

Universidade de Évora - Escola de Ciências e Tecnologia

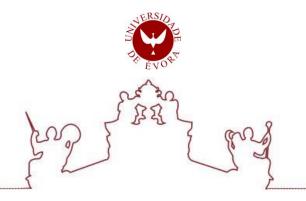
Mestrado em Biologia da Conservação

Dissertação

Variação espacial no recrutamento do ouriço-do-mar Paracentrotus lividus em dois locais do litoral rochoso português

Ana Beatriz Pontes de Freitas Ferreira

Orientador(es) | David Jacinto



Universidade de Évora - Escola de Ciências e Tecnologia

Mestrado em Biologia da Conservação

Dissertação

Variação espacial no recrutamento do ouriço-do-mar Paracentrotus lividus em dois locais do litoral rochoso português

Ana Beatriz Pontes de Freitas Ferreira

Orientador(es) | David Jacinto



A dissertação foi objeto de apreciação e discussão pública pelo seguinte júri nomeado pelo Diretor da Escola de Ciências e Tecnologia:

Presidente | Paulo Sá-Sousa (Universidade de Évora)

Vogais | David Jacinto (Universidade de Évora) (Orientador)

Tiago Verdelhos (Universidade de Coimbra) (Arguente)

Agradecimentos

Após este ano e meio de trabalho, resta-me agradecer a todos os que contribuíram para a conclusão do meu mestrado em Biologia da Conservação pela Universidade de Évora. Sem vocês não teria sido capaz de concluir esta dissertação, pelo que vos estou eternamente grata.

Em primeiro lugar, gostaria de agradecer ao meu orientador, Doutor David Jacinto, por todo o apoio, incentivo, paciência e disponibilidade, não só na realização desta dissertação, como também a nível pessoal.

À Inês Pessoa, a melhor parceira do mundo. Obrigada por todas as conversas, sobre tudo e sobre nada, por todos os sorrisos e gargalhadas, por todo o apoio no trabalho e na vida em geral. Não há ninguém como tu.

Um especial agradecimento ao CIEMAR (Laboratório de Ciências do Mar da Universidade de Évora) e ao Projeto Ouriceira Mar pelo apoio imprescindível para a realização deste trabalho.

Ao Francesco Maresca, ao David Mateus e ao Francisco Neves, por todo o conhecimento transmitido sobre trabalho de campo/marés, trabalho laboratorial e por toda a ajuda na montagem e remoção da experiência.

À Marta Mamede e à Daniela Jesus, amizades que pretendo levar pela minha vida fora. Obrigada por tudo o que fazem por mim e por toda a força transmitida.

Ao João Castro, pela prontidão em ajudar a encontrar tema para a minha dissertação e pela hospitalidade no laboratório do CIEMAR.

À Teresa Silva e à Susana Celestino, pelo trabalho e apoio enquanto skippers da embarcação do CIEMAR.

Ao André Costa, um obrigada pelas mensagens inspiradoras e reflexões inovadoras.

À Vera Pessoa, a melhor pseudo coorientadora do mundo. Obrigada pelo apoio e pelas correções perfeitas.

Agradeço, de igual modo, à minha família por todo o apoio incondicional, com especial destaque para a minha tia Sandra, por ser uma fonte de inspiração, pela compreensão, pelas palavras de conforto e por todo o amor que transmitiste não só nesta fase académica, como ao longo da minha vida. Aos meus pais, por me encorajarem sempre a "sonhar mais

alto", por estarem sempre do meu lado e por terem lutado para me proporcionarem este percurso.

À família Pessoa, a família que Évora me deu e à qual estarei eternamente grata por me ter acolhido. Nunca imaginei ter a sorte de me encontrar com almas tão incríveis como as vossas. Que possa desfrutar da vossa companhia por muitos mais anos.

Aos amigos que me fizeram rir mesmo nos momentos mais desesperantes e que ofereceram sempre o seu abraço reconfortante. Um obrigada nunca será suficiente.

Por fim, ainda uma palavra de apreço a todas as pessoas que, direta ou indiretamente, me ajudaram na concretização desta dissertação.

Variação espacial no recrutamento do ouriço-do-mar *Paracentrotus lividus* em dois locais do litoral rochoso português

Resumo

O recrutamento do ouriço-do-mar *Paracentrotus lividus* pode ser um processo chave na determinação dos padrões de distribuição e abundância desta espécie nos diferentes habitats em que ocorre. Este estudo, realizado em Peniche e Sines, teve como objetivos a caracterização do recrutamento, estudando os seus padrões de variação em diferentes habitats (poças-de-maré, canais e subtidal raso), assim como os padrões de variação do diâmetro dos indivíduos recrutados. Foram instalados coletores artificiais de larvas e juvenis nos habitats selecionados. Os recrutas coletados foram registados e medidos. O recrutamento demonstrou-se altamente variável entre habitats e regiões, não apresentando qualquer padrão de variação relativamente aos fatores estudados. Os resultados sugerem uma maior variabilidade do recrutamento a pequena escala espacial. O diâmetro dos recrutas foi muito semelhante entre habitats. Esta dissertação realça a importância da realização de estudos futuros que contribuam para a conservação desta espécie chave em Portugal Continental.

Palavras-chave: Ouriço-do-mar; Recrutamento; Densidade; Diâmetro; Coletor artificial

Spatial variation in the recruitment of the sea urchin Paracentrotus lividus in two locations on the Portuguese rocky coast

Abstract

The recruitment of the sea urchin Paracentrotus lividus may be a key process in determining the patterns of distribution and abundance of this species in the different

habitats in which it occurs. This study, carried out in Peniche and Sines, aimed at

characterizing recruitment, studying its variation patterns in different habitats (tide pools,

channels and shallow subtidal), as well as the patterns of variation in the diameter of

recruited individuals. Artificial collectors of larvae and juveniles were installed in the selected

habitats. Collected recruits were registered and measured. Recruitment was highly variable

between habitats and regions, not showing any pattern of variation in relation to the studied

factors. The results suggest greater variability in recruitment at a small spatial scale. The

diameter of recruits was remarkably similar between habitats. This dissertation emphasizes

the importance of conducting future studies that contribute to the conservation of this key

species in mainland Portugal.

Keywords: Sea urchin; Recruitment; Density; Diameter; Artificial collector

VII

Índice

1.	. Int	rodução	1
	1.1.	Ouriço-do-mar	1
	1.2.	Paracentrotus lividus	4
	1.2	2.1. Ciclo de vida	5
	1.2	2.2. Recrutamento	8
	1.3.	Objetivos	g
2.	. Ma	ateriais e métodos	11
	2.1.	Áreas de estudo	11
	2.2.	Recrutamento	13
	2.3.	Análise estatística	15
3.	. Re	esultados	17
	3.1.	Recrutamento	17
	3.2.	Diâmetro	19
4.	. Dis	scussão	22
5.	. Co	nclusões	30
	5.1.	Conservação	31
6.	. Re	eferências bibliográficas	33

Índice de figuras

Figura 1 - Tocas de ouriço-do-mar.	1
Figura 2 - Ouriços-do-mar frescos	2
Figura 3 - Gónadas de ouriço-do-mar em conserva	2
Figura 4 - Paracentrotus lividus em fundo rochoso	4
Figura 5 - Distribuição geográfica do ouriço-do-mar Paracentrotus lividus	4
Figura 6 - Ciclo de vida do ouriço-do-mar Paracentrotus lividus	6
Figura 7 - Juvenil de <i>Paracentrotus lividus</i>	7
Figura 8 - Exemplos de coletores artificiais (escova de ladrilhador, biofiltro e base de	Э
PVC com fibras de coco)10	0
Figura 9 - Localização das regiões em estudo (Peniche e Sines) e respetivos sites (PC	3
– Praia da Gamboa e PBA – Porto Batel, CS – Cabo de Sines e PBU – Praia do Burrinho)
em Portugal Continental. Mapa realizado com recurso ao software QGIS1	2
Figura 10 - Habitats selecionados para a realização do estudo12	2
Figura 11 - Escova de ladrilhador no substrato rochoso1	3
Figura 12 - Instalação de um coletor artificial no subtidal rochoso1	3
Figura 13 - Recolha e substituição dos coletores artificiais nas poças-de-maré do Cab	0
de Sines1	4
Figura 14 - Lavagem de um coletor artificial sob jato de água1	4
Figura 15 - Filtragem do conteúdo do conteúdo artificial	4
Figura 16 - Recruta de P. lividus observado no conteúdo de um coletor artificial1	5
Figura 17 - Valores médios do recrutamento mensal de ouriço-do-mar Paracentrotu	S
lividus (média + SE) em coletores artificiais (n = 5) nas diferentes regiões, respetivos site	s
e habitats, em ambas as datas (A - data 1, agosto; B - data 2, setembro)1	8
Figura 18 - Frequência relativa por classe dimensional (de 0,3 mm) dos recruta	S
observados nos coletores artificias recolhidos20	0
Figura 19 - Valores médios do diâmetro dos recrutas de ouriço-do-mar Paracentrotu	S
lividus (média + SE) encontrados nos coletores artificiais nos diferentes habitats2	1

Índice de tabelas

NOVA do número de recrutas de ouriço-do-mar P. lividus relativamente à
Si) e habitat (Ha), na Data 1; Transformação: In (x+1); Teste de Cochran:
,05); Valores a negrito indicam significância (p < 0,05)19
NOVA do número de recrutas de ouriço-do-mar P. lividus relativamente à
Si) e habitat (Ha), na Data 2; Transformação: In (x+1); Teste de Cochran:
,05); Valores a negrito indicam significância (p < 0,05)19
NOVA do diâmetro de recrutas de ouriço-do-mar P. lividus relativamente
este de Cochran: C = 0,3743 (p > 0,05)21

1. Introdução

1.1. Ouriço-do-mar

Os ouriços-do-mar são invertebrados marinhos pertencentes ao filo Echinodermata e classe Echinoidea, que se encontram amplamente distribuídos em ambientes marinhos, a diferentes profundidades e em diferentes substratos (Hickman et al., 2017). Alguns destes equinodermes desempenham um papel ecológico crucial na formação de comunidades bentónicas (que vivem associadas ao substrato marinho), podendo ser designados como bioengenheiros por afetarem diretamente a estrutura da comunidade onde se inserem (Lawrence, 2020). Provocam alterações nomeadamente na abundância e distribuição de algas e ervas marinhas, através da sua atividade de forrageio (Sangil et al., 2014), podendo transformar rapidamente habitats de algas eretas em *barrens*, caracterizados pela presença de algas calcárias incrustantes e elevadas densidades de ouriços-do-mar (Irusta et al., 2008; Sangil et al., 2014; Boudouresque & Verlaque, 2020). Através da ação mecânica dos seus espinhos e do seu aparelho bocal (designado por lanterna de Aristóteles), os ouriços-do-mar também possuem a capacidade de "esculpir" o substrato rochoso, criando tocas

(Figura 1) (Kowsmann, 1972). Através da criação destas tocas, ouriços-do-mar os podem aumentar complexidade do substrato e a sua biodiversidade, fornecer abrigo de predadores oferecer resistência ao deslocamento provocado pelas forças hidrodinâmicas (Boudouresque & Verlaque, 2020). Estes equinodermes



Figura 1 - Tocas de ouriço-do-mar.

Fonte: Frank Hecker/Alamy Stock Photo.

também possuem um importante papel como presas de inúmeras espécies de peixes (como o *Diplodus sargus*), de estrelas-do-mar (como a *Marthasterias glacialis*), de gastrópodes (como o *Hexaplex trunculus*) e de crustáceos (como o *Pilumnus hirtellus*) presentes nos seus habitats, que demonstram um comportamento predatório sobre os ouriços-do-mar de menores dimensões (< 1 cm) aos ouriços-do-mar de maiores dimensões (> 5 cm) (Guidetti, 2004; Bonaviri et al., 2010; Boudouresque & Verlaque, 2020).

Para além do seu papel ecológico, os ouriços-do-mar podem ser utilizados como bioindicadores em estudos de monitorização de ambientes marinhos e de ecotoxicologia, uma vez que a presença de fatores de stress ambientais (como metais pesados e de poluentes orgânicos persistentes) podem provocar anomalias morfológicas (Soualili et al., 2008; Gambardella et al., 2021).

Algumas espécies de ouriçodo-mar são também consideradas um recurso de grande importância económica em diversos países dos continentes europeu, asiático e americano, para consumo das suas gónadas/ovas (Andrew et al., 2002). Estas são consideradas uma iguaria gastronómica, consumidas cruas ou cozidas (Gianguzza et al., 2006), tornando-se mais valiosas momentos pré-gametogénese e nos estágios iniciais da mesma, quando as suas ovas atingem maiores dimensões e firmeza na sua textura (Agatsuma, 2020). Na generalidade, ouriços-do-mar os são comercializados frescos (inteiros) (Figura 2) ou congelados (ovas), sendo estes últimos destinados à indústria

conserveira/processamento (Figura 3) e à restauração (Jacinto et al., 2021). *Paracentrotus lividus* é considerado uma das espécies de ouriço-do-mar mais intensamente exploradas no sul da Europa para fins comerciais e recreativos



Figura 2 - Ouriços-do-mar frescos.

Fonte: Michele Bella/REDA&CO/Universal Images Group
via Getty Images.



Figura 3 - Gónadas de ouriço-do-mar em conserva.

Fonte: Gourmet en casa.

(Andrew et al., 2002; Ceccherelli et al., 2011; Stefánsson et al., 2017). Esta apanha é

particularmente intensa em países como Espanha, Itália e França para o consumo das suas gónadas, sendo ainda explorado em Portugal, Croácia e Irlanda para a sua exportação, nomeadamente para países com elevada procura por esta iguaria, como o Japão (Tessier et al., 2010; Bertocci et al., 2014; Furesi et al., 2016; Lawrence, 2020).

A apanha desta espécie consiste numa atividade de marisqueio realizada em habitats rochosos intertidais (entre-marés) e subtidais pouco profundos (Castro, 2004; Jacinto et al., 2021). Esta atividade é normalmente efetuada manualmente ou com recurso a utensílios como uma faca de mariscar e/ou bicheiro, durante a maré baixa por apanhadores apeados ou em mergulho em apneia (Castro, 2004; Jacinto et al., 2021). Em Portugal, a apanha de *P. lividus* ocorre ao longo de toda a costa rochosa, com uma maior intensidade na costa alentejana e no norte do país, por apanhadores lúdicos e profissionais, para exportação e venda (Fernández, 2013; Bertocci et al., 2014; Jacinto et al., 2021). Os apanhadores deste ouriço-do-mar estão sujeitos ao cumprimento das normas estabelecidas quanto ao tamanho mínimo de captura (50 mm de diâmetro da carapaça, sem espinhos) e ao montante máximo diário permitido por apanhador (50 kg por apanhador comercial e 2 kg por apanhadores lúdicos), não havendo um período de defeso biológico estabelecido (Fernández, 2013; Jacinto et al., 2021). A apanha é habitualmente realizada entre o final do inverno e o início da primavera, altura em que as gónadas atingem um maior volume e uma boa palatibilidade (Fernández, 2013; Jacinto et al., 2021).

Ao longo dos últimos anos verificou-se um aumento no esforço de captura desta espécie, especialmente no norte de Portugal, devido sobretudo a uma maior procura por esta iguaria por parte de mercados estrangeiros, tornando-se evidente a falta de eficácia do controlo e fiscalização desta apanha (Castro, 2004; Bertocci et al., 2014; Jacinto et al., 2021). A crescente pressão humana sobre este recurso levanta preocupações a nível da sustentabilidade ecológica da sua apanha, uma vez que afeta significativamente a sua estrutura populacional, diminuindo a densidade, o tamanho e a biomassa média desta espécie, o que pode provocar reduções drásticas das populações locais (Tessier et al., 2010; Bertocci et al., 2014).

1.2. Paracentrotus lividus

ourico-do-mar Paracentrotus lividus (Figura 4) (Lamarck, 1816), pertencente à família Parechinidae (Kroh & Mooi, 2021), ocorre por todo o Mar Mediterrâneo е pelo nordeste Atlântico, desde a Escócia Irlanda até à costa sudeste de Marrocos e ilhas da Macaronésia 5) (Boudouresque (Figura Verlaque, 2020). Esta é considerada а espécie de equinoide mais abundante longo da costa portuguesa (Gago et al., 2001), sobretudo em regiões onde a temperatura de inverno ronda os 10 °C e os 15 °C e a temperatura de verão se encontra entre os 18°C e os 25 °C. Os indivíduos de P. lividus distribuemse desde as poças-de-maré e (intertidal) canais até profundidades de 10 a 20 metros, sendo também possível presença de indivíduos isolados até 80 metros de profundidade (subtidal), encontrando-se, habitualmente. superfícies em (Boudouresque rochosas Verlaque, 2020). O limite superior



Figura 4 - Paracentrotus lividus em fundo rochoso.

Fonte: Relatório final do projeto Ouriceira Mar.

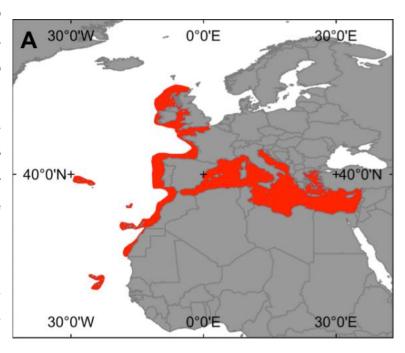


Figura 5 - Distribuição geográfica do ouriço-do-mar Paracentrotus lividus.

Fonte: LIVING ON THE INTERTIDAL / SUBTIDAL EDGE,
David Jacinto.

para a sua distribuição é determinado pela dessecação, enquanto que o limite inferior é definido por fatores bióticos, sendo exemplos a predação e o recrutamento (Boudouresque & Verlaque, 2020).

As densidades e a abundância desta espécie apresentam uma forte variação vertical, sendo comum a observação de uma maior densidade de indivíduos de menores dimensões em poças-de-maré (cerca de 200 indivíduos por metro quadrado), em comparação aos canais e subtidal pouco profundo (entre 5 e 8 metros de profundidade), onde se verifica uma menor densidade de indivíduos de P. lividus, mas que atingem maiores dimensões (cerca de 30 indivíduos por metro quadrado) (Jacinto & Cruz, 2012; Jacinto et al., 2013; Jacinto et al., 2021). São diversos os fatores que provocam variações na abundância e nas densidades de P. lividus, como: a elevada mortalidade na fase larvar (Sala et al., 1998), o sucesso/falha no assentamento larvar e recrutamento (Tomas et al., 2004), a competição intraespecífica e interespecífica por recursos (Privitera et al., 2008; Boudouresque & Verlaque, 2020), a migração (Crook et al., 2000), patologias (Hereu et al., 2012 Boudouresque & Verlague, 2020), alterações na abundância de predadores (Hereu et al., 2005), a heterogeneidade do substrato (Hereu et al., 2005), fatores abióticos como a temperatura da água, valores de salinidade, a sedimentação, o hidrodinamismo, o afloramento costeiro (upwelling) (Hereu et al., 2012; Boudouresque & Verlaque, 2020) e a exploração (Bertocci et al., 2014). Por efeito da atuação destes fatores, é comum verificarem-se variações anual e espacial na abundância e nas densidades de P. lividus, tanto em níveis verticais, como horizontais (Boudouresque & Verlaque, 2020).

1.2.1. Ciclo de vida

Embora já tenha sido relatada a existência de indivíduos hermafroditas de *P. lividus*, esta é considerada uma espécie dióica (sexos separados) que não apresenta dimorfismo sexual externo (Ouréns, 2013; de Casamajor et al., 2017; Hickman et al., 2017; Boudouresque & Verlaque, 2020), sendo apenas possível a sua diferenciação aquando da libertação de gametas (oócitos com coloração alaranjada e espermatozoides com coloração esbranquiçada) (Mendes et al., 2018). Esta espécie é considerada

meroplanctónica, uma vez que possui uma fase planctónica e uma fase bentónica no seu ciclo de vida (Figura 6) (Dos Santos et al., 2016; Boudouresque & Verlaque, 2020).

Na costa ocidental de Portugal Continental, a maturação gonadal dos indivíduos de *P. lividus* é simultânea entre ambos os sexos e ocorre, geralmente, ao longo do outono e do inverno, seguida de uma única (embora prolongada) desova ao longo

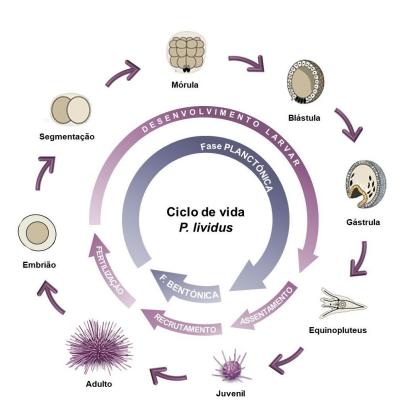


Figura 6 - Ciclo de vida do ouriço-do-mar Paracentrotus lividus.

da primavera e do verão, coincidindo com a floração do fitoplâncton e o aumento da temperatura e a duração do dia (Gago et al., 2001; Machado et al., 2019; Boudouresque & Verlaque, 2020). Cada fêmea desta espécie liberta entre 100 mil e 20 milhões de óvulos na coluna de água (dependendo do tamanho das suas gónadas), sendo posteriormente fertilizados pelos espermatozoides, igualmente libertados na coluna de água e guiados de encontro aos óvulos por quimiotaxia (Ouréns, 2013; Raymond Banks, 2014). Após a fecundação, decorre o estágio de segmentação, em que os ovos formados sofrem mitoses sucessivas até ao estágio de mórula, no qual adquirem uma forma semelhante a uma amora (Ouréns, 2013; Raymond Banks, 2014). As mitoses seguintes conduzem ao estágio de blástula, em que se desenvolvem os cílios, permitindo a sua deslocação na coluna de água (Ouréns, 2013; Raymond Banks, 2014). Em seguida, verifica-se o estágio de gástrula, que se caracteriza pelo desenvolvimento do tubo digestivo (Ouréns, 2013; Raymond Banks, 2014). Cerca de 48 horas após a fecundação são formados os equinopluteus, larvas planctotróficas pelágicas (alimentam-se de outros organismos presentes no plâncton) com membros ciliados que aumentam a sua flutuabilidade na coluna de água (Pawlik, 1992; Ouréns, 2013; Raymond Banks, 2014). Os equinopluteus apresentam uma longevidade de 23 a 29 dias (Gago et al., 2001; Boudouresque & Verlaque, 2020), ao longo da qual a morfogênese prossegue, particularmente ao nível do citoesqueleto, dando origem a uma

simetria radiada típica do adulto e predeterminando a passagem dos indivíduos para o bentos (Raymond Banks, 2014). O seu crescimento é afetado pela temperatura, pela salinidade e pelas radiações ultravioleta, o que provoca uma maior abundância destes indivíduos próximo à superfície da água (Balch & Scheibling, 2001; Metaxas, 2020). Estas larvas estão altamente dependentes do hidrodinamismo para a sua deslocação passiva, podendo apenas deslocar-se ativamente na vertical, nomeadamente para aproveitar a disponibilidade de alimentos e evitar predadores (Balch & Scheibling, 2001; Metaxas, 2020; Duchaud et al., 2021). Os equinopluteus podem derivar desde alguns metros a centenas de quilómetros do seu local de origem, com o intuito de localizar um substrato que estimule o assentamento (Pawlik, 1992; Metaxas, 2020; Duchaud et al., 2021). O assentamento consiste na transição das larvas planctónicas para o bentos (substrato marinho), dando início à metamorfose para juvenis bentónicos (Figura 7) (Pawlik, 1992; Balch & Scheibling, 2001). A indução do assentamento e conseguinte metamorfose está dependente de diversos fatores físicos, biológicos e químicos (Balch & Scheibling, 2001), entre eles a complexidade do substrato, por aumentar a disponibilidade de abrigos, oferecendo proteção contra o hidrodinamismo e predadores (Hereu et al., 2005), a disponibilidade de alimento (Boudouresque & Verlaque, 2020) e a presença de coespecíficos adultos (Balch & Scheibling, 2001), pois permitem aumentar as chances de sobrevivência dos juvenis ao oferecer abrigo na sua canópia de espinhos (Ouréns, 2013; Duchaud et al., 2021). Após o assentamento das larvas (indivíduos com diâmetros entre os 0,3 a 0,4 mm), os juvenis devem sobreviver até a metamorfose estar completa (1 mm de diâmetro), sendo esta fase designada por recrutamento (Boudouresque & Verlague, 2020).



Figura 7 - Juvenil de Paracentrotus lividus.

1.2.2. Recrutamento

O recrutamento pode ser definido como um processo chave para a demografia e dinâmica populacional de P. lividus, visto que os padrões de distribuição e abundância desta espécie dependem do sucesso desta fase do ciclo de vida (Pineda et al., 2009; Ouréns et al., 2014). Os estágios iniciais da vida bentónica são considerados dos principais gargalos para o ciclo de vida destes ouriços-do-mar, por serem dos períodos em que se verifica uma maior vulnerabilidade dos indivíduos, ao estarem sujeitos a novos habitats, diferentes fontes de alimento, doenças, competição interespecífica e intraespecífica e a diferentes predadores, sendo esta última a maior causa de mortalidade pós-assentamento (Tomas et al., 2004; Jennings & Hunt, 2010; Ouréns et al., 2014). Por conseguinte, os padrões de recrutamento de *P. lividus* apresentam uma grande variabilidade interanual, com anos de sucesso intercalados com anos de recrutamento pobre (Tomas et al., 2004). assim como uma grande variabilidade espacial em todas as escalas, quer entre habitats adjacentes (alguns metros), entre locais (dezenas de metros) e entre regiões (centenas de quilómetros) (Balch & Scheibling, 2001). O recrutamento em massa de indivíduos de P. lividus ocorre na primavera (entre maio e junho), sendo possível a sua ocorrência ao longo de todo o ano, embora menos pronunciado (López et al., 1998; Dos Santos et al., 2016; Machado et al., 2019; Boudouresque & Verlaque, 2020).

Foram já desenvolvidos diversos métodos para o estudo do assentamento e recrutamento de ouriços-do-mar, como P. lividus, podendo ser realizados em condições laboratoriais ou in situ. Em estudos efetuados em laboratório é realizada uma cultura larvar, mantendo as condições ideais para o desenvolvimento das mesmas até estas atingirem a competência metamórfica e assentarem nos diferentes substratos disponibilizados, como pequenas rochas de diferentes composições, cobertas ou não por algas (como coralinas), folhas de algas ou matrizes plásticas (Cameron & Schroeter, 1980; Rowley, 1989; Harrold et al., 1991). Para estudos realizados in situ são habitualmente utilizados coletores artificiais (Figura 8), uma vez que os recrutas podem possuir dimensões muito reduzidas dificultando a sua visualização "a olho nu" e por se instalarem maioritariamente em substratos que não podem ser removidos do local (Jennings & Hunt, 2010). São exemplos de coletores artificiais os cilindros de policloreto de vinil (PVC) contendo uma superfície/área com algas ou relva sintética (Harrold et al., 1991; Miller & Emlet, 1997), biofiltros como filtros de aquário, escovas de ladrilhador, bases de PVC contendo fibras de coco ou relva sintética, e conchas de bivalves nuas ou contendo algas incrustadas nas mesmas (Ebert et al., 1994; Lambert & Harris, 2000; Hereu et al., 2004; Balsalobre et al., 2016). Através da utilização

destes coletores que simulam o substrato natural e posterior contabilização dos indivíduos recrutados nos mesmos, torna-se possível a determinação da variação temporal e espacial do assentamento e do recrutamento (Jennings & Hunt, 2010).

Por ser considerado um processo chave para a demografia e dinâmica populacional de *P. lividus* (Pineda et al., 2009; Ouréns et al., 2014) e por demonstrar uma grande variabilidade espacial em todas as escalas, inclusive em habitats adjacentes (Balch & Scheibling, 2001), o recrutamento pode explicar a elevada variação vertical na densidade e abundância de indivíduos já observada nesta espécie, nomeadamente nas poças-demaré, onde é comum uma maior densidade de indivíduos de menores dimensões relativamente aos canais e subtidal (Jacinto & Cruz, 2012; Jacinto et al., 2013).



Figura 8 - Exemplos de coletores artificiais (escova de ladrilhador, biofiltro e base de PVC com fibras de coco).

1.3. Objetivos

Tendo por base as características do ouriço-do-mar *Paracentrotus lividus* descritas anteriormente, foi definido como objetivo geral desta dissertação a caracterização do processo chave recrutamento, descrevendo os seus padrões de variação espacial. Foram também definidos como objetivos específicos o estudo dos padrões de variação do recrutamento em diferentes habitats (poças-de-maré, canais e subtidal pouco profundo) e o estudo dos padrões de variação do diâmetro dos indivíduos recrutados nesses mesmos habitats. Deste modo, foram testadas as seguintes hipóteses: "o recrutamento de indivíduos

do ouriço-do-mar *Paracentrotus lividus* é superior nas poças-de-maré quando comparado com os canais e o subtidal" e "o diâmetro dos indivíduos recrutados varia consoante o habitat em que se inserem".

2. Materiais e métodos

Este estudo foi realizado no âmbito do projeto Ouriceira Mar (Jacinto et al., 2021), com o intuito de estudar e caracterizar o recurso ouriço-do-mar *Paracentrotus lividus* na Ericeira e regiões adjacentes. Este projeto contou com a coordenação técnica da Faculdade de Ciências, da Universidade de Évora e do Centro de Ciências do Mar e do Ambiente e decorreu entre julho de 2019 e 15 de novembro de 2021, entre as regiões de Peniche e Cascais. Possuiu como objetivos gerais o mapeamento de habitats marinhos e de populações e estudo da biologia e ecologia de ouriço-do-mar; a caracterização da atividade de apanha de ouriços-do-mar e do seu impacto sobre as respetivas populações; a caracterização do potencial económico do recurso ouriço-do-mar; a transferência de conhecimentos a pescadores e proposta de medidas de gestão da atividade de apanha de ouriços-do-mar; e a realização de experiências de repovoamento com o ouriço-do-mar Paracentrotus lividus. A realização deste projeto contribuiu significativamente para o aumento do conhecimento sobre a o estado do recurso ouriço-do-mar *Paracentrotus lividus* nesta área geográfica.

2.1. Áreas de estudo

O estudo foi realizado em dois setores costeiros de Portugal Continental: Peniche (39°21′20″ N, 9°22′52″ W) e Sines (37° 57′ 22.39″ N, -8° 52′ 11.24″ W). Em ambos os setores selecionados são predominantes os substratos rochosos, expostos a um forte hidrodinamismo e onde é comum a existência de *P. lividus* ao longo de toda a sua extensão. Em cada um destes setores, foram selecionados aleatoriamente dois locais que distam dezenas de quilómetros entre si, para o estudo dos padrões de variação espacial no recrutamento do ouriço-do-mar *P. lividus* e para os padrões de variação no diâmetro dos recrutas. Em Peniche, foram selecionados o Porto Batel (39°19′21.2″ N, 9°21′32.9″ W) e a Praia da Gamboa (39°21′52.8″ N, 9°22′22.8″ W), e em Sines foram selecionados o Cabo de Sines (37°57′42.6″ N 8°53′08.1″ W) e a Praia do Burrinho (37°52′46.3″ N 8°47′46.9″ W), estando esta última inserida no Parque Natural do Sudoeste Alentejano e Costa Vicentina (Figura 9).

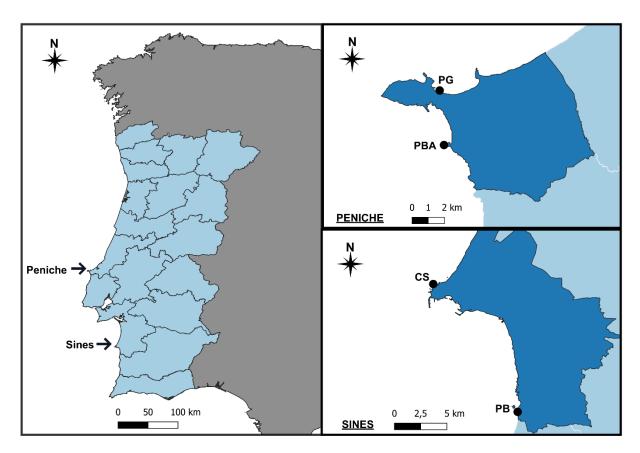


Figura 9 - Localização das regiões em estudo (Peniche e Sines) e respetivos sites (PG – Praia da Gamboa e PBA – Porto Batel, CS – Cabo de Sines e PBU – Praia do Burrinho) em Portugal Continental. Mapa realizado com recurso ao software QGIS.

Em cada um destes locais foram considerados três habitats distintos (Figura 10): poças-de-maré, canais (inferior a dois metros de profundidade) e subtidal raso (até dez metros de profundidade). O trabalho de campo realizado nestes locais decorreu entre os meses de julho e setembro de 2021, coincidindo com o momento previsto para o principal evento de recrutamento anual.

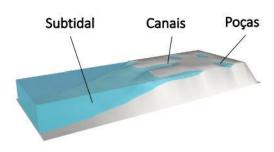


Figura 10 – Habitats selecionados para a realização do estudo.

2.2. Recrutamento

Para o estudo dos padrões de variação espacial do recrutamento, foram realizadas missões apeadas e mergulho livre ou com recurso a escafandro, com uma equipa de 2 a 4 pessoas, para a colocação de coletores artificiais de larvas e juvenis, sendo, neste caso, selecionadas as escovas de ladrilhador (Figura 11). Amplamente utilizadas por constituírem um método não destrutivo, pela sua comprovada eficácia em estudos de recrutamento, por serem facilmente tratáveis e disponíveis para uma replicação extensiva (Hereu et al., 2004), as escovas de ladrilhador consistem em escovas



Figura 11 - Escova de ladrilhador no subtidal rochoso.

comerciais com base de madeira de 20 x 6 cm e cerdas sintéticas de nylon amarelo. Estes coletores artificiais permitem garantir condições de estudo comparáveis, possibilitando a obtenção de uma previsão dos eventos de recrutamento (Balch & Scheibling, 2001; Hereu et al., 2004). Para a instalação de cada escova de ladrilhador, foi realizado um furo no substrato rochoso onde se pretendia a sua instalação, com recurso a um berbequim subaquático (NEMO® Hammer Drill 50 m). Em seguida, foi colocada uma bucha e, realizando um furo no centro da escova de ladrilhador, a mesma foi aparafusada ao



Figura 12 – Instalação de um coletor artificial no substrato rochoso.

substrato (Figura 12). Foram instaladas cinco réplicas destes coletores em cada um dos habitats dos sites previamente selecionados, sendo mantidas durante um mês e posteriormente recolhidas e substituídas (Figura 13) por novas réplicas no mesmo local para o mês seguinte. Os coletores artificiais recuperados foram armazenados em sacos individuais com fecho hermético para a diminuição de possíveis perdas de conteúdo biológico e/ou sedimento

fixados nas escovas durante o tempo que permaneceram no terreno e, em seguida, transportadas para o laboratório para triagem.



Figura 13 - Recolha e substituição dos coletores artificiais nas poças-de-maré do Cabo de Sines.

No laboratório, estas foram congeladas até serem lavadas sob jato de água doce de alta pressão para a libertação do seu conteúdo (Figura 14) e removendo o restante nas cerdas com recurso a uma pinça. O conteúdo de cada coletor foi então filtrado utilizando um crivo de 250 µm (Figura 15) e armazenado em frascos com uma solução salina, fixada com formol (~10%).



Figura 14 – Lavagem de um coletor artificial sob jato de água.



Figura 15 – Filtragem do conteúdo do conteúdo artificial.

Posteriormente, as amostras foram observadas à lupa binocular, onde foram registados o diâmetro e a abundância dos recrutas de *P. lividus* (Figura 16). O recrutamento foi definido como o número total de recrutas (equinopluteus e juvenis recémmetamorfoseados) de *P. lividus* incorporados nos coletores após um mês no campo.



Figura 16 - Recruta de P. lividus observado no conteúdo de um coletor artificial.

2.3. Análise estatística

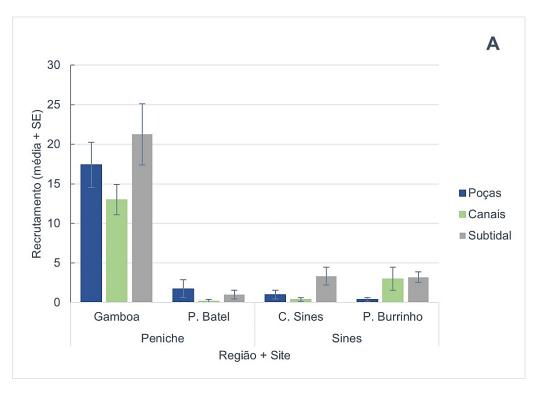
Por forma a compreender a variação do recrutamento de P. lividus entre habitats, os dados de recrutamento obtidos em ambas as datas foram analisados através de duas Análises de Variância (ANOVA) de 3 fatores: (1) região (Re), um fator fixo com 2 níveis (Peniche e Sines); (2) site (Si), um fator aleatório de 2 níveis aninhado em Re (Praia da Gamboa e Porto Batel na região de Peniche, Cabo de Sines e Praia do Burrinho na região de Sines); (3) habitat (Ha), um fator fixo e ortogonal de 3 níveis (poças-de-maré, canais e subtidal). Para a realização destas análises de variância recorreu-se ao programa estatístico GMAV.5 for Windows (Institute of Marine Ecology, University of Sydney), segundo Underwood (1997). Uma vez que se verificaram perdas de coletores artificiais nos diferentes habitats em ambas as datas de amostragem (cerca de 10,83% dos coletores artificiais), foi atribuído o valor médio do número total de ouriços encontrados no habitat, site e data correspondente aos coletores perdidos, por forma a garantir o balanceamento de dados. Previamente à realização da ANOVA, foi verificada a homogeneidade de variância com recurso ao Cochran's C-test. Não foi possível verificar a homogeneidade de variância (P < 0,01), tendo sido aplicada uma transformação logarítmica (ln(x+1)) dos dados, de forma a estabilizar as variâncias.

De modo a verificar a existência de variação no diâmetro dos recrutas consoante o habitat, foram agrupados os dados de ambas as datas, regiões e sites nos respetivos habitats e realizada uma Análise de Variância (ANOVA) de 1 fator: habitat (Ha), um fator fixo de 3 níveis (poças-de-maré, canais e subtidal), através do programa estatístico GMAV.5 for Windows (Institute of Marine Ecology, University of Sydney). De forma a garantir o balanceamento de dados, foram selecionados aleatoriamente 100 indivíduos em cada um dos habitats (das poças-de-maré, canais e subtidal), uma vez que o número de indivíduos encontrados em cada um dos habitats diferia. Previamente à realização da ANOVA, foi verificada a homogeneidade de variância com recurso ao Cochran's C-test. Uma vez que se verificou a homogeneidade de variância (P > 0,05), não foi necessário aplicar uma transformação de dados.

3. Resultados

3.1. Recrutamento

O recrutamento mensal de P. lividus em agosto e setembro de 2021 demonstrou-se altamente variável entre os três habitats selecionados, assim como entre ambas as regiões (Figura 17). Na data 1, foram observados 4.2 ± 1.32 (média \pm erro padrão) recrutas de P. lividus por coletor nos canais, 5.1 ± 1.78 recrutas por coletor nas poças-de-maré e 7.2 ± 2.10 recrutas por coletor no subtidal. Relativamente às regiões, em Peniche foram observados 9.1 ± 1.77 recrutas por coletor, enquanto em Sines foram observados 1.9 ± 0.39 recrutas por coletor. Na data 2, foram observados 2.7 ± 1.13 (média \pm erro padrão) recrutas de P. lividus por coletor nos canais, 8.6 ± 1.97 recrutas por coletor nas poças-demaré e 3.8 ± 1.35 recrutas por coletor no subtidal. No que diz respeito às regiões, em Peniche foram observados 4.5 ± 1.21 recrutas por coletor, enquanto em Sines foram observados 5.7 ± 1.42 recrutas por coletor. As diferenças entre regiões e entre habitats descritas anteriormente não foram consideradas significativas pela ANOVA realizada para a data 1 (Tabela 1), nem pela ANOVA realizada para a data 2 (Tabela 2), não se verificando efeitos da região nem de habitat nos padrões de variação espacial do recrutamento. O site (Si) foi a única variável considerada significativa pelas ANOVAs realizadas.



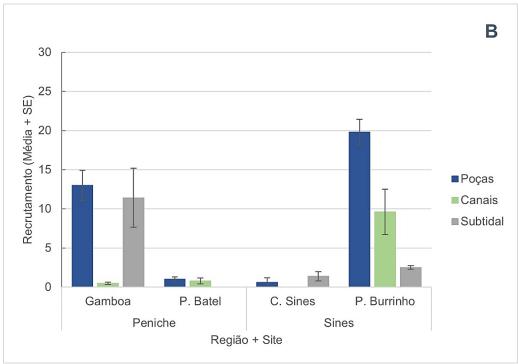


Figura 17 - Valores médios do recrutamento mensal de ouriço-do-mar Paracentrotus lividus (média + SE) em coletores artificiais (n = 5) nas diferentes regiões, respetivos sites e habitats, em ambas as datas (A - data 1, agosto; B - data 2, setembro).

Tabela 1 - ANOVA do número de recrutas de ouriço-do-mar P. lividus relativamente à região (Re), site (Si) e habitat (Ha), na Data 1; Transformação: In (x+1); Teste de Cochran: C = 0,2044 (p > 0,05); Valores a negrito indicam significância (p < 0,05).

ANOVA						
Source of variation	SS	DF	MS	F	Р	F versus
re	10,4573	1	10,4573	0,50	0,5523	si(re)
si(re)	41,7226	2	20,8613	63,69	0,0000	RES
ha	3,2490	2	1,6245	3,59	0,1281	haXsi(re)
reXha	2,1613	2	1,0807	2,39	0,2079	haXsi(re)
haXsi(re)	1,8115	4	0,4529	1,38	0,2540	RES
RES	15,7231	48	0,3276			
тот	75,1248	59				

Tabela 2 - ANOVA do número de recrutas de ouriço-do-mar P. lividus relativamente à região (Re), site (Si) e habitat (Ha), na Data 2; Transformação: In (x+1); Teste de Cochran: C = 0,2214 (p > 0,05); Valores a negrito indicam significância (p < 0,05).

ANOVA						
Source of variation	SS	DF	MS	F	Р	F versus
re	0,4455	1	0,4455	0,02	0,8934	si(re)
si(re)	38,7375	2	19,3687	97,79	0,0000	RES
ha	7,7850	2	3,8925	1,00	0,4444	haXsi(re)
reXha	1,7533	2	0,8766	0,23	0,8078	haXsi(re)
haXsi(re)	15,5651	4	3,8913	19,65	0,0000	RES
RES	9,5071	48	0,1981			
тот	73,7935	59				

3.2. Diâmetro

Foram medidos no total 583 recrutas de *P. lividus* recolhidos dos coletores artificiais, sendo que 366 destes indivíduos pertenciam aos coletores recolhidos em Peniche e 217 aos coletores recolhidos em Sines. O diâmetro da carapaça destes recrutas variou entre os 0,386 mm e os 8,505 mm, apresentando uma média de 0,9 mm ± 0,03 mm. Indivíduos entre os 0,6 mm e os 0,9 mm de diâmetro representaram a grande maioria dos recrutas recolhidos do conteúdo dos coletores artificiais, correspondendo a cerca de 32% do número total (Figura 18).

O diâmetro dos indivíduos recrutados nos coletores artificiais demonstrou grandes similaridades entre os três diferentes habitats estudados, apresentando um diâmetro médio de 1,2 mm \pm 0,06 mm nas poças-de-maré, 1,2 mm \pm 0,08 mm nos canais e 1,1 mm \pm 0,08 mm no subtidal (Figura 19). A variável habitat (Ha) não foi considerada significativa pela ANOVA realizada (Tabela 3), sugerindo que o habitat em que os recrutas se inserem não provoca variação no seu diâmetro.

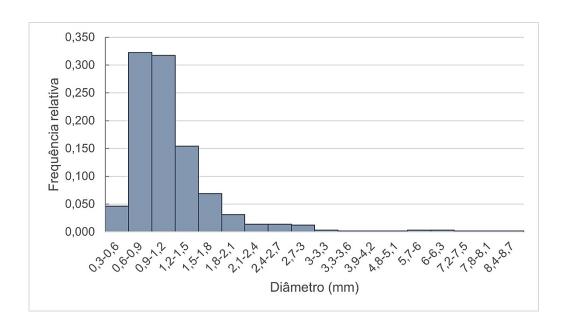


Figura 18 - Frequência relativa por classe dimensional (de 0,3 mm) dos recrutas observados nos coletores artificias recolhidos.

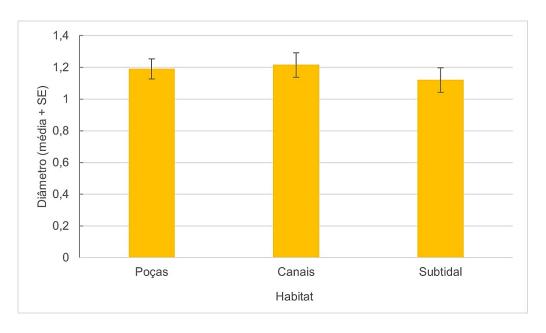


Figura 19 - Valores médios do diâmetro dos recrutas de ouriço-do-mar Paracentrotus lividus (média + SE) encontrados nos coletores artificiais nos diferentes habitats.

Tabela 3 - ANOVA do diâmetro de recrutas de ouriço-do-mar P. lividus relativamente ao habitat (Ha). Teste de Cochran: C = 0.3743 (p > 0.05).

ANOVA						
Source of variation	SS	DF	MS	F	Р	F versus
ha	0,4885	2	0,2443	0,46	0,6320	RES
RES	157,8782	297	0,5316			
тот	158,3667	299				

4. Discussão

Padrões de distribuição, de abundância e de diversidade de organismos bentónicos podem ser gerados pela interação de processos biológicos locais, processos ecológicos de maior escala e pelas características dos habitats em questão (Domínguez et al., 2015). O recrutamento do ouriço-do-mar *Paracentrotus lividus* foi sugerido como um dos processos chave na determinação dos padrões de distribuição e de abundância desta espécie, por exibir uma elevada variabilidade espacial em todas as escalas, inclusive em habitats adjacentes (Pineda et al., 2009; Ouréns et al., 2014). Nas poças-de-maré, é comum observar-se uma maior densidade de indivíduos de *P. lividus* de menores dimensões quando comparado com os canais e o subtidal (Jacinto & Cruz, 2012; Jacinto et al., 2013; Jacinto et al., 2021). O recrutamento poderia explicar esta elevada variação vertical de densidade e abundância, uma vez que as poças-de-maré apresentam diversos fatores que poderiam induzir o assentamento e posterior recrutamento de novos indivíduos desta espécie, tais como a disponibilidade de abrigo, oferecendo proteção contra predadores e contra o hidrodinamismo e a disponibilidade de alimento (Domínguez et al., 2015).

Contudo, neste estudo, através das ANOVAs realizadas para os dados obtidos nas duas datas, não foi possível aferir os efeitos das regiões nem dos habitats nos padrões de variação espacial do recrutamento, sendo o site (Si) a única variável considerada significativa. Estes resultados sugerem a existência de uma maior variabilidade do recrutamento de Paracentrotus lividus a pequena escala espacial (entre locais). Posto isto, a hipótese "o recrutamento de indivíduos do ouriço-do-mar Paracentrotus lividus é superior nas poças-de-maré quando comparado com os canais e o subtidal" definida para este estudo é refutada. Estes resultados vão de acordo com o estudo de Hereu et al. (2004), onde foi observado um assentamento altamente variável em todas as escalas investigadas, apresentando uma forte irregularidade nas menores escalas espaciais (dezenas de metros), sendo que o tipo de substrato, o nível de proteção e as densidades populacionais não foram significativos na determinação do recrutamento dos indivíduos desta espécie. Por outro lado, os resultados obtidos neste estudo de recrutamento diferiram dos resultados obtidos no estudo de Tomas et al. (2004), onde foi estudado o assentamento de P. lividus em dois habitats diferentes: uma parede rochosa vertical e um prado de Posidonia oceanica. As densidades de recrutas de P. lividus foram díspares nestes dois habitats, verificando-se um maior recrutamento no substrato rochoso e um recrutamento quase nulo no prado de P. oceanica, indicando a possível existência de fatores que potenciem a indução do assentamento na parede rochosa vertical. Estes resultados contrastantes

podem dever-se ao facto de as técnicas de amostragem utilizadas diferirem entre si. Embora tenham sido utilizadas escovas de ladrilhador como coletores artificiais de larvas e juvenis de P. lividus em ambos os estudos, neste estudo os coletores foram vinculados ao substrato rochoso e recolhidos/trocados após um mês no terreno, enquanto no estudo de Tomas et al. (2004) foram dispostos individualmente em linhas de corda suspensas na coluna de água com uma pequena boia e ancoradas ao fundo, sendo recolhidos/trocados semanalmente. Ao estarem suspensos na coluna de água e, por conseguinte, distanciados do substrato, torna-se possível que exista uma influência nos efeitos da predação inicial ou na migração dos recrutas de P. lividus para substratos adjacentes. Para além disso, o estudo de Tomas et al. (2004) decorreu ao longo de 4 anos, sendo registados dois picos principais de assentamento a cada ano: um na primavera/início do verão (maior) e um segundo pico no outono/inverno. O presente estudo apresentou uma duração de 3 meses (entre julho e setembro de 2021), tendo-se observado apenas um pico de assentamento de primavera/verão, resultando numa menor robustez de dados quando comparado com o estudo de Tomas et al. (2004). Do mesmo modo, sendo o recrutamento um evento extremamente variável interanualmente, é possível que 2021 tenha representado um ano de fraco recrutamento quando comparado com os anos avaliados por Tomas et al. (2004).

O recrutamento heterogéneo que se verificou entre sites (Si) pode ser resultado da distribuição igualmente heterogénea das larvas de *P. lividus* na coluna de água. Esta distribuição larvar pode ser proveniente do comportamento alimentar agregativo das larvas desta espécie, da sua mortalidade por predação ou por ação de fatores físicos, como o hidrodinamismo, podendo manter os equinopluteus retidos localmente (Metaxas, 2020).

Embora o recrutamento variável possa ser um fator importante para a demografia e dinâmica populacional de *P. lividus* (Pineda et al., 2009; Ouréns et al., 2014), este parece não ser o principal fator a provocar padrões de variação na densidade e abundância desta espécie no litoral rochoso de Portugal Continental. Fatores de pós-assentamento podem ser mais importantes na determinação destes padrões, tais como a abundância de predadores (Hereu et al., 2005), a competição intraespecífica e interespecífica por recursos (Privitera et al., 2008; Boudouresque & Verlaque, 2020), a migração (Crook et al., 2000), as patologias (Hereu et al., 2012; Boudouresque & Verlaque, 2020), a sobrepesca (Bertocci et al., 2014) e os fatores abióticos (Hereu et al., 2012).

A predação é considerada um dos processos mais importantes na determinação da estrutura e dinâmica populacional de ouriços-do-mar (Sala & Zabala, 1996; Guidetti, 2004; Hereu et al., 2005; Bonaviri et al., 2010), mediando o seu comportamento na escolha do

habitat, no comportamento de agregação e nos padrões de forrageio (Sala & Zabala, 1996). A mortalidade de ouriços-do-mar é particularmente elevada ao longo dos primeiros momentos da vida bentónica e pode exceder os 30% no primeiro dia, sendo a predação uma das maiores causas para a ocorrência deste fenómeno (Gosselin & Qian, 1997). São diversos os predadores destes equinodermes, entre eles teleósteos (como o Diplodus sargus), estrelas-do-mar (como a Marthasterias glacialis) e crustáceos (como o Calcinus tubularis), podendo ser predadores regulares ou ocasionais (Sala & Zabala, 1996; Guidetti, 2004; Bonaviri et al., 2010; Boudouresque & Verlaque, 2020). O ouriço-do-mar Paracentrotus lividus apresenta defesas morfofuncionais contra estes predadores como a tenacidade de fixação, o comprimento dos espinhos e a espessura da sua carapaça, sendo estas defesas mais eficazes quanto maior o ouriço-do-mar (Boudouresque & Verlaque, 2020). Os P. lividus juvenis são predados principalmente por teleósteos, sendo os recrutas de menores dimensões predados por peixes menores do que 20 centímetros, como o Coris julis, enquanto os recrutas de maiores dimensões são predados por peixes maiores, como o Diplodus sargus (Hereu et al., 2005). Deste modo, é essencial que estes juvenis se insiram num habitat de elevada complexidade estrutural, que apresente rugosidade no substrato e forneça diversas hipóteses de abrigo contra a predação, diminuindo assim a sua mortalidade (Hereu et al., 2005; Jacinto et al., 2013).

Em resposta à pressão predatória, é comum observarem-se mudanças comportamentais nos indivíduos de P. lividus (Hereu, 2005). Estas mudanças podem provocar migrações individuais e até mesmo movimentos sincronizados em populações de ouriços-do-mar desta espécie, o que pode dar origem a agregações localizadas, como é observado nas poças-de-maré (Barnes & Crook, 2001; Hereu, 2005; Boudouresque & Verlaque, 2020). Os movimentos migratórios realizados por indivíduos de *P. lividus* podem ser observados diariamente à escala local entre abrigos, de noite ou de dia consoante a atividade predatória, tendo como objetivo a procura por melhores refúgios e/ou por alimento (Barnes & Crook, 2001; Hereu, 2005; Boudouresque & Verlague, 2013). Contudo, indivíduos em condições muito expostas, como se verificam em poças-de-maré, podem não apresentar qualquer movimento diário, mantendo-se protegidos em tocas e alimentando-se de organismos multicelulares fotossintéticos que se encontrem à deriva (Boudouresque & Verlaque, 2020). Indivíduos em crescimento migram destas áreas para habitats mais profundos, por apresentarem diâmetros superiores aos das tocas em que se inseriam e pela necessidade de mudança na sua dieta (para algas eretas) (Pearse & Hines, 1987; Fernandez et al., 2001; Boudouresque & Verlaque, 2020).

A competição intraespecífica e/ou interespecífica pode, igualmente, afetar a abundância e densidade de P. lividus, bem como o seu comportamento, principalmente em habitats que apresentem área limitada e escassez de alimento (Privitera et al., 2008; Boudouresque & Verlaque, 2020). São conhecidas diversas espécies que competem diretamente com *P. lividus* (Boudouresque & Verlaque, 2020). Em Portugal Continental, são exemplos destas espécies os moluscos do género Patella e o teleósteo herbívoro Sarpa salpa, por possuírem uma dieta muito semelhante à deste ouriço-do-mar (Boudouresque & Verlaque, 2020). A competição com estas duas espécies herbívoras, assim como a competição intraespecífica em elevadas densidades populacionais podem afetar o potencial reprodutivo de *P. lividus*, afetando a gametogénese e diminuindo o índice gonadal dos indivíduos nestas condições, o que pode comprometer o ciclo reprodutivo seguinte e a sobrevivência dos mesmos a longo prazo, uma vez que as gónadas são também utilizadas como órgãos de armazenamento de reservas (Guillou et al., 2000; Tomas et al., 2005; Fabbrocini & D'Adamo, 2010). Outros exemplos de competidores diretos de P. lividus são o anelídeo Sabellaria alveolata e o bivalve Mytilus galloprovincialis. Estas duas espécies são ocupantes dominantes do mesmo substrato que o ouriço-do-mar, sendo que, em locais onde se verifique uma maior competição por território, podem excluir ouriços-do-mar menores que 50 mm de diâmetro (Boudouresque & Verlaque, 2020).

A mortalidade provocada por fatores abióticos e por patologias consiste num fator igualmente importante na determinação da abundância e densidade das populações de Paracentrotus lividus (Hereu et al., 2012; Boudouresque & Verlaque, 2020). As forças hidrodinâmicas são consideradas das maiores causas de mortalidade de juvenis desta espécie (Gosselin & Qian, 1997), principalmente no intertidal rochoso. Esta pode provocar a separação de indivíduos do substrato e/ou o transporte e deposição de areia/silte nos mesmos (Gosselin & Qian, 1997; Jacinto & Cruz, 2012; Jacinto et al., 2013; Cohen-Rengifo et al., 2017). Os indivíduos presentes nas poças-de-maré têm uma maior capacidade de resistir ao deslocamento induzido pelas forças hidrodinâmicas, uma vez que ocupam tocas profundas onde é possível a utilização dos seus espinhos, aderindo com firmeza ao substrato e reduzindo a área exposta ao hidrodinamismo (Jacinto & Cruz, 2012). A redução na sua exposição ao hidrodinamismo pode explicar a maior abundância de exemplares de P. lividus neste habitat. As alterações climáticas provocadas pela atividade do ser humano podem também mediar a densidade e abundância desta espécie de ouriço-do-mar (Cuthbert et al., 2021). As emissões de dióxido de carbono (CO₂) provocadas pela atividade humana e conseguinte dissolução em água do mar, provocam a alteração química da

mesma, levando à acidificação dos oceanos e alterando o estado de saturação do carbonato de cálcio (CaCO₃) (Byrne & Hernández, 2020). Esta alteração química pode provocar efeitos subletais nos ouriços-do-mar, visto que a calcificação das estruturas duras do seu esqueleto é um processo importante para o crescimento somático destes indivíduos e é realizada em ambas as fases do seu ciclo de vida (fase planctónica e bentónica). Este processo é então prejudicado pela acidificação dos oceanos e conseguinte diminuição do carbonato de cálcio, assim como pelos custos metabólicos de manter o equilíbrio ácidobase do seu organismo (Byrne & Hernández, 2020; Ebert, 2020). Do mesmo modo, o aumento da temperatura da água do mar associado às alterações climáticas afeta o crescimento, o comportamento, a resposta imune, a fecundidade, a expressão gênica e, em última instância, a sobrevivência de P. lividus (Byrne & Hernández, 2020; Cuthbert et al., 2021). A salinidade abaixo do ideal pode exacerbar os efeitos deste aumento da temperatura, diminuindo ainda mais a tolerância dos ouriços-do-mar às ondas de calor, o que pode provocar mortalidade em massa nas populações desta espécie (Byrne & Hernández, 2020; Cuthbert et al., 2021). Os P. lividus juvenis são os indivíduos que apresentam menor tolerância ao aumento da temperatura da água do mar e a níveis baixos de salinidade persistentes, representando uma grande ameaça à sobrevivência dos mesmos, o que pode comprometer posteriormente as populações locais de ouriços-do-mar (Gosselin & Qian, 1997; Cuthbert et al., 2021). As patologias também possuem a capacidade de regular as populações desta espécie (Sweet, 2020). Foram já descritas cerca de treze patologias que afetam os ouriços-do-mar, sendo a doença do ouriço-do-mar careca ("bald sea urchin disease") a mais comum em P. lividus (Sweet, 2020). Esta é caracterizada pelo aparecimento de lesões na parede corporal, pela perda de espinhos, de pés ambulacrais e de epiderme (Sweet, 2020). Habitualmente, esta patologia não é fatal, a menos que provoque a exposição e destruição do esqueleto do ouriço-do-mar, permitindo a entrada de bactérias (Sweet, 2020). As mudanças em ambientes considerados estáveis podem levar à emergência desta patologia nos ouriços-do-mar desta espécie, tal como os efeitos das alterações climáticas anteriormente descritos (Sweet, 2020).

Para além das atividades que incrementam o aquecimento global, o ser humano é igualmente responsável pela sobrepesca do ouriço-do-mar *Paracentrotus lividus* em diversos países, inclusive em Portugal (Pais et al., 2007). Esta atividade tem provocado efeitos diretos nas populações desta espécie, principalmente a nível da densidade média, no diâmetro e na biomassa, verificando-se uma diminuição de cada um destes três parâmetros (Guidetti et al., 2004; Pais et al., 2012; Bertocci et al., 2014). Esta atividade é

realizada no período da desova, sendo habitualmente colhidos os indivíduos de maiores dimensões e maduros sexualmente, o que pode levar a uma diminuição da fração de reprodutores na população e, por conseguinte, a uma menor taxa de reprodução, levando a um declínio irreversível da população (Ceccherelli et al., 2009; Tessier et al., 2010;, Ceccherelli et al., 2011; Jacinto et al., 2021). Nos locais em que esta atividade é amplamente realizada verificou-se uma menor proporção de indivíduos maiores que 50 mm (possivelmente por serem os mais capturados) e de indivíduos entre os 10 mm e os 20 mm (presumivelmente por não existir proteção na canópia de espinhos dos indivíduos de maiores dimensões, diminuindo as hipóteses de sobrevivência dos juvenis) (Tessier et al., 2010; Ceccherelli et al., 2011; Ouréns et al., 2013; Bertocci et al., 2014; Duchaud et al., 2021). Esta colheita, comercial ou lúdica, tem um impacto real nas populações desta espécie, podendo ter implicações para a sua conservação (Bertocci et al., 2014).

Os fatores descritos anteriormente podem atuar individualmente ou em conjunto na determinação dos padrões de variação de densidade e abundância de *P. lividus* (Hereu et al., 2012), permitindo, possivelmente, explicar a forte variação vertical que se observa nos habitats em que esta espécie se insere, onde se verifica uma maior abundância de indivíduos nas poças-de-maré, quando comparado com os canais e o subtidal (Jacinto et al., 2021; Jacinto et al., 2013; Jacinto & Cruz, 2012).

Tal como o estudo da variação do recrutamento entre habitats, a avaliação das taxas de crescimento é também um parâmetro importante para o estudo das populações de ouriço-do-mar Paracentrotus lividus (Jacinto et al., 2021). Existe uma variação notória nas dimensões dos ouriços-do-mar adultos entre os habitats em que esta espécie se insere, verificando-se a presença de indivíduos de menores dimensões nas poças-de-maré, com um aumento progressivo nas dimensões dos indivíduos presentes nos habitats subsequentes (Jacinto & Cruz, 2012; Jacinto et al., 2013; Jacinto et al., 2021). Esta variabilidade espacial nos tamanhos dos indivíduos adultos desta espécie de ouriço-do-mar pode sugerir que o crescimento pós-assentamento possa também ser bastante variável. Neste estudo foram medidos os indivíduos recrutados nos coletores artificiais das poçasde-maré, canais e subtidal de ambas as regiões, por forma a avaliar a existência de variação do seu diâmetro entre habitats. Contudo, a ANOVA realizada não considerou a variável habitat (Ha) significativa, sugerindo que a mesma não provoca efeitos sobre os padrões de variação do diâmetro dos recrutas de P. lividus. Deste modo, a hipótese definida para este estudo "o diâmetro dos indivíduos recrutados varia consoante o habitat em que se inserem" não é confirmada.

As taxas de crescimento de indivíduos *Paracentrotus lividus* dependem de inúmeros fatores, quer diretos como indiretos (Boudouresque & Verlaque, 2020). São exemplos destes fatores a quantidade e a qualidade de alimento disponível (Turon et al., 1995; Boudouresque & Verlaque, 2020; Jacinto et al., 2021), a predação, a competição intraespecífica e interespecífica (Boudouresque & Verlaque, 2020), a temperatura da água do mar (Padilla et al., 2014; Boudouresque & Verlaque, 2020; Jacinto et al., 2021) e o hidrodinamismo (Turon et al., 1995). A quantidade e a qualidade do alimento disponível podem alterar significativamente as taxas de crescimento dos indivíduos de P. lividus, verificando-se uma diminuição nas mesmas quando o alimento é de fraca qualidade e/ou escasso (Turon et al., 1995; Boudouresque & Verlaque, 2020). Relativamente ao fator predatório, verifica-se uma menor taxa de crescimento quando a sua pressão é elevada, visto ser necessário uma maior permanência em tocas, diminuindo a ingestão de alimento (Gago et al., 2001; Boudouresque & Verlague, 2020). De igual modo, quando a competição intraespecífica e interespecífica são mais intensas, verifica-se uma menor taxa de crescimento, principalmente nos indivíduos de menores dimensões (Boudouresque & Verlaque, 2020). A temperatura da água do mar também influencia as taxas de crescimento de P. lividus, promovendo um incremento das mesmas no fim da primavera, no verão e no início do outono, ao haver uma aceleração do metabolismo dos indivíduos (Padilla et al., 2014; Boudouresque & Verlague, 2013; Jacinto et al., 2021). No que diz respeito ao hidrodinamismo, em locais onde este é mais intenso é comum verificarem-se menores taxas de crescimento, visto que é necessário um maior gasto energético para realizar atividades que garantam a sobrevivência dos indivíduos, como a fixação ao substrato, a alimentação, a locomoção e a manutenção/recuperação das estruturas duras do corpo (Turon et al., 1995; de Casamajor et al., 2016).

Com base nos fatores que influenciam as taxas de crescimento de *P. lividus* descritos anteriormente, seria expectável um maior crescimento por parte dos indivíduos presentes em áreas pouco profundas, como nos canais e no subtidal, por se verificar uma maior disponibilidade de alimento, menor competição intraespecífica e interespecífica e menor atividade hidrodinâmica, quando comparado com zonas de águas rasas, como as poçasde-maré (Turon et al., 1995; Gago et al., 2001; de Casamajor et al., 2016; Jacinto et al., 2021;). Contudo, neste estudo o crescimento dos recrutas foi muito semelhante entre os diferentes habitats. Estes resultados podem dever-se ao facto de terem sido fornecidas as mesmas condições aos indivíduos recrutados (os coletores artificiais), que possivelmente forneceram um nível semelhante de proteção contra predadores, hidrodinamismo e

competição intraespecífica e interespecífica, sendo provável que os indivíduos se alimentassem de organismos fotossintéticos que se fixassem nas cerdas sintéticas dos coletores artificiais.

Alguns dos recrutas medidos (aproximadamente 1%) apresentaram dimensões acima do expectável (superior a 4 mm de diâmetro) para o tempo de permanência dos respetivos coletores no terreno. Assim, é possível que estes indivíduos tenham migrado do substrato natural adjacente para os coletores, tendo assentado previamente à colocação dos mesmos no terreno.

5. Conclusões

Através do presente estudo, foi possível estudar a variação espacial do recrutamento do ouriço-do-mar *P. lividus* no litoral rochoso de Portugal Continental, através da colocação de coletores artificiais no substrato de três habitats (poças-de-maré, canais e subtidal), em duas regiões de Portugal Continental: Peniche e Sines. O recrutamento mostrou-se altamente variável entre os três habitats (Ha) de ambas as regiões (Re), não sendo verificados efeitos de nenhuma destas duas variáveis. O site (Si) foi a única variável considerada significativa pelas ANOVAs realizadas, o que sugere a existência de uma variabilidade superior no recrutamento desta espécie à escala local (dezenas de metros). Embora este processo possa ser importante para a demografia de *P. lividus*, estes resultados sugerem que fatores de pós-assentamento, como a predação, a competição intraespecífica e interespecífica, a migração, a imergência de patologias, fatores abióticos e a sobrepesca, possam ser mais importantes na determinação dos padrões de densidade e de abundância desta espécie no litoral rochoso de Portugal Continental.

De igual modo, foi registado o diâmetro dos recrutas de *P. lividus* presentes nos coletores artificiais dos diferentes habitats, avaliando a variação espacial de dimensões. Com base nos resultados, é sugerido que o habitat em que os recrutas se inserem não influencia os padrões de variação do diâmetro dos mesmos. Ao terem sido fornecidas as mesmas condições aos indivíduos recrutados (coletores artificiais), é possível que os fatores que influenciam o crescimento, como a alimentação, a predação, a competição intraespecifica e interespecífica e o hidrodinamismo, tenham sido semelhantes nos três habitats, originando um crescimento similar nos recrutas estudados.

Com o intuito de determinar inteiramente a importância dos padrões de recrutamento para a manutenção da densidade e abundância de ouriços-do-mar *Paracentrotus lividus*, seria importante a realização de um estudo interanual, instalando um maior número de coletores artificiais de larvas e juvenis em mais locais para além dos selecionados para este estudo e, se possível, diminuindo o seu tempo de permanência em campo, recolhendo-os/substituindo-os ao fim de uma ou duas semanas. Seria também relevante a utilização de outros coletores artificiais ao invés das escovas de ladrilhador, como os biofiltros, por já terem demonstrado uma capacidade superior na coleta de recrutas desta espécie (Balsalobre et al., 2016). Desta forma, seria possível obter dados estatísticos mais robustos.

No que diz respeito ao estudo do diâmetro dos recrutas de *P. lividus* entre habitats, seria também relevante a realização de mais estudos experimentais, alterando o método

de amostragem (não utilizando coletores artificiais) e sujeitando os indivíduos aos fatores bióticos e abióticos inerentes aos diferentes habitats. Deste modo, seria possível aferir a influência de cada habitat sobre o seu crescimento.

5.1. Medidas de conservação

A exploração do ouriço-do-mar *Paracentrotus lividus* tem aumentado ao longo dos últimos anos em Portugal Continental, para consumo e venda das suas gónadas. Tendo em conta o seu papel ecológico, tanto como predador, como presa e pelo seu desempenho como bioengenheiro, assim como pelo seu papel como bioindicador, torna-se impreterível a conservação desta espécie. Desta forma, é importante aumentar o conhecimento e compreensão dos processos biológicos que determinam a sua dinâmica populacional, como o recrutamento, garantindo assim uma exploração mais sustentável.

Até à data, foram realizados poucos estudos acerca dos padrões de recrutamento de *P. lividus* em Portugal, embora sejam extremamente relevantes para o conhecimento da sua dinâmica populacional (Jacinto et al., 2021). A utilização de coletores artificiais possibilita a identificação de padrões de variação espaciais e temporais relativos à intensidade do recrutamento, permitindo antever os padrões subsequentes deste processo chave, identificando populações de elevado ou de baixo recrutamento e, por conseguinte, mais ou menos vulneráveis à exploração.

As leis que regulamentam a apanha deste equinoderme, como o tamanho mínimo de captura e o montante máximo diário permitido por apanhador, são raramente aplicadas, sendo este recurso explorado livremente, de forma intensa e desmedida, o que provoca um decréscimo destas populações (Castro, 2004; Ceccherelli, 2009; Pais, 2012). Para além disso, os pescadores apresentam uma tendência para a recolha de indivíduos de maiores dimensões, maduros sexualmente, recolhendo-os durante a época de desova. A recolha destes indivíduos pode provocar reduções nas taxas de reprodução, impactando o recrutamento de novos juvenis e, por conseguinte, causando um declínio irreversível das populações. Deste modo, torna-se necessário aumentar a fiscalização desta atividade, garantindo uma exploração sustentável, sendo de igual forma importante a implementação de novas políticas de maneio, como: definir um tamanho máximo de captura, protegendo os indivíduos com maior potencial reprodutivo; implementar um período de defeso biológico para a apanha deste equinoderme; criar e implementar uma rede de áreas marinhas protegidas, aumentado a fiscalização nas áreas que possuam fácil acesso, assim como nas

áreas marinhas protegidas já existentes; produzir indivíduos de *P. lividus* (como larvas e juvenis) em aquacultura, permitindo a restauração de populações no meio natural e/ou mitigando a pressão piscatória sobre as populações naturais; e realizar estudos regulares de padrões de recrutamento, de modo a determinar as populações mais vulneráveis à exploração, impedindo a apanha nesses locais. Para que estas medidas de maneio sejam verdadeiramente eficazes, é também necessário o aumento da consciência ambiental e da sensibilidade ecológica da população portuguesa, realizando ações de divulgação científica e de educação ambiental. Seria de igual modo importante a realização de estudos que fornecessem uma estimativa do limite mínimo de densidade de *P. lividus* que deve ser mantido, de modo a fazer uma melhor gestão pesqueira, contribuindo para uma exploração sustentável deste recurso.

6. Referências bibliográficas

- Agatsuma, Y. (2020). Stock enhancement of regular sea urchins. In J. M. Lawrence (Ed.). Developments in Aquaculture and Fisheries Science (Vol. 43, pp. 299-313). Elsevier. https://doi.org/10.1016/b978-0-12-819570-3.00017-2
- Andrew, N. L., Agatsuma, Y., Ballesteros, E., Bazhin, A. G., Creaser, E. P., Barnes, D. K. A., ... & Xiaoqi, Z. (2002). Status and management of world sea urchin fisheries. In *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review* (Vol. 40, pp. 351-438). CRC Press. https://doi.org/10.1201/9780203180594
- Balch, T. & Scheibling, R. E. (2001). Larval supply, settlement and recruitment in echinoderms. *Echinoderm studies* (6th ed., pp. 1-84). A. A. Balkema
- Balsalobre, M., Wangensteen, O. S., Palacín, C., Clemente, S., & Hernández, J. C. (2016). Efficiency of artificial collectors for quantitative assessment of sea urchin settlement rates. *Scientia Marina*, *80*(2), 207-216. http://dx.doi.org/10.3989/scimar.04252.13A
- Barnes, D., & Crook, A. (2001). Quantifying behavioural determinants of the coastal European sea-urchin Paracentrotus lividus. *Marine Biology*, *138*(6), 1205-1212. https://doi.org/10.1007/s002270100543
- Bertocci, I., Dominguez, R., Machado, I., Freitas, C., Godino, J. D., Sousa-Pinto, I., ... & Gaspar, M. B. (2014). Multiple effects of harvesting on populations of the purple sea urchin Paracentrotus lividus in north Portugal. *Fisheries Research*, *150*, 60-65. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.10.010
- Bonaviri, C., PiPitone, C., GianGuzza, P., & Hereu, B. (2010). Predation on young paracentrotus lividus settlers: implications for mediterranean rocky infralittoral stability/predazione su giovanili di paracentrotus lividus: implicazioni per la stabilità dei sistemi infralitorali rocciosi mediterranei. *Biologia Marina Mediterranea*, *17*(1), 99-101.
- Boudouresque, C. F., & Verlaque, M. (2020). Paracentrotus lividus. In *Developments in aquaculture and fisheries science* (Vol. 43, pp. 447-485). Elsevier. https://doi.org/10.1016/b978-0-12-819570-3.00026-3
- Byrne, M., & Hernández, J. C. (2020). Sea urchins in a high CO2 world: impacts of climate warming and ocean acidification across life history stages. In *Developments in*

- aquaculture and fisheries science (Vol. 43, pp. 281-297). Elsevier. https://doi.org/10.1016/b978-0-12-819570-3.00016-0
- Cameron, R. A., & Schroeter, S. C. (1980). Sea urchin recruitment: effect of substrate selection on juvenile distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser*, 2(3), 243-247. https://doi.org/10.3354/meps002243
- Castro, J. J. (2004). Predação humana no litoral rochoso alentejano: caracterização, impacte ecológico e conservação. Universidade de Évora. [Doctoral thesis, Universidade de Évora]. Repositório Digital de Publicações Científicas da Universidade de Évora. http://hdl.handle.net/10174/1717
- Ceccherelli, G., Pais, A., Pinna, S., Sechi, N., & Chessa, L. A. (2011). Human impact on Paracentrotus lividus: the result of harvest restrictions and accessibility of locations. *Marine Biology*, 158(4), 845-852. https://doi.org/10.1007/s00227-010-1611-5
- Ceccherelli, G., Pinna, S., & Sechi, N. (2009). Evaluating the effects of protection on Paracentrotus lividus distribution in two contrasting habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *81*(1), 59-64. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.10.007
- Cohen-Rengifo, M., Moureaux, C., Dubois, P., & Flammang, P. (2017). Attachment capacity of the sea urchin Paracentrotus lividus in a range of seawater velocities in relation to test morphology and tube foot mechanical properties. *Marine Biology*, *164*(4), 1-14. https://doi.org/10.1007/s00227-017-3114-0
- Crook, A. C., Long, M., & Barnes, D. K. (2000). Quantifying daily migration in the sea urchin Paracentrotus lividus. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80(1), 177-178. https://doi.org/10.1017/s0025315499001721
- Cuthbert, R. N., Sidow, A., Frost, K. F., Kotronaki, S. G., & Briski, E. (2021). Emergent effects of temperature and salinity on mortality of a key herbivore. *Journal of Sea Research*, 177, 102126. https://doi.org/10.1016/j.seares.2021.102126
- de Casamajor, M. N., Mahias, J., Castets, V., Caill-Milly, N., Bru, N., & Lissardy, M. (2017). Tidal level influence on the spawning process of the sea urchin Paracentrotus lividus (Lamarck, 1816) on a rocky shore (Bay of Biscay). *Regional Studies in Marine Science*, *9*, 126-134. https://doi.org/10.1016/j.rsma.2016.12.004
- Domínguez, R., Godino, J. D., Freitas, C., Machado, I., & Bertocci, I. (2015). Habitat traits and patterns of abundance of the purple sea urchin, Paracentrotus lividus (Lamarck,

- 1816), at multiple scales along the north Portuguese coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *155*, 47-55. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.12.048
- Dos Santos, A., Quintela, F., Dias, I., & De Sousa, L. F. (2016). *Taxonomia Ecologia e de Zooplâncton Marinho*: *Métodos e Técnicas de Amostragem, Contagem e Identificação*, (pp. 29, 39-41). Instituto Português do Mar e da Atmosfera, Curso http://biomarpt.ipma.pt/pdfs/1572Curso%207-Taxonomia%20e%20Ecologia%20de%20Zooplancton%20Marinho_Metodo%20e% 20tecnicas%20de%20amostragem%20contagem%20e%20identificacao.pdf
- Duchaud, S., Ternengo, S., Durieux, E. D., Bianchini, B., Garrido, M., Aiello, A., ... & Pasqualini, V. (2021). Influence of environmental patterns on gonadosomatic index and early life stages of Paracentrotus lividus in Corsica (Mediterranean Sea). *Regional Studies in Marine Science*, 42, 101645. https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101645
- Ebert, T. A. (2020). Growth and survival of postsettlement sea urchins. *In Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, (Vol. 43, pp. 95-145). Elsevier. https://doi.org/10.1016/b978-0-12-396491-5.00007-1
- Ebert, T. A., Schroeter, S. C., Dixon, J. D., & Kalvass, P. (1994). Settlement patterns of red and purple sea urchins (Strongylocentrotus franciscanus and S. purpuratus) in California, USA. *Marine Ecology Progress Series*, *11*, 41-52. https://doi.org/10.3354/meps111041
- Fabbrocini, A., & D'Adamo, R. (2010). Gamete maturation and gonad growth in fed and starved sea urchin Paracentrotus lividus (Lamarck, 1816). *Journal of Shellfish Research*, 29(4), 1051-1059. https://doi.org/10.2983/035.029.0407
- Fernandez, C., Caltagirone, A., & Johnson, M. (2001). Demographic structure suggests migration of the sea urchin Paracentrotus lividus in a coastal lagoon. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81(2), 361-362. https://doi.org/10.1017/s0025315401003939
- Fernández, R. D. (2013). Caracterização do habitat preferencial do ouriço-do-mar (Paracentrotus lividus) nas poças do intertidal rochoso da costa norte portuguesa com técnicas de análise multivariada. Universidade do Porto. [Masters Thesis, Universidade de Évora]. Repositório Aberto da Universidade do Porto. https://hdl.handle.net/10216/70082

- Furesi, R., Madau, F. A., Pulina, P., Sai, R., Pinna, M. G., & Pais, A. (2016). Profitability and sustainability of edible sea urchin fishery in Sardinia (Italy). *Journal of coastal conservation*, 20(4), 299-306. https://doi.org/10.1007/s11852-016-0441-0
- Gago J., Range P., Luis O.J. (2003). Growth, reproductive biology and habitat selection of the sea urchin Paracentrotus lividus in the coastal waters of Cascais, Portugal. In: Féral JP, David B (eds.) *Echinoderm research 2001* (Lisse, pp. 269-276). Swets & Zeitlinger
- Gambardella, C., Marcellini, F., Falugi, C., Varrella, S., & Corinaldesi, C. (2021). Early-stage anomalies in the sea urchin (Paracentrotus lividus) as bioindicators of multiple stressors in the marine environment: Overview and future perspectives. *Environmental Pollution*, 287, 117608. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.117608
- Gianguzza, P., Chiantore, M., Bonaviri, C., Cattaneo-Vietti, R., Vielmini, I., & Riggio, S. (2006). The effects of recreational Paracentrotus lividus fishing on distribution patterns of sea urchins at Ustica Island MPA (Western Mediterranean, Italy). *Fisheries Research*, *81*(1), 37-44. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.06.002
- Gosselin, L. A., & Qian, P. Y. (1997). Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, *146*, 265-282. https://doi.org/10.3354/meps146265
- Guidetti, P. (2004). Consumers of sea urchins, Paracentrotus lividus and Arbacia lixula, in shallow Mediterranean rocky reefs. *Helgoland Marine Research*, *58*(2), 110-116. https://doi.org/10.1007/s10152-004-0176-4
- Guidetti, P., Terlizzi, A., & Boero, F. (2004). Effects of the edible sea urchin, Paracentrotus lividus, fishery along the Apulian rocky coast (SE Italy, Mediterranean Sea). *Fisheries Research*, *66*(2-3), 287-297. https://doi.org/10.1016/s0165-7836(03)00206-6
- Guillou, M., Lumingas, L. J., & Michel, C. (2000). The effect of feeding or starvation on resource allocation to body components during the reproductive cycle of the sea urchin Sphaerechinus granularis (Lamarck). *Journal of experimental marine biology and ecology, 245*(2), 183-196. https://doi.org/10.1016/s0022-0981(99)00162-8
- Harrold, C., Lisin, S., Light, K. H., & Tudor, S. (1991). Isolating settlement from recruitment of sea urchins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *147*(1), 81-94.

- Hereu, B. (2005). Movement patterns of the sea urchin Paracentrotus lividus in a marine reserve and an unprotected area in the NW Mediterranean. *Marine Ecology*, *26*(1), 54-62. https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2005.00038.x
- Hereu, B., Linares, C., Sala, E., Garrabou, J., Garcia-Rubies, A., Diaz, D., & Zabala, M. (2012). Multiple processes regulate long-term population dynamics of sea urchins on Mediterranean rocky reefs. *PloS one*, 7(5), e36901. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036901
- Hereu, B., Zabala, M., Linares, C., & Sala, E. (2004). Temporal and spatial variability in settlement of the sea urchin Paracentrotus lividus in the NW Mediterranean. *Marine Biology*, *144*(5), 1011-1018. https://doi.org/10.1007/s00227-003-1266-6
- Hereu, B., Zabala, M., Linares, C., & Sala, E. (2005). The effects of predator abundance and habitat structural complexity on survival of juvenile sea urchins. *Marine Biology*, *146*(2), 293-299. https://doi.org/10.1007/s00227-004-1439-y
- Hickman, C. P., Keen, S. L., Eisenhour, D. J., Larson, A., & l'Anson, H. (2017). *Integrated principles of zoology* (17th ed.). McGraw-Hill Education.
- Irusta, J. M. G., Jordana, J. C. C., & Ansorena, F. J. (2008). El erizo de mar común (Paracentrotus lividus) en Cantabria.: Estudio para una explotación sostenible. Locustella: Anuario de la Naturaleza de Cantabria, (5th ed.), 58-67. ISSN 1698-157X
- Jacinto D, MJ Correia, F Maresca, D Mateus, P Mega Lopes, C Alves, J Ruivo, T Silva, B Quintella, JJ Castro, T Cruz & JL Costa, 2021. OURICEIRA MAR: estudo e caracterização do recurso ouriço-do-mar na Ericeira e regiões adjacentes (Relatório final do projeto). Ouriceira Mar, 165 páginas.
- Jacinto, D., & Cruz, T. (2012). Paracentrotus lividus (Echinodermata: Echinoidea) attachment force and burrowing behavior in rocky shores of SW Portugal. *Zoosymposia*, 7, 231-240. https://doi.org/10.11646/zoosymposia.7.1.21
- Jacinto, D., Bulleri, F., Benedetti-Cecchi, L., & Cruz, T. (2013). Patterns of abundance, population size structure and microhabitat usage of Paracentrotus lividus (Echinodermata: Echinoidea) in SW Portugal and NW Italy. *Marine biology*, *160*(5), 1135-1146. https://doi.org/10.1007/s00227-013-2166-z

- Jennings, L. B., & Hunt, H. L. (2010). Settlement, recruitment and potential predators and competitors of juvenile echinoderms in the rocky subtidal zone. *Marine Biology*, 157(2), 307-316. https://doi.org/10.1007/s00227-009-1318-7
- Kowsmann, R. O. (1972). The burrowing mechanism of sea urchins and its ecological significance: a review. *Atas Soc. Biol.* Rio de Janeiro, 16, 39–41.
- Kroh, A. & Mooi, R. (2023). World Echinoidea Database. Paracentrotus lividus (Lamarck, 1816). Acessado através: World Register of Marine Species at: https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=124316 em 25/02/22
- Lambert, D. M., & Harris, L. G. (2000). Larval settlement of the green sea urchin, Strongylocentrotus droebachiensis, in the southern Gulf of Maine. *Invertebrate Biology*, *119*(4), 403-409. https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2000.tb00110.x
- Lawrence, J. M. (Ed.). (2020). Edible sea urchins: biology and ecology. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science* (Vol. 43). Elsevier.
- López, S., Turon, X., Montero, E., Palacín, C., Duarte, C. M., & Tarjuelo, I. (1998). Larval abundance, recruitment and early mortality in Paracentrotus lividus (Echinoidea). Interannual variability and plankton-benthos coupling. *Marine Ecology Progress Series*, 172, 239-251. https://doi.org/10.3354/meps172239
- Machado, I., Moura, P., Pereira, F., Vasconcelos, P., & Gaspar, M. B. (2019). Reproductive cycle of the commercially harvested sea urchin (Paracentrotus lividus) along the western coast of Portugal. *Invertebrate Biology*, *138*(1), 40-54. https://doi.org/10.1111/ivb.12238
- Mendes, A., Araújo, J., Soares, F., & Pousão-Ferreira, P. (2018). *Produção de larvas e juvenis de ouriços-do-mar (Paracentrotus lividus) na Estação Piloto de Piscicultura de Olhão (EPPO)*. Relat. Cient. Téc. IPMA, Série digital nº20, 22p.
- Metaxas, A. (2020). Larval ecology of echinoids. In *Developments in Aquaculture and Fisheries Science* (Vol. 43, pp. 77-93). Elsevier. https://doi.org/10.1016/b978-0-12-819570-3.00006-8
- Miller, B. A., & Emlet, R. B. (1997). Influence of nearshore hydrodynamics on larval abundance and settlement of sea urchins Strongylocentrotus franciscanus and S. purpuratus in the Oregon upwelling zone. *Marine Ecology Progress Series, 148*, 83-94. https://doi.org/10.3354/meps148083

- Ouréns, R. (2013). Estrategia vital y dinámica poblacional del erizo" Paracentrotus lividus". [Doctoral thesis, Universidade da Coruña]. Repositório Universidade Coruña. http://hdl.handle.net/2183/10140
- Ouréns, R., Fernández, L., Fernández-Boán, M., Naya, I., & Freire, J. (2013). Reproductive dynamics of the sea urchin Paracentrotus lividus on the Galicia coast (NW Spain): effects of habitat and population density. *Marine biology, 160*(9), 2413-2423. https://doi.org/10.1007/s00227-013-2236-2
- Ouréns, R., Freire, J., Vilar, J. A., & Fernández, L. (2014). Influence of habitat and population density on recruitment and spatial dynamics of the sea urchin Paracentrotus lividus: implications for harvest refugia. *ICES Journal of Marine Science*, 71(5), 1064-1072. https://doi.org/10.1093/icesjms/fst201
- Padilla, H. T., Martín, M. S. C., & Pérez, J. C. H. (2014). Estimación del crecimiento del erizo de mar. Paracentrotus lividus. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias:= Folia Canariensis Academiae Scientiarum*, 26(1), 263-279. ISSN 1130-4723
- Pais, A., Chessa, L. A., Serra, S., Ruiu, A., Meloni, G., & Donno, Y. (2007). The impact of commercial and recreational harvesting for Paracentrotus lividus on shallow rocky reef sea urchin communities in North-western Sardinia, Italy. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73(3-4), 589-597. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.02.011
- Pais, A., Serra, S., Meloni, G., Saba, S., & Ceccherelli, G. (2012). Harvesting effects on Paracentrotus lividus population structure: a case study from northwestern Sardinia, Italy, before and after the fishing season. *Journal of Coastal Research*, 28(3), 570-575. https://doi.org/10.2112/jcoastres-d-10-00119.1
- Pawlik, J. R. (1992). Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanography and marine biology: an annual review.* 30, pp 273-335.
- Pearse, J. S., & Hines, A. H. (1987). Long-term population dynamics of sea urchins in a central California kelp forest: Rare recruitment and rapid decline. Marine ecology progress series. Oldendorf, *39*(3), 275-283. https://doi.org/10.3354/meps039275
- Pineda, J., Reyns, N. B., & Starczak, V. R. (2009). Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. Population ecology, 51(1), 17-32. https://doi.org/10.1007/s10144-008-0118-0

- Privitera, D., Chiantore, M., Mangialajo, L., Glavic, N., Kozul, W., & Cattaneo-Vietti, R. (2008). Inter-and intra-specific competition between Paracentrotus lividus and Arbacia lixula in resource-limited barren areas. *Journal of Sea Research*, *60*(3), 184-192. https://doi.org/10.1016/j.seares.2008.07.001
- Raymond Banks, E. (2014). Sea Urchins Habitat, Embryonic Development and Importance in the Environment (E. R. Banks (ed.)). Nova Science Publishers.
- Rowley, R. J. (1989). Settlement and recruitment of sea urchins (Strongylocentrotus spp.) in a sea-urchin barren ground and a kelp bed: are populations regulated by settlement or post-settlement processes?. *Marine Biology*, 100(4), 485-494. https://doi.org/10.1007/bf00394825
- Sala, E., & Zabala, M. (1996). Fish predation and the structure of the sea urchin Paracentrotus lividus populations in the NW Mediterranean. *Marine ecology progress series*, *140*, 71-81. https://doi.org/10.3354/meps140071
- Sala, E., Boudouresque, C. F., & Harmelin-Vivien, M. (1998). Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos*, *82* (3), 425-439. https://doi.org/10.2307/3546364
- Sangil, C., Sansón, M., Clemente, S., Afonso-Carrillo, J., & Hernández, J. C. (2014). Contrasting the species abundance, species density and diversity of seaweed assemblages in alternative states: Urchin density as a driver of biotic homogenization. *Journal of sea research*, 85, 92-103. https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.10.009
- Soualili, D., Dubois, P., Gosselin, P., Pernet, P., & Guillou, M. (2008). Assessment of seawater pollution by heavy metals in the neighbourhood of Algiers: use of the sea urchin, Paracentrotus lividus, as a bioindicator. *ICES Journal of Marine Science*, 65(2), 132-139. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm183
- Stefánsson, G., Kristinsson, H., Ziemer, N., Hannon, C., & James, P. (2017). Markets for sea urchins: a review of global supply and markets. *Skýrsla Matís*, *45*. ISSN 1670-7192
- Sweet, M. (2020). Sea urchin diseases: Effects from individuals to ecosystems. In *Developments in Aquaculture and Fisheries Science* (Vol. 43, pp. 219-226). Elsevier. https://doi.org/10.1016/b978-0-12-819570-3.00012-3

- Tessier, T. Poisot, P. Romans, Y. Desdevises. Putative effects of recreational fishing of Paracentrotus lividus on populations of sea urchins in Mediterranean shallow water. Vie et Milieu / Life & Environment, 2010, pp.299-305. ffhal-03262190
- Tomas, F., Romero, J., & Turon, X. (2004). Settlement and recruitment of the sea urchin Paracentrotus lividus in two contrasting habitats in the Mediterranean. Marine Ecology Progress Series, 282, 173-184. https://doi.org/10.3354/meps282173
- Tomas, F., Romero, J., & Turon, X. (2005). Experimental evidence that intra-specific competition in seagrass meadows reduces reproductive potential in the sea urchin Paracentrotus lividus (Lamarck). *Scientia Marina*, 69(4), 475-484. https://doi.org/10.3989/scimar.2005.69n4475
- Turon, X., Giribet, G., López, S., & Palacín, C. (1995). Growth and population structure of Paracentrotus lividus (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats. Marine Ecology Progress Series, 122, 193-204. https://doi.org/10.3354/meps122193
- Underwood, A. J., and Chapman, M. G. (1997). Statistical program GMAV.5 for Windows. Institute of Marine Ecology, University