds). **Echinoderm Nutrition**. Balkema, Rotterdam, p. 331-371.
- Lawrence, J.M., 1987. **A functional biology of Echinoderms**. Croom Helm, London, 340 pp.
- Lawrence, J.M., 1988. Functional consequences of the multiarmed condition in asteroides. **Echinoderms Biology**. Burke *et al.* Balkema, Rotterdam, p. 597-602.

- Lawrence, J.M. & Ellwood, A., 1991. Simultaneous allocation of resources to arm regeneration and to somatic and gonadal production in *Luidia clathrata* (Say) (Echinodermata: Asteroidea). **Biology of Echinodermata**, Yanagisawa, Yasumasu, Oguro, Suzuki & Motokawa (eds). Balkema, Rotterdam, p. 543-548.
- Lawrence, J.M. & Komatsu, M., 1990. Mode of arm development in multiarmed species of asteroids. **Echinoderm Research**. De Ridder, Dubois, Lahaye & Jangoux, Balkema, Rotterdam, 269-275.
- Lawrence, J.M. & Larrain, A., 1994. The cost of arm autotomy in the starfish *Stichaster striatus*. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** Oldendorf/Luhe, 190: 311-313.
- Lessios, H.A., 1981. Reproductive periodicity of the echinoids *Diadema* and *Echinometra* on the coasts of Panama. **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, 50: 47-61.
- Levin, L.A. & Bridges T.S. 1995. Pattern and diversity in reproduction and development. **In:** Larry McEdward (ed). **Ecology of Marine Invertebrate Larvae**. CRP Press, Boca Raton, p. 1-48.
- Mauzey, K.P., 1966. Feeding behavior and reproductive cycles in *Pisaster ochraceus*. **Bio. Bull. Mar. Biol. Lab. , Woods Hole**. 131: 127.
- McClary, D.J. & Mladenov, P.V., 1989. Reproductive pattern in the brooding and broadcasting sea star *Pteraster militaris*. **Mar. Biol.**, Berlin, 103: 531-540.
- McClintock, J.B., 1989. Energetic composition, reproductive output, and resource allocation of antarctic asteroids. **Polar Biol.** 9: 147-153.
- McEdward, L.R. & Janies D.A., 1993. Life cycle evolution in asteroids: What is a larva? **Biol. Bull.**, Lancaster, 184: 255- 268.
- Minchin, D., 1987. Sea water temperature and spawning behaviour in the seastar *Marthasterias glacialis*. **Mar. Biol.**, Berlin, 95: 139-143.
- Mladenov, P.V.; Emson, R. H.; Colpit, L.V. & Wilkie, I.C., 1983. Asexual reproduction in the west Indian brittle star *Ophiocomella ophiactoides* (H.L.Clark) (Echinodermata: Ophiuroidea). **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, 72: 1-23.

- Mladenov, P.V. & Emson, R. H., 1984. Divide and broadcast: sexual reproduction in the West Indian brittle star *Ophiocomella ophiactoides* and its relationship to fissiparity. **Mar. Biol.**, Berlin, 81: 273-282.
- Mladenov, P.V.; Carson, S.F. & Walker, C.W., 1986. Reproductive ecology of an obligately fissiparous population of the sea star *Stephanasterias albula* (Stimpson). **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, 96: 155-175.
- Mladenov, P.V. & Emson, R. H., 1988. Density, size structure and reproductive characteristics of fissiparous brittle stars in algae and sponges: evidence for interpopulational variation in levels of sexual and asexual reproduction. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** Oldendorf/Luhe, 42: 181-194.
- Mladenov, P.V. & Emson, R. H., 1990. Genetic structure of populations of two closely related brittle stars with contrasting sexual and asexual life histories, with observations on the genetic structure of a second asexual species. **Mar. Biol.**, Berlin, 104: 265-274.
- Mladenov, P.V. & Burke, R.D., 1994 Echinodermata: Asexual propagation. **In: Reproductive biology of invertebrates, vol VI, Parte B, Asexual Propagation and Reproductive Strategies.** K.G. Adiyodi & R.G. Adiyodi (eds). Oxford and IBH Pub CO. Pvt. Ltd., New Delhi, 339-383.
- Mladenov, P.V., 1996. Environmental factors influencing asexual reproductive processes in echinoderms. **Oceanol. ACTA.** 19: 3-4, 27-235.
- Nybakken, J.W., 1997. **Marine Biology an Ecological Approach.** 4 th ed. Benjamin Cummings, 481pp.
- Olive, P.J.W., 1992. The adaptive significance of seasonal reproduction in marine invertebrates: the importance of distinguish between models. **Int. J. Invert. Reprod. Develop.**, Philadelphia, 22: 165-174.
- Otessen, P.O. & Lucas, J.S., 1982. Divide or broadcast: interrelation of asexual and sexual reproduction in a population of the fissiparous hermaphroditic seastar *Nepanthia belcheri* (Asteroidea: Asterinidae). **Mar. Biol.**, Berlin, 69: 223-233.

- Pearse, J.S., 1965. Reproductive periodicities in several contrasting populations of *Odontaster validus* Koehler, a common antarctic asteroid. **Antarctic Res. Ser.** (Ser. 5 Biol. Antarctic Seas) 2: 39-85.
- Pearse, J.S. & Beauchamp, K. A., 1986. Photoperiodic regulation of feeding and reproduction in a brooding sea star from central California. **Int. J. Invert. Reprod. Develop.**, Philadelphia, 9: 289-297.
- Pearse, J.S. & Walker, C.W., 1986. Photoperiodic regulation of gametogenesis in a North Atlantic sea star, *Asterias vulgaris*. **Int. J. Invert. Reprod. Develop.**, Philadelphia, 9: 71-77.
- Pedrotti, M.L. & Fenaux, L., 1992. Dispersal of echinoderm larvae in a geographical area marked by upwelling (Liguria Sea, NW Mediterranean). **Mar. Ecol. Prog. Ser.** Oldendorf/Luhe. 86: 217-227.
- Pereira, A.D., 1999. Estudo do desenvolvimento gametogênico de *Coscinasterias tenuispina* (Lamarck, 1816) (Asteroidea: Asteroiidae) na Ponta de Itaipu, Niterói, RJ. Monografia de bacharelado. Departamento de Ciências Naturais. Universidade do Rio de Janeiro. 40 pp.
- Scheibling, R.E., 1981. The annual reproductive cycle of *Oreaster reticulatus* (L.) (Echinodermata: Asteroidea) and interpopulation differences in reproductive capacity. **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, 54: 39-54.
- Siegel, S., 1975. **Estatística não-paramétrica**. McGraw-Hill, São Paulo, 350 pp.
- Shanks, A. L. 1995. Mechanisms of cross-shelf dispersal of larval invertebrates and fish. In: Larry McEdward (ed). **Ecology of Marine Invertebrate Larvae**. CRP Press, Boca Raton, p. 323-368.
- Sköld, M.; Barker, M.F. & Mladenov, P.V. 2002. Spatial variability in sexual and asexual reproduction in the fissiparous seastar *Coscinasterias muricata* and the role of food supply and fluctuating temperature. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** Oldendorf/Luhe, no prelo.
- Strathmann, R.R., 1985. Feeding and nonfeeding larval development and life-history evolution in marine invertebrates. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, Palo Alto, 16: 339-361.

- Town, J.C., 1980. Movement, morphology, reproductive periodicity, and some factors affecting gonad production in the seastar *Astrotole scabra* (Hutton). **J. exp. mar Biol. Ecol.**, Amsterdam, 44: 111-132.
- Valentin, J.L., 1994. A ressurgência fonte de vida dos oceanos. **Ciência Hoje**. Rio de Janeiro, 18 (102) 19-25.
- Ventura, C.R.R. & Fernandes, F.C., 1995. Bathymetric distribution and population size structure os paxillosid seastars (Echinodermata) in the Cabo Frio upwelling ecosystem of Brazil. **Bull. Mar. Sci.**, Miami, 56 (1): 268-282.
- Ventura, C.R.R.; Falcão, A.P.C.; Santos, J.S. & Fiori, C.S., 1997. Reproductive cycle and feeding periodicity in the starfish *Astropecten brasiliensis* in the Cabo Frio upwelling ecosystem (Brazil). **Invert. Reprod. Develop.**, Philadelphia, 31(1-3): 135-141.
- Ventura, C.R.R.; Santos, J.S; Falcão, A.P.C. & Fiori, C.S., 1998. Reproduction and food intake in *Astropecten cingulatus* (Asteroidea: Paxillosida) in the upwelling environment of Cabo Frio (Brazil). **Proceedings of the Ninth International Echinoderms Conference, Sam Francisco**, p. 313-318.
- Vieira, S., 1998. **Introdução à Bioestatística**. Campus, Rio de Janeiro, 196 pp.
- Xu, R.A. & Barker, M.F., 1990. Photoperiodic regulation of oogenesis in the starfish *Sclerasterias mollis* (Hutton 1872) (Echinodermata: Asteroidea). **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, 141: 159-168.
- Zar, J.H., 1984. **Biostatistical Analysis**. Prentice Hall, New York, 718 pp.