

Índices gonadales y moleculares en el erizo de mar *Lytechinus variegatus* (Echinoidea: Toxopneustidae) del Golfo de Cariaco, Venezuela

Gonadal and molecular indices in the sea-urchin *Lytechinus variegatus* (Echinoidea: Toxopneustidae) from Cariaco Gulf, Venezuela

Édgar Zapata-Vívenes^{1,3*}, Jeny Reyes-Luján², Saúl Ochoa³, Dwight Arrieche⁴ y César Lodeiros^{1,5}

¹Departamento de Acuicultura, Pesca y Recursos Naturales Renovables, Facultad de Acuicultura y Ciencias del Mar, Universidad Técnica de Manabí, Extensión Sucre, Bahía de Caráquez, Ecuador

²Laboratorio de Zoología de Invertebrados, Facultad Experimental de Ciencias, Universidad del Zulia, Avenida Universidad, Maracaibo, Venezuela

³Departamento de Biología, Escuela de Ciencias, Núcleo de Sucre, Universidad de Oriente, Cerro Colorado, Avenida Universidad, Cumaná, Venezuela

⁴Instituto Investigaciones en Biomedicina y Ciencias Aplicadas Dra. Susan Tai, Universidad de Oriente, Cerro Colorado, Avenida Universidad, Cumaná, Venezuela

⁵Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Avenida Universidad, Cerro Colorado, Venezuela

*Autor correspondiente: edgar.zapata@utm.edu.ec

Abstract. Active extraction of sea-urchin *Lytechinus variegatus* from the northeast of Venezuela could cause a reduction in the populational density. Therefore, knowledge about somatic growth and gonadal production is relevant for the rational exploitation and sustainable management of sea-urchin populations. During an annual cycle, this study examined the reproductive biology and growth molecular indices (RNA:DNA and Protein:DNA) of a population of *L. variegatus* sea-urchin from Cariaco Gulf (Venezuela); a marine ecosystem influenced by the seasons of stratification and coastal upwelling. Sea-urchin population was composed of homogeneous sizes, with significant increase of the total fresh mass (MF) and gonadosomatic index (IG) during stratification. Significant regression models were obtained during upwelling and stratification periods, particularly among the MF with testa dimensions and Aristotle's lantern. Gonadal development was continuous, showing partial spawning during the upwelling period. RNA:DNA ratio increased during stratification season, but not Protein:DNA index. Principal Component Analysis indicated association among molecular growth indices with seston, conversely to phytoplankton biomass, and seawater surface temperature. Reproductive cycle of *L. variegatus* presented a seasonal pattern associated with temperature and primary productivity; particularly during upwelling it actively spawns, and the gametogenesis is enhanced during stratification, when the metabolic processes are greater.

Key words: Somatic growth, RNA:DNA index, gonadosomatic index, spawning, upwelling, stratification, echinoid

Resumen. La extracción activa del erizo de mar *Lytechinus variegatus* en el noreste de Venezuela podría conllevar a una reducción de su densidad poblacional. Por consiguiente, el conocimiento sobre el crecimiento somático y la producción gonadal es de importancia para la explotación racional y el manejo sustentable de sus poblaciones. Durante un ciclo anual, este estudio examinó la biología reproductiva e índices moleculares de crecimiento (ARN:ADN y Proteína:ADN) de una población del erizo *L. variegatus* en el Golfo de Cariaco (Venezuela); un ecosistema marino regulado por las temporadas de estratificación y surgencia costera. La población de erizos de mar presentó tallas homogéneas, con incrementos significativos en la masa fresca total (MF) y el índice gonadosomático (IG) durante la estratificación. Se obtuvieron modelos de regresión significativos durante los periodos de surgencia y estratificación, particularmente entre la MF en relación con las dimensiones de la testa y linterna de Aristóteles. El desarrollo gonadal fue continuo, mostrando desoves parciales durante el período de surgencia. El cociente ARN:ADN incrementó durante la temporada de estratificación, no así el cociente Proteína:ADN. El Análisis de Componentes Principales indicó asociación entre los índices moleculares de crecimiento con el seston, contrariamente a la biomasa fitoplanctónica, y la temperatura superficial del agua. El ciclo reproductivo del *L. variegatus* presentó un patrón estacional asociado a la temperatura y productividad primaria; desova activamente durante la temporada de surgencia, y la gametogénesis se potencia durante la estratificación, cuando son mayores los procesos metabólicos.

Palabras clave: Crecimiento somático, índice ARN:ADN, índice gonadosomático, desove, surgencia, estratificación, echinoideos



INTRODUCCIÓN

El erizo verdiblanco *Lytechinus variegatus* (Lamarck, 1816) es relativamente abundante en el océano Atlántico, teniendo importancia económica y ecológica en ecosistemas tropicales y subtropicales. *L. variegatus* es una especie que vive agregada y tiene un comportamiento de cobertura para evitar la luz brillante y ultravioleta, depredación y daño mecánico por el oleaje (Watts *et al.* 2020). Su alimentación es omnívora, constituida principalmente por invertebrados bentónicos, así como también de la fanerógama marina *Thalassia testudinum* y una variedad de macroalgas (Cobb & Lawrence 2005). Se distribuye desde Carolina del Norte y sur de las Islas Bermudas hasta el Caribe y Brasil (Hendler *et al.* 1995). Aunque *L. variegatus* no presenta una pesquería establecida, en algunas áreas del noreste de Venezuela es extraída para el consumo en fresco de sus gónadas (Gómez-Gaspar 2003, Bracho-Villavicencio *et al.* 2021).

Algunos aspectos de importancia han sido examinados previamente en *L. variegatus* para distintas regiones del Caribe, tales como su abundancia (Gómez 2000, 2002), dieta (Beddingfield & McClintock 1998), respuestas inmunológicas (Zapata-Vívenes *et al.* 2021), así como estructura poblacional y trófica (Noriega *et al.* 2002). Además, se ha determinado que se reproduce durante todo el año con patrones asociados al área geográfica donde habita (Montealegre & Gómez 2005, Espinoza *et al.* 2008, Tavares & Borzone 2015). Por su rápido crecimiento, maduración temprana y alta fecundidad este erizo ha sido considerado en procesos de cultivos marinos (Hammer *et al.* 2006, 2012; Heflin *et al.* 2012, 2016), lo cual favorecería a disminuir la presión sobre la explotación del recurso natural e impulsar la repoblación (Lodeiros *et al.* 2013).

La condición fisiológica y el crecimiento en los erizos de mar están asociados a la expansión, calcificación, producción de tejidos somáticos y gonadales. A nivel molecular se asocia al contenido de ácidos nucleicos y proteínas. Estos últimos, al indexarse con ARN:ADN y Proteína:ADN, permiten inferir sobre la dinámica de desarrollo, estado fisiológico y nutricional de un individuo (Chícharo & Chícharo 2008, Catarino *et al.* 2012, Zapata-Vívenes *et al.* 2017). Dado que la concentración de ADN del organismo es relativamente constante, los cambios en los cocientes ARN:ADN y Proteína:ADN pueden reflejar la variación en la biosíntesis de transcritos y proteínas (Foley *et al.* 2016).

El conocimiento de la biología reproductiva y el crecimiento somático de *L. variegatus*, y cómo son afectados por los factores ambientales, son aspectos de importancia para el aprovechamiento racional de la especie. *L. variegatus* es un recurso biológico de interés económico local en la región nororiental de Venezuela y en diversas zonas del Caribe, el cual podría ser incorporado a planes de maricultura y desarrollo de modelos de pesquería. Para tal fin, se evaluó el crecimiento, desarrollo gonadal y los índices moleculares de condición fisiológica en *L. variegatus*, en relación con los cambios ambientales que originadas en el golfo de Cariaco.

MATERIALES Y MÉTODOS

MUESTREO Y ÁREA DE ESTUDIO

Se recolectaron 141 ejemplares de *L. variegatus*, a profundidades de 1-5 m, en la ensenada de Turpialito (10°26'56"N y 64°02'00"O), situada en el Golfo de Cariaco, Venezuela. Las recolectas se realizaron de manera manual (entre 10 a 15 organismos), en periodos mensuales desde julio-2010 a julio-2011. Los organismos fueron trasladados en contenedores isotérmicos con aireación hasta el laboratorio, donde se aclimataron por 24 h sin registro de mortalidad, para su posterior análisis.

VARIABLES AMBIENTALES

Se colectó agua de mar mensualmente en una botella Niskin (5 L), a 5 m de profundidad, para cuantificar: salinidad, oxígeno disuelto, seston y clorofila *a*. La temperatura fue registrada mediante un termógrafo (Sealog, Venco, Halifax, Canadá; °C), que se colocó a 5 m de profundidad en la localidad de colecta. Los datos se promediaron mensualmente para estimar los períodos de baja productividad primaria (estratificación; > 25 °C) y alta productividad primaria (surgencia; < 25 °C). La salinidad se registró con un refractómetro manual ACT. El oxígeno disuelto se obtuvo por el método de Winkler (mg L⁻¹) (Parsons 1984). El seston se determinó filtrando una alícuota a baja presión (0,5 bar), en filtros pre-pesados (GF/C Whatman 0,7 µm; 4,7 cm de diámetro) libres de cenizas. El filtro se secó (95 °C, 24 h), y se pesó para obtener el seston total (TPM). Para determinar la materia orgánica particulada, las muestras previamente pesadas fueron calcinadas a 450 °C durante 4 h en una mufla. La clorofila *a* (mg m⁻³) se obtuvo al filtrar una alícuota de agua de mar (Whatman GF/G 25 µm; 4,7 cm diámetro) para cuantificar su concentración por el método espectrofotométrico (Strickland & Parsons 1972).

ANÁLISIS BIOMÉTRICO DE LOS ERIZOS

A cada espécimen de erizo se le midió el diámetro (DT) y altura de la testa (AT) ($\pm 0,01$ mm), la masa fresca total (MF) y la masa fresca de la gónada (MG) ($\pm 0,001$ g). Se removió la linterna de Aristóteles a la cual se midió su diámetro (DL), altura (AL) y se registró su masa (ML). Entre septiembre-2010 y julio-2011 fue disecado el músculo de la linterna de Aristóteles sobre hielo granizado. Este tejido fue almacenado en viales libres de ARN y ADN (-20 °C).

MADUREZ SEXUAL E ÍNDICE GONADOSOMÁTICO (IG)

Se estimó el desarrollo gonadal sin distinción entre sexos, a través de una escala macroscópica de 5 estadios de desarrollo gonadal; inmaduro (I), en maduración (II), maduro (III), desove (IV) y regresión gonadal (V) (Montealegre & Gómez 2005). El índice gonadosomático (IG) se obtuvo por el cociente entre MG y MF según la relación: $IG = (MG/MF) \times 100$.

ÍNDICES MOLECULARES

Cien mg de músculo de la linterna de Aristóteles fueron homogenizados en buffer fosfato salino (KH_2PO_4/K_2HPO_4) (2 mL; 6 °C), se centrifugó (12.000 xg; 5 min) y el sobrenadante se almacenó momentáneamente para cuantificar ARN y proteínas. El sedimento se resuspendió en NaCl (1 mL; 2 mol L^{-1}), se homogeneizó y centrifugó (2.000 xg; 5 min). El sobrenadante fue disuelto en NaCl (1 mL; 2 mol L^{-1}) y 1 mL de cloroformo con alcohol amílico, luego se centrifugó (5.000 xg; 10 min) para cuantificar el ADN en el sobrenadante.

PROTEÍNAS

Se cuantificaron por el método de Biuret (Lubran 1978), usando una curva de calibración de albúmina de suero bovino (BSA; 10 mg mL^{-1}), a 540 nm y los resultados fueron expresados en miligramos de proteínas por gramo de masa húmeda (mg proteína g^{-1}).

ARN

Se determinó por el método de revelación de orcinol (Campbell & Sargent 1969). Se colocó 1 mL de sobrenadante con 4 mL de orcinol y se llevó a baño caliente (~ 90 °C; 20 min), se dejó reposar y se midió la absorbancia (665 nm). Se empleó un patrón de referencia de ARN de *Saccharomyces cerevisiae* (Sigma-Aldrich). Los resultados fueron expresados en microgramos de ARN por gramo de masa húmeda (μg ARN g^{-1}).

ADN

Se determinó mediante la reacción de difenilamina (Burton 1956). Al sobrenadante (1 mL) se añadió difenilamina (4 mL), se llevó a baño caliente (~ 90 °C; 30 min), se dejó reposar y se midió la absorbancia (595 nm). Se empleó ADN de timo de bovino (Sigma-Aldrich) como patrón de referencia, y los resultados se expresaron en microgramos de ADN por gramo de masa húmeda (μg ADN g^{-1}). Se calcularon los cocientes ARN:ADN y Proteína:ADN (Caldarone *et al.* 2006).

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Los promedios mensuales de las variables biométricas e índices (IG, ARN:ADN y Proteína:ADN) se analizaron a través de un ANDEVA de una vía, y las diferencias estadísticas se comprobaron por un análisis *a posteriori* de Scheffé. Adicionalmente, los datos se agruparon en los períodos de estratificación y surgencia, y se analizaron por una prueba de t-Student. Se obtuvieron los valores de correlación entre los datos biométricos e índices. Se determinaron las relaciones significativas entre los datos ambientales y biológicos por un análisis de componentes principales (ACP) (Sokal & Rohlf 2012). Los análisis se realizaron con el programa STATGRAPHICS Plus v5.1 (Statpoint Technologies, Inc., USA), al 5% de significancia ($P < 0,05$).

RESULTADOS

VARIABLES AMBIENTALES

La temperatura mensual osciló siguiendo un patrón ascendente desde julio a octubre (> 27 °C; con máximos promedios de 29,9 °C) característico de la temporada de estratificación, con un descenso observado desde enero con valores mínimos alcanzados en febrero y marzo (23,3 °C), lo cual denota la temporada de surgencia (Fig. 1A). Seguidamente fue observado un ascenso desde abril a julio. La salinidad osciló entre 34 y 38 con promedios mínimos en julio y septiembre; mientras que el resto del período de estudio fue de tendencia constante (Fig. 1A). El contenido de seston varió entre 4 y 17 mg L^{-1} , con oscilaciones mensuales (Fig. 1B); sus mayores promedios fueron observados en junio y julio. La clorofila *a* presentó valores máximos (> 1 mg m^{-3}) en agosto y febrero (Fig. 1B). El oxígeno disuelto se mantuvo con promedios mensuales superiores a 6 mg L^{-1} (Fig. 1C); con sus mayores registros en febrero y mayo.

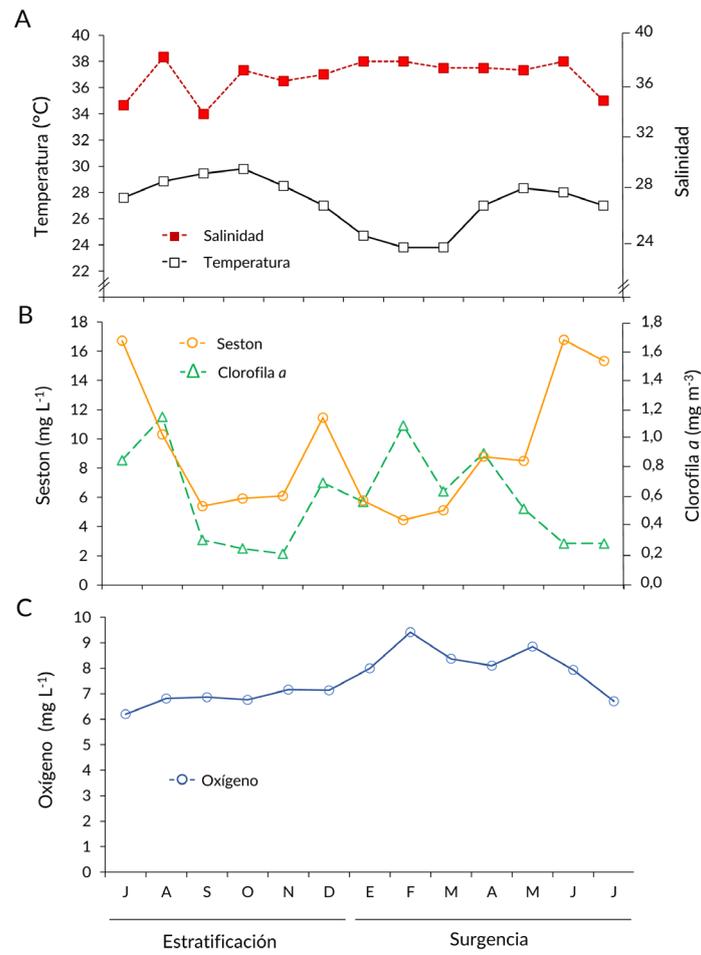


Figura 1. Variables ambientales en la ensenada de Turpialito, Golfo de Cariaco (Venezuela) durante los periodos de estratificación y surgencia desde julio-2010 a julio-2011. A) Variación mensual de la temperatura (°C) y salinidad; B) Concentraciones de seston (mg L⁻¹) y clorofila a (mg m⁻³) y C) oxígeno disuelto (mg L⁻¹) / Environmental variables in Turpialito bay, Cariaco Gulf (Venezuela) during stratification and upwelling periods from July-2010 to July-2011. A) Monthly variation of temperature (°C) and salinity, B) concentration of seston (mg L⁻¹) and chlorophyll a (mg m⁻³), and C) dissolved oxygen (mg L⁻¹)

BIOMETRÍA

El diámetro (DT) y la altura de la testa (AT) del erizo verdiblanco se mantuvieron sin diferencias significativas a lo largo del año, mientras que la masa fresca (MF) total presentó diferencias significativas entre meses ($F= 6,78; P < 0,05$). Los mayores promedios de MF fueron observados en julio, agosto, noviembre y diciembre (Fig. 2A). El diámetro (DL) y altura de la linterna (AL) no presentaron diferencias significativas entre meses (Fig. 2B), no obstante, la masa de la linterna (ML) se incrementó desde febrero hasta mayo (temporada de surgencia). Los registros biométricos muestran una población de talla y crecimiento homogéneo. El análisis de correlación de las variables biométricas detectó relaciones lineales significativas en los periodos de estratificación y surgencia de MF con DT, AT, DL, AL y ML (Tabla 1).

Tabla 1. Modelos de regresiones lineales y coeficiente de correlación entre la masa fresca total y los parámetros biométricos de *Lytechinus variegatus* durante los periodos de estratificación y surgencia. / Linear regression models and coefficient correlation among total fresh mass and biometric parameters during stratification and upwelling period

	Estratificación			Surgencia		
	a	b	r	a	b	r
MF vs. DT	2,73	0,02	0,68	1,79	0,02	0,29
MF vs. AT	0,87	0,83	0,63	0,49	0,65	0,42
MF vs. DL	0,49	0,49	0,65	11,96	1,13	0,44
MF vs. AL	3,10	0,02	0,71	1,54	0,35	0,25
MF vs. ML	2,11	0,08	0,66	0,99	0,05	0,41

MF: Masa fresca, DT: diámetro de testa, AT: altura de testa, DL: diámetro de linterna de Aristóteles, AL: altura de linterna de Aristóteles, ML: masa de linterna de Aristóteles, a: constante de regresión, b: pendiente, r: coeficiente de correlación. Todos los coeficientes de regresión fueron significativos

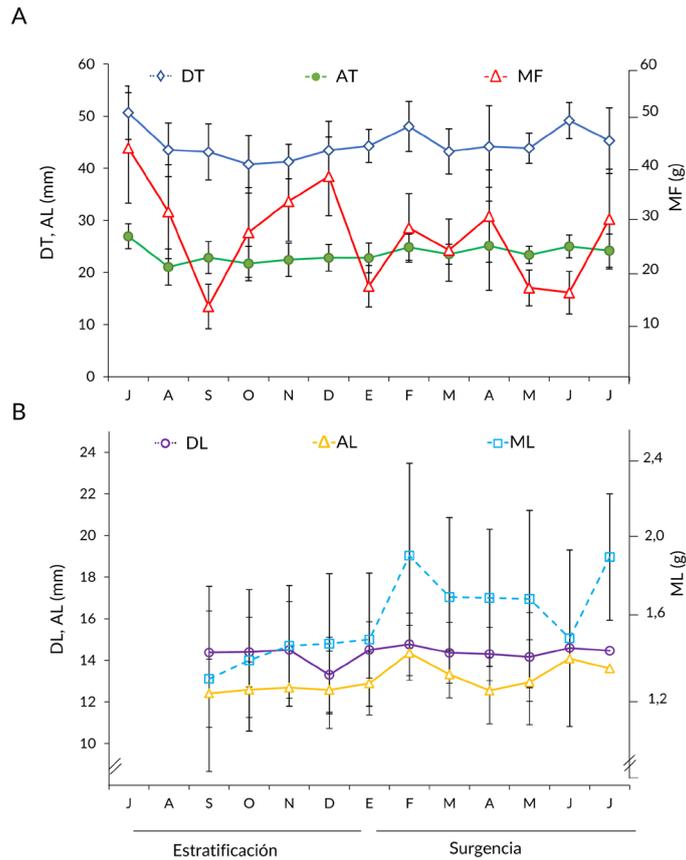


Figura 2. *Lytechinus variegatus* recolectados en la ensenada de Turpialito, Golfo de Cariaco (Venezuela) durante los periodos de estratificación y surgencia. A) Variaciones mensuales del diámetro de la testa (DT), altura de la testa (AT) y masa fresca total (MF); B) Variaciones mensuales del diámetro (DL), altura (AL) y masa húmeda (ML) de la linterna de Aristóteles / *Lytechinus variegatus* collected from Turpialito bay, Cariaco Gulf (Venezuela) during stratification and upwelling period. A) Monthly variations of testis diameter (DT), testis height (AT) and total wet mass (MF); B) Monthly variations of diameter (DL), height (AL) and wet mass (ML) of Aristotle's lantern

ÍNDICE GONADOSOMÁTICO (IG)

Se evidenciaron menores IG, asociados a desoves continuos, durante la temporada de surgencia, particularmente en los meses de diciembre, febrero, marzo y abril, con un punto de incidencia adicional en junio (Fig. 3). En contraste, los promedios más elevados de IG se hallaron durante la temporada de estratificación, de manera particular en los meses de agosto, octubre, noviembre y mayo. La masa fresca total y el IG son mayores en la temporada de estratificación en contraste con la surgencia (Tabla 2).

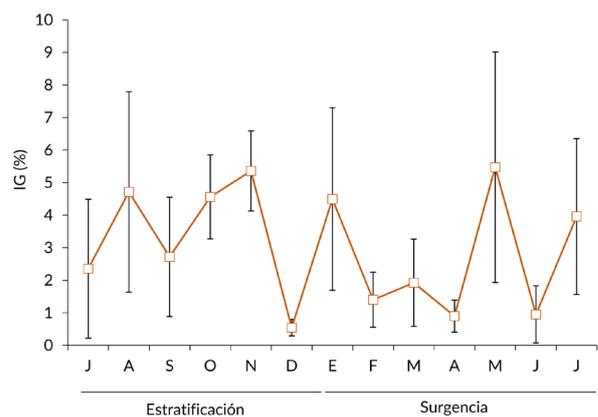


Figura 3. Variaciones mensuales en el índice gonadosomático (IG) de *Lytechinus variegatus* en la ensenada de Turpialito, Golfo de Cariaco (Venezuela) durante los periodos de estratificación y surgencia / Monthly variation in the gonadosomatic index (IG) of *Lytechinus variegatus* in Turpialito Bay, Cariaco Gulf (Venezuela) during stratification and upwelling period

Tabla 2. Valores promedio (\pm DE; desviación estándar) de las variables biométricas, índices ARN:ADN y Proteína:ADN de *Lytechinus variegatus* durante los períodos de estratificación y surgencia / Mean values (\pm standard deviation) of biometric variables, RNA:DNA and Protein:DNA of *Lytechinus variegatus* during stratification and upwelling period

	Estratificación		Surgencia	
	n	X \pm DE	n	X \pm DE
MF (g)	53	30,48 \pm 13,24 ^a	88	20,51 \pm 7,78 ^b
IG (%)	53	3,51 \pm 2,50 ^a	88	2,50 \pm 2,66 ^b
ARN:ADN	38	1,45 \pm 0,65 ^a	67	0,68 \pm 0,46 ^b
Proteína:ADN	38	83,08 \pm 10,20 ^a	67	70,81 \pm 11,45 ^a

MF: Masa fresca, IG: Índice gonadosomático, n: número de muestras. Los valores con letras diferentes en los superíndices muestran diferencias significativas ($P < 0,05$)

ESTADIOS GONADALES

Los estadios de maduración variaron entre meses. El estadio de desarrollo gonadal incipiente o inmaduro (I) fue observado con mayor frecuencia desde octubre a diciembre, y desde febrero hasta mayo. La mayor frecuencia de erizos de mar en estadio de desarrollo (II) abarcó el lapso entre septiembre a diciembre, y luego desde enero y julio. El estadio de madurez (III) fue observado durante todo el año, presentando la mayor frecuencia de individuos desde julio hasta diciembre (estratificación) y desde abril a julio (surgencia). El estadio de desove (IV) fue alto entre julio y agosto, y fue observado entre noviembre a mayo. El estadio de regresión (V) se observó entre meses, con un máximo entre diciembre a julio (Fig. 4).

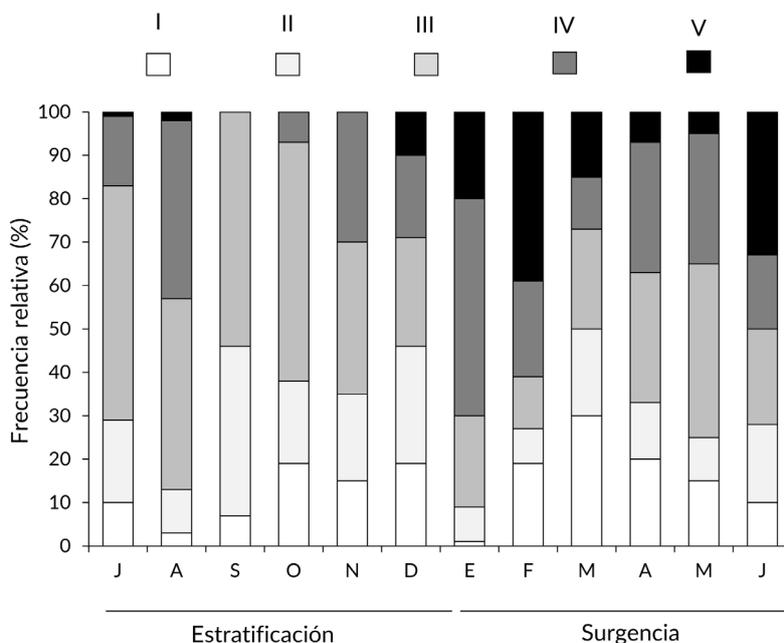


Figura 4. Variaciones mensuales en los estadios reproductivos de *Lytechinus variegatus* en la ensenada de Turpialito, Golfo de Cariaco, Venezuela. Estado inmaduro (I), en maduración (II), maduro (III), desove (IV) y regresión gonadal (V) / Monthly variation in reproductive stages of *Lytechinus variegatus* from Turpialito bay, Cariaco Gulf, Venezuela. Immature stage (I), maturing (II), mature (III), spawning (IV) and gonadal regression (V)

ANÁLISIS MOLECULAR

El contenido de proteínas en el músculo de la linterna de Aristóteles presentó valores máximos entre octubre a diciembre y desde mayo a julio, con diferencias significativas entre meses ($F=8,66; P<0,05$). El contenido de ADN y ARN osciló con el máximo en febrero y en julio, detectándose diferencias significativas entre meses ($F=22,44; P<0,05$). La mayor concentración de ADN fue en la temporada de surgencia (diciembre y febrero), mientras que el contenido de ARN fue máximo durante julio (Fig. 5). Los índices Proteína:ADN y ARN:ADN presentaron sus mayores promedios durante la temporada de estratificación, concomitante al aumento de la MF e IG (Tabla 2).

ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP)

Se encontraron asociaciones entre las variables biométricas: AT, DT, MF, DL, AL y ML. También, la salinidad, oxígeno disuelto, clorofila a y ADN se muestran relacionados, así como el índice gonadosomático (IG) con la temperatura. Las macromoléculas (proteína y ARN) y los índices (Proteína:ADN y ARN:ADN) se asociaron positivamente con el seston total (Fig. 6).

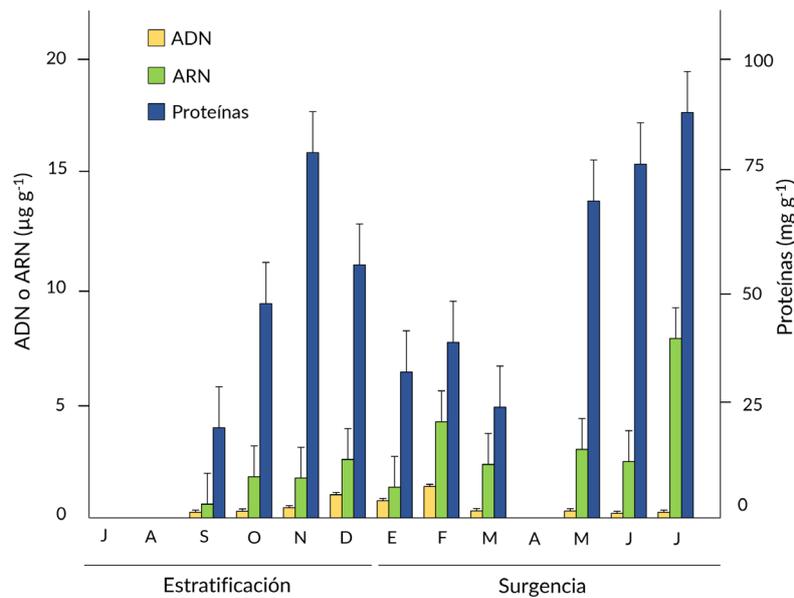


Figura 5. Variaciones mensuales en las concentraciones de ADN o ARN ($\mu\text{g g}^{-1}$) y proteínas (mg g^{-1}) en tejido muscular de la linterna de Aristóteles de *Lytechinus variegatus* en la ensenada de Turpialito, Golfo de Cariaco (Venezuela) durante los periodos de estratificación y surgencia / Monthly variation of DNA or RNA ($\mu\text{g g}^{-1}$), and protein concentrations (mg g^{-1}) in muscular tissue of *Lytechinus variegatus* Aristotle's lantern from Turpialito bay, Cariaco Gulf, (Venezuela) during stratification and upwelling period

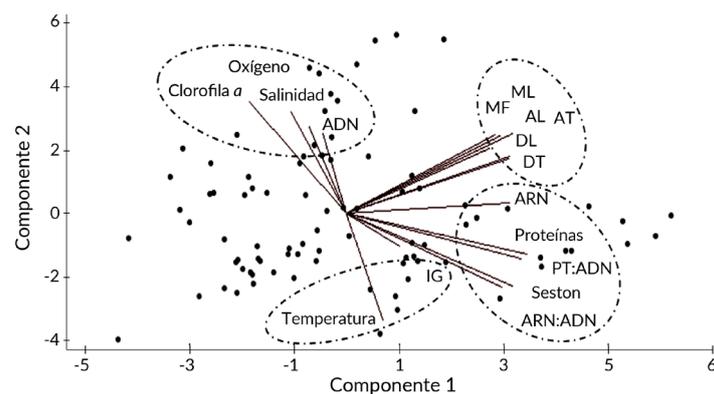


Figura 6. Gráfico "biplot" de correlación entre los factores ambientales y las variables biométricas, IG e índices moleculares de crecimiento de *L. variegatus* en la ensenada de Turpialito, Golfo de Cariaco, Venezuela. AL: altura de linterna de Aristóteles; AT: altura de testa; DL: diámetro de linterna de Aristóteles; DT: diámetro de testa; IG: Índice gonadosomático; MF: masa fresca; ML: masa de linterna de Aristóteles / Biplot of correlation between environmental factors and biometric variables, IG and molecular growth indices of *L. variegatus* in Turpialito bay, Cariaco Gulf, Venezuela. AL: Aristotle's lantern height; AT: testa height; DL: Aristotle's lantern diameter; DT: testa diameter; IG: gonadosomatic index; MF: fresh mass; ML: Aristotle's lantern mass

DISCUSIÓN

Los parámetros ambientales, en el ciclo anual estudiado, se encuentran enmarcados dentro de variaciones estacionales de la costa sur del Mar Caribe (Correa-Ramírez *et al.* 2020), donde se pueden encontrar dos temporadas ambientales bien definidas. Existe un período de estratificación, desde julio a diciembre con temperaturas que oscilan entre 27,0 y 28,5 °C, con la consecuente disminución de la producción primaria (clorofila *a*). Por otro lado, está el período de surgencia que abarca desde enero hasta junio, con un descenso marcado en la temperatura superficial (22,0 a 24,0 °C) durante los primeros meses del año, y un aumento en la disponibilidad de organismos fotosintéticos en el medio (Rueda-Roa & Muller-Karger 2013, Aguirre-Gómez & Salmerón-García 2015). El patrón ambiental registrado en el Golfo de Cariaco parece regir la reproducción del erizo *L. variegatus*, aunque esta especie no siempre muestra variaciones anuales en el océano Atlántico, su ciclo reproductivo puede variar dependiendo de la ubicación y de las condiciones ambientales (Tavares & Borzone 2015).

La temporada de estratificación favorece el desarrollo gonadal de *L. variegatus*, particularmente en los meses de julio hasta noviembre se observa un incremento en la masa corporal asociada a la maduración de gónadas. El incremento de la temperatura del agua de mar durante la estratificación dispara los procesos gametogénicos en *L. variegatus*, fundamentado en la división y crecimiento de los fagocitos nutritivos, con una consecutiva acumulación de biomoléculas energéticas vinculadas al desarrollo gonadal (Walker *et al.* 2007, Zapata-Vívenes *et al.* 2018). Sumado a esto, los requerimientos de la dieta de *L. variegatus* están suplidos por una abundancia relativa de macroalgas y fanerógamas marinas, así como la presencia constante de micro-invertebrados que forman parte de la dieta durante todo el año (Cobb & Lawrence 2005, Parson *et al.* 2021). Estos resultados corroboran la influencia de la estacionalidad sobre el crecimiento y maduración gonadal en *L. variegatus*, teniendo como factores preponderantes el ascenso en la temperatura del agua y la disponibilidad de alimentos. Similarmente, Montealegre & Gómez (2005) y Reuter & Levitan (2010) reportaron que la gametogénesis es potenciada en primavera en esta especie, y en menor medida a finales del verano u otoño. La temperatura ha sido sugerida como un factor estimulador de desarrollo gonadal en *Arbacia dufresnii* (Epherra *et al.* 2015a), *Echinometra lucunter* (Reyes-Luján *et al.* 2015) y *Arbacia punctulata* (Hernández *et al.* 2020). El fotoperíodo también es un factor que afecta la fisiología y crecimiento en los erizos de mar, por ejemplo, el desarrollo gonadal de *Echinometra vanbrunti* es mayor durante julio a septiembre en el Golfo de California (México), temporada cuando se incrementan la luminosidad y temperatura (Villalba-Villalba *et al.* 2022). Sobre este último aspecto se conoce la sensibilidad de la incidencia lumínica sobre el comportamiento de *L. variegatus* y su habilidad de

cubrir su testa usando sustratos naturales del medio para evitar estrés fisiológico (Brothers & McClintock 2015); en el futuro la influencia del fotoperíodo sobre el desarrollo gonadal debería ser examinado en esta especie.

La mayor intensidad reproductiva de *L. variegatus* es alcanzada en los meses iniciales de surgencia costera, con un alza reproductiva al final de la temporada. Al parecer, el descenso de temperatura, junto a la producción primaria (clorofila *a*), son los factores de mayor importancia para inducir desoves en *L. variegatus*. La estrategia reproductiva de desovar durante la época de afloramiento fitoplanctónico y presencia de seston podría garantizar una mayor supervivencia y un óptimo desarrollo larvario en la columna de agua, lo cual asegura un proceso factible de asentamiento larval. Contrariamente, Espinoza *et al.* (2008) observaron los mayores desoves de la especie desde abril a julio, inclusive en noviembre. Estos autores refieren que la reproducción de *L. variegatus* en el Golfo de Cariaco es realizada de manera continua, y en algunos casos asincrónica entre los sexos. En islas del Caribe se reportan incrementos del IG para *L. variegatus* a partir de mayo, exhibiendo picos de mayor actividad reproductiva en junio y julio (Montealegre & Gómez 2005). En el norte del mar Caribe, *L. variegatus* desova durante el verano y la primavera, con mayor intensidad desde agosto a octubre (Ernest & Blake 1981, Cunningham & Watts 2003). Watts *et al.* (2020) sugirieron que la calidad y cantidad de alimento disponible, fotoperíodo y temperatura de agua de mar son los cambios estacionales que presentan mayor influencia sobre su ciclo gametogénico. De manera similar, Garrido & Barber (2001) determinaron que los efectos de la disponibilidad de alimentos, durante las estaciones de invierno y verano, son los factores más preponderantes para regular el tamaño relativo de las gónadas de *Strongylocentrotus droebachiensis*. La estacionalidad afecta significativamente el desarrollo gonadal en *Evechinus chloroticus*, siendo mayor en verano y primavera (Philip 2007).

Los erizos de mar juveniles canalizan la mayor parte de la energía producida para el proceso de crecimiento somático, dando origen a una mayor producción de transcritos primarios (aumento del ARN) y proteínas (Frantzis *et al.* 1992, Ning *et al.* 2013). En contraste con los adultos de tallas pequeñas, con capacidad reproductiva, que canalizan su energía tanto para el crecimiento como para la reproducción (Walker *et al.* 2007). El aumento de la masa muscular en la linterna de *L. variegatus* es un reflejo del tipo de dieta (Cobb & Lawrence 2005, Souza *et al.* 2008). Al parecer, los cambios en las medidas biométricas de *L. variegatus* pueden ser modulados en cada período por la calidad y disponibilidad del alimento (Liyana-Pathirana *et al.* 2002, Edwards & McClintock 2021), y su tipo de alimentación dependerá de la cobertura y abundancia de las especies de las macroalgas presentes en el medio (Espinoza *et al.* 2008, Watts *et al.* 2020).

El IG puede proveer información complementaria sobre el ciclo reproductivo y desarrollo somático en los erizos de mar. Sin embargo, los índices moleculares ARN:ADN y Proteína:ADN pueden demostrar la variación en la síntesis de macromoléculas vinculadas con el crecimiento celular, lo cual se refleja en un aumento de volumen-talla y una perspectiva de las tasas de alimentación en tiempo real. Durante la temporada de estratificación se percibe un incremento gradual en los cocientes ARN:ADN en el músculo de la linterna de Aristóteles de *L. variegatus*, lo que denota un aumento en la producción de proteínas relacionadas con el crecimiento somático (Díaz *et al.* 2018). Además, elevados promedios en el cociente ARN:ADN señalaron un óptimo estado nutricional y energético de los erizos de mar, lo cual permite una efectiva actividad anabólica asociada con los períodos de mayor formación de gónadas. El incremento paralelo en los niveles de ARN y proteínas indicaría crecimiento y una buena condición fisiológica de la musculatura de la linterna de Aristóteles, lo que repercute en el desarrollo del órgano masticador y capacidad de alimentación. Existe una relación proporcional entre el tamaño relativo de la linterna de Aristóteles y la disponibilidad de alimento, evidenciada en otras especies de erizos de mar, lo cual se asocia de manera directa con el desarrollo gonadal (Epherra *et al.* 2015a, b). Comparativamente, los promedios relativamente bajos de ARN:ADN en el músculo de la linterna de Aristóteles en *L. variegatus* durante los períodos de mayores desoves están fundamentados en los incrementos de los niveles de ADN, que podría indicar una elevada actividad mitótica en el tejido muscular (Díaz *et al.* 2018).

Los factores ambientales influyen de manera directa en la formación y el desarrollo de las gónadas de los erizos de mar, debido a que estimulan los mecanismos fisiológicos asociados al crecimiento, producción y la composición bioquímica de la masa gamética (Gibbs *et al.* 2007, Wasson & Watts 2007). El crecimiento y rendimiento reproductivo de *L. variegatus* en condiciones naturales es influenciado por los factores ambientales de la zona sur del Caribe, y tales condiciones mantienen a las poblaciones en pleno crecimiento talla-gónada, lo cual llevaría a establecer épocas propicias para su captura a lo largo del año o proveer una opción rentable para su acuicultura.

En conclusión, el patrón ambiental de la zona sur del Caribe parece regir la reproducción del erizo *L. variegatus*, ya que se evidencia un incremento gonadal por influencia de la elevación en la temperatura del agua, y se presentan los mayores picos de desove durante la surgencia. Los índices moleculares de condición en *L. variegatus* pueden ser modulados por los niveles de seston y la biomasa fitoplanctónica; factores que a su vez son condicionados por la temperatura, la cual se correlaciona con el desarrollo gonadal y el crecimiento somático.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente (Venezuela) por otorgar la subvención del proyecto “Estatus antioxidante en gónadas y su relación con el ciclo reproductivo en los erizos *Echinometra lucunter* y *Lytechinus variegatus*” No. CI 02-030601-1901-14 y a PEII No. 3893 “Evaluación poblacional del erizo *Echinometra lucunter* y su factibilidad de cultivo en las costas del estado Sucre, Venezuela”.

LITERATURA CITADA

- Aguirre-Gómez R & O Salmerón García. 2015.** Characterization of the western Caribbean Sea waters through *in vivo* chlorophyll fluorescence. *Journal of Marine and Coastal Sciences* 7: 9-26. <<https://doi.org/10.15359/revmar.7.1>>
- Beddingfield S & J McClintock. 1998.** Differential survivorship, reproduction, growth, and nutrient allocation in the regular echinoid *Lytechinus variegatus* (Lamarck) fed natural diets. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 226: 195-215. <[https://doi.org/10.1016/0022-0981\(97\)00247-5](https://doi.org/10.1016/0022-0981(97)00247-5)>
- Bracho-Villavicencio C, MC Gómez-Maduro & I Hernández-Ávila. 2021.** Impacts of fishing on the Caribbean white sea urchin, *Lytechinus variegatus*, in Margarita Island, Venezuela. *Marine Environmental Research* 168: 105310. <<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105310>>
- Brothers C & J McClintock. 2015.** The effects of climate-induced elevated seawater temperature on the covering behavior, righting response, and Aristotle's lantern reflex of the sea urchin *Lytechinus variegatus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 467: 33-38. <<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.02.019>>
- Burton K. 1956.** A study of the conditions and mechanism of the diphenylamine reaction for the colorimetric estimation of deoxyribonucleic acid. *Biochemical Journal* 62: 315-323. <[https://doi.org/10.1016/0014-0139\(56\)90203-5](https://doi.org/10.1016/0014-0139(56)90203-5)>
- Caldarone E, C Clemmesen, E Berdalet, T Miller, A Folkvord, J Holt, M Olivar & I Suthers. 2006.** Intercalibration of four spectrofluorometric protocols for measuring RNA/DNA ratios in larval and juvenile fish. *Limnology and Oceanography: Methods* 4: 153-163. <<https://doi.org/10.4319/lom.2006.4.153>>
- Campbell PN & JR Sargent. 1969.** Determination of RNA by the orcinol method of Mejbaum (1939). In: Campbell PN & JR Sargent (eds). *Techniques in Protein Synthesis*, pp. 301-302. Academic Press, New York.
- Catarino AI, M Bauwens & P Dubois. 2012.** Acid-base balance and metabolic response of the sea urchin *Paracentrotus lividus* to different seawater pH and temperatures. *Environmental Science and Pollution Research* 19: 2344-2353. <<https://doi.org/10.1007/s11356-012-0743-1>>
- Chícharo M & L Chícharo. 2008.** RNA:DNA ratio and other nucleic acid derived indices in marine ecology. *International Journal of Molecular Sciences* 9: 1453-1471. <<https://doi.org/10.3390/ijms9081453>>

- Cobb J & J Lawrence. 2005.** Diets and coexistence of the sea urchins *Lytechinus variegatus* and *Arbacia punctulata* (Echinodermata) along the central Florida gulf coast. *Marine Ecology Progress Series* 295: 171-182. <<https://doi.org/10.3354/meps295171>>
- Correa-Ramírez M, Á Rodríguez-Santana, C Ricaurte-Villota & J Paramo. 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>>
- Cunningham WA & AS Watts. 2003.** The annual reproductive cycle of the sea urchin *Lytechinus variegatus* from the Florida panhandle. *Journal of the Alabama Academy of Science* 74(2): 87. <<https://link.gale.com/apps/doc/A115228104/AONE?u=anon~1b82ff5c&sid=googleScholar&xid=0ccc47b2>>
- Díaz MV, MI Gómez, S Sánchez & CM Fuentes. 2018.** Ontogenetic changes in DNA and RNA content of laboratory-reared *Prochilodus lineatus* larvae: use of RNA/DNA ratios as indicators of nutritional condition. *Marine and Freshwater Research* 69(3): 455-463. <<https://doi.org/10.1071/MF17178>>
- Edwards RA & J McClintock. 2021.** Ontogenetic scaling of skeletal components in the common sea urchin *Lytechinus variegatus*. *Journal of Shellfish Research* 40(2): 325-338. <<https://doi.org/10.2983/035.040.0210>>
- Epherra L, DG Gil, T Rubilar, S Pérez-Gallo, MB Reartes & JA Tolosano. 2015a.** Temporal and spatial differences in the reproductive biology of the sea urchin *Arbacia dufresnii*. *Marine and Freshwater Research* 66(4): 329. <<https://doi.org/10.1071/mf14080>>
- Epherra L, A Crespi-Abril, PE Meretta, M Cledón, EM Morsan & T Rubilar. 2015b.** Morphological plasticity in the Aristotle's lantern of *Arbacia dufresnii* (Phyrosomatoidea: Arbaciidae) off the Patagonian coast. *Revista de Biología Tropical* 63(2): 339-351.
- Ernest R & N Blake. 1981.** Reproductive patterns within subpopulations of *Lytechinus variegatus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 55: 25-38.
- Espinoza R, J Reyes, J Himmelman & C Lodeiros. 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.
- Frantzis A, A Grémare & G Vétion. 1992.** Growth rates and RNA:DNA ratios in *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) fed on benthic macrophytes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 156(1): 125-138. <[https://doi.org/10.1016/0022-0981\(92\)90020-b](https://doi.org/10.1016/0022-0981(92)90020-b)>
- Foley CJ, DL Bradley & TO Höök. 2016.** A review and assessment of the potential use of RNA:DNA ratios to assess the condition of entrained fish larvae. *Ecological Indicators* 60: 346-357. <<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.07.005>>
- Garrido CL & BJ Barber. 2001.** Effects of temperature and food ration on gonad growth and oogenesis of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Marine Biology* 138: 447-456.
- Gibbs VK, SA Watts & AL Lawrence. 2007.** Effect of temperature on gamete production and biochemical composition of gonads in the sea urchin *Lytechinus variegatus*. *Gulf of Mexico Science* 25(2): 119-130. <<https://aquila.usm.edu/goms/vol25/iss2/3>>
- Gómez A. 2000.** Abundancia de *Lytechinus variegatus* (Echinoidea: Toxopneustidae) en la isla de Cubagua, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 48: 125-131.
- Gómez A. 2002.** Abundancia del erizo *Lytechinus variegatus* (Lamarck) en la costa norte, este y oeste de la Isla de Margarita (Venezuela). *Acta Científica Venezolana* 53: 15-20.
- Gómez-Gaspar A. 2003.** Relación diámetro-peso y proporción cromática del erizo *Lytechinus variegatus* (Echinoidea: Toxopneustidae) en las islas de Margarita y Cubagua, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 51(4): 83-86.
- Hammer H, B Hammer, S Watts, A Lawrence & J Lawrence. 2006.** The effect of dietary protein and carbohydrate concentration on the biochemical composition and gametogenic condition of the sea urchin *Lytechinus variegatus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 334: 109-121. <<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.01.015>>
- Hammer HS, ML Powell, WT Jones, VK Gibbs, AL Lawrence, JM Lawrence & SA Watts. 2012.** Effect of feed protein and carbohydrate levels on feed intake, growth, and gonad production of the sea urchin, *Lytechinus variegatus*. *Journal of World Aquaculture Society* 43: 145-158. <<https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2012.00562.x>>
- Heflin LE, VK Gibbs, ML Powell, R Makowsky, JM Lawrence, AL Lawrence & SA Watts. 2012.** Effect of dietary protein and carbohydrate levels on weight gain and gonad production in the sea urchin *Lytechinus variegatus*. *Aquaculture* 358/359: 253-261. <<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.06.009>>
- Heflin LE, D Raubenheimer, SJ Simpson & SA Watts. 2016.** Balancing macronutrient intake in cultured *Lytechinus variegatus*. *Aquaculture* 450: 295-300. <<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.08.001>>
- Hendler G, JE Miller, DL Pawson & PM Kier. 1995.** Sea stars, sea urchins, and allies, 392 pp. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Hernández E, OA Vázquez, A Torruco & MS Rahman. 2020.** Reproductive cycle and gonadal development of the Atlantic Sea urchin *Arbacia punctulata* in the Gulf of Mexico: changes in nutritive phagocytes in relation to gametogenesis. *Marine Biology Research* 16(3): 1-18. <<https://doi.org/10.1080/17451000.2020.1731758>>
- Liyana-Pathirana C, F Shahidi, A Whittick & R Hooper. 2002.** Effect of season and artificial diet on amino acids and nucleic acids in gonads of green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Comparative Biochemistry & Physiology A* 133: 389-398.
- Lodeiros C, A Martín, V Francisco, N Noriega, Y Díaz, J Reyes, O Aguilera & J Alió. 2013.** Echinoderms from Venezuela: Scientific recount, diversity and distribution. In: Alvarado JJ & FA Solís-Marín (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>

- Lubran MM. 1978.** The measurement of total serum proteins by the Biuret method. *Annals of Clinical and Laboratory Science* 8(2): 106-110.
- Montealegre S & A Gómez. 2005.** Ciclo reproductivo de *Lytechinus variegatus* (Echinoidea: Toxopneustidae) en el sur de Isla Margarita, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 53: 305-312.
- Ning J, C Li, G Yang, A Wan & S Sun. 2013.** Use of RNA:DNA ratios to evaluate the condition and growth of the copepod *Calanus sinicus* in the Southern Yellow Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 97: 109-116. <<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.05.019>>
- Noriega N, A Cróquer & S Pauls. 2002.** Población de *Lytechinus variegatus* (Echinoidea: Toxopneustidae) y características estructurales de las praderas de *Thalassia testudinum* en la Bahía de Mochima, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 50: 49-56.
- Parsons T. 1984.** A manual of chemical and biological methods for seawater analysis, 173 pp. Pergamon Press, Oxford.
- Parson A, JM Dirnberger & T Mutchler. 2021.** Patterns of dispersion, movement and feeding of the sea urchin *Lytechinus*, and the potential implications for grazing impact on live seagrass. *Gulf and Caribbean Research* 32: 8-18. <<https://doi.org/10.18785/gcr.3201.03>>
- Philip J. 2007.** The effects of environmental factors and husbandry techniques on Roe enhancement of the New Zealand Sea Urchin, *Evechinus chloroticus*. PhD Thesis, Department of Marine Biology, University of Victoria, Wellington, 285 pp. <<https://researcharchive.vuw.ac.nz/xmlui/handle/10063/295>>
- Reuter K & D Levitan. 2010.** Influence of sperm and phytoplankton on spawning in the echinoid *Lytechinus variegatus*. *The Biological Bulletin* 219: 198-206.
- Reyes-Luján J, D Arrieche, E Zapata-Vívenes, J Barrios, W Salgado & C Lodeiros. 2015.** Ciclo gametogénico de *Echinometra lucunter* (Linnaeus 1758) (Echinometra: Echinoidea) en el Nororiente de Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 63: 273-283. <<http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v63i2.23157>>
- Rueda-Roa D & F Muller-Karger. 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. <<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.04.008>>
- Sokal R & J Rohlf. 2012.** Biometry: the principles and practice of statistics in biological research, 937 pp. WH Freeman and Company, New York. <<https://doi.org/10.2307/2343822>>
- Souza CF, AS de Oliveira & RC Pereira. 2008.** Feeding preference of the sea urchin *Lytechinus variegatus* (Lamarck, 1816) on seaweeds. *Brazilian Journal of Oceanography* 56: 239-247. <<https://doi.org/10.1590/s1679-87592008000300008>>
- Strickland J & T Parsons. 1972.** A practical handbook of seawater analysis. *Bulletin, Fisheries Research Board of Canada* 167: 1-310.
- Tavares Y & C Borzone. 2015.** The reproductive cycle of the sea urchin *Lytechinus variegatus* (Echinodermata: Echinoidea) in southern Brazil. *Revista de Biología Tropical* 63: 243-250. <<http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v63i2.23158>>
- Villalba-Villalba AG, LH Chan-Chan, I Lagarda-Díaz, NY Reyes-Jiménez, C Minjarez-Osorio, R Castro-Longoria & A Maldonado-Arce. 2022.** Reproductive cycle of sea urchin *Echinometra vanbrunti* (Echinodermata: Echinoidea) from the Gulf of California. *Marine Biology Research* 17(9/10): 838-852. <<https://doi.org/10.1080/17451000.2022.2029901>>
- Walker C, U Tatsuya & M Lesser. 2007.** Gametogenesis and reproduction of sea urchins. In: Lawrence JM (ed). *Edible sea urchins: Biology and ecology. Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, pp. 135-155. Elsevier, Amsterdam.
- Wasson MK & AS Watts. 2007.** Endocrine regulation of sea urchin reproduction. In: Lawrence JM (ed). *Edible sea urchins: Biology and ecology. 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)>
- Watts SA, JB McClintock & JM Lawrence. 2020.** *Lytechinus*. In: Lawrence JM (ed). *Sea urchins: biology and ecology. Developments in Aquaculture and Fisheries Science* 43: 661-680. <<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819570-3.00036-6>>
- Zapata-Vívenes E, O Nusetti & L Marcano. 2017.** Temporal variations of antioxidant defenses and protein:DNA and RNA:DNA. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 52(3): 529-538. <<https://doi.org/10.4067/S0718-19572017000300010>>
- Zapata-Vívenes E, K Arzola, J Reyes-Luján, D Arrieche, M Guevara & L Marcano. 2018.** Defensas antioxidantes y sustratos energéticos durante el desarrollo gonadal del erizo negro *Echinometra lucunter*. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 57(2): 1-10.
- Zapata-Vívenes E, M Bastidas, LV Marcano & J Sonnenholzner-Varas. 2021.** Colorless spherule cells and lysozyme contribute to innate immunological responses in the sea urchin *Lytechinus variegatus*, exposed to bacterial challenge. *Fish and Shellfish Immunology* 117: 253-261. <<https://doi.org/10.1016/j.fsi.2021.08.009>>

Recibido el 15 de marzo 2022

Aceptado el 12 de mayo 2023