

Efecto de la estacionalidad sobre el desarrollo gonadal y la composición bioquímica del erizo de mar *Echinometra lucunter lucunter* (Echinodermata: Echinometridae) en el Islote Lobos, Venezuela

Seasonal effect on the gonadal development and biochemical composition in the sea urchin *Echinometra lucunter lucunter* (Echinodermata: Echinometridae) from Lobos Islet, Venezuela

Jeny Reyes-Luján¹, Édgar Zapata-Vívenes^{2,*}, Dwight Arrieche³ & César Lodeiros²

¹Laboratorio de Zoología de Invertebrados, Departamento de Biología, Facultad Experimental de Ciencias, Universidad del Zulia, Venezuela.

²Grupo de Biología y Cultivo de Moluscos, Facultad de Acuicultura y Ciencias del Mar, Universidad Técnica de Manabí, Bahía de Caráquez, Manabí, Ecuador.

³Instituto de Investigaciones en Biomedicina y Ciencias Aplicadas Dra. Susan Tai. Núcleo de Sucre, Universidad de Oriente, Venezuela.

*Corresponding autor: edgar.zapata@utm.edu.ec

RESUMEN

Las huevas frescas del erizo de mar *Echinometra lucunter lucunter* presentan un alto valor alimenticio, lo cual potencia su pesquería y maricultura; no obstante, su composición bioquímica y desarrollo están influenciadas por las condiciones ambientales. Para evaluar el contenido de proteínas, carbohidratos y lípidos, y poder establecer cómo varía el almacenamiento en las gónadas durante las temporadas de surgencia (alta productividad primaria/22-24°C) y estratificación (baja productividad primaria/28-30°C), erizos de mar adultos (> 30 mm) fueron recolectados mensualmente en el Islote Lobos (Venezuela). La salinidad, temperatura, oxígeno disuelto, transparencia, seston total y clorofila *a* en aguas superficiales fueron estimadas. A cada individuo se le determinó su biometría, sexo, estadio reproductivo, índice gonadosomático (IGS) y contenido de biomoléculas en las gónadas. El desarrollo gonadal de *E. lucunter lucunter* se inicia durante la transición de surgencia a estratificación, coincidiendo con los aumentos en la temperatura del agua. Las biomoléculas mostraron variaciones temporales asociadas con la producción de gónadas; existiendo una relación negativa entre la preferencia de uso de carbohidratos y lípidos. La maduración gonadal máxima y acumulación de carbohidratos y proteínas fueron alcanzadas durante la estratificación; sin embargo, durante la surgencia se observaron desoves sincronizados, así como un descenso en los lípidos y carbohidratos. Las condiciones ambientales durante la estratificación estimulan el desarrollo gonadal de *E. lucunter lucunter*, en contraste, la surgencia costera actúa como detonante de los desoves de manera sincronizada para ambos sexos. El almacenamiento de biomoléculas energéticas ocurre principalmente durante la estratificación, usando preferiblemente los carbohidratos para suplir la demanda metabólica.

Palabras claves: energía, estratificación, gónada, surgencia, erizos de mar.

ABSTRACT

Fresh roes of rock-boring urchin sea *Echinometra lucunter lucunter* has a high food value, which enhances its fishery and mariculture; however, biochemical composition and development are influenced by environmental conditions. To evaluate protein, lipid, and carbohydrate content, and be able to establish how it varies the storage in the gonads during upwelling (high primary productivity/22-24°C) and stratification

(low primary productivity/28-30°C) seasons, adult sea-urchins (> 30 mm) were monthly collected from Lobos Islet (Venezuela). Salinity, temperature, dissolved oxygen, transparency, total seston and chlorophyll *a* in superficial seawater were averaged. Biometric parameters, sex, reproductive stage, gonadosomatic index (GI), and biomolecule content in the gonads were determined per individual. Gonadal development of *E. lucunter lucunter* occurs during the upwelling-stratification transition, corresponding with the seawater temperature increase. Biomolecules showed temporal variations associated with gonadal production; a negative relationship existed between the preferential use of carbohydrates and lipids. Maximal gonad production and accumulated carbohydrate and protein were reached during stratification; however, during upwelling synchronized spawns were observed as well as a respective decrease in lipids and carbohydrates. The environmental conditions during stratification stimulate the gonadal development of *E. lucunter lucunter*, in comparison the coastal upwelling acts as a trigger of synchronized spawning for both sexes. The energy biomolecules are stored in the roes mainly during stratification, using with preference to carbohydrates to metabolic demand.

Keywords: energy, stratification, gonad, upwelling, sea urchins.

INTRODUCCIÓN

Echinometra lucunter lucunter (Linnaeus, 1758) es uno de los de equinoideos más abundantes de los ecosistemas tropicales (Steneck 2020). La coloración de su testa puede variar desde negro a marrón rojizo con espinas negras moderadamente cortas, con bases anchas y puntas afiladas. A menudo habita en las horadaciones de las rocas aferrado al sustrato, desde la zona intermareal hasta 45 m de profundidad, con una distribución geográfica que abarca desde el Sur hasta el Norte de Carolina (Estados Unidos) y desde las Bermudas hasta Santa Catarina (Brasil), incluyendo el este central de América y todo el oeste de África (McClanahan & Muthiga 2020); particularmente siendo identificadas en el mar caribe dos subespecies: *Echinometra lucunter polypora* y *Echinometra lucunter lucunter* (Mccartney *et al.* 2000). En las costas de Venezuela, esta última subespecie se encuentra desde el golfo de Venezuela hasta los estados Sucre y Nueva Esparta (Hendler *et al.* 1995; Kroh & Mooi 2023), conociéndose su abundancia (Pompa *et al.* 1989; Reyes *et al.* 2021), cultivo larvario (Astudillo *et al.* 2005), ciclo gametogénico (Reyes-Luján *et al.* 2015a), preferencias alimentarias (Reyes-Luján *et al.* 2015b), tolerancia a la temperatura (Perricone & Collin 2019), defensas antioxidantes (Zapata-Vívenes & Aparicio 2019), reservas energéticas utilizables (Zapata-Vívenes *et al.* 2018), inmunología (de Faria & da Silva 2008) y potencial acuícola (Lodeiros *et al.* 2013). Las gónadas (huevas) frescas de los erizos de mar presentan un alto valor nutricional, y de acuerdo con la demanda actual sus precios se han elevado en el mercado internacional, convirtiéndose en un importante recurso económico especialmente para las comunidades

locales (Machado *et al.* 2017).

La reproducción de los erizos de mar está regulada por los factores ambientales tales como la temperatura del agua de mar, fotoperíodo, ciclo lunar, disponibilidad de fitoplancton y alimento (Rich *et al.* 2018; Shulman 2020). En particular, las especies de erizos de mar tropicales tienen patrones reproductivos sincronizados, incrementando la probabilidad de fertilización de sus gametos (Tavares *et al.* 2020). Los detonadores fisiológicos para la maduración gonadal y posterior desoves dependen de la geografía y de cambios en los factores fisicoquímicos. Por ejemplo, en África, el desove de *E. mathaei* se relaciona con la aparición del Monzón (Muthiga & Jaccarini 2005); sin embargo, en otras especies de erizos en ambientes tropicales y sub-tropicales tienen patrones reproductivos asociados a ciertos períodos del año (Hernández *et al.* 2020; Zapata-Vívenes *et al.* 2023). Durante el ciclo reproductivo de *E. lucunter lucunter* se han observado cambios en la composición celular del epitelio germinal de las gónadas, los cuales se manifiestan esporádicamente, debido a que estos órganos pasan por una serie de estados de maduración sexual, los cuales requieren una inversión significativa de energía (Wasson & Watts 2007). De allí que la composición bioquímica de las gónadas puede variar de acuerdo con las necesidades energéticas reproductivas y ambientales, siendo el contenido de lípidos, carbohidratos y proteínas las principales moléculas almacenadas en el vitelo y en los fagocitos nutritivos (Kaihil *et al.* 2012; Diniz *et al.* 2014; Zapata-Vívenes *et al.* 2018).

El sureste del Mar Caribe es una región con una diversidad de especies de erizos de mar, la cual está influenciada ambientalmente por las temporadas de: (1) *surgencia costera*,

que abarca, generalmente, desde diciembre-enero hasta junio-julio, con un descenso marcado en la temperatura superficial del agua (22,0 a 24,0 °C) y un aumento en la disponibilidad de organismos fotosintéticos; y (2) *estratificación* (o no surgencia), típica desde julio-agosto a noviembre-diciembre con temperaturas que oscilan entre 27,0 y 28,5 °C y una consecuente disminución de la producción primaria (Rueda-Roa & Muller-Karger 2013; Correa-Ramírez *et al.* 2020; Gómez-Gaspar & Acero 2021); estos periodos suponen cambios estacionales que pueden controlar la reproducción de muchos organismos marinos en la zona (Lodeiros & Himmelman 1994).

Existe interés de incluir a *E. lucunter lucunter* en proyectos de pesca y acuicultura, especialmente cuando surge una imperiosa necesidad de diversificar la producción acuícola marina en Venezuela. Uno de los bancos naturales de producción de *E. lucunter lucunter* se encuentra en el Islote Lobos; un ecosistema localizado entre la Isla de Coche y el Morro de Chacopata en la Península de Araya (noroeste de Venezuela), formado por dos promontorios unidos por un istmo, de textura rocosa y cubierto por praderas de *Thalassia testudinum* y una extensa cubierta macroalgal. Por esta razón, se hace necesario conocer como es afectada la utilización de las reservas de sustratos energéticos en relación con su biología reproductiva durante los cambios de la temporalidad; información preliminar de importancia para determinar estrategias reproductivas de cultivos de *E. lucunter lucunter* en la región sur del Caribe.

METODOLOGÍA

MUESTREO Y PRE-TRATAMIENTO DE ORGANISMOS

Se recolectaron manualmente de 15 a 20 ejemplares de *E. lucunter lucunter*, con tallas superiores a 30 mm de diámetro de testa, a una profundidad de 1-2 m, desde febrero hasta diciembre 2011. La población de erizos de mar se encuentra distribuida hacia la región sur del Islote Lobos (10°41'38" y 10°41'41" N y 63°52'15" y 63°52'33" O), localizado en el noroeste de la Península de Araya, Venezuela (Fig. 1). Los organismos fueron trasladados, en contenedores isotérmicos sumergidos en agua de mar aireada, hasta el laboratorio de bioquímica de la Universidad de Oriente, donde se procedió a determinar los parámetros biométricos: diámetro (DT) y altura de la testa (AT) mediante un vernier digital Neiko 01407A-TF (0,01 mm) y la masa húmeda corporal usando una balanza analítica OHAUS AP110 ($\pm 0,001$ g de apreciación). Para poder extraer sus gónadas, la testa fue escindida desde la membrana peristomial hasta la región aboral. Las gónadas frescas fueron pesadas para su análisis de desarrollo reproductivo, para posteriormente ser almacenadas a -20°C para la realización de los análisis bioquímicos. Adicionalmente, en el sitio de muestreo se tomaron quincenalmente (y por triplicado), muestras de agua en el sitio de recolecta, con el fin de determinar los parámetros ambientales.

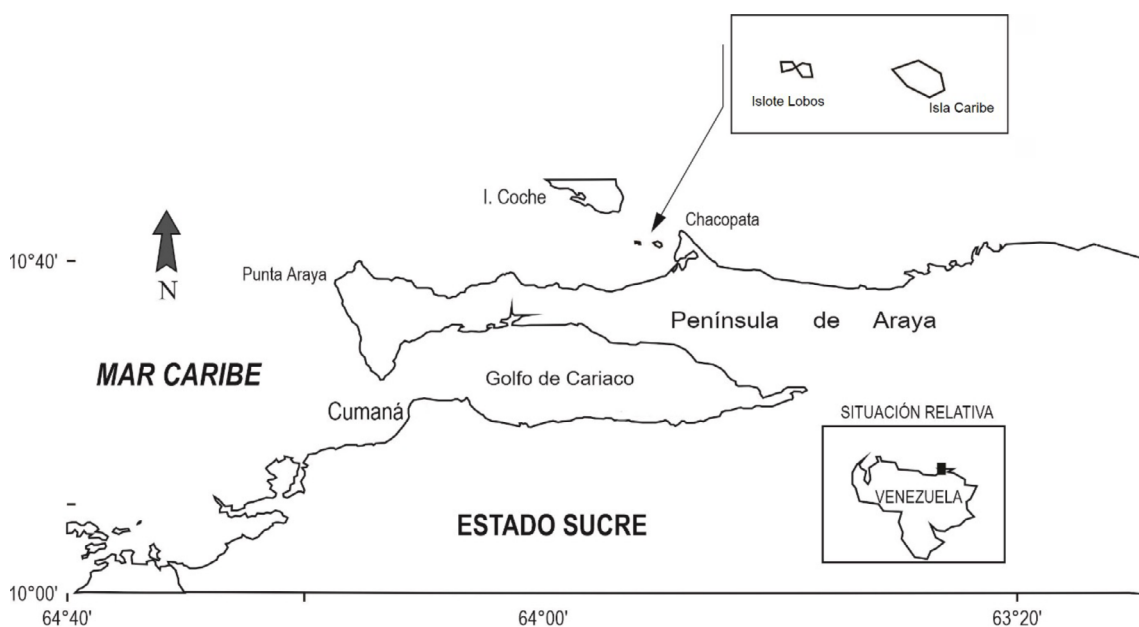


FIGURA 1. Ubicación geográfica del Islote Lobos (Península de Araya, Venezuela). Sitio de recolecta del erizo de mar *Echinometra lucunter lucunter*. / Geographical location of Lobos Islet (Araya Peninsule, Venezuela). Collect site of *Echinometra lucunter lucunter* sea urchin.

DESARROLLO REPRODUCTIVO

Utilizando los datos de la masa total del organismo y de las gónadas se obtuvo el índice gonadosomático (IGS), que fue calculado por la relación porcentual de sus masas según la fórmula: (Martínez-Pita 2010). La masa húmeda total y IGS se usaron como indicadores de estimación de la temporada reproductiva. Las gónadas fueron observadas en color, consistencia, tamaño y grado de desarrollo de los gametos, empleándose la escala cualitativa macroscópica planteada por Zapata-Vívenes *et al.* (2018), determinando las siguientes fases: I (inmaduro), II (pre-maduración), III (maduro), IV (parcialmente desovado) y V (desovado).

COMPOSICIÓN BIOQUÍMICA

Las gónadas fueron homogenizadas en buffer salino (K_2HPO_4/KH_2PO_4) pH 7,2 en proporción 1:8 m/v, centrifugadas a $10000 \times g$ ($4^\circ C$) durante 20 min, y su sobrenadante fue utilizado para las determinaciones el contenido de biomoléculas:

Proteínas totales. Se realizó por método de Biuret ajustada a una curva patrón de albumina de suero bovino (BSA sigma) como estándar, y todas las muestras fueron medidas a 540 nm (Robinson & Hogden 1940). Los resultados fueron expresados en porcentaje de proteínas totales/g. **Carbohidratos:** su cuantificación se realizó a través de la reacción de Antrona (van Handel 1965; Dubois *et al.* 1956) a una absorbancia a 620 nm. Se usó como sustancia de referencia a la glucosa anhidra (10 mg/mL). Los resultados fueron expresados en porcentaje de carbohidratos totales/g. **Lípidos** (Bligh & Dyer 1959). La extracción se realizó con mezcla de cloroformo:metanol (2:1), y su contenido fue determinado de forma gravimétrica. Los resultados fueron expresados en porcentaje de lípidos totales/g.

VARIABLES AMBIENTALES

Las variaciones en la temperatura fueron promediadas mensualmente usando un termógrafo electrónico y la salinidad mediante un refractómetro manual (%). Los valores de pH fueron estimados con un potenciómetro OHAUS. Se determinó el oxígeno disuelto por el método de Winkler descrito por Parsons *et al.* (1984). La transparencia fue determinada usando el disco de Secchi (Lee *et al.* 2015); seston por métodos gravimétricos y la concentración de clorofila *a* (Cl *a*) fue estimada por método espectrofotométrico siguiendo las recomendaciones de Strickland & Parsons (1972).

ANÁLISIS DE DATOS

La exposición de la data y su análisis de expresión en

comparativos del periodo de surgencia (febrero- mediados julio 2011) y estratificación (mediados de julio-diciembre 2011). Todas las variables fisicoquímicas y biológicas en el agua, y la composición bioquímica fueron analizados estadísticamente, comparando el periodo de surgencia y de estratificación en el estudio, utilizando un Kruskal-Wallis (Sokal & Rohlf 2012). Adicionalmente. Se determinaron las relaciones significativas entre los datos temporales-ambientales y biológicos por un análisis de componentes principales (ACP) usando el paquete estadístico Statgraphic Plus versión 5.1 en ambiente Windows.

RESULTADOS

VARIABLES AMBIENTALES

Fisicoquímicas

Las variaciones temporales de la salinidad, temperatura, transparencia, pH y oxígeno disuelto en aguas superficiales del Islote Lobos se resumen en la figura 2. La salinidad mostró fluctuaciones durante todo el periodo de estudio (KW=23,91; $p < 0,05$), manteniéndose en un rango de 37-38‰ durante la surgencia, mientras que en estratificación entre 34 a 36‰ desde agosto a octubre, con un incremento en noviembre. Las temperaturas más bajas ($23,8-24,7^\circ C$) fueron observadas durante la surgencia, particularmente febrero y marzo; sin embargo, durante la temporada de estratificación (septiembre y octubre) se registraron elevaciones ($28,2-30,0^\circ C$) en la temperatura del agua (KW=33,10; $p < 0,05$). La transparencia del agua de mar registró sus mayores promedios (11,25 a 16,25 m) desde septiembre a diciembre (estratificación). El pH no tuvo mayor variación entre temporadas (KW=1,10; $p > 0,05$). La concentración de oxígeno disuelto (OD) no mostró variaciones representativas (KW=8,9; $p > 0,05$), manteniéndose por encima de 5,95 mg/L. Los mayores promedios se observaron en el mes de diciembre y los menores en octubre.

Seston y clorofila *a*

El seston presentó cambios significativos oscilantes desde febrero a diciembre (KW=25,32; $p < 0,05$), con máximos valores en junio, julio y noviembre; mientras que sus promedios mínimos se observaron desde febrero a abril y agosto a octubre (Fig. 3). La concentración de clorofila *a* mostró diferencias altamente significativas a lo largo del año de estudio (KW=31,50; $p < 0,05$), presentando sus puntos máximos desde febrero a mayo, agosto y diciembre (Fig. 3).

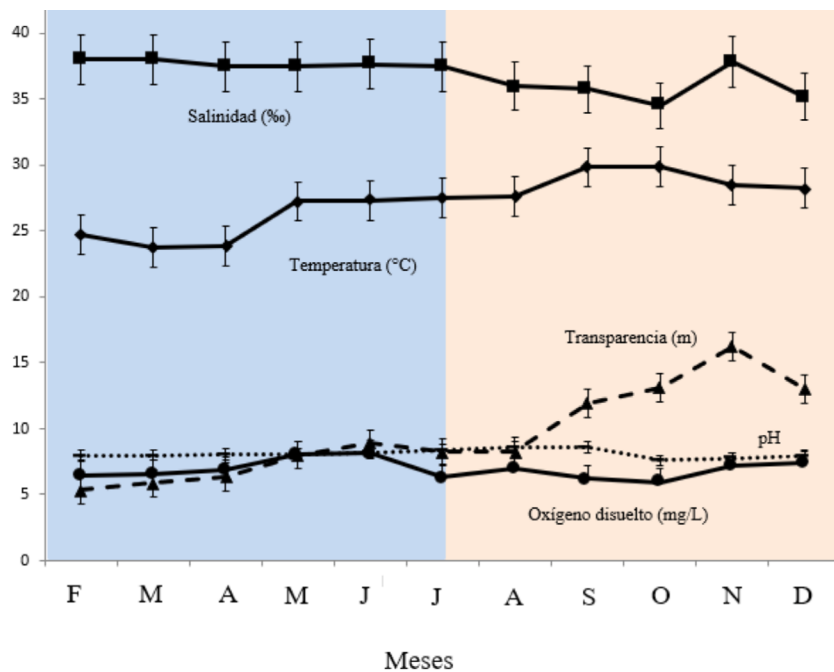


FIGURA 2. Parámetros fisicoquímicos en aguas superficiales del Isote Lobos durante las temporadas de surgencia (azul) y estratificación (rosa) durante el periodo de estudio desde febrero a diciembre (2011). Salinidad (-■-) es expresada en partes por mil (‰); temperatura (-◆-) en grados Celsius (°C); transparencia del agua (-▲-) en metros (m); oxígeno disuelto (-●-) en miligramos por litros (mg/L) y pH. / Physicochemical parameters in surface waters of Lobos Islet during the upwelling (blue) and stratification (pink) seasons during the study period from February to December (2011). Salinity (-■-) is expressed in parts per thousand (‰); temperature (-◆-) in degrees Celsius (°C); water transparency (-▲-) in meters (m); dissolved oxygen (-●-) in milligram per-liter (mg/L).

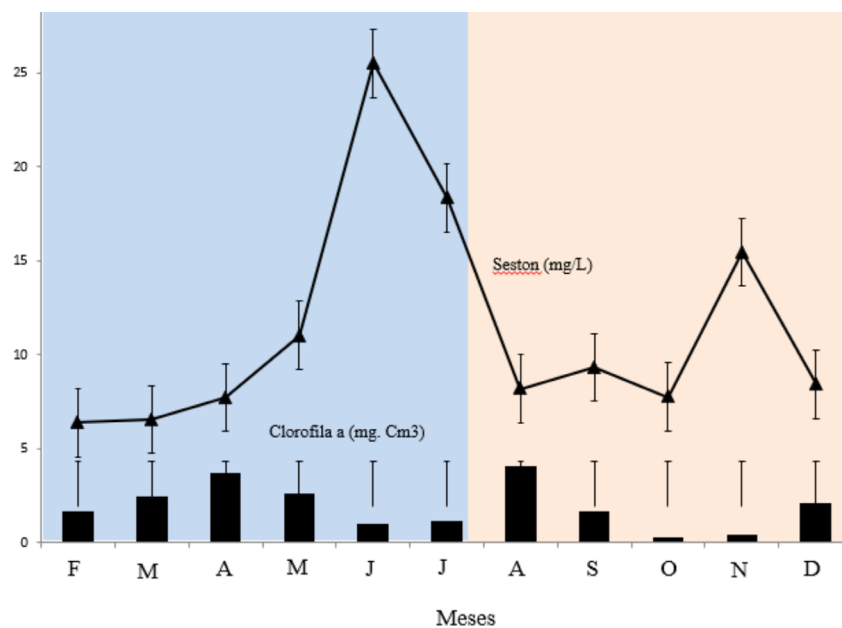


FIGURA 3. Seston (-▲-, mg/L) y clorofila a (■; mg cm³) en aguas superficiales del Isote Lobos durante las temporadas de surgencia (azul) y estratificación (rosa) durante el periodo de estudio desde febrero a diciembre (2011). Los resultados expresados en promedio (triángulos y barras rellenas) y desviación estándar (extensiones). / Seston (-▲-, mg/L) and chlorophyll a (■; mg cm³) in surface waters of Lobos Islet during upwelling (blue) and stratification (pink) seasons during the study period from February to December (2011). Results expressed as mean (triangles and filled bars) and standard deviation (spreads).

BIOMETRÍA

La altura de la testa (AT) mostró valores homogéneos, con longitudes reducidas en mayo, lo cual marca una variación estadística significativa ($KW=62,06$; $p<0,05$). Tanto, DT ($KW=59,30$; $p<0,05$) como MH ($KW=64,36$; $p<0,05$) presentaron diferencias significativas, alcanzando valores máximos de DT en octubre (estratificación) y MH en marzo y abril (surgencia) (Fig. 4). La AT y DT presentaron un patrón muy similar durante el período de estudio. Las relaciones lineales entre el diámetro-masa húmeda corporal y altura de la testa-masa húmeda corporal mostraron asociaciones positivas $r=0,87$ y $r=0,91$, respectivamente.

ÍNDICE GONADOSOMÁTICO (IGS)

Los mayores promedios de IG son reportados durante todo el periodo de estratificación (Fig. 5), particularmente con valores significativos en julio a septiembre y desde noviembre a diciembre ($KW= 74,54$; $p<0,05$). En octubre, a pesar de tener IG elevados existen indicios de desoves parciales. Los IG más bajos acontecieron durante febrero y abril, vinculados con los posibles desoves y recuperación de masa gonadal.

DESARROLLO REPRODUCTIVO

Se observó un patrón de oscilación mensual moderado en los estadios de madurez sexual con frecuencias de organismos pre-maduros que incrementan desde marzo a agosto para ambos sexos; con ausencia durante septiembre a diciembre. Los individuos maduros se encontraron durante todo el año de recolecta (excepto abril), donde las mayores frecuencias se reportan desde febrero a agosto y noviembre a diciembre. El mayor número de organismos parcialmente desovados se hallaron entre agosto a noviembre. Sin embargo, los erizos de mar totalmente desovados fueron encontrados en mayor proporción de febrero a marzo, con picos de desoves asincrónicos en julio a septiembre y de noviembre a diciembre (Fig. 6). La distribución de fases gonadales en los organismos colectados en meses específicos de las temporadas de recuperación gonadal estuvo presente de marzo a junio (surgencia) y se encontraron maduros durante la estratificación, mostrando una mayor proporción de organismos maduros y desovados parcialmente (Fig. 6).

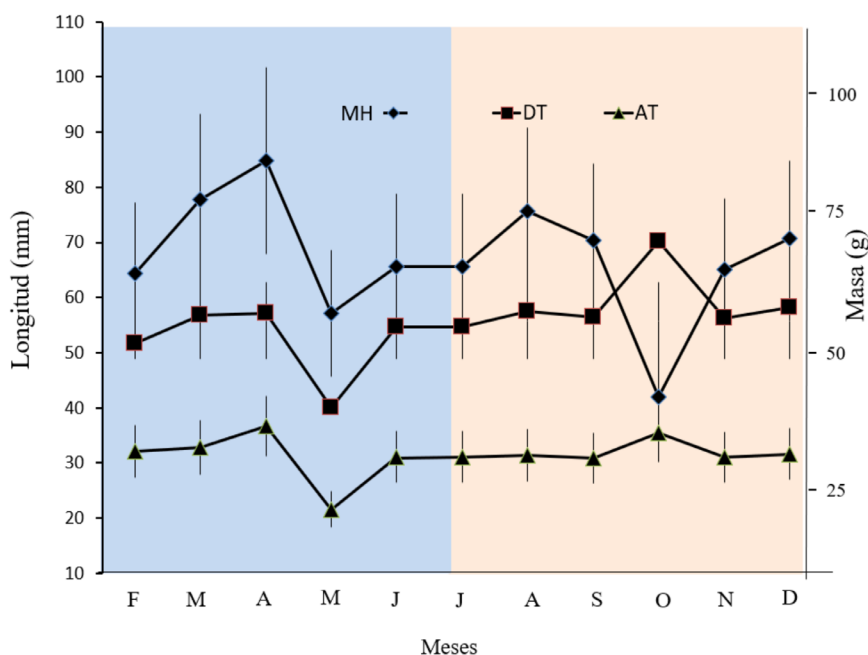


FIGURA 4. Biometría (masa húmeda total MH -♦-; Diámetro de la Testa DT; -■-mm y Altura de la Testa AT) de *Echinometra lucunter lucunter* colectados en el Islote Lobos durante las temporadas de surgencia (azul) y estratificación (rosa) durante el periodo de estudio desde febrero a diciembre (2011). Los resultados expresados en promedio (rombos, cuadrados y triángulos rellenos) y desviación estándar (extensiones). / Biometry (total wet mass MH -♦-; Test Diameter DT; -■-mm and Test Height AT) of *Echinometra lucunter lucunter* collected at Lobos Islet during upwelling (blue) and stratification (pink) seasons during the study period from February to December (2011). Results expressed as mean (diamonds, squares and filled triangles) and standard deviation (spreads).

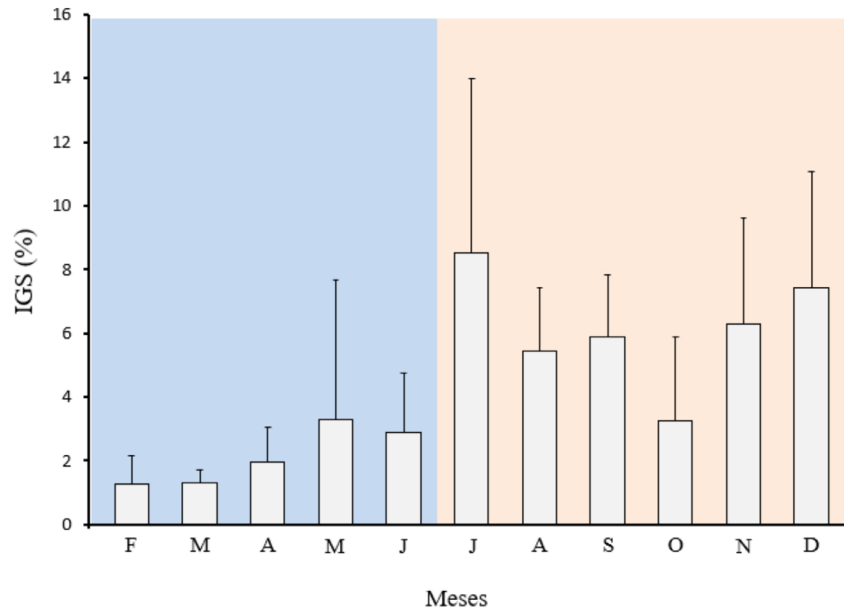


FIGURA 5. Índice gonadosomático (IGS, %) de *Echinometra lucunter lucunter* colectados en el Islote Lobos durante las temporadas de surgencia (azul) y estratificación (rosa) durante el periodo de estudio desde febrero a diciembre (2011). Los resultados expresados en promedio (barras vacías) y desviación estándar (extensiones). / Gonadosomatic index (GSI, %) of *Echinometra lucunter lucunter* collected at Lobos Islet during upwelling (blue) and stratification (pink) seasons during the study period from February to December (2011). Results expressed as mean (empty bars) and standard deviation (spreads).

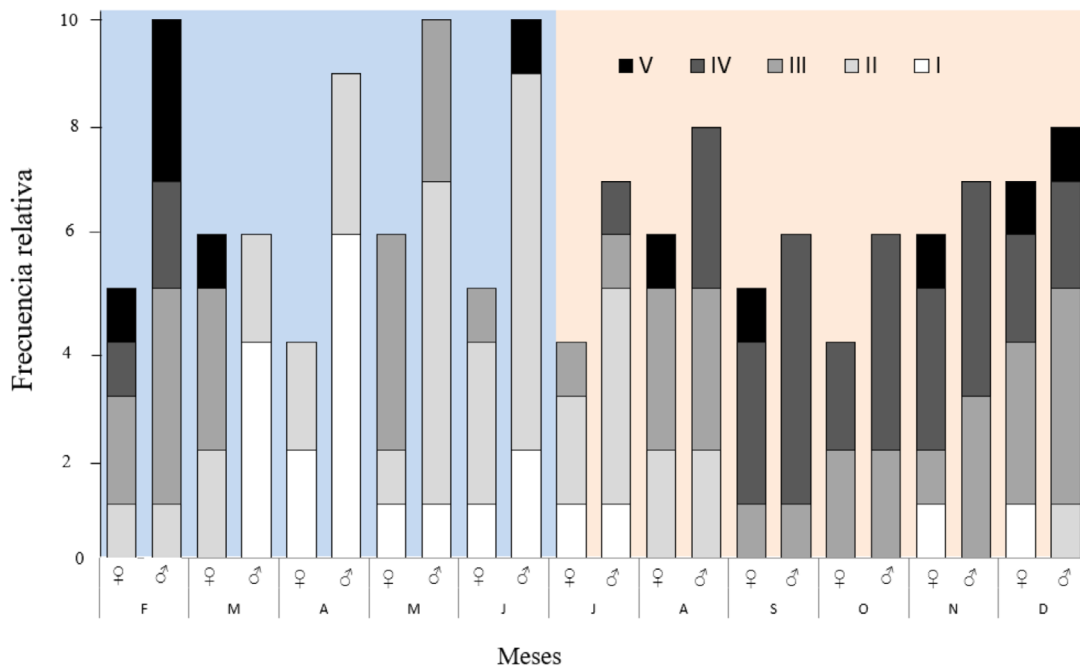


FIGURA 6. Madurez gonadal para machos (σ) y hembras (φ) de *Echinometra lucunter lucunter* colectados en el Islote Lobos durante las temporadas de surgencia (azul) y estratificación (rosa) durante el periodo de estudio desde febrero a diciembre (2011). Los resultados expresados en frecuencia relativa. Se representan los estadios I (inmaduro), II (pre-maduración), III (maduro), IV (parcialmente desovado) y V (desovado). / Gonadal maturity for males (σ) and females (φ) of *Echinometra lucunter lucunter* collected at Lobos Islet during upwelling (blue) and stratification (pink) seasons during the study period from February to December (2011). Results are expressed as a relative frequency.

BIOMOLÉCULAS

Las concentraciones de proteínas se mantuvieron por encima del 35% durante todo el año, excepto en mayo (KW= 27,93; $p < 0,05$). Los lípidos mostraron variaciones entre meses (KW= 27,93; $p < 0,05$), observándose los mayores promedios en febrero a marzo, y desde mayo a junio (Fig. 7). Los carbohidratos variaron, generalmente, con un patrón contrario a los lípidos (KW=36,09; $p < 0,05$), con una mayor acumulación gonadal de carbohidratos durante la estratificación.

ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP)

Durante la surgencia, se encontraron asociaciones entre las variables biométricas: AT, DT IG y los niveles de lípidos. La transparencia del agua con el seston presentó asociación positiva, al igual que salinidad, temperatura y proteínas. Sin embargo, durante la estratificación, las variables tales como la concentración de oxígeno, temperatura, transparencia del agua e IG presentaron asociación entre ellos; clorofila, seston y carbohidratos estuvieron agrupadas y los parámetros biométricos entre ellos (Fig. 8). De manera general, en ambas temporadas ambientales la temperatura y la clorofila *a* se encuentran en sentidos opuestos, y lípidos versus proteínas y carbohidratos.

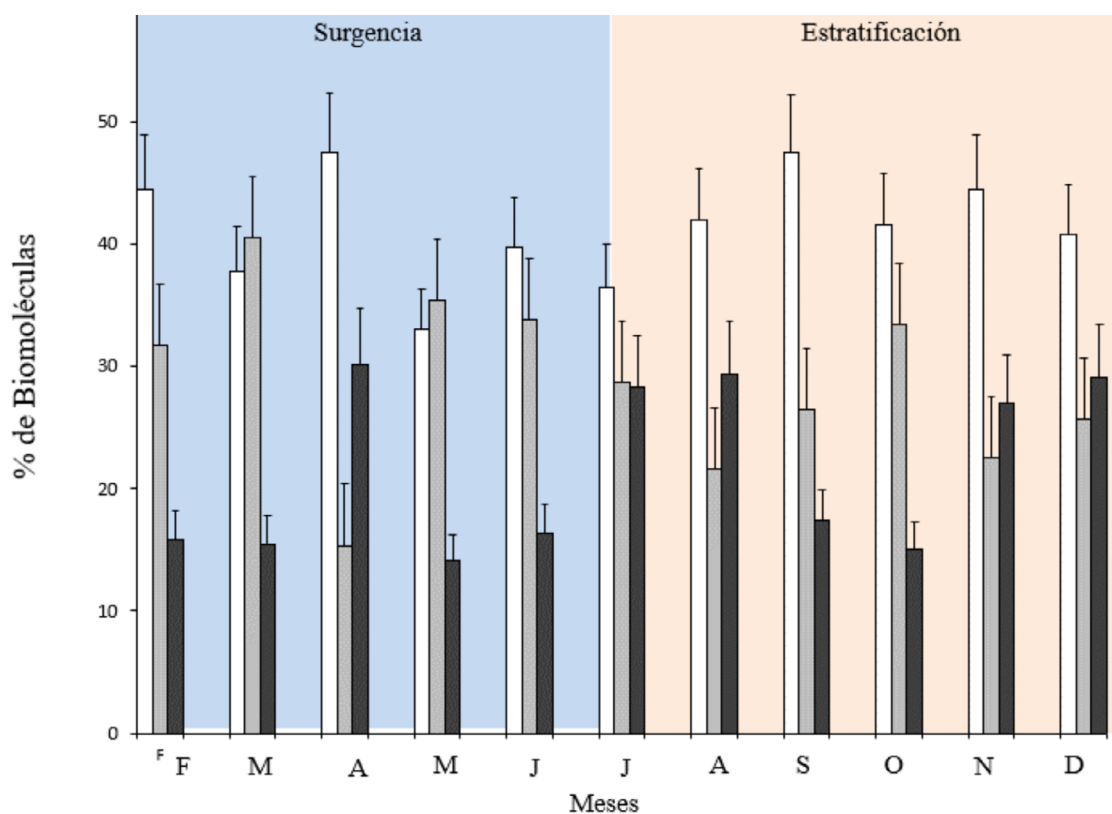


FIGURA 7. Contenido de proteínas (barras blancas), lípidos (barras grises) y carbohidratos (barras oscuras) en *Echinometra lucunter lucunter* colectados en el Islote Lobos durante las temporadas de surgencia (azul) y estratificación (rosa) durante el periodo de estudio desde febrero a diciembre (2011). Los resultados están expresados en porcentaje. / Protein (empty bars), lipid (grey bars) and carbohydrate (dark bars) content in *Echinometra lucunter lucunter* collected at Lobos Islet during upwelling (blue) and stratification (pink) seasons during the study period from February to December (2011). Results are expressed as a percentage.

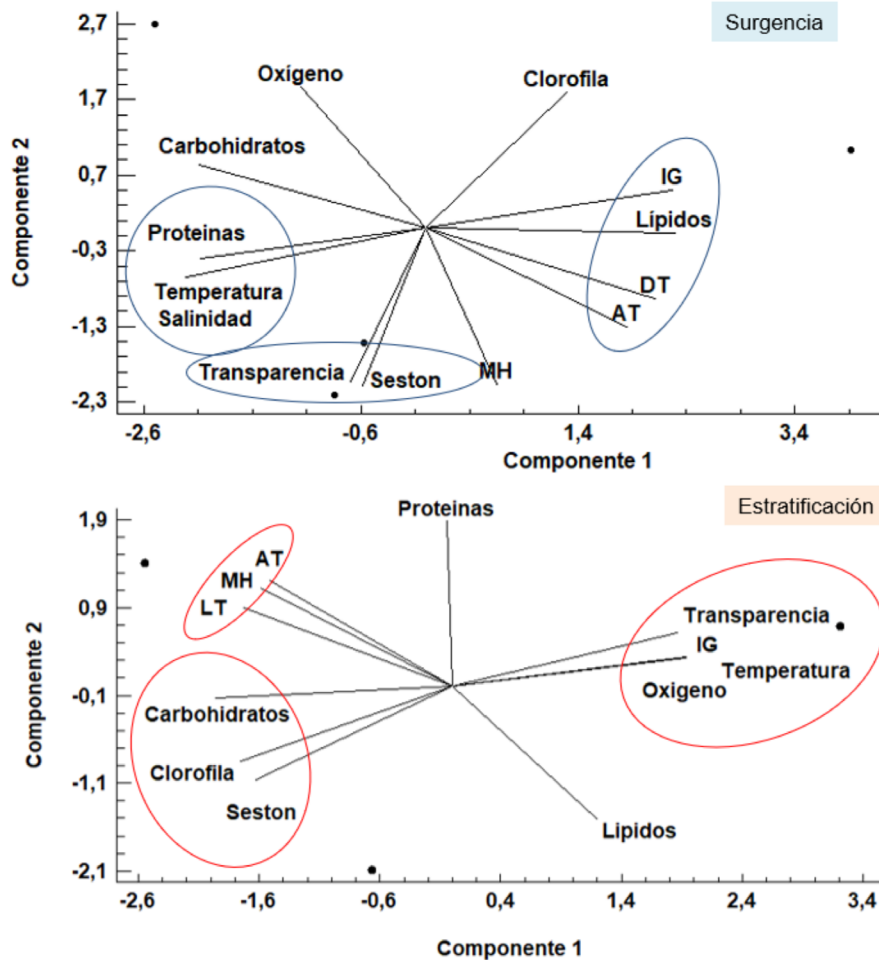


FIGURA 8. Gráficos biplot entre los factores ambientales de las temporadas de surgencia y estratificación, las variables biométricas, IG y biomoléculas en gónadas de *Echinometra lucunter lucunter* en el islote Lobos (Venezuela) dentro del periodo de estudio desde febrero a diciembre (2011). IG: Índice gonadosomático; DT: diámetro de testa; AT: altura de testa; MH: masa húmeda. / Biplot graphs among environmental factors and biometric variables, GI, and molecular growth indices in the *Echinometra lucunter lucunter* from Lobos Islots (Venezuela) during the study period from February to December (2011). GI: gonadosomatic index; DT: testa diameter; AT: testa height; MH: wet mass.

DISCUSIÓN

Los resultados sugieren que las condiciones ambientales que caracterizan las temporadas de surgencia y estratificación repercuten sobre el estatus reproductivo y modulan el contenido de sustratos energéticos endógenos en las gónadas de *E. lucunter lucunter*. La disminución de la temperatura en el agua superficial (22 a 24 °C) durante la surgencia estimula los mayores desoves de *E. lucunter lucunter*, que aunado a alta disponibilidad fitoplanctónica garantiza el sustento alimentario necesario para las larvas en su desarrollo temprano. Se ha demostrado en experimentos *in vivo* que el éxito de

la fecundación y del desarrollo de la larva echinopluteus de *E. lucunter lucunter* es dependiente de la temperatura, oscilando su rango óptimo de supervivencia entre 16 a 23 °C (Sewell & Young 1999); sin embargo, a temperaturas iguales o superiores a 28 °C se ha observado un efecto deletéreo (Pereira *et al.* 2020). Al parecer, *E. lucunter lucunter* vincula una estrategia oportunista para desovar durante el periodo de surgencia como mecanismo de supervivencia y efectividad reproductiva, tal como ha sido reportado para diferentes organismos marinos que presentan ciclo larvario planctónico (Freites *et al.* 2014). Similarmente, un patrón reproductivo estacional de desoves sincronizados durante la surgencia ha

sido descrito para *Lytechinus variegatus* en el Golfo de Cariaco (Zapata-Vívenes et al. 2023).

El ascenso gradual en la temperatura durante la estratificación puede actuar como un factor determinante para el inicio del crecimiento y desarrollo gonadal completo en individuos adultos de *E. lucunter lucunter*. Este planteamiento se encuentra fundamentado en el incremento del IGS y la masa corporal que ocurre a partir de mayo hasta octubre. Durante este periodo, la incidencia solar y las temperaturas (26-28 °C) aumentan la cobertura de macroalgas y fanerógamas en las áreas del Sureste del Caribe como el Golfo de Cariaco (Espinoza et al. 2008; Acosta-Balbás et al. 2023) y particularmente en el Islote Lobos, lo cual proporciona los requerimientos alimenticios necesarios para *E. lucunter lucunter* (Ramírez 1997). Según Reyes et al. (2021), la población de erizos del Islote Lobos es saludable y mantiene un continuo crecimiento, particularmente durante la estratificación, lo cual está asociado a la disponibilidad alimentaria y con una influencia adicional con algunos procesos hidrológicos ocasionados por el elevado oleaje y las corrientes oceánicas. Al parecer, las condiciones ambientales durante la estratificación son ideales para estimular la formación y maduración de las gónadas, a través de un mayor almacenamiento de proteínas y carbohidratos en los erizos de mar. De allí que existe una relación positiva entre el IGS, la disponibilidad de alimento y el almacenamiento de biomoléculas energéticas en las gónadas antes y durante de la gametogénesis. Sus gónadas presentan una función dual, las cuales desarrollan y almacenan las células reproductivas y a su vez sirve como órgano acumulador de sustratos energéticos (Zapata-Vívenes et al. 2018; Raposo et al. 2019; Liu et al. 2020).

La producción de gametos en los erizos de mar es un proceso que requiere una alta demanda energética, y donde el almacenaje y utilización de las proteínas, lípidos y carbohidratos toman los papeles protagónicos (Lawrence et al. 2007; Lawrence 2020). La acumulación progresiva de tales biomoléculas durante la estratificación, coinciden con la recuperación post-desove, donde las proteínas alcanzan su mayor porcentaje como requerimientos de almacenamiento, consumo de energía, y funciones estructurales (Marsh et al. 2013). Aunque, su almacenamiento se encuentra asociado al desarrollo gonadal en *E. lucunter lucunter*, pueden variar con el sexo (Zapata-Vívenes et al. 2018). La proteína más abundante en el estadio inmaduro de los erizos de mar es la glicoproteína toposoma (proteína Major Yolk), la cual es transferida desde fagocitos nutritivos (FN) a las células diferenciadas, la misma tiende a reducir su concentración a medida que desarrolla la gónada el erizo de mar (Unuma et al. 2003). Las proteínas constituyen uno de los componentes principales del

almacenaje en gónadas de *E. lucunter lucunter*; aunque no se ha reconocido un órgano extra-gonadal vinculado con la transferencia de sustratos energéticos a células germinales, existen otras especies donde el intestino puede servir como sitio de reserva inmediata para el exceso de nutrientes (Soumaya et al. 2012).

Los carbohidratos presentan un patrón acumulativo similar a las proteínas en gónadas de *E. lucunter lucunter*. Éstos, junto a los lípidos, son considerados como las fuentes principales de energía en los erizos de mar para actividad gametogénica y crecimiento gonadal (Pérez et al. 2011). Posiblemente, esta relación vincula la utilización de los carbohidratos como fuente de energía (ATP) para potenciar eventos anabólicos, como la biosíntesis de proteínas para el crecimiento gonadal (Walker et al. 2013). Se conoce que los depósitos de glucógeno en equinoideos están localizados principalmente en sus gónadas y están relacionados con su grado de madurez, siendo la glucogenólisis activada durante el período de desove (Arafa et al. 2012). En la presente investigación, las variaciones de carbohidratos fueron observadas mayormente durante la temporada de esterificación, sugiriendo una mayor inversión energética. Hallazgos similares han sido considerados para *Lytechinus variegatus* (Zapata-Vívenes et al. 2023) y *Paracentrotus lividus* en estaciones ambientales similares (Fernández 1998; Siliani et al. 2016).

Los niveles de lípidos no presentaron un patrón de acumulación asociado a los periodos de crecimiento gonadal y desoves, a pesar de su importancia como fuentes energéticas indispensables para la formación de gónadas. En otras especies de erizos de mar se ha observado variaciones estacionales más pronunciadas en los niveles de lípidos totales en las gónadas, teniendo particular importancia los triglicéridos como indicadores del ciclo gametogénico (Martínez-Pita 2010; Anedda et al. 2021). La ausencia de un perfil claro en la variación estacional de los lípidos gonadales en *E. lucunter lucunter* por temporadas podría deberse, en primer lugar, a la no separación de machos y hembras en el presente estudio, ya que es conocida su variabilidad de almacenamiento (Zapata-Vívenes et al. 2018). Otra posible causa sería la heterogeneidad de las distintas clases de lípidos, pudiendo cada uno de ellos mostrar una utilización preferencial a lo largo del año, por lo que el análisis de todos ellos en conjunto revelaría resultados más robustos de los procesos reproductivos.

Las mayores concentraciones de biomoléculas de almacenamiento en *E. lucunter lucunter* generalmente se muestra antes que la diferenciación gametogénica inicie, y los componentes bioquímicos acumulados en los fagocitos nutritivos serán distribuidos para el desarrollo de los gametos. Esta información puede ser de importancia en el

ámbito acuícola, como sugerencia en cultivos experimentales en mar abierto, donde la temporada de cosecha podrían estar restringidas a los periodos de julio a octubre, donde en la población natural presenta el mayor índice gonadosomático, y las proteínas y carbohidratos son ligeramente elevados.

CONCLUSIONES

La formación de gónadas y el contenido de biomoléculas energéticas del erizo de mar *Echinometra lucunter lucunter* en Isla de Lobos, sureste del Caribe, Venezuela, es influenciado por cambios en los factores ambientales vinculados a las temporadas de surgencia y estratificación del agua de la región. El incremento de la temperatura durante la estratificación estimula el desarrollo gonadal de *E. lucunter lucunter*, en contraste durante la surgencia costera el descenso en la temperatura y el aumento de la masa fitoplanctónica actúan como detonantes de los desoves parciales o totales de manera sincronizada para ambos sexos. Las biomoléculas energéticas se almacenan en las gónadas de *E. lucunter lucunter*, particularmente carbohidratos, durante de la gametogénesis son utilizados en preferencia durante la demanda metabólica para la producción de gametos en la temporada de estratificación.

REFERENCIAS

- Acosta-Balbás, V., Gotera, B., Barrios-Mantilla, J., Jiménez-Ramos, E. 2023. Composición florística de macroalgas asociadas a *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae) en dos ensenadas del Caribe venezolano. Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras 52(1):159-74. <http://boletin.invemar.org.co/ojs/index.php/boletin/article/view/1153>
- Areda, R., Siliani, S., Melis, R., Loi, B., Baroli, L. 2021. Lipid metabolism of sea urchin *Paracentrotus lividus* in two contrasting natural habitats. Scientific Reports 11: 14174. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-93669-9>
- Arafa, S., Chouaibi, M., Sadok, S., El Abed, A. 2012. The influence of season on the gonad index and biochemical composition of the sea urchin *Paracentrotus lividus* from the Gulf of Tunis. Scientific World Journal 2012: 815935. <https://doi.org/10.1100/2012/815935>.
- Astudillo, D., Rosas, J., Velásquez, A., Cabrera, T., Maneiro, C. 2005. Crecimiento y supervivencia de larvas de *Echinometra lucunter* (Echinoidea: Echinometridae) alimentadas con las microalgas *Chaetoceros gracilis* e *Isochrysis galbana*. Revista de Biología Tropical 53: 377-344.
- Bligh, E.G., Dyer, W.J. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. Canadian Journal of Biochemistry and Physiology 37(8): 911-917. <https://doi.org/10.1139/o59-099>
- Correa-Ramírez, M., Rodríguez-Santana, A., Ricaurte-Villota, C., Paramo, J. 2020. The Southern Caribbean upwelling system off Colombia: Water masses and mixing processes. Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 155: 103145. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2019.103145>
- de Faria, M. T., da Silva, J.R.M.C. 2008. Innate immune response in the sea urchin *Echinometra lucunter* (Echinodermata). Journal of Invertebrate Pathology 98(1): 58-62. <https://doi.org/10.1016/J.JIP.2007.10.004>
- Diniz, G.S., Barbarino, E., Oiano Neto, J., Pacheco, S., Lourenço, S.O. 2014. Proximate composition of marine invertebrates from tropical coastal waters, with emphasis on the relationship between nitrogen and protein contents. Latin American Journal of Aquatic Research 42(2): 332-352. <https://doi.org/10.3856/vol42-issue2-fulltext-5>
- Dubois, M., Gilles, K.A., Hamilton, J.K., Rebers, P.A., Smith, F. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Analytical Chemistry 28(3): 350-356. <https://doi.org/10.1021/ac60111a017>
- Espinoza, R., Reyes, J., Himmelman, J., Lodeiros, C. 2008. Actividad reproductiva de los erizos *Lytechinus variegatus* y *Echinometra lucunter* (Echinodermata: Echinoidea) en relación con factores ambientales en el Golfo de Cariaco, Venezuela. Revista de Biología Tropical 56: 341-350.
- Fernández, C. 1998. Seasonal changes in the biochemical composition of the edible sea urchin *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in a lagoonal environment. Marine Ecology 19: 1-11.
- Freites, L., Lodeiros, C., Arrieche, D., Dales, A. 2014. Reproductive tactics of marine shellfish species from North-Eastern Venezuela: Ecophysiological implications. En: Baqueiro-Cardenas, E. (Ed.) Spawning: biology, sexual strategies and ecological effects. 73-105 pp. Nova Science Publication, New York.
- Gómez-Gaspar, A., Acero, P.A. 2021. Comparación de las surgencias de la Guajira colombiana y del oriente venezolano. Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras 49 (2): 131-172.
- Hendler, G., Miller, J., Pawson, D., Porter, M. 1995. Echinoderms of Florida and the Caribbean. sea stars, sea urchins and allies, Smithsonian Institution.
- Hernández, J.C., Sangil, C., Lorenzo-Morales, J. 2020. Uncommon southwest swells trigger sea urchin disease outbreaks in Eastern Atlantic archipelagos. Ecology and Evolution 10(15): 7963-7970. <https://doi.org/10.1002/ece3.6260>
- Kaihil, A.O., Diop, M.S., Samb, A. 2012. Structural determination of two lipids isolated from the sea urchin *Echinometra lucunter*. Chemistry of Natural Compounds 47(6): 932-934. <https://doi.org/10.1007/s10600-012-0107-6>
- Kroh, A., Mooi, R. 2023. World Echinoidea Database. *Echinometra lucunter* (Linnaeus, 1758). World Register of

- Marine Species at: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=213380> Accessed: September 10, 2023.
- Lee, Z.P., Shang, S., Hu, C., Du, K., Weidemann, A., Hou, W., Lin, J., Lin, G. 2015. Secchi disk depth: A new theory and mechanistic model for underwater visibility. *Remote Sensing of Environ* 169: 139-149. <https://doi.org/10.1016/J.RSE.2015.08.002>
- Lawrence, J., Lawrence, A., Watts, S. 2007. Feeding, Digestion, and Digestibility. En: Lawrence, J.M. (Ed.) *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology*. Developments in aquaculture and fisheries science Vol. 37: 135-155. Elsevier, Amsterdam.
- Lawrence, J.M. (Ed). 2020. *Sea urchins: Biology and ecology*. Fourth edition. Academic Press, London, UK.
- Liu, L., Sun, J., Zhan, Y., Zhao, T., Zou, Y., Yan, H., Zhan, W., Chang, Y. 2020. Gonadal traits and nutrient compositions of novel sea urchin hybrids of *Hemicentrotus pulcherrimus* (♀) and *Strongylocentrotus intermedius* (♂). *Aquaculture Reports* 18: 100439. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2020.100439>
- Lodeiros, C., Himmelman, J.H. 1994. Relation among environmental conditions and growth in the scallop *Euvela* (*Pecten*) *ziczac* (L.) in suspended culture. *Aquaculture* 119(4): 345-358.
- Lodeiros, C., Martín, A., Francisco, V., Noriega, N., Díaz, Y., Reyes, J., Aguilera, O., Alió, J. 2013. Echinoderms from Venezuela: Scientific recount, diversity and distribution. In: Alvarado, J.J., Solís-Marín, F.A. (Eds). *Echinoderm research and diversity in Latin America*. pp. 235-275. Springer Nature, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20051-9_7
- Martínez-Pita, I, García, F., Pita, M. 2010. The effect of seasonality on gonad fatty acids of sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* (Echinodermata: Echinoidea). *Journal Shellfish Research* 29: 517-525.
- Marsh, A., Powell, M., Watts, S. 2013. Biochemical and energy requirements of gonad development. *Sea urchins: biology and ecology*. In: Lawrence, J.M (Ed) Elsevier B.V.
- Machado, T.M., Costa, J.A., Motta, N.D.S., Casarini, L.M. 2017. Rock-boring urchin roe from Brazilian subtropical coastal zone for human consumption. *Acta Scientiarum. Technology* 39(4): 495. <https://doi.org/10.4025/actascitechnol.v39i4.29860>
- McClanahan, T.R., Muthiga, N.A. 2020. *Echinometra*. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science* 43: 497-517. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819570-3.00028-7>
- Mccartney, M.A., Keller, G., Lessios, H.A. 2000. Dispersal barriers in tropical oceans and speciation in Atlantic and eastern Pacific Sea urchins of the genus *Echinometra*. *Molecular Ecology* 9: 1391-1400. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.01022.x>
- Muthiga, N.A., Jaccarini, V. 2005. Effects of seasonality and population density on the reproduction of the Indo-Pacific echinoid *Echinometra mathaei* in Kenyan coral reef lagoons. *Marine Biology* 146 (3): 445-453. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1449-9>
- Parsons, T.R., Maita, Y., Lalli, C.M. 1984. *A manual for chemical and biological methods for seawater analysis*. Pergamon Press, New York, NY. 47 pp.
- Pérez, A., Malanga, G., Puntarulo, S. 2011. Reproductive conditions associated to changes in the lipid-soluble antioxidant capacity and damage to lipids in the sea urchins *Loxechinus albus* (Echinodermata: Echinoidea). *Revista Ciencias Marinas y Costeras* 3:183-194.
- Perricone, V., Collin, R. 2019. Larvae of Caribbean Echinoids Have Small Warming Tolerances for Chronic Stress in Panama. *The Biological Bulletin* 236(2): 115-129. <https://doi.org/10.1086/701666>
- Pereira, T.M., Gnocchi, K.G., Merçon, J., Mendes, B., Lopes, B.M., Passos, L.S., Chippari Gomes, A.R. 2020. The success of the fertilization and early larval development of the tropical sea urchin *Echinometra lucunter* (Echinodermata: Echinoidea) is affected by the pH decrease and temperature increase. *Marine Environmental Research* 161: 105106. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.105106>
- Pompa, L., Prieto, A., Manrique, R. 1989. Abundancia y distribución espacial en la población del erizo *Echinometra lucunter* (L.) en el Golfo de Cariaco, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 40: 289-294.
- Ramírez, V.P. 1997. Estructura de la comunidad de peces en una playa arenosa con parches de *Thalassia testudinum* del Islote Caribe, Venezuela. 45-61 pp. En: Ramírez, V.P. (Ed.) *Islotes Caribe y Lobos*. Primera edición. La Asunción, Nva. Esparta. Gobernación del Estado Nueva Esparta. 270 pp.
- Raposo, A.I.G., Ferreira, S.M.F., Ramos, R., Santos, P.M., Anjos, C., Baptista, T., Tecelao, K., Costa, J., Pombo, A. 2019. Effect of three diets on the gametogenic development and fatty acid profile of *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) gonads. *Aquaculture Research* 50(3): 2023-2038. <https://doi.org/10.1111/are.14051>
- Reyes-Luján, J., Arrieche, D., Zapata-Vívenes, E., Barrios, J., Salgado, W., Lodeiros, C. 2015a. Gametogenic cycle of the rock boring urchin *Echinometra lucunter* (Echinodermata: Echinoidea) in northeastern Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 63: 273-283. <https://doi.org/10.15517/rbt.v63i2.23162>
- Reyes-Luján, J., Barrios, J., Arrieche, D., Zapata-Vívenes, E., Salgado, W., Lodeiros, C. 2015b. Diet of the black sea urchin *Echinometra lucunter* (Echinometra: Echinoidea) in the northeast of Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 63: 233-242. <https://doi.org/10.15517/rbt.v63i2.23157>
- Reyes-Lujan, J., Polanco-Marín, D., Zapata-Vívenes, E., Arrieche, A., Lodeiros Seijo, C. 2021. Influencia de la surgencia costera y estratificación sobre la condición fisiológica de *Echinometra lucunter* en Isla Lobos, Venezuela. *Foro Iberoamericano de Recursos Marinos y Acuicultura* 10:

- 167-175.
- Rich, W.A., Schubert, N., Schläpfer, N., Carvalho, V.F., Horta, A.C.L., Horta, P.A. 2018. Physiological and biochemical responses of a coralline alga and a sea urchin to climate change: Implications for herbivory. *Marine Environmental Research* 142: 100-107. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.09.026>
- Robinson, H., Hogden, C. 1940. The biuret reaction in the determination of serum protein. *Journal of Biological Chemistry* 135: 707-725.
- Rueda-Roa, D.T., Muller-Karger, F.E. 2013. The southern Caribbean upwelling system: Sea surface temperature, wind forcing and chlorophyll concentration patterns. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 78: 102-114.
- Sewell, M.A., Young, C.M. 1999. Temperature limits to fertilization and early development in the tropical sea urchin *Echinometra lucunter*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 236(2): 291-305. [https://doi.org/10.1016/s0022-0981\(98\)00210-x](https://doi.org/10.1016/s0022-0981(98)00210-x)
- Shulman, M.J. 2020. *Echinometra* sea urchins on Caribbean coral reefs: Diel and lunar cycles of movement and feeding, densities, and morphology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 530-531: 151430. <https://doi.org/10.1016/J.JEMBE.2020.151430>
- Siliani, S., Melis, R., Loi, B., Guala, I., Baroli, M., Sanna, R., Anedda, R. 2016. Influence of seasonal and environmental patterns on the lipid content and fatty acid profiles in gonads of the edible sea urchin *Paracentrotus lividus* from Sardinia. *Marine Environmental Research* 113: 124-133. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2015.12.001>
- Sokal, R., Rohlf, J. 2012. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Fourth edition. WH Freeman and Company, San Francisco.
- Soumaya, A., Moncef, C., Saloua, S., Amor, E. 2012. The influence of season on the gonad index and biochemical composition of the sea urchin *Paracentrotus lividus* from the Gulf of Tunis. *The Scientific World Journal* 2012: 815935.
- Steneck, R.S. 2020. Regular sea urchins as drivers of shallow benthic marine community structure. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science* 43: 255-279. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819570-3.00015-9>
- Strickland, J., Parsons, T. 1972. *A Practical Handbook of Seawater Analysis*. Bulletin Fisheries Research Board of Canada 167(2): 310.
- Tavares, Y.A.G., Semanovschi, N.P., Camargo, J.C.M., Pellizzari, F. 2020. Feeding habits of the sea urchin *Echinometra lucunter* L. (Echinoidea) in a remote Southwestern Atlantic Island, Trindade, Brazil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 15(4): 303-319.
- Unuma, T., Yamamoto, T., Akiyama, T., Shuraishi, M., Ohta, H. 2003. Quantitative changes in yolk protein and other components in the ovary and testis of the sea urchin *Pseudocentrotus depressus*. *Journal of Experimental Biology* 206: 356-372.
- van Handel, E. 1965. Estimation of glycogen in small amounts of tissue. *Analytical Biochemistry* 11(2): 256-265. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(65\)90013-8](https://doi.org/10.1016/0003-2697(65)90013-8)
- Walker, C., Lesser, P., Unuma, T. 2013. Sea urchin gametogenesis-structural, functional and molecular/genomic biology. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science* 38: 25-43.
- Wasson, M.K., Watts, A.S. 2007. Chapter 4 Endocrine regulation of sea urchin reproduction. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science* 37: 55-69. [https://doi.org/10.1016/S0167-9309\(07\)80068-8](https://doi.org/10.1016/S0167-9309(07)80068-8)
- Zapata-Vívenes, E., Arzola, K., Reyes-Luján, J., Arrieche, D., Guevara, M., Marcano, L. 2018. Defensas antioxidantes y sustratos energéticos durante el desarrollo gonadal del erizo negro *Echinometra lucunter*. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 57: 1-10.
- Zapata-Vívenes, E., Aparicio, G. 2019. Antioxidant defenses in the coelomic fluid of *Echinometra lucunter* (Linnaeus, 1758) stimulated with bacterial inoculums. *Revista Ciencias Marinas y Costeras* 11: 27-42. <https://doi.org/10.15359/revmar.11-1.2>
- Zapata-Vívenes, E., Reyes-Luján, J., Ochoa, S., Arrieche, D., Lodeiros, C. 2023. Índices gonadales y moleculares en el erizo de mar *Lytechinus variegatus* (Echinoidea: Toxopneustidae) del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 58 (2): 98-108.

Received: 19.09.2023

Accepted: 13.03.2024