



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



CALIDAD DE LA GÓNADA DEL ERIZO DE MAR
TRIPNEUSTES DEPRESSUS (AGASSIZ, 1863,
ECHINODERMATA: ECHINOIDEA) EN LA BAHÍA DE
LA PAZ, BCS, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS MARINAS

PRESENTA

AILET VIVES PÉREZ

LA PAZ, B.C.S., JUNIO DE 2018.



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 30 del mes de Mayo del año 2018

El (la) que suscribe BIÓL. AILET VIVES PÉREZ Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B160977 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DRA. MARÍA DINORAH HERRERO PEREZRUL Y DRA. BERTHA PATRICIA CEBALLOS VÁZQUEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"CALIDAD DE LA GÓNODA DEL ERIZO DE MAR *Tripneustes depressus* (Agassiz, 1863)

(ECHINODERMATA: ECHINOIDEA) EN LA BAHÍA DE LA PAZ, BCS, MÉXICO"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: ailetvives@gmail.com - dainoper@hotmail.com - bpceballos@gmail.com

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

BIÓL. AILET VIVES PÉREZ

Nombre y firma del alumno

*A mi mamá y mi hermano
...con mucho amor y cariño*

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Politécnico Nacional (IPN) y al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN) que hicieron posible mis estudios de Maestría. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), a las Becas de Estímulo Institucional de Formación de Investigadores (BEIFI-IPN) y a la Coordinación de Cooperación Académica (CCA-IPN), por el apoyo económico otorgado durante mi Maestría. A los proyectos SIP-20161848, 20172015, 20171428, 20170262, 20180441 y 20180183.

A mis directoras de tesis: Dra. María Dinorah Herrero Pérezrul y Dra. Bertha Patricia Ceballos Vázquez. Esta tesis no podría haberla hecho sin su apoyo. Todos los consejos y las herramientas aprendidas me han convertido en una profesional más preparada. Espero seguir aprendiendo y colaborando juntas.

A la Dra. Tamara Rubilar, por aceptar recibirme de estancia aun con toda la carga de trabajo y por los numerosos aportes en la elaboración de este proyecto. Gracias por todos los consejos.

A los integrantes de mi Comité Tutorial: Dr. Marcial Arellano Martínez, Dra. Ana Isabel Beltrán Lugo y MSc. Marcial Villalejo Fuerte; por los comentarios y correcciones durante el transcurso de la investigación.

Al Laboratorio de Biología de Invertebrados Marinos del CICIMAR, en especial a la Biol. Mar. Alma Rosa Rivera Camacho, y a todos los integrantes que de una forma u otra apoyaron la realización de este proyecto. A la Dra. Diana Carreño del Laboratorio de Bioquímica Fisiológica del CIBNOR, por su valiosa colaboración en los análisis bioquímicos.

A todos mis compañeros y colegas de CICIMAR que me apoyaron durante los muestreos y arduos trabajos de laboratorio. Su apoyo fue fundamental para llevar a cabo este proyecto.

Al Departamento de Servicios Educativos del CICIMAR, en especial a Humberto Ceseña Amador y a Cesar Servando Casas Núñez, así como al personal de la Unidad Informática del CICIMAR, por la buena disposición, eficiencia y ayuda siempre oportuna.

A mi mamá y a mi hermano que, aunque están lejos de mí son mi motor impulsor. Sin su amor, cariño y comprensión nada de esto hubiera sido posible. Son un pilar

importante en mi vida y sé que están orgullosos de cada logro que obtengo en mi carrera y dan cada paso conmigo.

A Yalén y Franklin, que siempre estuvieron a mi lado en los momentos de mayor tensión. Cada uno a su forma me brinda su apoyo incondicional, y me dan fuerzas y ánimo cuando más lo necesito, casi como mi familia.

A mis amigos de la vocacional y de la universidad, que, a pesar del tiempo y la distancia, mantenemos la amistad y el cariño intactos.

Y a todos los que han formado parte de mi vida y que me han acompañado durante esta nueva experiencia que comenzó hace dos años.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE FIGURAS	iii
ÍNDICE DE TABLAS.....	vi
GLOSARIO	vii
RESUMEN.....	x
ABSTRACT.....	xi
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES	5
3. JUSTIFICACIÓN	8
4. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS.....	9
5. ÁREA DE ESTUDIO	10
6. METODOLOGÍA.....	11
6.1 Colecta de animales.....	11
6.2 Parámetros medioambientales	11
6.3 Medidas biométricas	11
6.3.1 Peso húmedo gonadal ajustado	11
6.4 Estadios gonadales	12
6.5 Calidad de la gónada	12
6.5.1 Color.....	12
6.5.2 Textura.....	13
6.5.3 Composición celular	14
6.5.4 Composición proximal y reservas energéticas	15
6.5.5 Estadio con mejor calidad de gónada y periodo de extracción.....	16
6.6 Procesamiento estadístico	17
7. RESULTADOS	18
7.1 Características demográficas de <i>T. depressus</i>	18

7.2 Biología reproductiva de <i>T. depressus</i>	22
7.2.1 Descripción de la gónada	22
7.2.2 Variación del peso húmedo de la gónada	23
7.3 Calidad de la gónada de <i>T. depressus</i>	30
7.3.1 Peso húmedo de la gónada por estadio reproductivo.....	30
7.3.2 Color de la gónada.....	31
7.3.3 Textura de la gónada	34
7.3.4 Composición celular de la gónada	35
7.3.5. Composición proximal de la gónada	37
7.3.6. Composición nutricional de la gónada.....	37
7.3.6 Calidad óptima de la gónada y periodo de extracción	40
8. DISCUSIÓN.....	46
8.1 Características demográficas de <i>T. depressus</i>	46
8.2 Biología reproductiva de <i>T. depressus</i>	48
8.3 Calidad de la gónada de <i>T. depressus</i>	51
9. CONCLUSIONES	56
10. RECOMENDACIONES	57
11. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	58

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. <i>Tripneustes depressus</i> (Agassiz, 1863) de la Bahía de La Paz, BCS, México.	4
Figura 2. Esquema de localización del área de estudio. Bahía de la Paz, BCS, México.	10
Figura 3. Representación gráfica de los parámetros del color. L* indica la luminosidad, la cual varía de negro (L*=0) a blanco (L*=100); a* indica un cambio de rojo (+a*=60) a verde (-a*=-60); b* indica un cambio de amarillo (+b*=60) a azul (-b*=-60).....	13
Figura 4. Representación esquemática de las mediciones de los diferentes tipos celulares realizadas a un acino típico de gónadas de <i>T. depressus</i> en La Bahía de La Paz, BCS, México. La línea continua representa el área total; la línea punteada el área parcial, la línea espaciada el área central.	14
Figura 5. Distribución anual de frecuencia del diámetro del caparazón (cm) de <i>T. depressus</i> en la Bahía de La Paz, BCS, México.	18
Figura 6. Distribución mensual de frecuencia del diámetro del caparazón (cm) de <i>T. depressus</i> en la Bahía de La Paz, BCS, México.	20
Figura 7. Morfología externa de la gónada de <i>T. depressus</i> en la Bahía de La Paz, BCS, México.	22
Figura 8. Variación mensual del peso húmedo de la gónada por sexo de <i>T. depressus</i> , ajustados a la talla en la Bahía de La Paz, BCS, México.	23
Figura 9. Variación estacional del peso húmedo de la gónada ajustado (PHGA) de <i>T. depressus</i> , con, a) temperatura; b) fotoperiodo.	24
Figura 10. Estadios reproductivos de hembras de <i>T. depressus</i> en la Bahía de La Paz, BCS, México; a) crecimiento; b) premadurez; c) madurez; d) desove; e) intergamético. FN: Fagocitos nutritivos; OPV: Ovocitos previtelogénicos; OV: Ovocitos vitelogénicos; OM: Ovocitos maduros; OR: Ovocitos residuales. La escala fue de 100 µm.....	26
Figura 11. Estadios reproductivos de machos de <i>T. depressus</i> en la Bahía de La Paz, BCS, México; a) crecimiento; b) premadurez; c) madurez; d) desove; e) intergamético. FN: Fagocitos nutritivos; CE: Columnas de espermatoцитos; E: Espermatozoides; ER: Espermatozoides residuales. La escala fue de 100 µm.	28

Figura 12. Proporción mensual de los estadios reproductivos de <i>T. depressus</i> en la Bahía de La Paz, BCS, México.	29
Figura 13. Peso húmedo de la gónada (g) por sexo y estadio reproductivo en <i>T. depressus</i> en La Bahía de La Paz, BCS, México.	30
Figura 14. Parámetros del color por sexo y estadio reproductivo en <i>T. depressus</i> en La Bahía de La Paz, BCS, México (Luminosidad, L*; coordenadas a*, b* y diferencia de color total, ΔE^*ab).	32
Figura 16. Clasificación de las gónadas según su textura por sexo y estadio reproductivo en <i>T. depressus</i> en La Bahía de La Paz, BCS, México.	35
Figura 17. Composición celular de la gónada por sexo y estadio reproductivo de <i>T. depressus</i> en La Bahía de La Paz, BCS, México.	36
Figura 18. Concentración (mg/g; $\mu\text{g/g}^*$) de componentes bioquímicos por sexo y estadio reproductivo en gónadas de <i>T. depressus</i> en La Bahía de La Paz, BCS, México (% Humedad; CHO: carbohidratos; PT: proteínas totales; LT: lípidos totales; CAR TOT: carotenoides totales*).	38
Figura 19. Cantidad de energía (kJ/g) aportada por componente bioquímico y total para cada sexo y estadio reproductivo en gónadas de <i>T. depressus</i> en La Bahía de La Paz, BCS, México (CHO: carbohidratos; PT: proteínas totales; LT: lípidos totales).	39
Figura 20. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) por estadio reproductivo en <i>T. depressus</i> en La Bahía de La Paz, BCS, México.	40
Figura 21. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) en gónadas que no presentan buena calidad por estadio reproductivo en <i>T. depressus</i> en La Bahía de La Paz, BCS, México, a) Sexo; b) Color, A: Amarillo, B: Amarillo oscuro, C: Pardo; c) Textura, 1: Excelente, 2: Buena, 3: Mala; d) Mes.	42
Figura 22. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) en gónadas que presentan buena calidad por factor en <i>T. depressus</i> en La Bahía de La Paz, BCS, México, a) Sexo; b) Color, A: Amarillo, B: Amarillo oscuro, C: Pardo; c) Textura, 1: Excelente, 2: Buena, 3: Mala; d) Mes.	44
Figura 23. Relación de las variables analizadas y su magnitud en función de los estadios de óptima calidad gonadal en <i>T. depressus</i> en La Bahía de La Paz, BCS,	

México, a) peso de la gónada; b) diámetro del caparazón; c) células sexuales en desarrollo; d) células sexuales maduras; e) fagocitos nutritivos..... 45

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Estadísticos descriptivos de la distribución mensual del diámetro del caparazón (cm) de <i>T. depressus</i> en la Bahía de La Paz, BCS, México; ES= error estándar.....	19
Tabla 2. Estadísticos descriptivos de la distribución mensual del peso individual (g) de <i>T. depressus</i> en la Bahía de La Paz, BCS, México; ES= error estándar.	21
Tabla 3. Prueba de ANCOVA para analizar diferencias en los PHGA entre sexos y meses.	23
Tabla 4. Valores de los parámetros del color en las gónadas de <i>T. depressus</i> en La Bahía de La Paz, BCS, México.	33
Tabla 5. Clasificación de las gónadas de <i>T. depressus</i> en función de la coloración, en La Bahía de La Paz, BCS, México.	34
Tabla 6. Prueba de permutación ANOSIM para cada factor por estadio en gónadas de <i>T. depressus</i> en La Bahía de La Paz, BCS, México. Solo se muestran las diferencias significativas.	41
Tabla 7. Prueba de permutación ANOSIM para cada nivel dentro del factor (Color, A: Amarillo, B: Amarillo oscuro, C: Pardo; Textura, 1: Excelente, 2: Buena, 3: Mala) en gónadas de <i>T. depressus</i> en La Bahía de La Paz, BCS, México. Solo se muestran las diferencias significativas.....	41

GLOSARIO

Acinos: Aplicado en glándulas, son unidades estructurales de forma redondeada que forman las gónadas en donde se desarrollan los gametos, cuyas paredes están formadas por tejido germinal (algunos les llaman folículos en hembras y túbulos en machos).

Carotenoides: Pigmentos de origen natural ampliamente distribuidos, generalmente de color rojo, anaranjado o amarillo. Ocurren no solo como formas libres sino también como ésteres, glucósidos, sulfatos y carotenoproteínas.

Células germinales: Término colectivo para las células de los órganos reproductivos de los organismos multicelulares, que se dividen por meiosis para producir gametos.

Células sexuales: Células pertenecientes a la estirpe germinal, que sufren una diferenciación en células masculinas o femeninas y cuya finalidad es la fecundación.

Ciclo gametogénico o gonádico: Evento repetitivo dentro de las gónadas y que conducen a la producción de gametos.

Ciclo reproductivo: Frecuencia de aparición de los diferentes estadios de desarrollo gonádico a través del año y que en general es cíclico.

Desove: Expulsión de los gametos por el organismo.

Espermatocito: Célula masculina en vías de maduración derivada del proceso de espermatogénesis. Son formadas por el aumento en tamaño de las espermatogonias. De manera general se presentan formando columnas.

Espermatozoide: Gameto masculino maduro, caracterizado por su movilidad, proporcionada por la posesión de uno o más flagelos; en el extremo anterior del espermatozoide, se encuentra el núcleo y el acrosoma.

Estadio gonádico: Se refiere a la división artificial del proceso de maduración de las gónadas, en hembras y machos.

Etapa reproductiva: Tiempo en el cual la mayoría de los miembros de una población expulsa los gametos al medio.

Gameto residual: Célula sexual (ovocito maduro o espermatozoide) que no fue expulsada durante el desove.

Gameto: Célula sexual que pertenecen a la estirpe germinal. Tiene una evolución propia que conducirá a la forma haploide gracias a la reducción cromosómica o meiosis. Su finalidad es el fenómeno de la fecundación, que realiza la fusión de dos gametos, reestableciendo así la diploidía.

Gametogénesis: Proceso de formación de gametos o células reproductores femeninas y masculinas partir de las células del epitelio germinal.

Gónada: Órgano en el que tiene lugar el desarrollo de las células reproductoras masculinas y femeninas.

Lumen: Cavidad dentro de un órgano, en este caso de un folículo, el cual va disminuyendo a medida que proliferan y crecen los gametos.

Otros tejidos y espacios: esta categoría considera ovocitos y espermatozoides residuales, que no tienen las características morfológicas óptimas, por lo que no fueron emitidos y presumiblemente serán reabsorbidos, pared folicular y espacios libres como consecuencia de la técnica histológica.

Ovocito maduro: Célula que ha alcanzado su máximo desarrollo y por ende se ha desprendido de la pared folicular; se encuentra en el lumen del acino en condiciones óptimas para el desove. Además, se puede observar el núcleo y el nucléolo, en condiciones óptimas histológicas.

Ovocito previtelogénico: Célula germinal adosada a la pared del folículo, cuyo tamaño fluctúa entre 15 y 20 μm de diámetro. Se distingue un núcleo, un nucléolo, una muy reducida y en ocasiones casi inexistente, carga vitelina citoplasmática.

Ovocito vitelogénico: Célula germinal que puede alcanzar hasta 120 μm de diámetro aproximadamente. Se encuentra en la periferia del folículo siempre conectado a la pared interior folicular.

Ovocito: Célula sexual femenina en desarrollo que se diferencia durante la ovogénesis. El tamaño del ovocito aumenta conforme va madurando debido a la acumulación de sustancias de reservas energéticas.

Proporción sexual: La relación de hembras y machos en un grupo de organismos.

Reabsorción: Proceso mediante el cual los gametos no desovados se reabsorben, dando lugar a atresias. Las células foliculares adquieren propiedades fagocitarias, reabsorbiendo el contenido del ovocito.

Reproducción: La acción y efecto de la perpetuación de las formas orgánicas en las generaciones.

Tinción: Proceso histológico que tiene como función resaltar ciertas estructuras celulares por medio de la utilización de colorantes naturales o artificiales, y que permiten una clara observación del tejido al microscopio.

RESUMEN

El erizo de mar *Tripneustes depressus* constituye un recurso pesquero potencial en las costas de Baja California Sur. Se determinó la calidad de sus gónadas por fase de madurez, y se caracterizó el ciclo reproductivo de la especie para determinar las mejores condiciones para su posible explotación. Se realizaron muestreos mensuales durante un ciclo anual (octubre 2016-septiembre 2017). Se colectaron 100 individuos para evaluar las características demográficas de la población, a los cuales se les determinó el peso total (g) y el diámetro del caparazón (cm). De estos, 15 ejemplares fueron llevados al laboratorio, donde fueron procesadas para extraer las gónadas y realizar determinaciones específicas de ellas (peso, sexo, estadio gonadal, composición celular, características de calidad y composición bioquímica y energética). Todas las variables se probaron para determinar si existían diferencias entre sexos, meses y estadios. El diámetro promedio de la población muestreada fue de 9.7 ± 0.03 cm, y osciló entre los 5 y los 12.5 cm. Fueron descritos cinco estadios gonadales para ambos sexos: crecimiento, premadurez, madurez, desove e intergamético. La mayor proporción de individuos con gónadas grandes se encontró en la fase de crecimiento en ambos sexos. El 84% de las gónadas presentaron un color adecuado para la comercialización, de éstas, el 53% presentaron una coloración excelente. La mejor consistencia de las gónadas corresponde a los estadios de crecimiento y premadurez, así como la proporción de fagocitos nutritivos con respecto a las células sexuales en el tejido gonadal. La concentración de proteínas totales se mantuvo elevada durante todos los estadios reproductivos. La mejor calidad de la gónada corresponde al estadio de crecimiento, que se encuentra en mayor proporción en los meses de mayo a septiembre. En este periodo los fagocitos nutritivos constituyen las células predominantes en el tejido gonádico y el diámetro del caparazón de los individuos oscila de 8 a 12 cm. Las gónadas se encuentran entre los 32 y los 77 g y presentan coloración amarilla y textura firme, lo que se corresponde con los estándares internacionales. Además, en este periodo el sexo y la talla del individuo no influyen la calidad de la gónada. Debido a que *T. depressus* presenta una excelente calidad gonádica entre mayo y septiembre, se propone como periodo de extracción ideal. Esta especie representa una alternativa viable para reducir la presión de pesca sobre otras especies de equinoideos en México.

ABSTRACT

The sea urchin, *Tripneustes depressus*, is a potential fishing resource off the coast of Baja California Sur. The quality of their gonads was determined by maturity phase, and the reproductive cycle of the species was characterized to determine the best conditions for its possible exploitation. Monthly samples were taken during an annual cycle (October 2016-September 2017). 100 individuals were collected to evaluate the demographic characteristics of the population, which were determined the total weight (g) and the test diameter (cm). Of these, 15 specimens were taken to the laboratory, where they were processed to extract the gonads and make specific determinations of them (weight, sex, gonadal stage, cellular composition, quality characteristics and biochemical and energetic composition). All the variables were tested to determine if there were differences between sexes, months and stages. The average diameter of the sampled population was 9.7 ± 0.03 cm and ranged between 5 and 12.5 cm. Five gonadal stages were described for both sexes: growth, pre-maturity, maturity, spawning and intergametic. The highest proportion of individuals with large gonads was found in the growth phase in both sexes. 84% of the gonads presented an adequate color for commercialization, of these, 53% presented excellent coloration. The best consistency of the gonads corresponds to the stages of growth and prematurity, as well as the proportion of nutritive phagocytes with respect to the sex cells in the gonadal tissue. The concentration of total proteins remained high during all reproductive stages. The best quality of the gonad corresponds to the growth stage, which is in greater proportion in the months of May to September. In this period the nutritive phagocytes are the predominant cells in the gonadic tissue and the test diameter of individuals ranges from 8 to 12 cm. The gonads are between 32 and 77 g and have yellow coloration and firm texture, which corresponds to international standards. In addition, in this period the sex and the size of the individual do not influence the quality of the gonad. Because *T. depressus* presents an excellent gonad quality between May and September, it is proposed as the ideal extraction period. This species represents a viable alternative to reduce fishing pressure on other echinoid species in Mexico.

1. INTRODUCCIÓN

Los equinodermos son invertebrados marinos que se encuentran distribuidos ampliamente a nivel mundial, desde zonas costeras hasta aguas profundas (Alvarado & Solís-Marín, 2013). Entre ellos los equinoideos o erizos de mar constituyen un componente importante de la biomasa béntica y de la productividad marina secundaria, pues son capaces de cambiar la distribución, abundancia relativa y composición de algas (Heck & Valentine, 1995; Rogers-Bennett *et al.*, 1995; Witman & Dayton, 2001; Uthicke *et al.*, 2009) y, por tanto, tienen una influencia en la estructura de la comunidad bentónica. Además de su importancia ecológica los erizos de mar poseen un alto potencial pesquero, pues sus gónadas son utilizadas como alimento para el consumo humano (Caso, 1978a; Vadas *et al.*, 2000; Lawrence, 2013; Brown & Eddy, 2015).

Los equinoideos en general presentan una estructura reproductiva que consiste en cinco gónadas bien delimitadas, envueltas por un peritoneo visceral, y suspendidas por mesenterios a lo largo de la superficie aboral de los interambulacros. Los órganos reproductivos, junto con el intestino, están contenidos en el celoma perivisceral (Hyman, 1955; Pearse & Cameron, 1991; Calvo *et al.*, 1998; Walker *et al.*, 2013). El ciclo gametogénico es complejo, pues se inicia con el desarrollo de fagocitos nutritivos y cambios en el epitelio germinal de las gónadas, que se diferencian originando los gametos femeninos y masculinos que maduran hasta su liberación (Walker *et al.*, 2007). Factores como temperatura, fotoperiodo, hidrodinamismo, disponibilidad de alimento y composición de la dieta pueden regular el ciclo reproductivo y el desarrollo de los equinoideos (Ridder & Lawrence, 1982; McBride *et al.*, 1997; Fernández & Pergent, 1998; Spirlet *et al.*, 2000; Lawrence, 2001a; Vařtilingon *et al.*, 2005). La compleja interacción que se establece entre estos factores puede generar variabilidad espacial y temporal en los ciclos reproductivos de diferentes poblaciones (Pearse *et al.*, 1986; Mercier & Hamel, 2009).

Las gónadas en estos organismos presentan dos funciones: reproducción y reserva de nutrientes (Hughes *et al.*, 2006). Los nutrientes se acumulan en las células somáticas fagocitarias, y estos son el principal componente en las gónadas desde el punto de vista económico (Walker *et al.*, 2007; Unuma *et al.*, 2015). Las gónadas deben presentar una buena calidad para tener valor comercial (Lawrence *et al.*, 1997

Whitaker *et al.*, 1997; Unuma, 2002). Para ello se evalúan una serie de características organolépticas (color, textura y sabor) que se rigen según los estándares internacionales en el mercado (Lawrence *et al.*, 1997; Pearce *et al.*, 2002, Brown & Eddy, 2015). Un factor importante en la calidad de la gónada es el color, el cual depende del tipo de dieta de los erizos (Robinson *et al.*, 2002). A través de la alimentación los erizos de mar incorporan los pigmentos responsables de la coloración (Lawrence, 1975; Watts *et al.*, 1998). La composición celular de las gónadas determina la textura y el tamaño de la gónada, pues un alto contenido de fagocitos nutritivos le aportan peso y firmeza (Robinson *et al.*, 2002; Pearce *et al.*, 2002; McBride *et al.*, 2004). La composición bioquímica de las gónadas también influye en la calidad (Lawrence, 2007), pues son un reflejo de su valor energético y nutricional en la alimentación.

Las gónadas de las especies comestibles alcanzan un alto valor comercial (6 – 400 USD/kg) en el mercado oriental, por lo que prácticamente la totalidad de la producción se exporta a Japón (Olin, 1998, Palleiro-Nayar *et al.*, 1991; Agatsuma, 2003; Brown & Eddy, 2015). En los últimos 20 años se han elevado los niveles de explotación en los países productores (Chile, Japón, Norteamérica, Asia y varios países europeos), y como consecuencia, ha ocurrido un rápido agotamiento de las poblaciones naturales en algunas especies (Sloan, 1985; Grosjean *et al.*, 1998; Canedo-López *et al.*, 1999; Dewees, 2003; Lawrence, 2007). No obstante, a partir de las disminuciones en los volúmenes de producción de las pesquerías de erizos de mar, algunos países entre los que se encuentran Chile, Japón y Canadá desarrollan tecnologías para el cultivo y mejoramiento de la calidad de las gónadas colectadas del medio silvestre (Saito, 1992, Hagen, 1996, Lawrence, 2007; Brown & Eddy, 2015).

En México, actualmente la pesquería de erizo se practica exclusivamente en el estado de Baja California y está basada únicamente en dos especies, *Strongylocentrotus franciscanus* y *S. purpuratus*, con una producción cercana a 3,000 toneladas anuales (SAGARPA, 2012). Al igual que en otros países, estas especies han experimentado una reducción substancial en sus capturas desde los años 1990's y una disminución de las densidades poblacionales en varias localidades debido a la alta explotación (Cota-Villavicencio *et al.*, 1996; Cañedo-López *et al.*, 1999). No obstante, la pesquería muestra signos de recuperación (Palleiro-Nayar *et al.*, 2012). Una alternativa para

mantener la explotación del recurso es la producción acuícola (Salas-Garza *et al.*, 2005, López-Ortiz & Sánchez, 2009); o la utilización de otras especies con potencialidad para la pesca (Durán-González *et al.*, 2005).

Por su abundancia y distribución algunas especies son potencialmente aprovechables en el Pacífico mexicano. Estas son *Echinometra vanbrunti*, *Tripneustes depressus*, *Toxopneustes roseus* y *Diadema mexicanum* (Caso, 1978; Espino-Barr *et al.*, 1996; Olguín-Espinoza, 2000). Caso (1978b) plantea que *D. mexicanum* es una especie de talla pequeña, comparada con otras que son capturadas comercialmente. Se sabe que *T. roseus*, *T. ventricosus* y *T. depressus* son las tres especies de erizos tropicales consumidas localmente por pescadores, todas ellas pertenecientes a la Familia Toxopneustidae (Caso 1978a). Esta familia se caracteriza por canalizar más energía para la producción de las gónadas que para su protección y mantenimiento, por lo que tienen una maduración temprana, un crecimiento rápido y una alta producción gonadal (Lawrence & Bazhin, 1998; Lawrence, 2013).

La especie *T. depressus* (Agassiz, 1863) se presenta como candidato potencial para su aprovechamiento en la región (Fig. 1) debido a su gran tamaño y a que llega a ser muy abundante en las costas de Baja California Sur (Caso, 1992; Solís-Marín *et al.*, 1997; Olguín-Espinoza, 2000; Herrero-Pérezrul, 2009). Considerando que es una especie que aún no está siendo comercializada, que los conocimientos sobre su biología poblacional son escasos y que quedan aún por determinar aspectos fundamentales sobre su potencial para la pesca o la acuicultura, entonces resulta importante generar la mayor información posible antes de comenzar su explotación. Sin embargo, antes de considerar siquiera a *T. depressus* como recurso pesquero es necesario hacer estudios encaminados a determinar la calidad de su gónada y con ello determinar si puede ser aceptada por los consumidores y, por ende, llegar a ser considerada como un recurso pesquero potencial.



Figura 1. *Tripneustes depressus* (Agassiz, 1863) de la Bahía de La Paz, BCS, México.

2. ANTECEDENTES

El erizo de mar *T. depressus* (Agassiz, 1863) es una de las tres especies pertenecientes al género *Tripneustes*, que incluye a *T. gratilla* (Linnaeus, 1758) y *T. ventricosus* (Lamarck, 1816). Pertenecen a la clase Echinoidea, orden Temnopleuroida, familia Toxopneustidae. Históricamente ha existido debate sobre su taxonomía por el gran parecido que presentan las tres especies. Clark (1912) concluyó que las características que supuestamente distinguen a las especies son tan leves que es posible que sean una sola especie. Mortensen (1943) también señaló la gran similitud en la morfología general del género. Sin embargo, se han comprobado diferencias entre *T. ventricosus* en el Caribe y *T. depressus* en el Pacífico oriental, mientras que entre *T. depressus* y *T. gratilla* en el Indopacífico existen diferencias fijas (Zigler & Lessios, 2003). De manera similar, el análisis del ADN mitocondrial para la citocromoxidasa I mostró que no difería en el Pacífico oriental e Indopacífico, pero los dos sí diferían de los *Tripneustes* del Caribe y Brasil (Lessios *et al.*, 2003).

La pesquería en las especies del género prácticamente se restringe a *T. ventricosus*. Este es probablemente el primer erizo de mar cuyas pesquerías fueron manejadas, con una temporada cerrada durante el pico de la temporada de reproducción implementada en Barbados desde 1879. La pesquería prácticamente colapsó en la década de 1980, atribuida a la pesca excesiva y posiblemente a la contaminación (Scheibling & Mladenov, 1987). Además, se ha potenciado el cultivo de *T. gratilla* en Okinawa (Shimabukuro, 1991).

Por su parte, *T. depressus* es la especie de mayor tamaño de la costa occidental de América tropical, alcanzando un diámetro máximo de 150 mm. Su caparazón es de color café oscuro y las espinas son cortas y de color pardo pálido o blanquecino. Se le encuentra desde el Golfo de California hasta las Islas Galápagos y ha sido colectada también en las islas oceánicas Socorro y Clarión. Habita desde la zona intermareal hasta los 30 m de profundidad sobre sustrato rocoso (Caso, 1974; Maluf, 1988). Ésta, al igual que las otras especies del género *Tripneustes* tienen maduración temprana, crecimiento rápido, alta producción gonadal, reclutamiento esporádico y corta longevidad. Además, pueden vivir en aguas poco profundas con alto hidrodinamismo (Lawrence, 2007). Sin embargo, a pesar de que la especie fue descrita hace más de un siglo, los conocimientos sobre su biología poblacional son escasos y quedan aún

por determinar aspectos fundamentales sobre su potencial para la pesca o la acuicultura.

Existen pocas investigaciones sobre *T. depressus*. La mayoría se concentran en los parámetros poblacionales de la especie y han sido realizadas en diferentes localidades de Ecuador (Idrovo & Sonnenholzner, 1994; Guarderas 2000; Luna 2000). En México, solo existen dos trabajos de *T. depressus* en Punta Arena de la Ventana. González-Peláez (2001) evaluó sus parámetros poblacionales y, por otra parte, Álvarez-López (2017) evaluó su biología reproductiva. En relación con la reproducción de la especie, González-Peláez (2001) indica un único periodo de desove al año que va de mayo a agosto mientras que Álvarez-López (2017) plantea que presentó desoves durante todo el año, a excepción de diciembre, pero describe dos picos de desove, uno de octubre a noviembre y otro de abril a junio. Sin embargo, en la población de *T. depressus* en Galápagos (Ecuador) se reportan entre dos y tres periodos de desove al año (Luna, 2000).

Muchas especies de erizos son utilizadas como recurso pesquero, pues sus gónadas presentan una alta calidad, alcanzando un elevado valor en el mercado (Lawrence, 2013; Brown & Eddy, 2015). Ese alto valor económico ha llevado a una explotación intensiva y a la declinación de las poblaciones naturales (Sloan, 1985; Keesing & Hall, 1998), por lo que se plantea como alternativa la utilización de otras especies o la producción acuícola del recurso (Andrew *et al.*, 2002). Se ha visto que la acuicultura tiene el potencial para aumentar la producción de erizos de mar para el consumo humano (Lawrence *et al.*, 2001), y por ello el interés en su cultivo ha aumentado considerablemente (Hagen, 1996, Lesser & Walker, 1998, Keesing & Hall, 1998, Robinson, 2004). La producción masiva de larvas se ha hecho para *S. intermedius*, *S. nudus* (Sakai *et al.*, 2004), *T. gratilla* (Shimabukuro, 1991) y *L. albus* (Cárcamo, 2004). La resiembra en poblaciones naturales se ha llevado a cabo en Japón (Agatsuma *et al.*, 2004; Shimabukuro, 1991). Se han desarrollado alimentos artificiales que apoyan el crecimiento somático y gonadal (Lawrence & Lawrence, 2004).

Adicionalmente, existen muchos estudios enfocados a mejorar la calidad de las gónadas a través de la dieta, así como a evaluar su relación con las características organolépticas (Pearce *et al.*, 2004). McBride *et al.* (2004) evaluó el efecto de la calidad de la alimentación sobre la calidad de las gónadas al comparar el color, la

dureza y la resiliencia de las gónadas de *S. franciscanus* en poblaciones naturales y en laboratorio en diferentes etapas del ciclo reproductivo. Robinson *et al.* (2002) evaluó los posibles componentes inductores de color que podrían incorporarse a una dieta comercial para producir un color de alta calidad en las gónadas de *S. droebachiensis*. Sin embargo, en varias especies de erizos de mar los alimentos artificiales utilizados para incrementar el color han sido ineficientes (Barker *et al.*, 1998; Grosjean *et al.*, 1998; Walker *et al.*, 1998; Watts *et al.*, 1998). Es necesaria una mejor comprensión de la interacción que se establece entre el ciclo reproductivo, la dieta y los aspectos fisiológicos de los componentes celulares en la gónada (Lawrence, 2007) para poder definir las características que describan mejor la calidad de las gónadas de erizos de mar.

3. JUSTIFICACIÓN

La pesca de erizo de mar es una actividad económica fundamental para la costa noroccidental de México, y está dentro de las primeras en importancia para el estado de Baja California. Constituye una fuente de divisas para el país, generando altos ingresos y una gran cantidad de empleos en la región. En 2009 se exportaron 58,990 kg de gónadas de erizo a Estados Unidos, con un valor aproximado de \$1,268,268.00 dólares (SAGARPA, 2012). Sin embargo, las principales especies, *S. franciscanus* y *S. purpuratus*, han experimentado una reducción substancial en sus capturas (CONAPESCA, 2015). Esto ha traído consigo la necesidad de dirigir la pesca del erizo de mar hacia especies alternativas que permitan continuar y aumentar la producción, así como extender esta actividad hacia otras regiones del país. Por su abundancia y distribución *T. depressus* es una especie potencialmente aprovechable en el Golfo de California. A esto hay que agregar que actualmente existen grupos de pescadores interesados en comenzar su extracción, tanto en Baja California Sur como en Sonora (González-Peláez, 2004). Ante estas perspectivas de explotación y de falta de información sobre la calidad de su gónada y su ciclo reproductivo, conocimiento fundamental para poder establecer los momentos ideales de extracción, el presente estudio se planteó con el propósito de generar información que contribuya al conocimiento de la biología de la especie y sobre todo que aporte un contexto real de si la calidad de sus gónadas realmente le harían un recurso pesquero potencial en Baja California Sur.

4. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Hipótesis

El erizo de mar *T. depressus* posee gónadas con calidad de exportación, pues presenta excelente coloración, textura y tamaño durante gran parte del año, por lo que puede considerarse un recurso con potencial pesquero.

Objetivo general

Determinar la calidad de la gónada de *T. depressus* en poblaciones naturales en el suroeste de la Bahía de la Paz, BCS, México.

Objetivos particulares

- a. Determinar las características demográficas en talla y peso de *T. depressus*.
- b. Determinar el ciclo reproductivo de *T. depressus*.
- c. Evaluar la calidad de las gónadas a partir del peso, el color, la textura y la composición celular.
- d. Evaluar la calidad de las gónadas analizando su composición bioquímica (lípidos, carbohidratos, proteínas y carotenoides totales).
- e. Determinar el estadio gonádico con mejor calidad.
- f. Estimar el periodo de extracción más adecuado para la explotación.

5. ÁREA DE ESTUDIO

La Bahía de La Paz (Fig. 2) es el cuerpo de agua costero más grande del Golfo de California. Está influenciado por tres masas de agua: Agua del Golfo de California, Agua Superficial Ecuatorial y Agua Subsuperficial Subtropical (Obeso-Nieblas *et al.*, 2008). La Bahía se conecta al Golfo de California a través de dos entradas: una al norte (Boca Grande), caracterizada por ser amplia y profunda, y al sur la Boca Chica, conocida como Canal San Lorenzo, caracterizado por ser somero estrecho. La pendiente batimétrica de norte a sur es de 450 m a 10 m (Obeso-Nieblas *et al.*, 2008).

Hay una variación estacional en la temperatura del mar ocasionada por la variación local de los vientos y la radiación solar. Se presentan dos patrones de vientos: 1) vientos del sur y sureste: A finales de la primavera, todo el verano y principios del otoño hay calmas frecuentes, lo que combinado con una fuerte radiación ocasiona la estratificación de la columna de agua apreciada por la presencia de una termoclina y 2) vientos del norte y noroeste: A finales de otoño e invierno se producen vientos fuertes, lo que rompe la estratificación formándose una capa de mezcla (Obeso-Nieblas *et al.*, 2008).

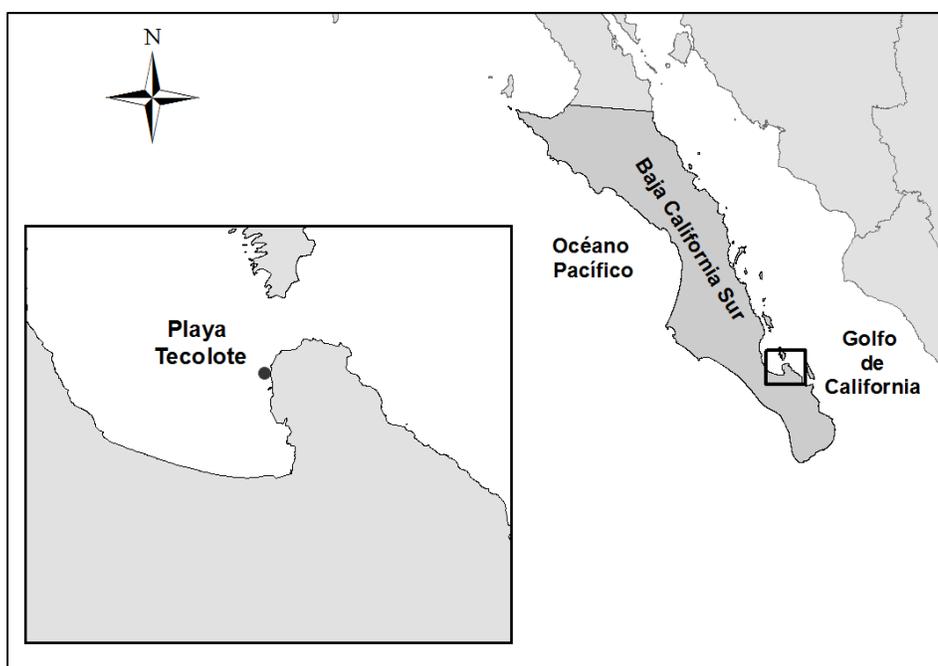


Figura 2. Esquema de localización del área de estudio. Bahía de la Paz, BCS, México.

6. METODOLOGÍA

6.1 Colecta de animales

Se realizaron muestreos mensuales durante un año, desde octubre 2016 hasta septiembre 2017, en playa El Tecolote localizada en la porción suroeste de la Bahía de la Paz (N 24° 20' 08.9"; W 110° 13' 47.8"; Fig. 2), a una profundidad de 0 a 5 m en correspondencia con la presencia de *T. depressus* en el área de estudio (Herrero-Pérezrul, com. pers.).

6.2 Parámetros medioambientales

La temperatura se midió *in situ* al momento de la colecta con un termómetro (°C). Los datos del fotoperiodo se obtuvieron del sitio web https://www.timeanddate.com/sun/_2018-01-18.

6.3 Medidas biométricas

Para determinar las características demográficas en talla y peso de la población se midieron y pesaron 100 individuos aleatorios de todas las tallas encontrados en cada tiempo de muestro. La talla se registró midiendo el diámetro del caparazón con un calibrador Vernier (precisión 1 mm) y el peso del individuo con una balanza digital (0.01 g de precisión). Se elaboraron histogramas de frecuencias mensuales y anuales de las tallas. Adicionalmente, se seleccionaron aleatoriamente 15 individuos de los recolectados mensualmente con el objetivo de procesarlos para extraer las gónadas y realizar determinaciones específicas de ellas.

6.3.1 Peso húmedo gonadal ajustado

Las gónadas extraídas en el laboratorio fueron pesadas con una balanza analítica (0.0001 g de precisión). La variación mensual en los pesos gonadales se analizó a través de procedimientos de regresión lineal, utilizando un modelo de análisis de covarianza factorial (ANCOVA) entre meses y sexos. En el mismo, el efecto del diámetro del erizo fue incluido como covariable, obteniéndose así los pesos gonadales medios ajustados a un diámetro fijo (PHGA). Previo a la prueba del modelo, se procedió a verificar el supuesto de homogeneidad de pendientes entre tratamientos, y los supuestos de homocedasticidad y normalidad, tanto de la variable dependiente como de la covariable, utilizando la prueba de C de Cochran, el análisis de las distancias intercuartílicas y la prueba de Shapiro - Wilks (Quinn & Keough, 2002). Las

variables peso gonadal y diámetro del erizo presentaron distribuciones lognormales y fueron transformadas a logaritmo natural en concordancia con la relación alométrica existente entre el peso gonadal y el tamaño en erizos de mar (Ebert *et al.*, 2011). El modelo de ANCOVA utilizado para el estudio de la reproducción ha sido recomendado y utilizado por diferentes autores debido a que cuenta con ventajas considerables frente al uso de índices corporales (Packard & Boardman, 1999; Gil *et al.*, 2009; Ebert *et al.*, 2011). Se realizó una correlación de Spearman para determinar la relación entre el PHGA y los parámetros ambientales.

6.4 Estadios gonadales

Una gónada de cada individuo se colocó en fijador Finefix por 48 horas y luego se conservó en alcohol al 70%. Se utilizaron técnicas histológicas tradicionales con tinción hematoxilina-eosina (Humason, 1979). Se realizaron cortes de 4 a 5 μm de grosor y las laminillas obtenidas se observaron al microscopio donde se determinó el sexo y el estadio gonadal. Los estadios reproductivos basados en la proporción de células germinales (CG) y células somáticas fagocitarias (FN) se definieron siguiendo la escala propuesta por Unuma *et al.* (2015), la cual fue modificada en cinco estadios reproductivos: crecimiento, premadurez, madurez, desove e intergámetico. Se elaboraron histogramas de frecuencias de los estadios gonádicos para estimar el ciclo reproductivo de la especie. Con el análisis histológico se identificó el sexo de cada organismo y se utilizó una prueba Chi-cuadrada χ^2 (Zar, 2010) para comparar la proporción sexual.

6.5 Calidad de la gónada

6.5.1 Color

El color gonadal se determinó con un colorímetro Minolta® CR-400 utilizando tres gónadas (réplicas) por individuo en el tejido fresco, siguiendo los estándares internacionales definidos por la Comisión Internationale de l'Éclairage (C.I.E., 1931). Para ello se utilizó el espacio de color $L^* a^* b^*$ (también llamado CIELAB), donde L^* indica la luminosidad de la muestra, a^* representa la coordenada de los tonos que van del verde al rojo ($-a^*$ indica una tonalidad verde, mientras que $+a^*$ corresponde al tono rojo) y b^* representa la coordenada de las tonalidades que van del azul al amarillo ($-b^*$ corresponde al azul y $+b^*$ al amarillo); Fig. 3. Los valores individuales de $L^* a^* b^*$

se compararon con los referidos en la literatura para *Strongylocentrotus droebachiensis*, utilizando la siguiente fórmula:

$$\Delta E^*_{ab} = [(\Delta L^*)^2 + (\Delta a^*)^2 + (\Delta b^*)^2]^{1/2},$$

donde ΔE^*_{ab} indica el tamaño de la diferencia de color entre muestras, pero no la dirección de la diferencia. Se definió una gónada con el color ideal para *T. depressus* utilizando la gónada con el menor valor de ΔE^*_{ab} con respecto al propuesto para la gónada de mejor color de *S. droebachiensis* (Asbjornsson, 2011). Este valor fue utilizado como referencia para determinar un gradiente de color de todas las gónadas analizadas en este trabajo de tesis. Las diferencias encontradas entre los tres parámetros (L^* , a^* , b^*) y el valor de ΔE^*_{ab} se analizaron por medio de una prueba de Kruskal-Wallis, utilizando como factor el sexo y el estadio gonadal.

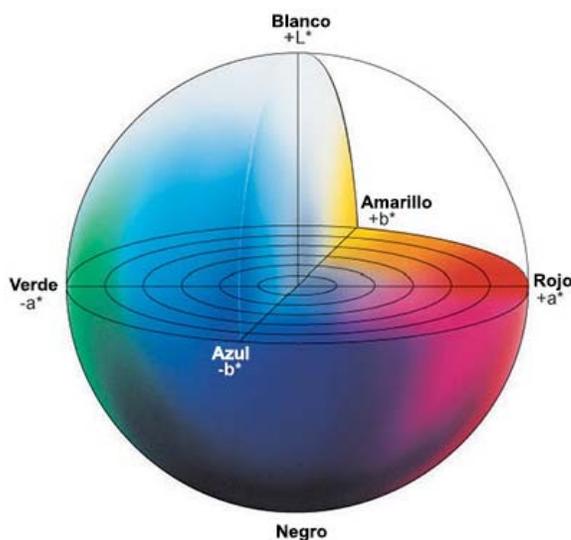


Figura 3. Representación gráfica de los parámetros del color. L^* indica la luminosidad, la cual varía de negro ($L^*=0$) a blanco ($L^*=100$); a^* indica un cambio de rojo ($+a^*=60$) a verde ($-a^*=-60$); b^* indica un cambio de amarillo ($+b^*=60$) a azul ($-b^*=-60$).

6.5.2 Textura

La textura fue determinada utilizando fotografías de gónadas de cada individuo. Se realizó una escala cualitativa de niveles de textura utilizando el criterio visual: excelente, buena y mala. Si bien esta no es una medida cuantitativa, sí permite determinar cualitativamente la consistencia presente en el tejido gonadal.

6.5.3 Composición celular

Para determinar la composición celular de forma cuantitativa se utilizó la metodología propuesta por Epherra *et al.* (2015) y se modificó de acuerdo con las descripciones cualitativas de Unuma *et al.* (2015). En primera instancia se capturaron imágenes de cada laminilla utilizando un microscopio Leica DM6 B con cámara fotográfica integrada. Posteriormente fueron procesadas utilizando el software *Image J* (Abramoff *et al.*, 2004); <http://rsb.info.nih.gov/ij/docs/faqs.html>. Tres acinos al azar fueron seleccionados por individuo para realizar medidas cuantitativas.

A cada acino se le determinó (Fig. 4):

1. El área total del acino.
2. El área parcial ocupada por células germinales en desarrollo ya sea columnas de espermatocitos u ovocitos primarios y secundarios.
3. El área de los gametos maduros ya sea conformada por espermatozoides u ovocitos maduros.
4. El área vacía (desprovista de contenido).

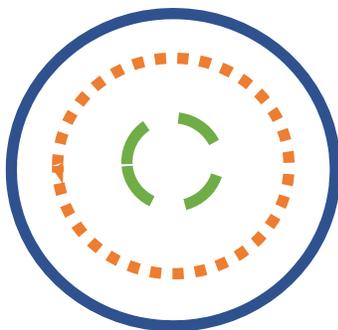


Figura 4. Representación esquemática de las mediciones de los diferentes tipos celulares realizadas a un acino típico de gónadas de *T. depressus* en La Bahía de La Paz, BCS, México. La línea continua representa el área total; la línea punteada el área parcial, la línea espaciada el área central.

Con estos valores se calculó el área ocupada por cada tipo celular:

1. Columnas/ovocitos en desarrollo: Área total - Área parcial.
2. Fagocitos Nutritivos: Área parcial - Área central - vacía.
3. Espermatozoides/ovocitos maduros: Área central.

Para poder analizar las áreas ocupadas y poder relacionarlas con otros acinos, individuos e inclusive poblaciones de la misma especie, las áreas deben ser relativizadas al área total del acino. De esa manera, se obtuvo un porcentaje de ocupación del acino por cada tipo celular que va de 0 al 1 sin unidades; siendo 0 total ausencia y 1 total ocupación (100%) del tipo celular cuantificado.

6.5.4 Composición proximal y reservas energéticas

Una gónada de cada individuo fue conservada en ultra-congelación a -80°C . Los tejidos se liofilizaron y se tomaron submuestras de 0.1 g y fueron homogenizadas con 1 mL de solución salina fría (NaCl 35 g/kg) para obtener un extracto crudo que fue utilizado para todos los análisis bioquímicos, los cuales se cuantificaron con un espectrofotómetro (Thermo Scientific Multiskan Go).

Los carbohidratos totales se determinaron por el método de antrona (Roe, 1955) y se utilizó una solución dextrosa como estándar. Se tomaron 100 μL de extracto crudo al cual se le agregaron 100 μL de ácido tricloroacético al 20% (para la eliminación de proteínas). Esta mezcla se centrifugó a 4000 rpm a 5°C durante 10 minutos. Del sobrenadante obtenido se tomaron 100 μL y se les agregó 1 mL de solución de antrona (0.1% disuelta en ácido sulfúrico concentrado), se incubó a 90°C durante 4 minutos y se detuvo la reacción en un baño frío a 4°C , posteriormente se leyó la absorbancia a 630 nm.

Las proteínas totales se determinaron mediante el método BCA (Smith *et al.*, 1985), utilizando un reactivo de ácido bicinconínico comercial (Thermo Scientific Pierce™ BCA Protein Assay Kit) y suero de albúmina bovina (Sigma-Aldrich, St. Louis, MO, USA) como solución estándar. A 10 μL de la muestra homogenizada se le agregaron 200 μL de NaOH 0.1 N para digerir durante 2 horas. Se tomaron 10 μL de esa muestra digerida y se les adicionó 200 μL de reactivo de BCA y se dejó reaccionar por 15 minutos en un horno a 60°C . La absorbancia se leyó a 562 nm de longitud de onda.

Los lípidos totales se determinaron por el método de la sulfosfosvainilina (Barnes & Blackstock, 1973) usando una solución comercial reactiva como estándar (Merck™). A 25 μL del extracto crudo se le añadió 250 μL de ácido sulfúrico concentrado y se incubó la solución a 90°C durante 10 minutos e inmediatamente se enfrió a 4°C en un baño de hielo. Posteriormente, se mezclaron en una microplaca de 20 μL de ese

extracto crudo con 200 μ L de solución de sulfofosfovainilina, se incubó durante 40 minutos y se leyó la absorbancia a 540 nm.

Los carotenoides totales se obtuvieron por el método de extracción con acetona (Strickland & Parsons, 1972). Se colocaron 100 μ L de homogeneizado en tubos de vidrio a los cuales se agregó 1 mL de acetona. Posteriormente fueron agitados y mantenidos en oscuridad por 24 horas. Se agregó una espátula de sulfato de sodio anhidro (10 mg) y fueron centrifugados a 3000 rpm por 5 minutos. El sobrenadante recuperado fue leído en un espectrofotómetro a 470 nm en celdas de cuarzo.

Los resultados de cada componente bioquímico se expresaron en mg/g de peso seco de gónada, excepto en los carotenoides totales que fueron expresado en μ g/g. En todos los casos fue analizado por estadio reproductivo.

La cantidad de energía para cada componente bioquímico se estimó utilizando los factores de conversión de energía propuestos por Brody (1945):

1. Carbohidratos = 17.2 kJ/g
2. Proteínas = 20.1 kJ/g
3. Lípidos = 35.3 kJ/g.

Se calculó la energía total de todos los componentes bioquímicos con la siguiente fórmula:

$$\Delta t = \sum \Delta c_1 + \Delta c_2 + \Delta c_3,$$

donde Δt es la energía total de todos los componentes bioquímicos, Δc_1 la energía aportada por los carbohidratos, Δc_2 la energía aportada por las proteínas y Δc_3 la energía aportada por los lípidos (Alonso-Yee, 2017).

6.5.5 Estadio con mejor calidad de gónada y periodo de extracción

Para determinar las características que presentan las gónadas de óptima calidad todas las variables (peso de la gónada, diámetro del caparazón y composición celular) y factores (sexo, mes, estadio, textura y color) se analizaron en conjunto. Las diferencias entre las variables y factores fueron analizadas mediante técnicas no paramétricas. La similitud entre las variables de las gónadas se midió utilizando el índice del coeficiente de Bray-Curtis (Bray & Curtis 1957) sobre los datos

transformados con raíz cuadrada. La matriz de similitud triangular se sometió luego a una ordenación de escalado multidimensional no métrico (nMDS). El nMDS (Kruskal & Wish, 1978) se utilizó para examinar las variables y los factores por estadio para encontrar semejanzas y diferencias entre las gónadas. Estas se agruparon por estadio para cada factor y se obtuvieron diferencias de significación usando la prueba de permutación ANOSIM (Clarke, 1993). El procedimiento de porcentajes de similitud (SIMPER) se utilizó para identificar las principales variables que contribuyen a la calidad gonadal. El análisis multivariado se realizó utilizando el software PRIMER versión 6.0 (Clarke & Warwick, 1994).

6.6 Procesamiento estadístico

Se probó la normalidad de los datos usando el test de Shapiro Wilks y la homocedacia de la varianza con el test de Bartlett previo al análisis de los datos (Sokal & Rohlf 1995). Al no cumplir con los criterios de normalidad, para cada variable se aplicaron pruebas de Kruskal-Wallis entre los meses y los estadios de maduración, respectivamente. Se realizaron todos los análisis univariados mediante Infostat v2010.

7. RESULTADOS

7.1 Características demográficas de *T. depressus*

El diámetro del caparazón de los erizos de mar del total de individuos osciló entre los 5 y los 12.30 cm, con una media \pm error estándar de 9.79 ± 0.03 cm. La mayoría de los individuos (52 %) se encontraron entre los 9.5 y 10.5 cm y presentaron una distribución unimodal de 9.8 cm. La mediana fue de 9.9 cm. El intervalo utilizado para analizar la estructura del diámetro del caparazón fue de 0.5 cm (Fig. 5).

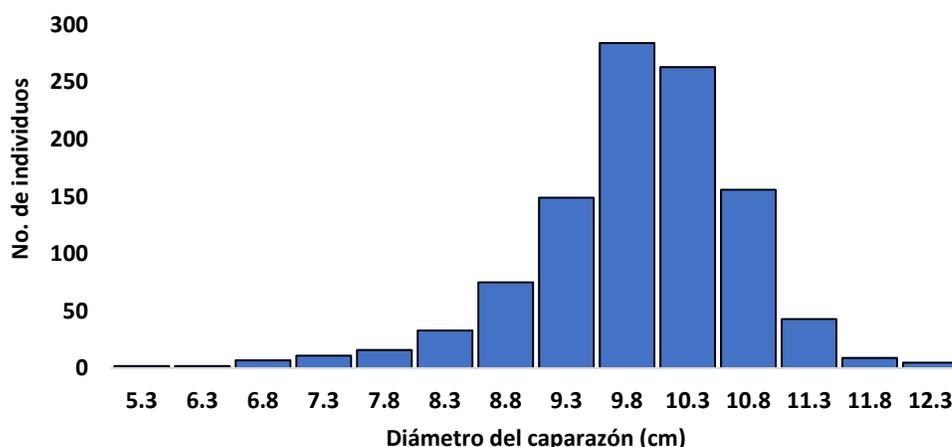


Figura 5. Distribución anual de frecuencia del diámetro del caparazón (cm) de *T. depressus* en la Bahía de La Paz, BCS, México.

La distribución de la frecuencia del diámetro del caparazón fue diferente entre meses ($H=126.92$, $p<0.0001$). Los mayores diámetros se encontraron entre julio y septiembre, incluyendo febrero y abril, y los menores de octubre a diciembre (Tabla 1). La distribución del diámetro del caparazón entre los meses fue unimodal, excepto en marzo (Fig. 6).

El peso húmedo de *T. depressus* del total de los individuos osciló entre 72 y 912 g, con una media \pm error estándar de 411.72 ± 4.25 g. La mediana fue de 422 g y la moda de 445 g. El 60% de los individuos presentaron un peso entre 318 y 516 g. El peso individual varió entre los meses estudiados ($H=317.24$, $p<0.0001$), registrándose los individuos de menor peso en octubre y diciembre y los de mayor peso de abril a septiembre (Tabla 2).

Tabla 1. Estadísticos descriptivos de la distribución mensual del diámetro del caparazón (cm) de *T. depressus* en la Bahía de La Paz, BCS, México; ES= error estándar.

Meses	Media ± ES	Mediana	Moda
Octubre	8.86 ± 0.13	8.90	8.90
Noviembre	9.40 ± 0.14	9.60	9.90
Diciembre	9.68 ± 0.09	9.90	9.50
Enero	9.73 ± 0.15	9.75	11.00
Febrero	9.98 ± 0.08	10.00	9.70
Marzo	9.88 ± 0.06	9.90	10.30
Abril	9.99 ± 0.06	9.95	9.90
Mayo	9.85 ± 0.07	9.80	9.70
Junio	9.81 ± 0.06	9.80	9.40
Julio	9.99 ± 0.06	10.00	10.40
Agosto	10.18 ± 0.07	10.30	10.40
Septiembre	10.14 ± 0.08	10.10	9.90

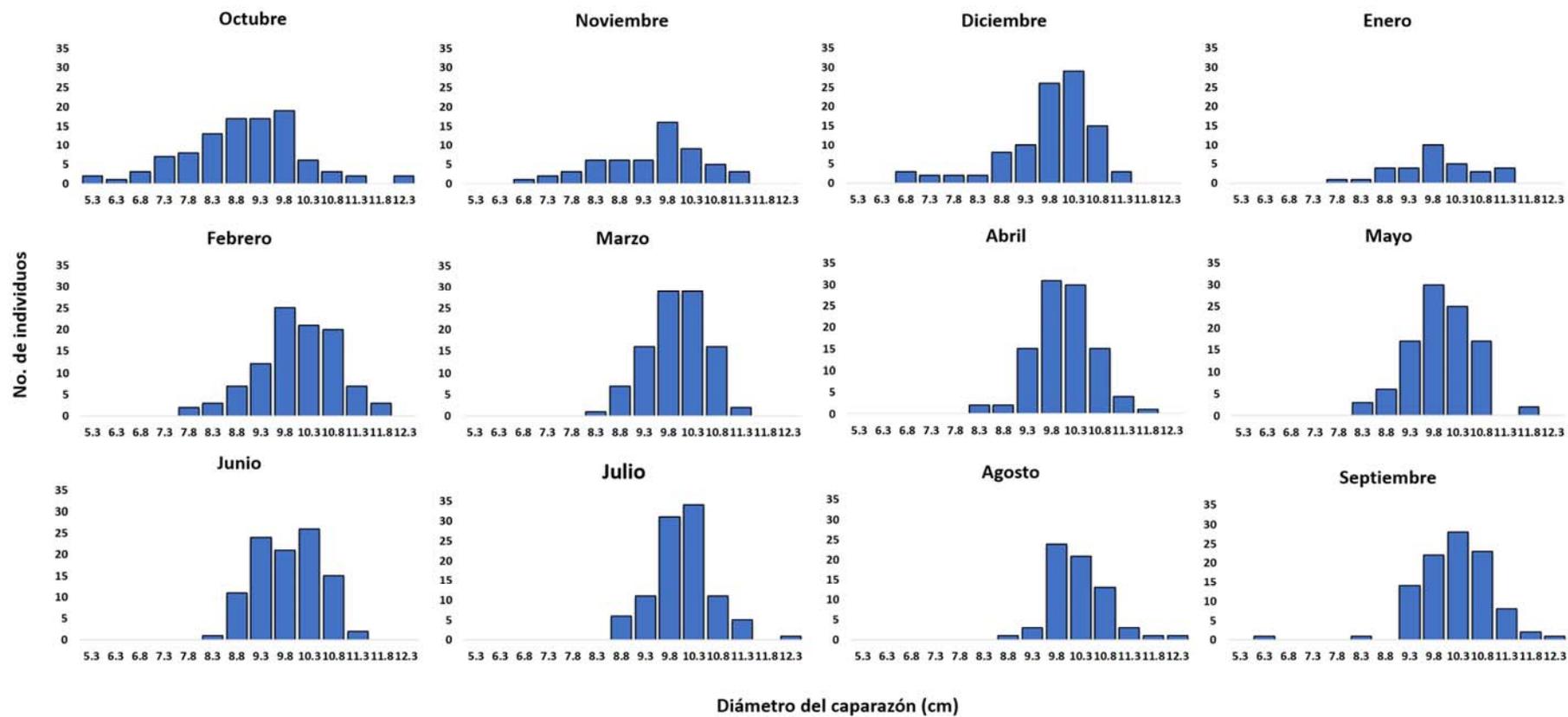


Figura 6. Distribución mensual de frecuencia del diámetro del caparazón (cm) de *T. depressus* en la Bahía de La Paz, BCS, México.

Tabla 2. Estadísticos descriptivos de la distribución mensual del peso individual (g) de *T. depressus* en la Bahía de La Paz, BCS, México; ES= error estándar.

Meses	Media ± ES	Medianas	Moda
Octubre	159.67 ± 7.20	159.5	164
Noviembre	379.78 ± 16.19	398.1	439.3
Diciembre	145.8 ± 13.91	159.5	134
Enero	424.11 ± 19.24	424.55	-
Febrero	425.26 ± 9.94	421.8	475.8
Marzo	421.64 ± 8.31	415	432
Abril	438.86 ± 9.28	421.5	445
Mayo	448.51 ± 9.12	447.5	423
Junio	454.71 ± 9.18	450.5	344
Julio	477.19 ± 9.52	467	486
Agosto	474.16 ± 10.72	458	399
Septiembre	467.65 ± 10.06	450	436

7.2 Biología reproductiva de *T. depressus*

No se encontraron diferencias cualitativas en el aspecto externo de los organismos que permitan diferenciar o identificar su sexo. Tampoco se observaron diferencias significativas entre el sexo y el diámetro del caparazón ($H=2.36$, $p=0.1245$). Los individuos de *T. depressus* no presentaron diferencias en el color de las gónadas visualmente dependiendo del sexo. La proporción total de machos y hembras a lo largo de los meses estudiados fue de 0.7M : 1.4H y fue significativamente diferente de la proporción 1:1 ($\chi^2=5.75$; $p < 0.05$).

7.2.1 Descripción de la gónada

El erizo de mar *T. depressus* tiene cinco gónadas en forma lobular unidas internamente al caparazón. Cada lóbulo de gónada tiene apariencia granulosa, semejante a un racimo de uvas. Presenta forma alargada que se aguza hacia el extremo oral y con forma redondeada hacia el extremo aboral (Fig. 7). Presenta variación de colores que van de tonos amarillos a pardos. Su textura puede variar de flácida a tungente.

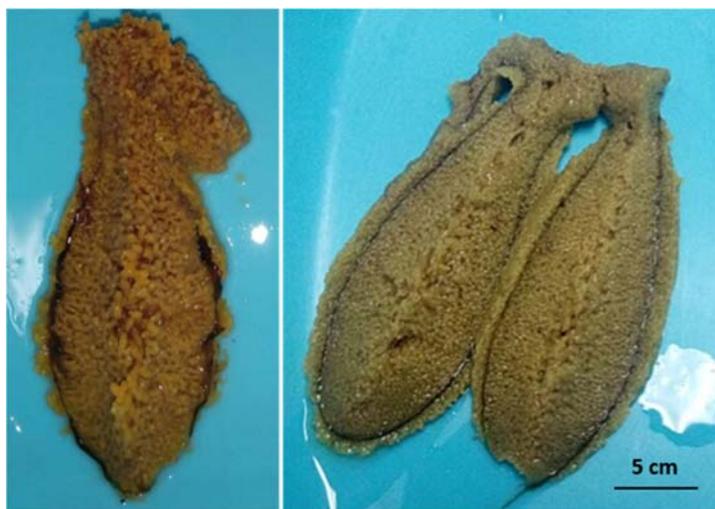


Figura 7. Morfología externa de la gónada de *T. depressus* en la Bahía de La Paz, BCS, México.

7.2.2 Variación del peso húmedo de la gónada

El peso húmedo ajustado de la gónada (PHGA) utilizando el diámetro del caparazón como covariable, tuvo un patrón de variación mensual. Una prueba de ANCOVA factorial señala diferencias significativas en los pesos gonadales ajustados entre los sexos y los meses. La interacción sexo-mes fue significativa, lo que podría indicar una asincronía en el desarrollo gonadal (Tabla 3). Sin embargo, se puede observar la misma tendencia de variación mensual entre los sexos (Fig. 8). En ambos sexos los máximos valores se encontraron entre los meses de mayo y septiembre y de octubre a diciembre 2016. Los menores se observaron de enero a marzo 2017.

Tabla 3. Prueba de ANCOVA para analizar diferencias en los PHGA entre sexos y meses.

	g.l.	F	p
Intercepto	24	31.79	<0.0001
Sexo	1	39.97	<0.0001
Mes	11	43.73	<0.0001
In Diámetro	1	108.08	<0.0001
Sexo*Mes	11	2.64	0.0040
Error	153		

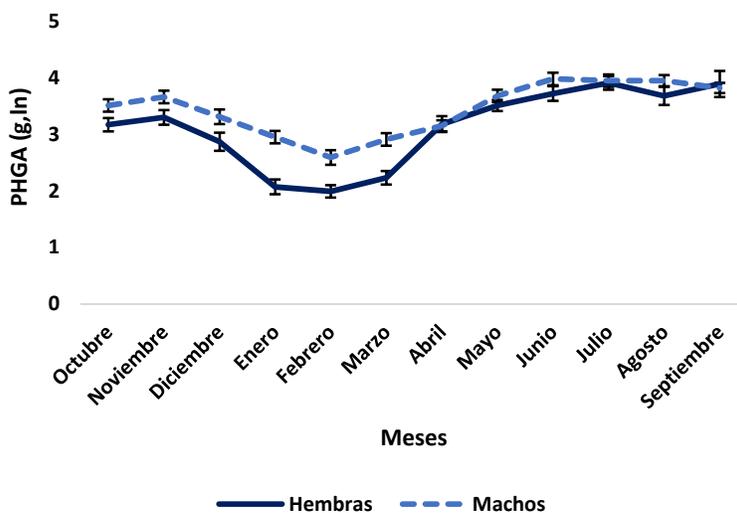


Figura 8. Variación mensual del peso húmedo de la gónada por sexo de *T. depressus*, ajustados a la talla en la Bahía de La Paz, BCS, México.

7.2.3 Parámetros ambientales

La temperatura en el periodo de estudio osciló entre los 17 y los 30°C. El máximo valor se presentó en el mes de octubre y el mínimo en enero (Fig. 9a). La cantidad de horas de luz oscilaron entre 10 y 13 horas diarias, encontrándose los menores valores de noviembre a enero y los mayores valores de mayo a agosto (Fig. 9b). El PHGA no presentó correlación con la temperatura ($r_s=0.46$, $p=0.1361$), pero sí con el fotoperiodo ($r_s=0.72$, $p=0.0169$).

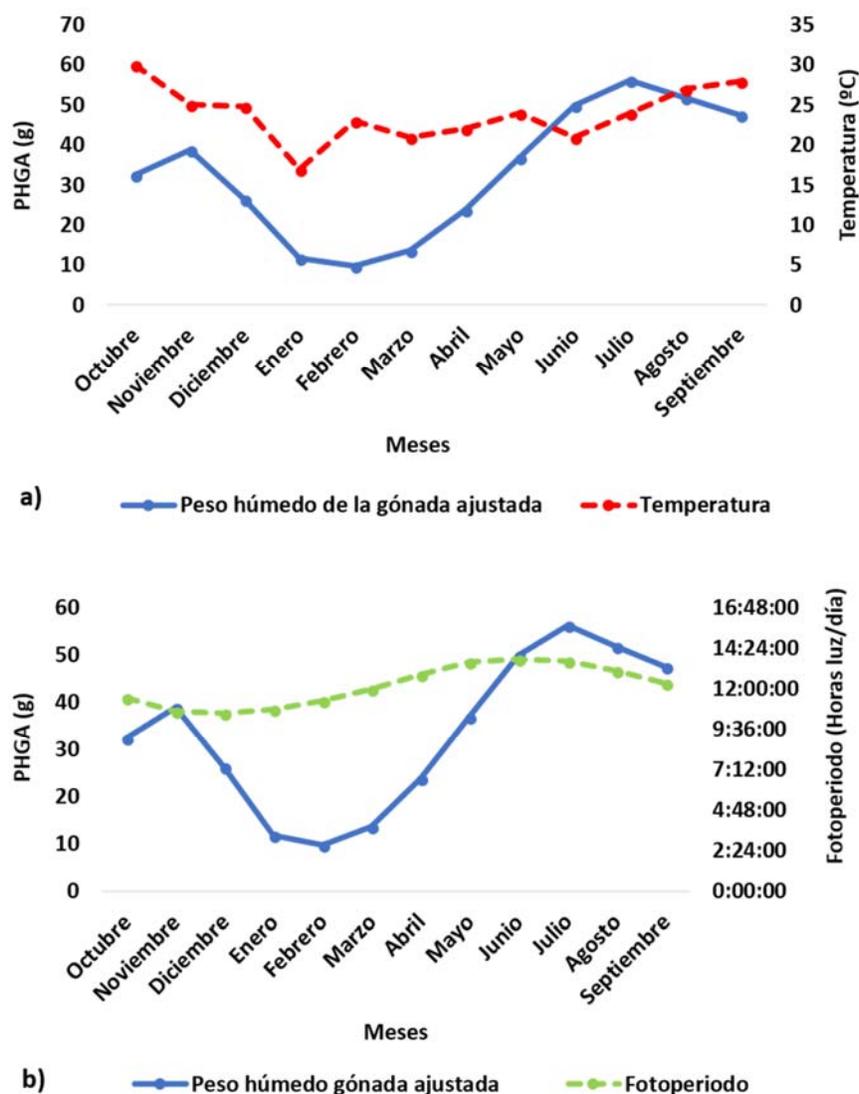


Figura 9. Variación estacional del peso húmedo de la gónada ajustado (PHGA) de *T. depressus*, con, a) temperatura; b) fotoperiodo.

7.2.4 Estadios gonadales

Los estadios gonadales fueron descritos de acuerdo con la presencia y cantidad de dos tipos celulares en el interior del acino: células sexuales en diferente estado de desarrollo y células somáticas llamadas fagocitos nutritivos que estuvieron presentes en ambos sexos (Figs. 10 y 11).

Hembras

Crecimiento

En este estadio se observó una mayor proporción de fagocitos nutritivos con respecto a las células sexuales. Los acinos presentaron ovocitos previtelogénicos hacia la periferia. Por su parte, los fagocitos nutritivos ocuparon todo el lumen del acino (Fig. 10a).

Premadurez

En este estadio se mantuvo la presencia de ovocitos previtelogénicos y vitelogénicos en la periferia del acino. Comienzan a observarse ovocitos maduros en el interior del acino. Los fagocitos nutritivos permanecieron abundantes, pero con algunos espacios vacíos (Fig. 10b).

Madurez

En este estadio se observó una mayor proporción de células sexuales con respecto a los fagocitos nutritivos. Los ovocitos maduros se encontraron llenando el lumen del acino y los ovocitos previtelogénicos, si se encuentran presentes, se observaron en la periferia del acino. Los fagocitos nutritivos estuvieron restringidos en la periferia del acino (Fig. 10c).

Desove

En este estadio los fagocitos nutritivos se observaron en menor proporción y vacíos de contenido nutritivo. Los acinos pueden presentar ovocitos maduros residuales hacia el lumen (Fig. 10d).

Intergamético

Este estadio comprende el periodo anterior al inicio del desarrollo gametogénico. Los acinos se encontraron prácticamente desprovistos de contenido celular. Se observaron ovocitos residuales y fagocitos nutritivos en el interior del acino en proceso de reabsorción (Fig. 10e).

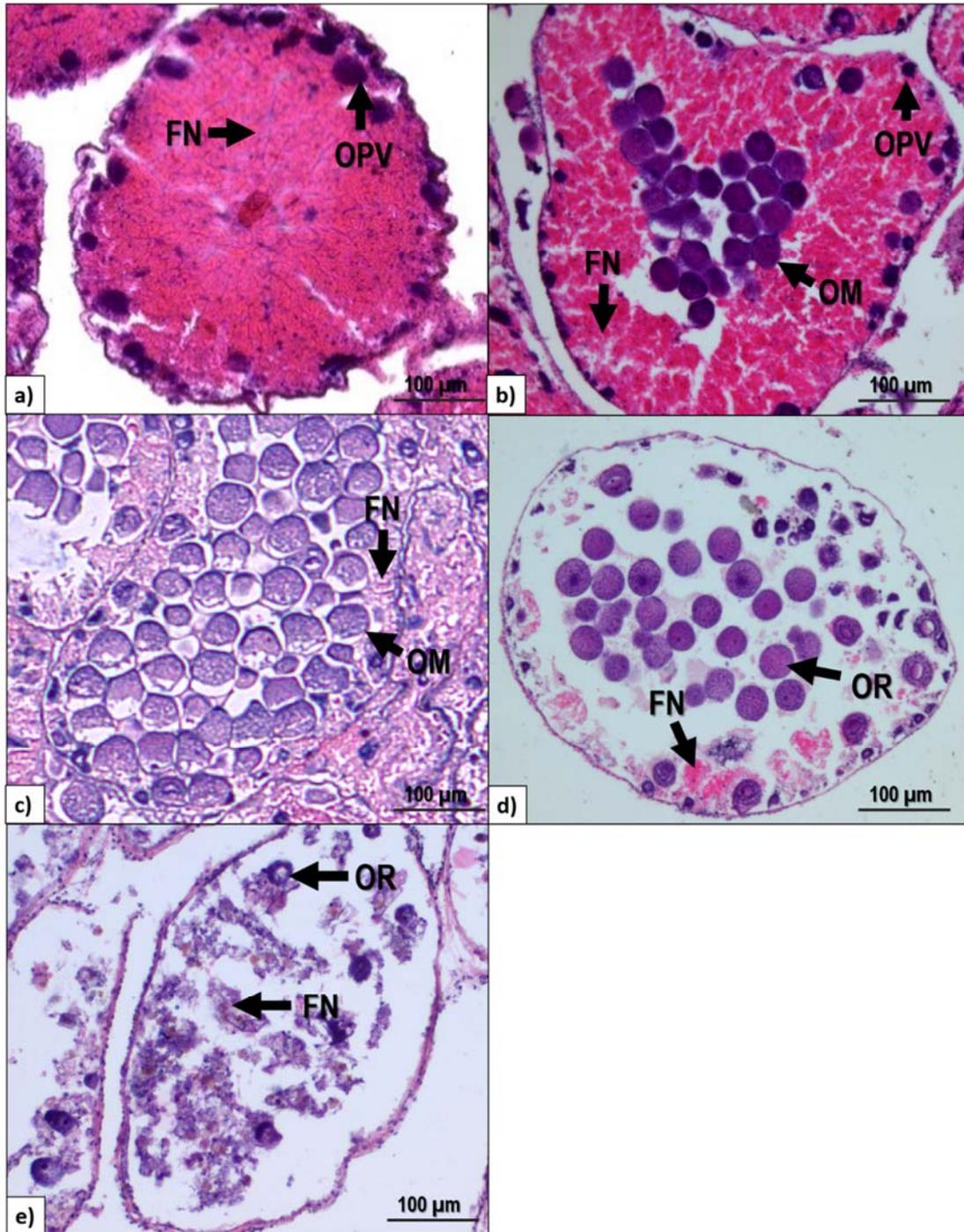


Figura 10. Estadios reproductivos de hembras de *T. depressus* en la Bahía de La Paz, BCS, México; a) crecimiento; b) premadurez; c) madurez; d) desove; e) intergamético. FN: Fagocitos nutritivos; OPV: Ovocitos previtelogénicos; OV: Ovocitos vitelogénicos; OM: Ovocitos maduros; OR: Ovocitos residuales. La escala fue de 100 µm.

Machos

Crecimiento

Este estadio presentó una mayor proporción de fagocitos nutritivos con respecto a las células sexuales. Se observaron columnas de espermatocitos o grupo de espermatogonias en la periferia del acino. Los fagocitos nutritivos ocuparon todo el lumen del acino (Fig. 11a).

Premadurez

En este estadio las columnas de espermatocitos continúan ocupando la periferia y comienza el desarrollo de los espermatozoides en el interior del acino. Los fagocitos nutritivos permanecieron abundantes, pero con algunos espacios vacíos (Fig. 11b).

Madurez

En este estadio se observó una mayor proporción de células sexuales con respecto a los fagocitos nutritivos. Los espermatozoides se encontraron llenando el lumen del acino y las columnas de espermatocitos, si se encuentran presentes, se observaron en la periferia del acino. Los fagocitos nutritivos estuvieron restringidos a la periferia del acino (Fig. 11c).

Desove

En este estadio los fagocitos nutritivos se observaron en menor proporción y vacíos de contenido nutritivo. Los acinos pueden presentar espermatozoides residuales hacia el lumen (Fig. 11d).

Intergamético

Este estadio comprende el periodo anterior al inicio del desarrollo gametogénico. Los acinos contienen fagocitos nutritivos en mayor proporción que las células sexuales. Los espermatozoides residuales en el interior del acino se encuentran en proceso de reabsorción (Fig. 11e).

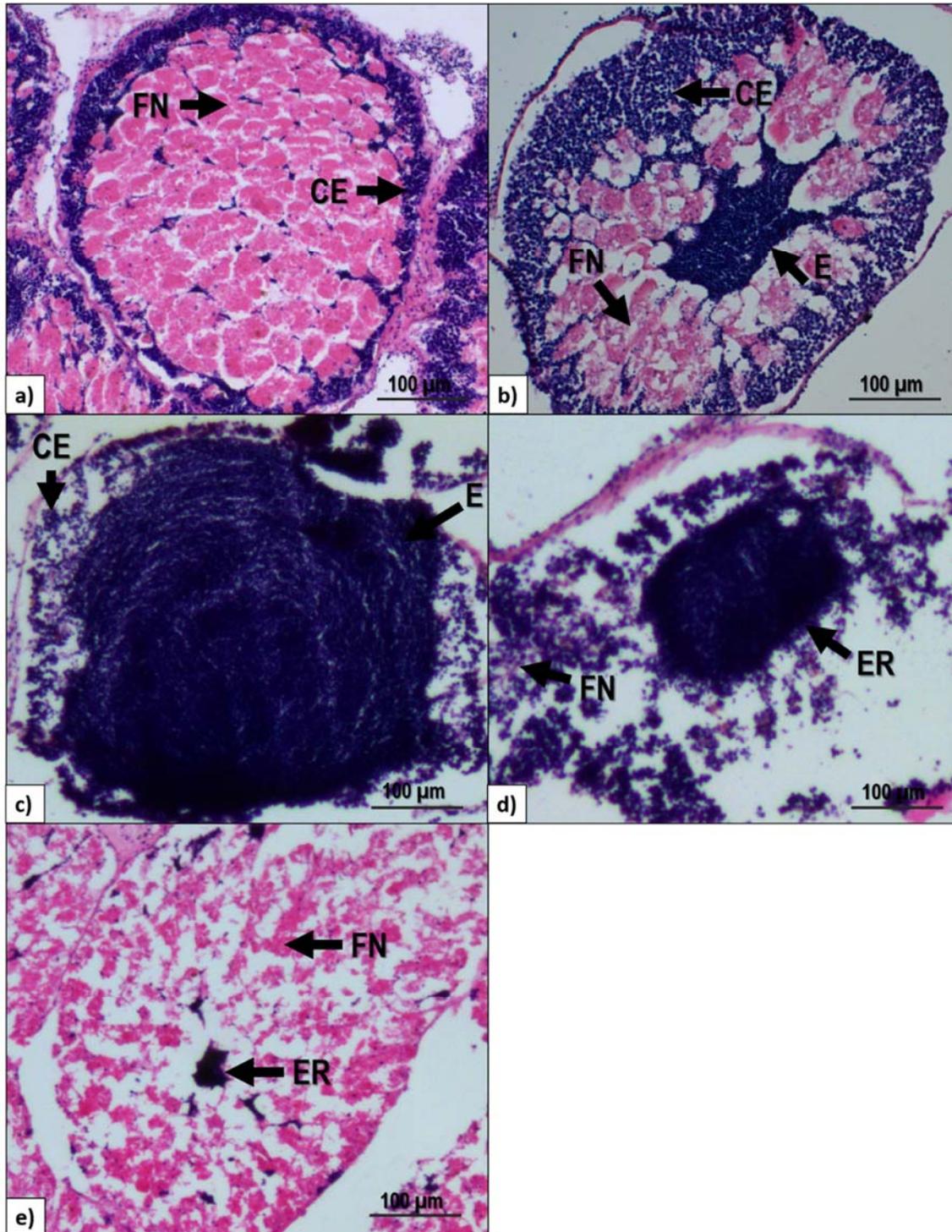


Figura 11. Estadios reproductivos de machos de *T. depressus* en la Bahía de La Paz, BCS, México; a) crecimiento; b) premadurez; c) madurez; d) desove; e) intergamético. FN: Fagocitos nutritivos; CE: Columnas de espermatocitos; E: Espermatozoides; ER: Espermatozoides residuales. La escala fue de 100 µm.

La distribución de las diferentes fases de desarrollo gonadal durante el estudio puede observarse en la figura 12. Al parecer el desarrollo y crecimiento de los gametos en la especie ocurre en dos periodos. El mayor comienza entre abril y agosto, con su máximo en junio. El segundo y menos prolongado se presenta de septiembre a diciembre, con su pico máximo en octubre. El proceso de desove se desarrolla entre los meses de enero y marzo, y presenta un pequeño evento en agosto. Las gónadas se encuentran en un proceso agamético luego del desove, con mayor porcentaje de enero a abril, antes de comenzar un nuevo ciclo.

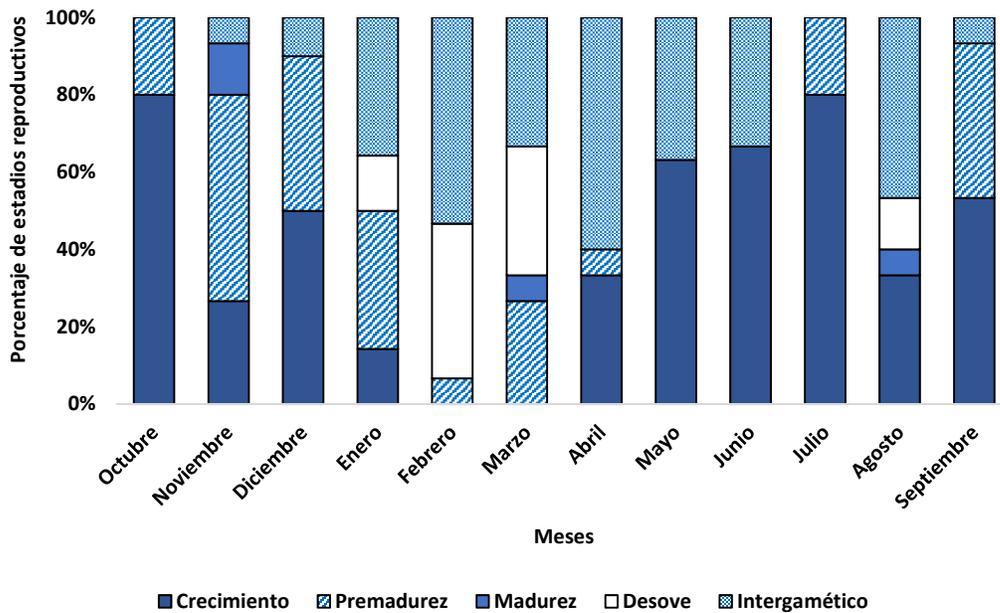


Figura 12. Proporción mensual de los estadios reproductivos de *T. depressus* en la Bahía de La Paz, BCS, México.

7.3 Calidad de la gónada de *T. depressus*

7.3.1 Peso húmedo de la gónada por estadio reproductivo

Las gónadas variaron su peso en función del sexo ($H=11.78$, $p=0.0006$) y los estadios gonadales (Fig. 13). En hembras las diferencias en el peso gonádico estuvieron dadas entre los estadios crecimiento y madurez con los estadios intergamético y desove, y de este último con el estadio de premadurez ($H=24.28$, $p<0.0001$). Esto corresponde a los mayores y menores valores, respectivamente. En los machos las diferencias se presentaron entre los estadios de desove y premadurez con el estadio de crecimiento. ($H=21.65$, $p=0.0002$). Se puede observar que las gónadas más pesadas estuvieron en la fase de crecimiento, decayendo en la fase de madurez y aumentando nuevamente en la fase intergamética.

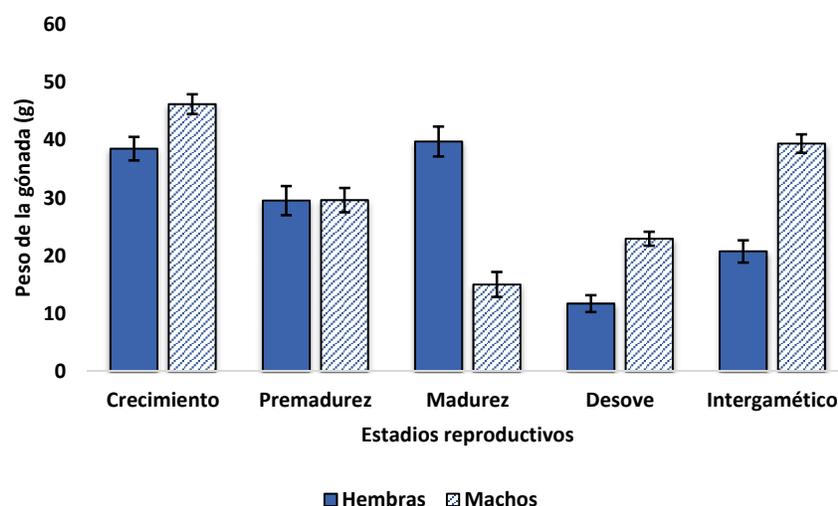


Figura 13. Peso húmedo de la gónada (g) por sexo y estadio reproductivo en *T. depressus* en La Bahía de La Paz, BCS, México.

7.3.2 Color de la gónada

Los parámetros de color en las gónadas de *T. depressus* presentaron rangos (L^* : 26.82-53.46; a^* : 2.65-16.4; b^* : 3.96-50.98; ΔE^*ab : 0-53.46). Estos, dígame la luminosidad (L^*), el valor de a^* y la diferencia del color total (ΔE^*ab) presentaron diferencias entre sexos (L^* : $H=6.19$, $p=0.0129$; a^* : $H=20.38$, $p<0.0001$; ΔE^*ab : $H=4.54$, $p=0.0331$) y entre estadios (Figura 14).

La luminosidad (L^*) presentó diferencias en las hembras, entre los estadios de crecimiento y madurez con los estadios intergamético y de desove ($H=13.66$, $p=0.0085$). En machos las diferencias entre estadios no fueron significativas ($H=5.40$, $p=0.2485$).

La variable a^* presentó diferencias entre los estadios de crecimiento y madurez con los estadios intergamético y de desove en hembras ($H=20.97$, $p=0.0003$). En machos las diferencias están dadas entre el estadio de premadurez con los estadios de crecimiento e intergamético ($H=10.35$, $p=0.0369$).

El parámetro b^* en las gónadas no difirió en cuanto al sexo ($H=2.11$, $p=0.1464$), pero sí entre estadios. Las diferencias estuvieron dadas entre el estadio de crecimiento con los estadios intergamético y de desove; y entre este último con los estadios madurez y premadurez ($H=24.42$, $p<0.0001$).

La diferencia de color entre muestras (ΔE^*ab) en hembras estuvieron dadas entre el estadio de crecimiento con los estadios intergamético y de desove; y entre este último con los estadios madurez y premadurez ($H=22.22$, $p=0.0002$). Los menores valores (mejor color) corresponden a los estadios de crecimiento y madurez, y los mayores (peor color) a los estadios de desove e intergamético. En machos las diferencias entre estadios no fueron significativas ($H=3.74$, $p=0.4423$).

Luego de este análisis, las gónadas se clasificaron en función de la variable ΔE^*ab puesto que representa la diferencia de color entre las mismas. El análisis estadístico mostró tres grupos bien reconocibles con diferente ΔE^*ab ($H=130.49$, $p<0.0001$). Estos tres grupos generaron una clasificación cualitativa de la coloración de la gónada muy importante para la comercialización del producto: Excelente (A), bueno (B) y malo (C).

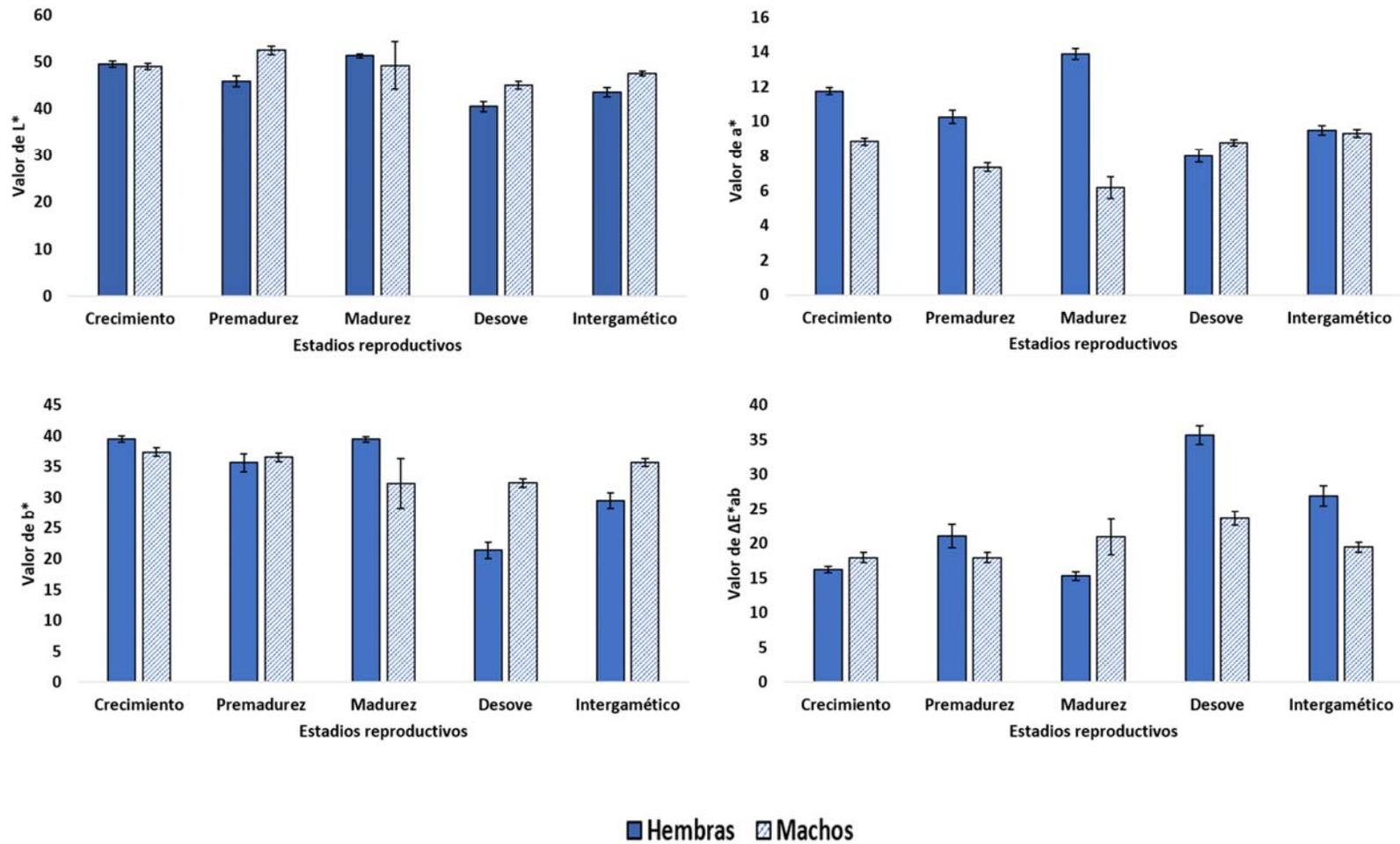


Figura 14. Parámetros del color por sexo y estadio reproductivo en *T. depressus* en La Bahía de La Paz, BCS, México (Luminosidad, L*; coordenadas a*, b* y diferencia de color total, ΔE*ab).

Las gónadas de excelente coloración fueron amarillas, las de buena coloración amarillas oscuras y las de mala coloración pardas (Fig. 15). Las gónadas de coloración amarilla presentaron valores de L^* y b^* elevados y de ΔE^*ab menores a 20, mientras las gónadas pardas presentaron bajos valores de L^* y b^* y de ΔE^*ab altos; los valores de a^* se mantuvieron prácticamente constantes en ambos casos (Tabla 4). Del total de las gónadas procesadas, el 84% presentaron un color adecuado (de amarillo a amarillo oscuro), de éstas, el 53% fueron amarillas. Solo el 16 % presentó color pardo o malo (Tabla 5).

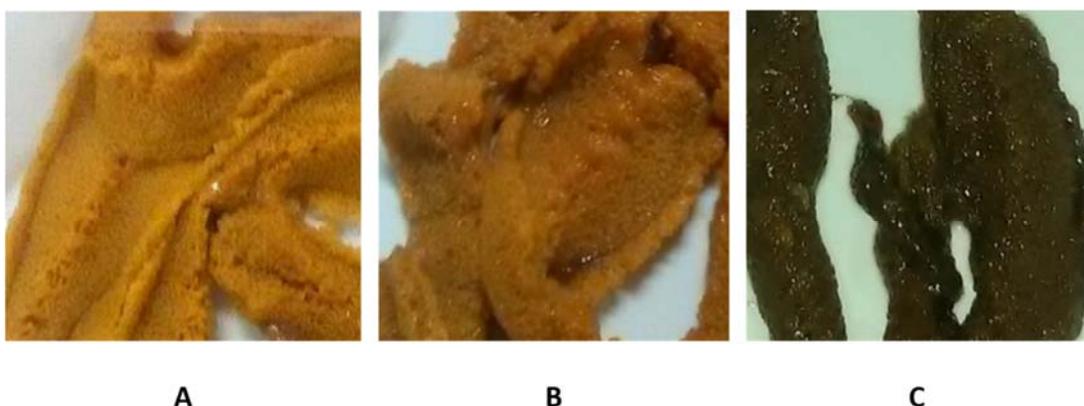


Figura 15. Clasificación de las gónadas según su coloración (A: Excelente, amarillo; B: Bueno, amarillo oscuro; C: Malo, pardo).

Tabla 4. Valores de los parámetros del color en las gónadas de *T. depressus* en La Bahía de La Paz, BCS, México.

COLOR	L^*	a^*	b^*	ΔE^*ab
Amarillo, Excelente (A)	44.23-68.82	3.55-16.4	33.97-50.98	0-19.20
Amarillo oscuro, Bueno (B)	38.97-63.91	3.01-12.68	25.74-39.56	19.65-26.93
Pardo, Malo (C)	26.82-55.09	2.64-11.86	3.96-32.09	27.03-53.46

Tabla 5. Clasificación de las gónadas de *T. depressus* en función de la coloración, en La Bahía de La Paz, BCS, México.

COLOR	Frecuencia Absoluta	Frecuencia Relativa (%)	Frecuencia Relativa Acumulada (%)
Amarillo, Excelente (A)	85	53	53
Amarillo oscuro, Bueno (B)	48	31	84
Pardo, Malo (C)	26	16	100

7.3.3 Textura de la gónada

La textura de la gónada varió en función del sexo ($H=15.53$, $p<0.0001$) y los estadios. Las hembras presentaron diferencias en los estadios desove, intergamético y premadurez con crecimiento ($H=16.21$, $p=0.0006$). En los machos las diferencias estuvieron dadas en los estadios desove y premadurez con el estadio de crecimiento; y entre el estadio desove e intergamético, y entre este último y el estadio de premadurez ($H=14.87$, $p=0.0009$). En un análisis de las diferentes categorías de textura por estadio, en los machos se observó una mayor proporción de gónadas con mejor calidad que en las hembras en todos los estadios (Fig. 16). Las gónadas presentaron mayor firmeza en el estadio de crecimiento en hembras y en los estadios de crecimiento, premadurez e intergamético en machos. La mayor proporción de gónadas con mala textura se observaron en el estadio intergamético en hembras.

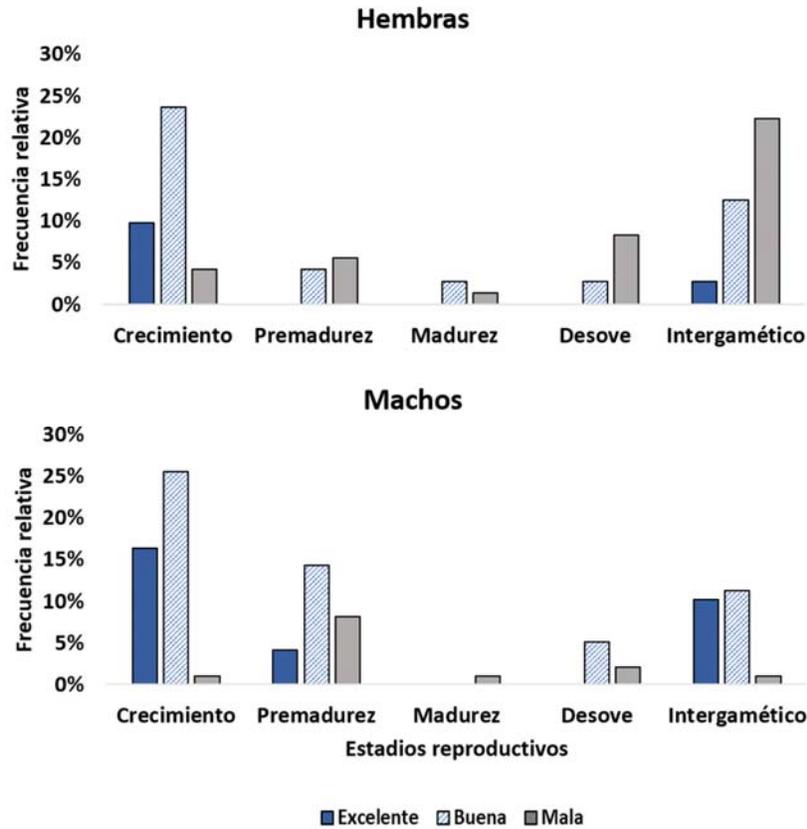


Figura 16. Clasificación de las gónadas según su textura por sexo y estadio reproductivo en *T. depressus* en La Bahía de La Paz, BCS, México.

7.3.4 Composición celular de la gónada

Los acinos gonadales están compuestos por células sexuales (comprende células en desarrollo y maduras) y células somáticas que son los fagocitos nutritivos. La composición celular de las gónadas varió entre sexos y estadios para cada tipo celular (Fig. 17). En ambos casos se observó una relación inversamente proporcional entre las células sexuales y los fagocitos nutritivos, cuando un tipo celular aumenta el otro disminuye.

En hembras las células sexuales mostraron diferencias entre los estadios de crecimiento e intergamético con los estadios de madurez, premadurez y desove ($H=24.41$, $p<0.0001$). En los fagocitos nutritivos las diferencias estuvieron dadas entre los estadios desove, intergamético y madurez con el estadio de crecimiento ($H=45.18$, $p<0.0001$). El porcentaje de fagocitos nutritivos alcanza su mayor valor en el estadio de crecimiento y disminuye a medida que avanza el ciclo reproductivo.

Las células sexuales en machos fueron diferentes en los estadios de crecimiento e intergamético con los estadios de madurez, premadurez y desove ($H=44.41$, $p<0.0001$). Los fagocitos nutritivos se detectaron diferencias entre el estadio de crecimiento y el resto de los estadios, así como entre el estadio intergamético y de desove ($H=43.34$, $p<0.0001$). El porcentaje de fagocitos nutritivos presentó un máximo en el estadio de crecimiento, y a diferencia de las hembras, disminuyó para luego aumentar en el estadio intergamético hasta casi alcanzar el mismo valor que en el estadio de crecimiento.

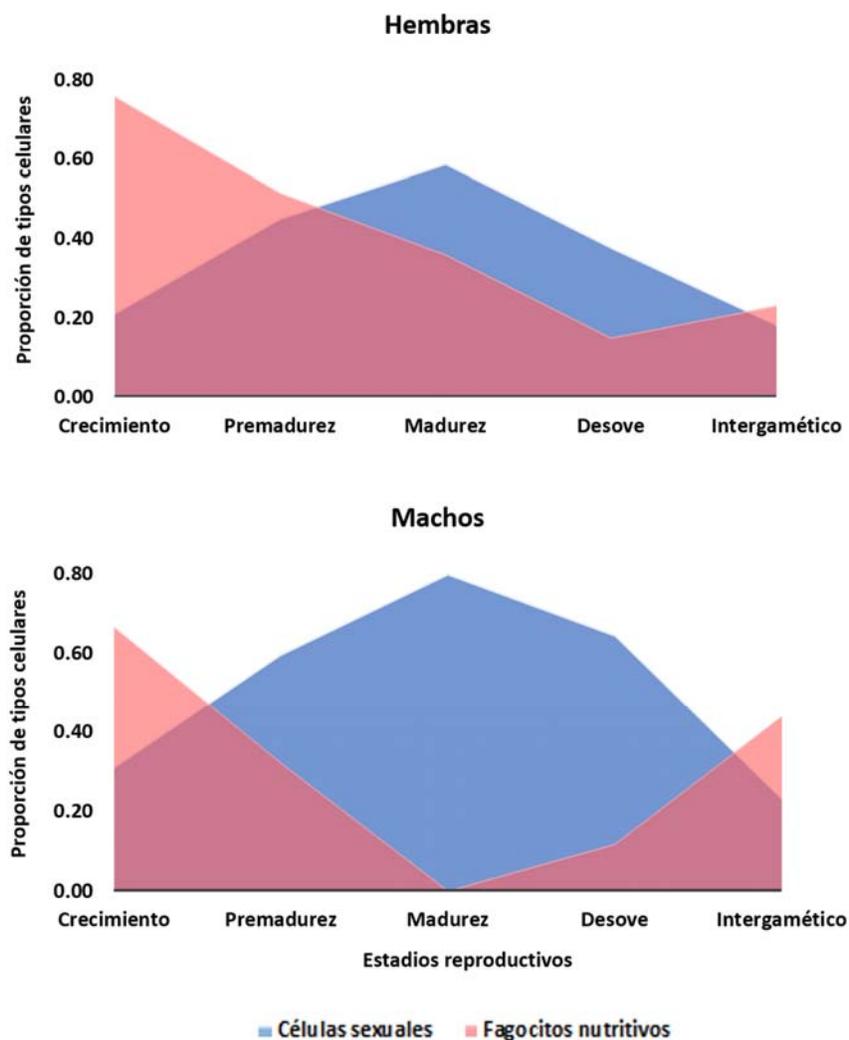


Figura 17. Composición celular de la gónada por sexo y estadio reproductivo de *T. depressus* en La Bahía de La Paz, BCS, México.

7.3.5. Composición proximal de la gónada

Los componentes bioquímicos no presentaron diferencias significativas entre los sexos, excepto por los lípidos totales ($H=19.07$, $p<0.0001$). En hembras, solo los carbohidratos ($H=14.12$, $p=0.0069$) y las proteínas totales ($H=10.03$, $p=0.0399$) difieren entre los estadios reproductivos. Las mayores concentraciones de carbohidratos estuvieron en el estadio de crecimiento e intergamético y las menores en el estadio de desove. Las proteínas totales se mantuvieron elevadas durante todos los estadios. No obstante, la máxima concentración se observó en el estadio de madurez y la mínima en el estadio intergamético. El resto de los componentes bioquímicos (% humedad, lípidos totales y carotenoides totales) no presentaron diferencias significativas entre estadios reproductivos.

En machos solo se observaron diferencias entre estadios en los carbohidratos ($H=13.74$, $p=0.0082$). Las mayores concentraciones estuvieron en los estadios de crecimiento e intergamético y las menores en el estadio de premadurez. El resto de los componentes bioquímicos (% humedad, proteínas totales, lípidos totales y carotenoides totales) no presentaron diferencias significativas entre estadios reproductivos (Fig. 18).

7.3.6. Composición nutricional de la gónada

La cantidad de energía aportada por componente bioquímico no presentó diferencias significativas entre los sexos, excepto por los lípidos totales ($H=18.16$, $p<0.0001$). En hembras los carbohidratos ($H=14.12$, $p=0.0069$) y las proteínas totales ($H=10.03$, $p=0.0399$) difieren entre los estadios reproductivos. Los carbohidratos aportaron mayor cantidad de energía en el estadio de crecimiento e intergamético y menor cantidad en el estadio de desove. El aporte energético por parte de las proteínas totales se mantuvo prácticamente constante durante todos los estadios. No obstante, la menor cantidad de energía se observó en el estadio intergamético. Los lípidos totales ($H=7.34$, $p=0.1188$) y el aporte energético total ($H=9.24$, $p=0.0554$) de los tres componentes bioquímicos no presentó diferencias entre los estadios.

En machos, los carbohidratos ($H=13.89$, $p=0.0077$) y la energía total aportada por los tres componentes bioquímicos ($H=9.94$, $p=0.0414$) presentaron diferencias entre estadios. El mayor aporte energético en los carbohidratos se observó en los estadios

de crecimiento e intergamético y el menor en el estadio de premadurez. El aporte total de energía de los tres componentes fue máximo en los estadios de crecimiento e intergamético y mínimo en el estadio de madurez. El resto de los componentes bioquímicos no presentaron diferencias significativas entre estadios reproductivos (Fig. 19).

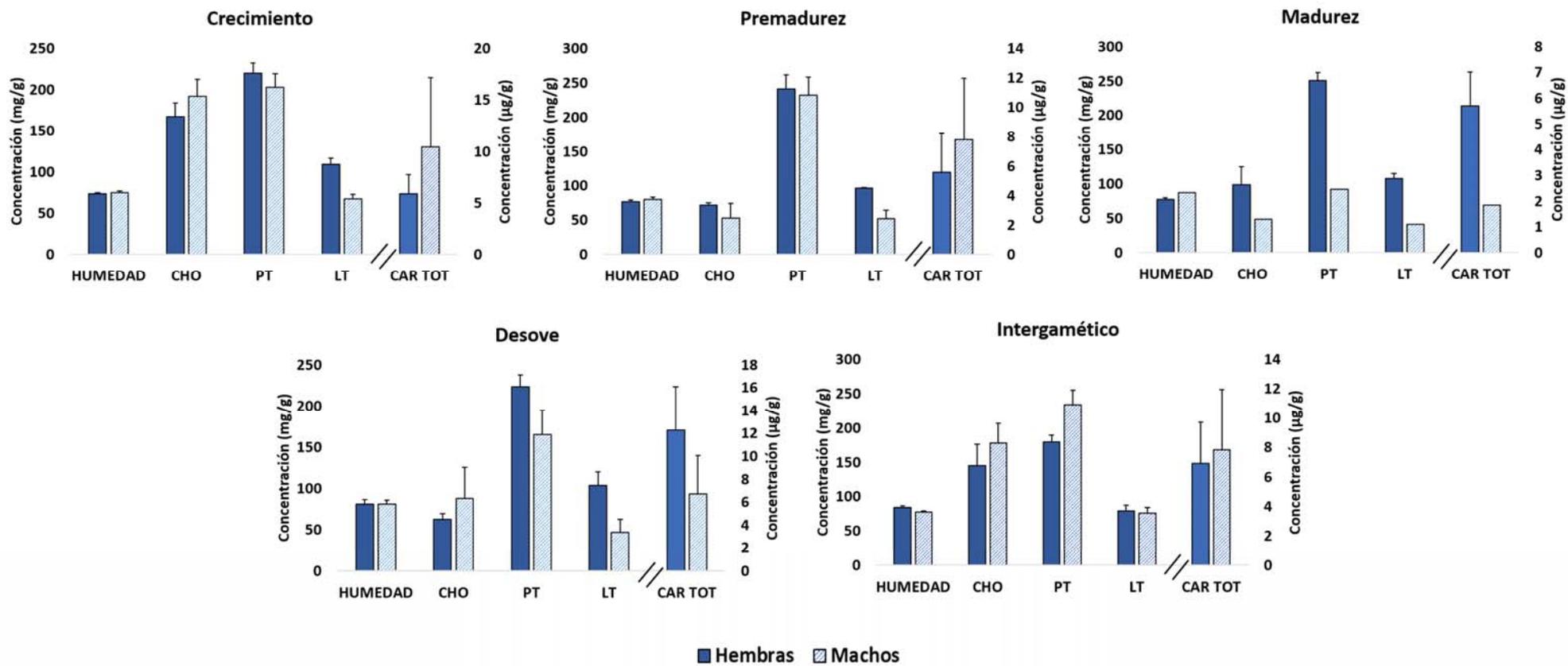


Figura 18. Concentración (mg/g; µg/g*) de componentes bioquímicos por sexo y estadio reproductivo en gónadas de *T. depressus* en La Bahía de La Paz, BCS, México (% Humedad; CHO: carbohidratos; PT: proteínas totales; LT: lípidos totales; CAR TOT: carotenoides totales*).

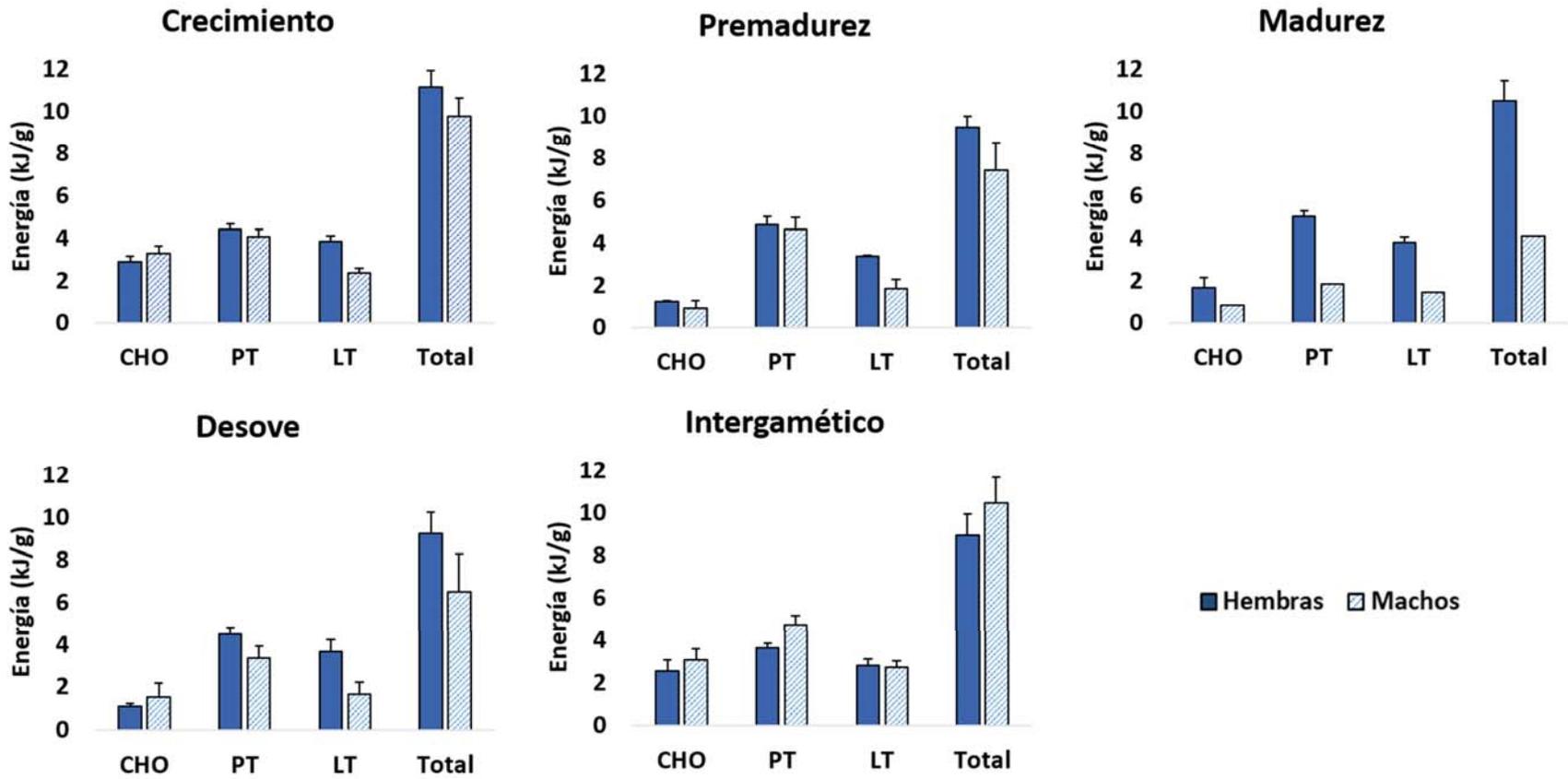


Figura 19. Cantidad de energía (kJ/g) aportada por componente bioquímico y total para cada sexo y estadio reproductivo en gónadas de *T. depressus* en La Bahía de La Paz, BCS, México (CHO: carbohidratos; PT: proteínas totales; LT: lípidos totales).

7.3.6 Calidad óptima de la gónada y periodo de extracción

Para determinar la calidad óptima de la gónada se analizaron todas las variables (peso de la gónada, diámetro del caparazón y composición celular) y factores (sexo, mes, textura y color) en conjunto por estadio (Fig. 20). El análisis multivariado reveló que existen diferencias significativas entre los sexos, el color y la textura de las gónadas por estadio. Las diferencias pueden observarse entre el estadio de crecimiento con los estadios intergamético y de premadurez, tanto para el sexo como para el color. En el caso del sexo también difiere el estadio de crecimiento con el de desove. En cambio, en la textura las diferencias estuvieron dadas solamente entre los estadios de crecimiento e intergamético (Tabla 6).

Continuando con el análisis, una inspección cuidadosa de los gráficos de escalamiento no métrico multidimensional (nMDS) para cada uno de los factores por estadio, mostró que un grupo de gónadas se separa del resto (Fig. 21, Tabla 7). Estas gónadas se encontraron de enero a marzo, perteneciendo en su mayoría a hembras en el estadio intergamético y de desove, con la peor textura (Mala; 3) y coloración (Mala; C). Es decir, no serían seleccionadas como gónadas de buena calidad.

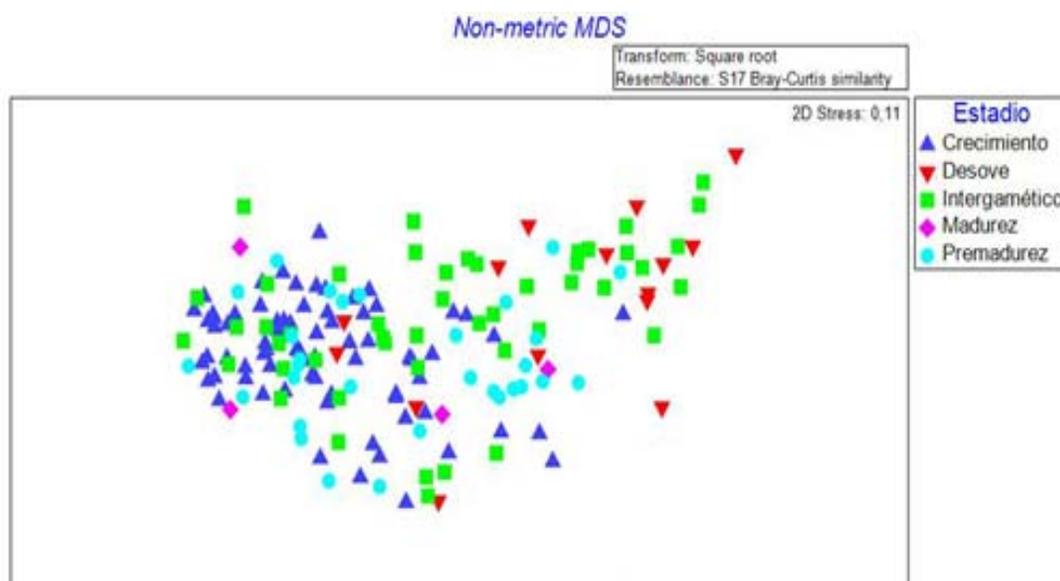


Figura 20. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) por estadio reproductivo en *T. depressus* en La Bahía de La Paz, BCS, México.

Tabla 6. Prueba de permutación ANOSIM para cada factor por estadio en gónadas de *T. depressus* en La Bahía de La Paz, BCS, México. Solo se muestran las diferencias significativas.

Factor	Estadios	R	p
Sexo	Global	0.291	0.01
	Crecimiento - Desove	0.627	0.01
	Crecimiento - Intergamético	0.26	0.01
	Crecimiento - Premadurez	0.325	0.01
Color	Global	0.232	0.01
	Crecimiento - Intergamético	0.193	0.06
	Crecimiento - Premadurez	0.312	0.02
Textura	Global	0.224	0.01
	Crecimiento - Intergamético	0.235	0.01

Tabla 7. Prueba de permutación ANOSIM para cada nivel dentro del factor (Color, A: Amarillo, B: Amarillo oscuro, C: Pardo; Textura, 1: Excelente, 2: Buena, 3: Mala) en gónadas de *T. depressus* en La Bahía de La Paz, BCS, México. Solo se muestran las diferencias significativas.

Factor	Nivel	R Global	p
Color	A, C	0.65	0.01
	B, C	0.619	0.01
Textura	1, 3	0.66	0.01
	2, 3	0.452	0.03

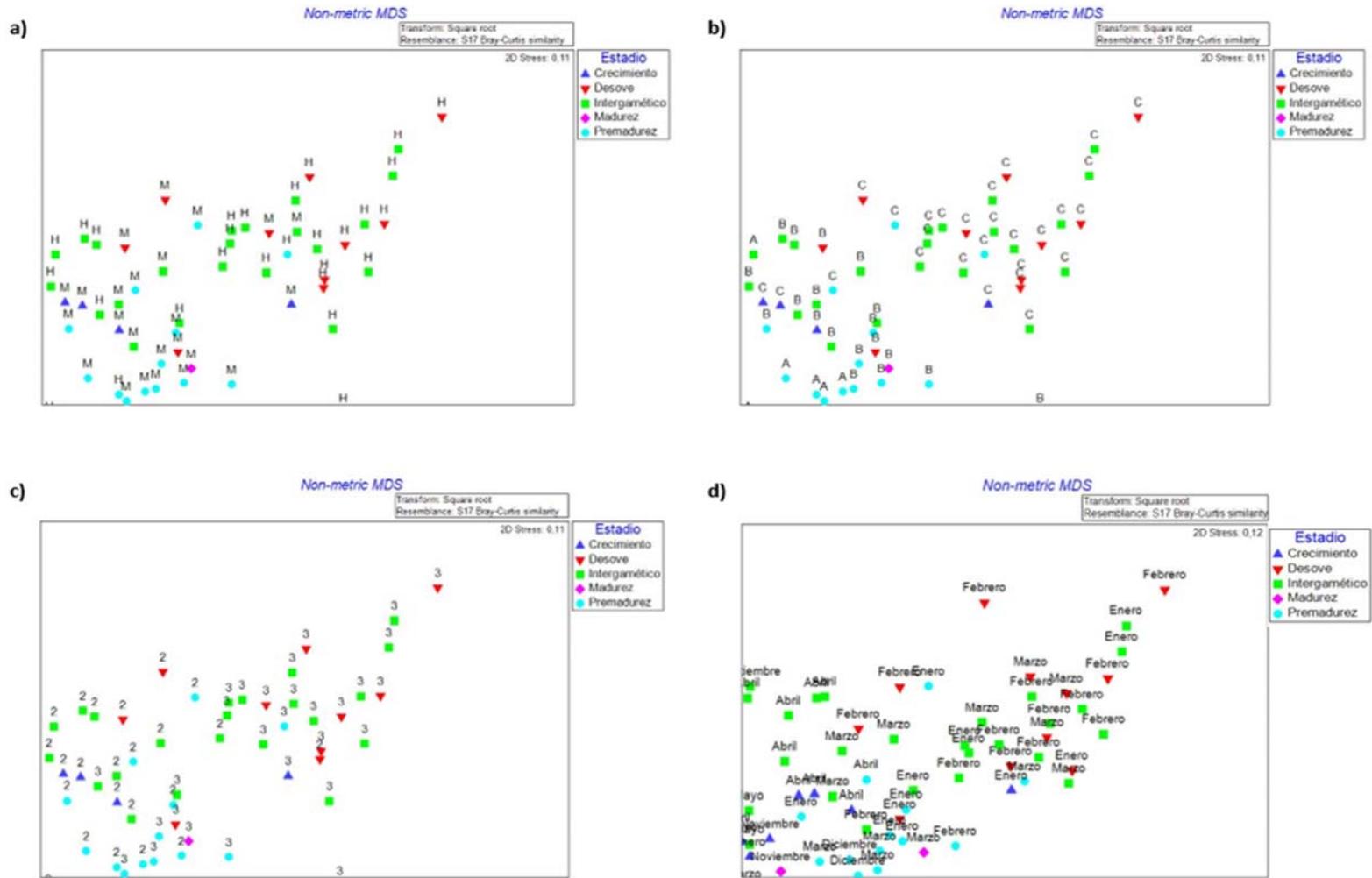


Figura 21. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) en gónadas que no presentan buena calidad por estadio reproductivo en *T. depressus* en La Bahía de La Paz, BCS, México, a) Sexo; b) Color, A: Amarillo, B: Amarillo oscuro, C: Pardo; c) Textura, 1: Excelente, 2: Buena, 3: Mala; d) Mes.

Al eliminar este grupo de hembras que en conjunto presentaron características relacionadas con mala calidad de gónada (bajo peso, mala textura, mal color y composición celular inadecuada), se observó que en el resto de las gónadas existe un solapamiento bien marcado (Fig. 22). En estos gráficos es posible determinar que los meses que se encuentran en mayor proporción son mayo, junio, julio y agosto. Los estadios más representados son los de crecimiento y premadurez. En función de esto, se analizaron nuevamente los datos incluyendo únicamente un subgrupo de los meses entre mayo y agosto. Se observó que en este subgrupo de gónadas no hay diferencias significativas entre la textura ($R=0.247$, $p=0.24$), el color ($R=0.268$, $p=0.32$), ni el sexo ($R=0.275$ y $p=0.12$).

Al analizar las variables en el subgrupo seleccionado, puede observarse que las gónadas de buena calidad presentan un peso gonádico entre los 32-77 g, el diámetro del caparazón oscila entre 8-12 cm, está contenida en mayor proporción por fagocitos nutritivos con respecto a las células sexuales (Fig. 23). El peso de la gónada, seguido del diámetro del caparazón, en orden de importancia, fueron las variables que mejor explican la similitud entre las gónadas teniendo en cuenta la textura (87-92 %) y el color (88-89 %). Las diferencias entre las gónadas de mejor textura pueden explicarse por el peso gonádico (10 %); y entre estas con las de peor textura por la proporción de fagocitos nutritivos (17-24 %). Las diferencias entre las gónadas teniendo en cuenta el color están dadas básicamente por el peso gonádico (17-18 %), la contribución de los tipos celulares es pequeña (10 %).

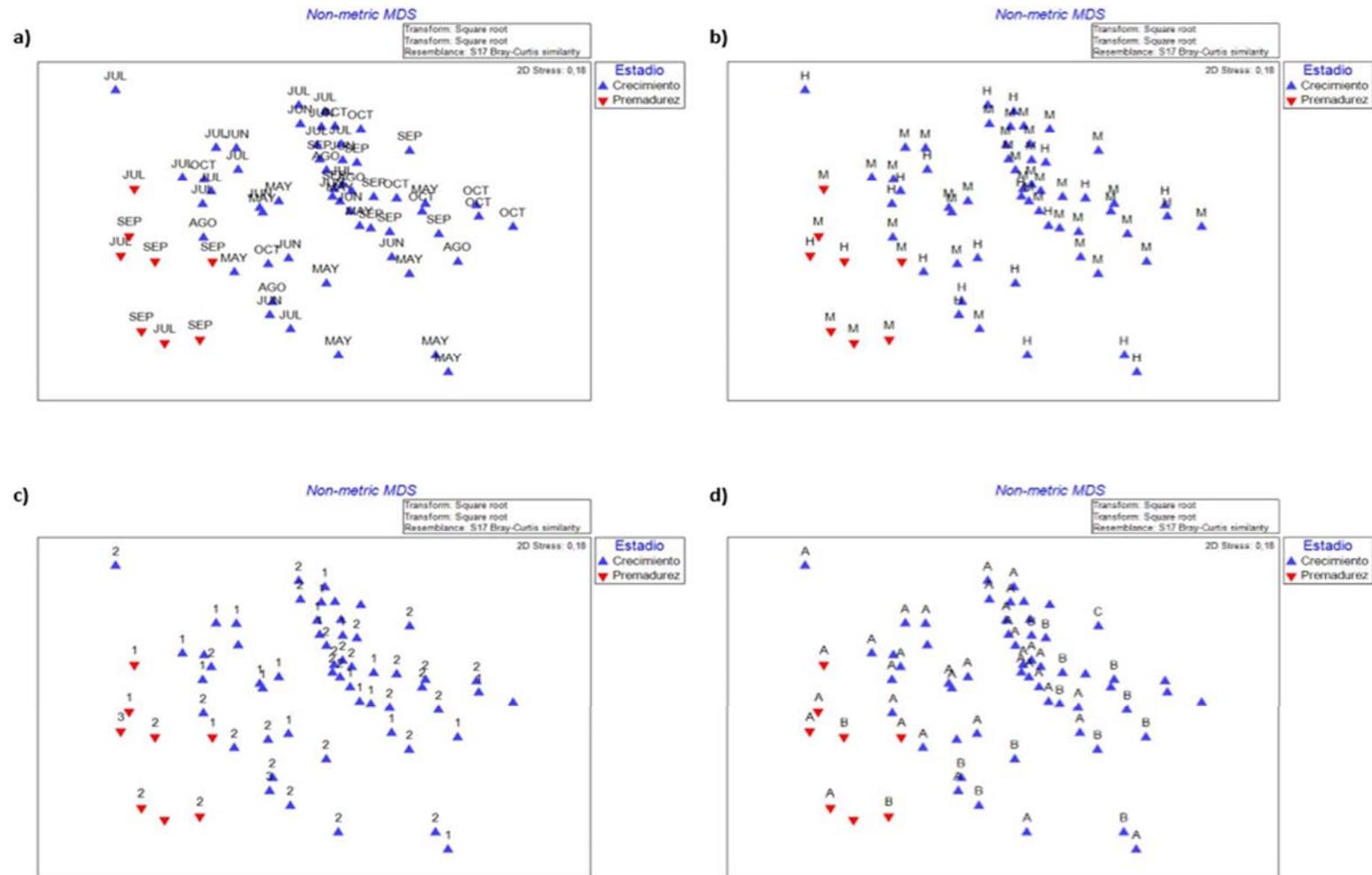


Figura 22. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) en gónadas que presentan buena calidad por factor en *T. depressus* en La Bahía de La Paz, BCS, México; a) Sexo; b) Color, A: Amarillo, B: Amarillo oscuro, C: Pardo; c) Textura, 1: Excelente, 2: Buena, 3: Mala; d) Mes.

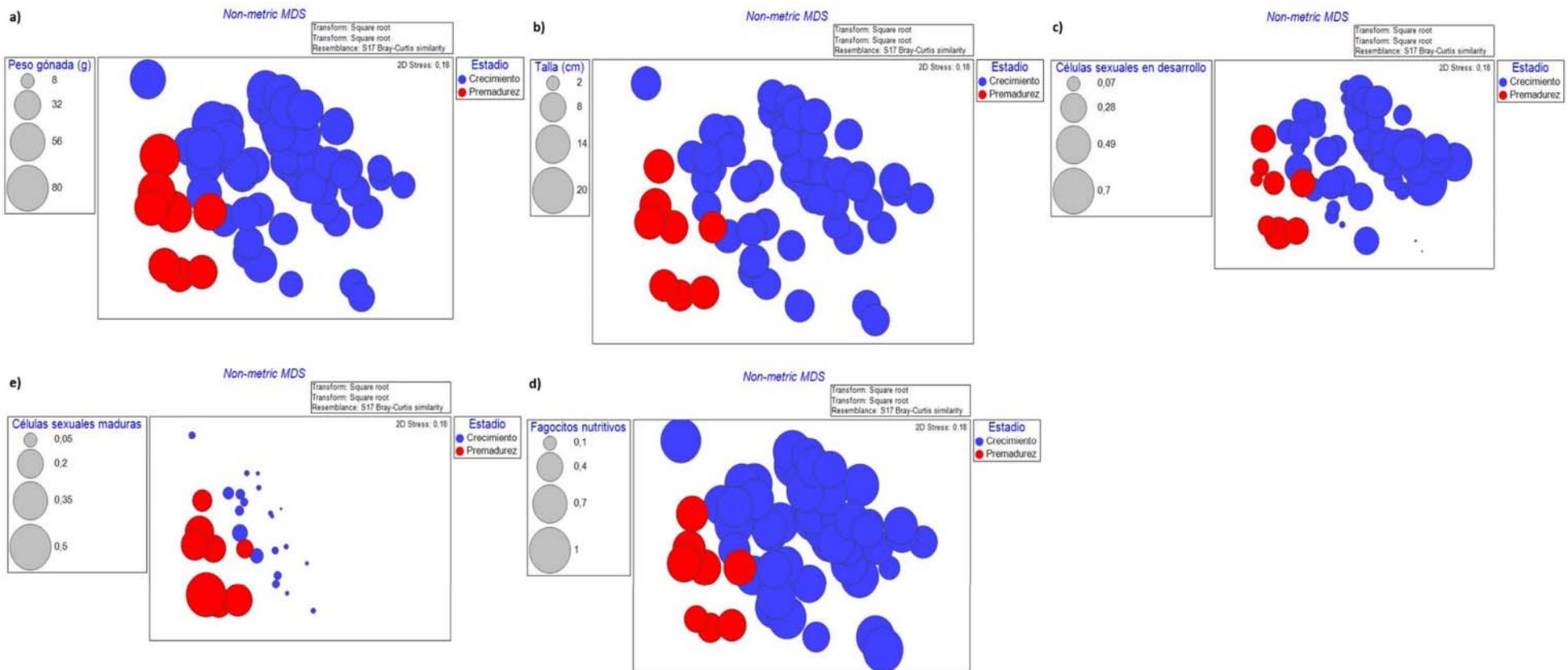


Figura 23. Relación de las variables analizadas y su magnitud en función de los estadios de óptima calidad gonadal en *T. depressus* en La Bahía de La Paz, BCS, México, a) peso de la gónada; b) diámetro del caparazón; c) células sexuales en desarrollo; d) células sexuales maduras; e) fagocitos nutritivos.

8. DISCUSIÓN

8.1 Características demográficas de *T. depressus*

Los individuos analizados en este estudio fueron todos adultos, compuestos en su mayoría por individuos de tallas intermedias (9 - 11 cm de diámetro). Existe una mayor representatividad de tallas grandes y hay ausencia de individuos menores a 5 cm. Esta distribución es similar a la encontrada para *Tripneustes ventricosus* (Scheibling & Mladenov, 1988); así como para otras especies comerciales como *S. purpuratus* (Ebert & Russell, 1988) y *Anthocidaris crassispina* (Chiu, 1988). Esto puede deberse a la forma de realización del muestreo, sin embargo, este no fue selectivo a una talla específica, se colectaron todos los individuos que fueron observados. La ausencia de juveniles puede tener diferentes explicaciones, desde que se escondan entre las piedras hasta que tengan una distribución diferente a la de los adultos. Sin embargo, es muy probable que el reclutamiento de *T. depressus* no ocurra en la zona de muestreo, debido a que este comportamiento se ha reportado también en poblaciones monitoreadas en Galápagos, Ecuador, donde el reclutamiento ocurre en hábitats diferentes a la de la población adulta (Luna, 2000). Por otra parte, González-Peláez (2001) plantea que la ausencia de juveniles puede explicarse por una disminución en los procesos de reclutamiento. Sin embargo, también se ha reportado que el asentamiento de juveniles ocurre en los sitios donde habitan los adultos (Cameron & Schroeter, 1980; Tegner & Dayton, 1981). Aunado a esto, *T. depressus* presenta gran movilidad, característica que permite a los adultos desplazarse hacia otras áreas lejos de los juveniles, tal como se ha observado en otras especies del género (Shimabukuro, 1991).

El diámetro del caparazón promedio anual de la población de estudio fue de 9.79 ± 0.03 cm. Este es similar al reportado por González-Peláez (2001) para la misma especie en la localidad de Punta Arenas de La Ventana, México, siendo de 9.74 ± 0.02 cm. Sin embargo, en las Islas Galápagos, el diámetro promedio del caparazón fue de 11.50 ± 0.08 cm, el mayor de los reportados para la especie (Luna, 2000). Las frecuencias mensuales del diámetro del caparazón presentaron una distribución unimodal. Esto puede ser indicativo de que los individuos tienen la misma edad, y por tanto la especie se reproduce masivamente. Esto también es consistente con lo planteado por Luna (2000) en Galápagos, Ecuador.

El peso húmedo individual fue muy variable y no presentó un patrón definido. Esto puede deberse a varios factores, entre los que se encuentran la cantidad alimento, el líquido celómico y el peso gonádico. Por ello, para muchos equinoideos es más recomendable utilizar otros indicadores como el peso de la gónada y los estadios reproductivos para tener una mejor aproximación del estado reproductivo de la población (Clarke, 1991). El peso húmedo promedio de los individuos de *T. depressus* fue de 411.72 ± 4.25 g. Este valor es superior a lo reportado por González-Peláez (2001) para la misma especie (347.6 ± 4.31 g). Entre los meses se detectaron diferencias, siendo los de mayor peso entre abril y septiembre. Esto se corresponde con los meses de verano y es coincidente con lo planteado por González-Peláez (2001) para la misma especie en la localidad de Punta Arenas de La Ventana.

El hecho de que en el presente estudio los individuos de *T. depressus* superiores a 5 cm resultaran adultos, y a que el mayor porcentaje de la población se encontrara entre los 9 y los 11 cm de diámetro de caparazón, implicaría que la población podría ser explotada entre estas tallas, dejando los individuos entre los 5 y los 9 cm como stock reproductivo, así como los individuos de tallas superiores a 11 cm. De esta forma se mantendría estable la pesquería del recurso sin agotar sus poblaciones naturales.

8.2 Biología reproductiva de *T. depressus*

El aspecto físico de las gónadas de *T. depressus*, es decir, su apariencia granulosa, es coincidente con lo planteado por Unuma *et. al.* (2015) para *Mesocentrotus nudus* en las costas japonesas. Las gónadas de erizo de mar, a diferencia de otros organismos, desempeñan un papel como órgano de reserva, indistintamente del sexo. Los fagocitos nutritivos almacenan los nutrientes necesarios para el inicio de la gametogénesis y los suministran a las células sexuales (Walker, 1982; Walker *et al.*, 2013; Unuma, 2002, 2015).

De manera general, el peso gonádico es utilizado como un indicador del estado reproductivo. Sin embargo, por su doble función como órgano de reserva pueden mantener altos valores fuera de la temporada reproductiva debido a la acumulación de nutrientes en las células de almacenamiento (Kenner & Lares, 1991; Kelly, 2000; Unuma & Walker, 2009). El peso húmedo de la gónada de *T. depressus* en este estudio fue ajustado a un diámetro del caparazón fijo, presentando una variación mensual y entre los sexos (los machos presentan mayores pesos gonádicos). Este comportamiento es similar al presentado en especies como *Abatus cavernosus* en la Patagonia Argentina (Gil *et al.*, 2009). No obstante, en muchas especies como *Strongylocentrotus droebachiensis* (Meidel & Scheibling, 1999), *Holopneustes purpurascens* (Williamson & Steinberg, 2002), y *Arbacia dufresnii* (Epherra *et al.*, 2015) este patrón es inverso, siendo las gónadas femeninas las de mayor peso. En este estudio, los menores pesos gonadales en ambos sexos de *T. depressus* se encontraron en los meses de invierno, y los mayores en el periodo primavera-verano, con un pequeño pico de octubre a diciembre. Esta tendencia se mantuvo al analizar los estadios reproductivos. El desarrollo gametogénico coincide con los dos picos de mayor peso gonádico, que corresponde principalmente con el estadio de crecimiento donde presentan mayor proporción de fagocitos nutritivos. Por lo tanto, el peso gonádico está principalmente sustentado por la acumulación de nutrientes y no por el desarrollo de las células sexuales.

En el presente estudio se reporta un pico de desove intenso en los meses de enero a marzo (periodo invernal), y un pequeño pico en agosto, lo cual difiere por lo reportado en estudios previos para la especie. En este sentido, González-Peláez (2001) indica un único periodo de desove al año de mayo a agosto en Punta Arena, Bahía de La

Ventana, BCS, México. Para la misma localidad, Álvarez-López (2017) encontró desoves durante todo el año, a excepción de diciembre, aunque describe dos picos de desove principales, uno de octubre a noviembre y otro de abril a junio. En contraste, estos periodos reportados como los eventos principales de desove corresponden en nuestro estudio al periodo de desarrollo gametogénico. En la población de *T. depressus* en Galápagos (Ecuador) se presentan entre dos y tres periodos de desove al año. Esto es consistente con el hecho de que especies de erizos que se distribuyen en zonas templadas presentan un ciclo reproductivo definido, mientras que erizos de zonas tropicales no poseen periodicidad en sus patrones de desove (Luna, 2000). A menudo, diferentes poblaciones de la misma especie tienen épocas de desove diferentes y también pueden existir diferencias interanuales importantes dentro de la misma población (Pearse & Cameron, 1991; Byrne *et al.*, 1998). No tener un patrón de desove definido parece ser una tendencia cuando hay gran disponibilidad de alimento y condiciones ambientales favorables (Kennedy & Pearse, 1975; Pearse *et al.*, 1986; Bay-Schmith & Pearse, 1987; Pearse & Cameron, 1991; Guillou & Michel, 1993). En este sentido, la liberación fraccionada de gametos permitiría que al menos una parte de la descendencia coincidiera con condiciones ambientales favorables (Calvo *et al.*, 1998). Precisamente por esta característica *T. depressus* se ha considerado como una especie oportunista que utiliza los recursos disponibles para reproducirse (Luna, 2000; González-Peláez, 2001; Álvarez-López, 2017). Para otras especies como *E. vanbrunti* en el Golfo de California la época de reproducción va de agosto a octubre, con mayor actividad reproductiva durante septiembre (Lara-Rueda, 2004). En Gran Canaria para *Paracentrotus lividus* se reportan dos periodos de desove al año, el primero entre abril y mayo, y el segundo entre junio y septiembre (Herrero-Barrencua, 2008). *Lytechinus variegatus* se reproduce de abril a octubre, con mayor intensidad de mayo a julio al sur de Isla Margarita Venezuela (Montealegre-Quijano & Gómez-Gaspar, 2005).

La regulación del desarrollo gamético está controlada por una serie de factores ambientales como el fotoperiodo, la intensidad lumínica y la temperatura (Pearse *et al.*, 1986; Bay-Schmith & Pearse, 1987; McClintock & Watts, 1990; Kelly, 2001; Mercier & Hamel, 2009) y factores endógenos como el estado nutricional del organismo que influencia la producción gonadal (Meidel & Scheibling, 1998, Walker & Lesser, 1998; Garrido & Barber, 2001). En el presente estudio no se encontró una relación entre el

peso gonádico de *T. depressus* y la temperatura, pero sí con el fotoperiodo. La temperatura funciona como un disparador de los eventos reproductivos en muchas especies de erizos (James *et al.*, 2007). Muchos autores refieren que temperaturas elevadas podrían favorecer el desarrollo y maduración gonádica y las bajas temperaturas el inicio de la gametogénesis (Espinoza *et al.*, 2008; Gonzalez-Irustra, 2009; Toha *et al.*, 2012). Lara-Rueda (2004) encontró una correlación positiva entre la temperatura y el ciclo gonádico de *E. vanbrunti*. Sin embargo, hay evidencia de que el crecimiento gonadal concuerda con la disminución de la temperatura en *P. lividus* y *S. droebachiensis* (Herrero-Barrencua, 2008; James & Siikavuopio, 2012). En otras especies como *S. purpuratus* no se encontró una correlación directa entre el ciclo gonadal y la temperatura (Cochran & Engelmann, 1975), lo que corresponde con lo encontrado en este estudio para *T. depressus*. No obstante, Gil (2015) plantea que, aunque la temperatura no es un factor definitivo para el inicio de la gametogénesis o desove, si es indispensable para que el ovocito alcance su máximo desarrollo durante la maduración invernal para *Pseudechinus magellanicus*.

En este estudio *T. depressus* presentó una correlación del peso gonádico con el fotoperiodo, que es otro de los factores que influye en el ciclo reproductivo. Los erizos de mar pueden detectar la intensidad de la luz a través de sus podios, que tienen discos enervados al final que contienen pigmentos fotosensibles (Lesser *et al.*, 2011). En especies como *P. magellanicus* y *Evechinus chloroticus* el incremento de la cantidad de horas luz se encontró asociado al inicio de la gametogénesis (Brewin *et al.*, 2000; Gil, 2015). Sin embargo, para otras especies de erizos se ha demostrado que en estudios experimentales la gametogénesis se inhibe en días largos y se promueve en días cortos (Pearse & Cameron, 1991).

8.3 Calidad de la gónada de *T. depressus*

En el presente estudio se analizaron el peso, el color, la textura y la composición celular y bioquímica de la gónada por estadio reproductivo para determinar su calidad de mercado. De forma general, el estadio de crecimiento presentó las gónadas más grandes en ambos sexos, sin embargo, presentaron diferencias significativas entre hembras y machos. Las hembras presentaron los pesos máximos en el estadio de crecimiento y madurez; y los mínimos en el estadio de desove e intergamético. En cambio, los machos presentaron los mayores pesos gonádicos en el estadio de crecimiento e intergamético y los menores valores en el estadio de madurez. Esta misma tendencia se observó en la proporción de los fagocitos nutritivos al analizar la composición celular por estadios para ambos sexos. Se observó que los fagocitos nutritivos presentan una relación inversamente proporcional con las células sexuales, cuando un tipo celular aumenta el otro disminuye. Por lo tanto, en este estudio el peso gonádico está principalmente sustentado por una mayor proporción de fagocitos nutritivos con respecto a las células sexuales. Se ha planteado que el peso gonádico puede mantener altos valores fuera de la temporada reproductiva debido a la acumulación de nutrientes en los fagocitos nutritivos, pues funciona como órgano de reserva (Kenner & Lares 1991; Kelly, 2000; Unuma & Walker, 2009). La cantidad de fagocitos nutritivos también se encuentra estrechamente relacionado con la textura de la gónada (McBride *et al.*, 2004), que está definida básicamente por el grado de firmeza o consistencia.

En este estudio los machos presentaron mejores texturas que las hembras de manera general en todos los estadios. Las gónadas presentaron mayor firmeza en el estadio de crecimiento, que es cuando ambos sexos presentan una mayor proporción de fagocitos nutritivos. La principal diferencia se observó en el estadio intergamético, pues en los machos presentó buena textura y en las hembras una mayor proporción de gónadas con mala textura. En este sentido, Lawrence (2007) plantea que las gónadas son muy frágiles hacia el final del desarrollo gametogénico, cuando contienen una mayor proporción de gametos. En *S. franciscanus* se observó que las gónadas en fase de crecimiento o recuperación presentan un porcentaje menor de humedad mientras que las gónadas maduras tienen mayor contenido de agua, son más blandas y se dañan con facilidad. Al parecer un menor contenido de humedad implica una mayor consistencia gonádica (McBride *et al.*, 2004). Aunado a esto, los nutrientes que

se acumulan en las células somáticas fagocitarias son el principal componente en las gónadas desde el punto de vista económico (Walker *et al.*, 2007; Unuma *et al.*, 2015).

Otros aspectos igualmente importantes para determinar la calidad de la gónada son su coloración y sabor. Las gónadas de mejor calidad suelen ser de color amarillo - naranja y presentan una combinación dulce-salada que es bastante inusual para los mariscos; mientras que en las de peor calidad el sabor tiende a ser más amargo y a tener una coloración parduzca (Brown & Eddy, 2015), el sabor puede ser asociado con el color. McBride *et al.* (2004) observó en *S. franciscanus* que las gónadas de color amarillo brillante son agrias y las de un ligero tono verdoso son amargas. El sabor no fue evaluado en este estudio, sin embargo, teniendo en cuenta que se consume localmente por pescadores, y dada la relación que presenta con la coloración, es de suponer las gónadas de *T. depressus* tienen aceptación y presenten el sabor dulce distintivo de otras especies de erizos comestibles de gran valor comercial. En este estudio se observaron gónadas con coloraciones que van de amarillo, amarillo oscuro a pardo oscuro. Debido a que la observación visual es bastante subjetiva se evaluaron los diferentes parámetros del color definidos por el sistema CIE (1931). Según este criterio se observó un alto porcentaje de organismos con buena coloración (amarillo-amarillo oscuro) según los estándares internacionales, y más de la mitad presentó el color amarillo ideal, con altos valores de L* y b*. De manera general los valores de L*, a* y b* fueron diferentes entre las gónadas en desarrollo gametogénico y las gónadas maduras y en desove en ambos sexos. Sin embargo, las principales diferencias se observan al comparar los valores de ΔE^*ab que indican la diferencia de color contra gónadas de coloración ideal. Los menores valores se observaron en los estadios de crecimiento y premadurez y los mayores en los estadios de desove e intergamético. Esto se relaciona con lo encontrado para *S. franciscanus*, donde los valores de rojo, amarillo y luminosidad para las gónadas fueron mayores en primavera que en otoño. Estas diferencias estacionales también se encontraron en otras especies comerciales como *S. nudus* y *S. droebachiensis* (Agatsuma, 1998 y Robinson *et al.*, 2002). El color de la gónada depende fundamentalmente de la dieta, pues es la fuente de los pigmentos responsables de la coloración (Lawrence, 1975; Watts *et al.*, 1998). El color naranja - amarillento en las gónadas se debe principalmente al pigmento equinona (Griffiths & Perrot, 1976), que se sintetiza a partir de betacarotenos. McBride *et al.* (2004) encontró para *S.*

franciscanus que a medida que avanza el ciclo reproductivo se pierden algunos pigmentos carotenoides, lo que implican la pérdida del color amarillo en las gónadas. Las gónadas más claras o las gónadas de color marrón oscuro no son tan deseables para el mercado (Robinson *et al.*, 2002).

Como se ha mencionado, cuando los fagocitos nutritivos en la gónada se encuentran en mayor proporción el erizo de mar tiene mayor valor económico (Walker *et al.*, 2007; Unuma *et al.*, 2015). En este periodo los fagocitos nutritivos contienen altos niveles de reservas de proteínas, carbohidratos y lípidos, que son utilizados en el desarrollo de los gametos (Lawrence, 2007). En este estudio de manera general se observó que en las gónadas de *T. depressus* las proteínas totales se mantuvieron elevadas durante todos los estadios. Los carbohidratos presentaron variaciones en ambos sexos. Los lípidos totales presentaron mayores concentraciones en las hembras. Las gónadas de erizo de mar son consideradas de un alto valor nutricional por la gran concentración de proteína que presentan (Unuma *et al.*, 1998). Se ha planteado que las proteínas en los fagocitos nutritivos de erizo de mar están dominadas por la MYP, conocida como la “proteína de yema mayor” (Harrington & Easton, 1982; Unuma *et al.*, 1998). El carbohidrato dominante almacenado por los fagocitos nutritivos es el glucógeno. Hammer *et al.* (2006a) encontró una correlación negativa entre los contenidos de proteínas y carbohidratos de las gónadas en *L. variegatus*. En este sentido, plantea que existe una compensación bioquímica entre la síntesis de proteínas y carbohidratos en las gónadas en desarrollo, y por tanto una interdependencia energética entre estos componentes. Esto puede explicarse por los roles específicos que desempeñan estos componentes en el metabolismo celular. Las proteínas desempeñan función estructural y funcional, por lo que juegan un papel dominante en el metabolismo celular; los carbohidratos funcionan como combustibles en la producción de energía y los lípidos son los principales elementos estructurales de las membranas celulares, por lo que presentan gran estabilidad (Lawrence, 2007).

La reproducción es un proceso que demanda una gran cantidad de energía y está fuertemente ligado a ciclos de almacenamiento y uso de reservas energéticas (Lawrence & Byrne, 1994). En este estudio el mayor aporte energético estuvo dado por las proteínas, y esto se corresponde con el hecho de que estas constituyen el componente mayoritario en las gónadas. Adicionalmente, la máxima energía aportada

por los componentes bioquímicos en total se observó en el estadio de crecimiento. La variación de estos componentes se relaciona con el estadio reproductivo del organismo (Giese, 1966). En especies como *Loxechinus albus* y *Paracentrotus lividus* se ha planteado que las gónadas son un alimento bajo en calorías, que contienen pocos hidratos de carbono y son ricas en proteínas y grasas poliinsaturadas; además de contener hierro y fósforo en grandes cantidades (Tourón-Besada, 2012). Además, desde el punto de vista nutricional las gónadas de erizo de mar aportan la mayoría de los aminoácidos esenciales por su alto contenido en proteínas.

Los carotenoides como el betacaroteno se acumulan en las gónadas de erizo de mar (Griffiths & Perrot, 1976; Goebel & Barker, 1998). En este estudio los carotenoides totales no presentaron diferencias entre los estadios ni entre sexos. En este sentido, los carotenoides proveen un color deseable a las gónadas de los erizos, por lo que cabría esperar que presentaran diferencias semejantes a la variación de la coloración gonadal. En la mayoría de los estudios no se hace la distinción entre estadios reproductivos ni sexos. En especies como *S. franciscanus* y *L. variegatus* las concentraciones de carotenoides no difieren entre sexos (Lawrence *et al.*, 2004); mientras que en otras como *Heliocidaris erythrogramma* y *H. tuberculatus* las concentraciones son mucho más altas en machos que en hembras (Matsuno & Tsushima, 2001). Aunado a esto, los carotenoides presentan otras funciones como proteger de la oxidación a los constituyentes lipídicos de membranas (Fernández, 1997; Lukyanova & Khotimchenko, 1995). La capacidad antioxidante aumenta la estabilidad de las sustancias (Larson, 1988; Halliwell & Gutteridge, 1995), por lo que aumentaría el período de conservación, y por tanto su valor comercial. Además, en especies como *Pseudocentrus depressus* desempeñan un papel importante en los sistemas biológicos de defensa inmune y reproducción (Kawakami *et al.*, 1998).

Existe una interacción compleja del ciclo reproductivo, la alimentación y los componentes celulares (Lawrence, 2007). Integrando, la calidad está determinada por el conjunto de características organolépticas de color, textura y sabor; así como el peso gonádico, y la composición celular y bioquímica de las gónadas. En este estudio al analizar todas estas variables y factores en conjunto pudimos observar que *T. depressus* presenta gónadas de buena calidad durante un largo periodo de tiempo (mayo-septiembre). Estas gónadas pesan entre los 32-77 g, el diámetro del

caparazón oscila entre 8-12 cm y está constituida en mayor proporción por fagocitos nutritivos. Además, en este periodo el sexo y el diámetro del caparazón no influyen en la calidad de la gónada.

En cuestiones de calidad, las gónadas de *T. depressus* presentan todas las características favorables para su explotación y comercialización. Es por ello que proponemos a esta especie como un recurso pesquero potencial en las costas de Baja California Sur. El periodo de explotación recomendado sería de mayo a agosto, donde la gónada alcanza el mayor peso, mejor color, textura y composición celular. Establecer el periodo de extracción más adecuado previo a la explotación permitirá minimizar el descarte de organismos por no cumplir con las características requeridas. En México, como en muchos países, la explotación intensiva de otras especies ha provocado un declive en las poblaciones naturales (Cañedo-López *et al.*, 1999; Featherstone & Rogers, 2008; Carta Nacional Pesquera, 2012). Una alternativa para mantener los niveles de explotación sería la utilización de *T. depressus* como recurso pesquero, generando empleos e ingresos al país, pero respetando el periodo de extracción establecido. Esta especie podría ocupar un mercado importante en EE. UU y por la cercanía geográfica, sustituir sus importaciones desde Chile. Inclusive, por la alta calidad de sus gónadas podría ocupar un mercado importante en Japón, que es el principal consumidor a nivel mundial. Sería necesario realizar estimaciones del stock para complementar un manejo eficiente y sustentable del recurso.

9. CONCLUSIONES

1. Las gónadas de *T. depressus* poseen calidad de exportación de mayo a septiembre, por lo que se propone como periodo de extracción ideal.

2. Durante este periodo (mayo-septiembre) las gónadas de *T. depressus* presentan mayor proporción de individuos en el estadio de crecimiento. Este estadio presentó las mejores características de calidad: los fagocitos nutritivos constituyen las células predominantes en el tejido gonádico, las gónadas pesaron de 32 a 77 g, presentaron textura firme y coloración amarilla con valores de $L^* = 44.22-60.12$, $a^* = 4.17-13.98$ y $b^* = 33.97-48.81$. Adicionalmente, en ese periodo el sexo y la talla del individuo no influyen la calidad de la gónada.

10. RECOMENDACIONES

1. Realizar estudios de dinámica poblacional de *T. depressus* para complementar el manejo eficiente y sustentable del recurso en el área de estudio a través del monitoreo continuo.
2. Calcular el rendimiento de la gónada por unidad de captura de *T. depressus* para determinar la rentabilidad del recurso pesquero.
3. Evaluar la palatabilidad de *T. depressus* en el área de estudio.
4. Determinar el efecto de la composición de la dieta natural y suplementada sobre las características de las gónadas para incrementar la calidad del producto.
5. Realizar estudios sobre los mercados potenciales y la infraestructura necesaria para comenzar a desarrollar la pesquería de *T. depressus*.

11. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abramoff, M. D., P. J. Magalhães & S. J. Ram. 2004. Image processing with Image J. *Biophotonics International*, 11: 36-43.

Agatsuma Y., Y. Sakai & N. L. Andrew. 2004. *Enhancement of Japan's sea urchin fisheries*. 18-36. En: Lawrence, J. M., O. Guzmán (eds). *Sea urchins: fisheries and ecology*. DEStech Publications, Lancaster.

Agatsuma, Y. 1998. Aquaculture of the sea urchin (*Strongylocentrotus nudus*) transplanted from coralline flats in Hoikkaido Sea. *Journal of Shellfish Research*, 17: 1541-1547.

Agatsuma, Y. 2003. *Sea urchin fisheries: Japanese perspective*. En: *Sea Urchin 2003: International Conference on Fisheries and Aquaculture (Abstracts)*. Instituto de Fomento Pesquero (Chile) y University of South Florida (USA). FISAL Aqua Trade Center, Puerto Varas, Chile, March 25-27. 133 p.

Alvarado, J. J. & F. A. Solís – Marín. 2013. En: *Echinoderm Research and Diversity in Latin America*. DOI: 10.1007/978-3-642-20051-9_1.

Álvarez-López, I. K. 2017. *Ciclo reproductivo de Tripneustes depressus (Agassiz, 1863) (Echinodermata: Echinoidea) en Punta Arena de la Ventana, Baja California Sur, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México.

Andrew, N. L., Y. Agatsuma, C. M. Dewees & W. B. Stotz. 2004. *State of sea-urchin fisheries 2003*. 96-98. En: Lawrence, J. M., O. Guzmán (eds). *Sea urchins: fisheries and ecology*. DEStech Publications, Lancaster.

Asbjornsson, H. P. 2011. *Management and utilization of green sea urchin (Strongylocentrotus droebachiensis) in Eyjafjorour, Northern Iceland*. Tesis Doctoral de la Universidad de Akureyri. Islandia. 115 pp.

Barker, M. F., J. A. Keogh, J. M. Lawrence & A. L. Lawrence. 1998. Feeding rate, absorption efficiencies, growth, and enhancement of gonad production in the New Zealand sea urchin *Evechinus chloroticus valenciennes* (Echinoidea: Echinometridae) fed prepared and natural diets. *Journal of Shellfish Research*, 17: 1583-1590.

- Barnes, H. & J. Blackstock. 1973. Estimation of lipids in marine animals and tissues: detailed investigation of the sulphophosphovanillin method for 'total' lipids. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 12: 103-118.
- Bay-Schmith E. & J. S. Pearse. 1987. Effect of fixed daylengths on the photoperiodic regulation of gametogenesis in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *International Journal of Invertebrate Reproduction and Development*, 11: 287-294.
- Bray, J. R. & J. T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325-349.
- Brewin, P. E., M. D. Lamare, J. A. Keogh & P. V. Mladenov. 2000. Reproductive variability over a four-year period in the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae) from differing habitats in New Zealand. *Marine Biology*, 137: 543-557.
- Brody, S. 1945. *Bioenergetics and growth*. New York, NY: Hafner Publishing Co. 1023p.
- Brown, N. & S. Eddy. 2015. *Echinoderm Aquaculture*. John Wiley & Sons.
- Byrne, M., N. L. Andrew, D. G. Worthington & P. A. Brett. 1998. Reproduction of diadematoid sea urchin *Centrostephanus rodgersii* in contrasting habitats along the coast of New South Wales, Australia. *Marine Biology*, 132: 305-318.
- C.I.E., 1931. *Commission Internationale de l'Eclairage: Proc. 8th Session*. Cambridge, England, 19 to 29 September 1931, Bureau Central de la C.I.E., Paris, France.
- Calvo, J., E. Morriconi & P. M. Ürler. 1998. Estrategias reproductivas de moluscos bivalvos y equinoideos. *El mar argentino y sus recursos pesqueros*, 2: 195-231.
- Cameron, R. A. & S. C. Schroeter. 1980. Sea urchin recruitment: effect of substrate selection on juvenile distribution. *Marine Ecology Progress Series*, 2: 243-247.
- Canedo-López, Y., M. J. Dreyfus-León & A. Cota-Villavicencio. 1999. Aplicación de un modelo bioeconómico a la pesquería del erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus*, de la costa noroccidental de Baja California, México. *Ciencias Marinas*, 25 (3): 325-344.

Cárcamo, P. F. 2004. *Massive production of larvae and seeds of the sea urchin *Loxechinus albus**. 299-306. En: Lawrence, J. M., O. Guzmán (eds). *Sea urchins: fisheries and ecology*. DEStech Publications, Lancaster.

Carta Nacional Pesquera. 2012. *Diario Oficial de la Federación*, México, D. F.

Caso, M. E. 1974. Contribución al estudio de los equinoides de México, morfología de *Tripneustes depressus* (Agassiz) y estudio comparativo entre *T. ventricosus* y *T. depressus*. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM. 1-24.

Caso, M. E. 1978. Ciencia y técnica de los equinodermos en relación con el hombre. Primera parte. Aspecto científico. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM. 5: 255-286.

Caso, M. E. 1978a. Los equinoideos del Pacífico Mexicano. Parte primera. Órdenes Cidaroida y Aulodonta. *Publicaciones Especiales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM. 242 p.

Caso, M. E. 1978b. Los equinoideos del Pacífico Mexicano. Parte segunda. Órdenes Stiriodonta y Camarodonta. *Publicaciones Especiales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM. 242 p.

Caso, M. E. 1992. Los equinodermos, asteroideos, ofiuroideos y equinoideos de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM. 11: 1-214.

Chiu, S. T. 1988. The distribution and habitat of *Anthocidaris crassispina* (Echinodermata: Echinoidea) in Hong Kong. *Asian Marine Biology*, 5: 115-122.

Clark, H. L. 1925. *A catalogue of the recent sea-urchins in the collection of the British Museum* (Nat. Hist.). London. Trustees of the British Museum.

Clarke, A. 1991. What is cold adaptation and how should we measure it? *American Zoologist*, 31: 81-92.

Clarke, K. R. & R. M. Warwick. 1994. An approach to statistical analysis and interpretation. *Change in marine communities*, 2.

Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117-143.

Cochran, R. C. & F. Engelmann. 1975. Environmental regulation of the annual reproductive season *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). *The Biological Bulletin*, 148: 393-401.

CONAPESCA. 2015. Citado por Panorama Informativo de INAPESCA. <http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/> el 10 de marzo de 2015. México, D.F.

Cota-Villavicencio, A., D. Aguilar-Montero, M. Romero-Martínez, R. Solana-Sansores & F. Uribe-Osorio. 1996. Análisis de la pesquería del erizo rojo (*Strongylocentrotus franciscanus*) y morado (*S. purpuratus*) en la costa noroccidental de la Baja California. *Ciencia Pesquera*, 12: 68-75.

Deweese, Ch. M. 2003. *Sea urchin fisheries: A California perspective*. 37-55. En: Lawrence, J. M. & O. Guzmán (eds.). *Sea Urchin Fisheries and Ecology*. Proceeding of the International Conference on Sea Urchin Fisheries and Aquaculture. Puerto Varas, Chile. 402 p.

Durán - González, A., A. Laguarda - Figueras, F. A. Solís - Marín, B. Estela, B. Sánchez, C. G. Ahearn & J. Torres-Vega. 2005. Equinodermos (Echinodermata) de las aguas mexicanas del Golfo de México. *Revista de Biología Tropical*, 53: 53-68.

Ebert, T. A. & M. P. Russell. 1988. Latitudinal variation in size structure of the west coast purple sea urchin: A correlation with headlands. *Limnology and Oceanography* 33: 286-294.

Ebert, T. A., J. C. Hernández & M. P. Russell. 2011. Problems of the gonad index and what can be done: Analysis of the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Marine Biology*, 158: 47-58.

Epherra, L., D. G. Gil, T. Rubilar, S. Pérez-Gallo, M. B. Reartes & J. A. Tolosano. 2015. Temporal and spatial differences in the reproductive biology of the sea urchin *Arbacia dufresnii*. *Marine and Freshwater Research*, 66: 329-342.

- Espino-Barr, E., R. Cibrán-Rodríguez., A. García-Boa. 1996. Estructura y densidad de la población del erizo de tinta *Diadema mexicanum* en el litoral rocoso del estado de Colima. *Ciencia Pesquera*, 12: 60-67.
- Espinoza, G., J. L. Reyes, J. H. Himmelman & C. Lodeiros. 2008. *Echinometra lucunter* (Echinodermata: Echinoidea) en relación con factores ambientales en el Golfo de Cariaco, Venezuela. *Revista de Biología Marina*, 56: 341-350.
- Featherstone, M. & J. Rogers. 2008. *The evolution of co-management in the British Columbia red sea urchin fishery*. 383-396. En: Townsend, R., R. Shotton & H. Uchida (eds). *Case Studies in Fisheries Self-Governance* FAO fisheries technical paper 504. FAO, Rome.
- Fernández, C. & G. Pergent. 1998. Effect of different formulated diets and rearing conditions on growth parameters in the sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Journal of Shellfish Research*, 17: 1571-1581.
- Fernandez, C. 1997. Effect of diet on the biochemical composition of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) under natural and rearing conditions (effect of diet on biochemical composition of urchins). *Comparative Biochemistry & Physiology*, 118A: 1377-1384.
- Garrido, C. L. & B. J. 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.
- Giese, A. C. 1966. *On the Biochemical Constitution of some echinoderm*. 757-796. En: Boolootian, R.A. (ed). *Physiology of Echinodermata*. Interscience, New York.
- Gil, D. G. 2015. *Biología y ecología del erizo de mar Pseudechinus magellanicus (Echinoidea: Temnopleuridae) en Patagonia Central*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- Gil, D. G., H. E. Zaixso & J. A. Tolosano. 2009. Brooding of the sub-Antarctic heart urchin, *Abatus cavernosus* (Spatangoida: Schizasteridae), in southern Patagonia. *Marine Biology*, 156: 1647-1657.

Goebel, N. & M. F. Barker. 1998. *Artificial diets supplemented with carotenoid pigments as feeds for sea urchins*. 667-672. En: Mooi, R. & M. Telford (eds). *Echinoderms*: San Francisco. Balkema, Rotterdam.

González-Irusta, J. M. 2009. *Contribución al conocimiento del erizo de mar *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) en el Mar Cantábrico: ciclo gonadal y dinámica de poblaciones*. Tesis doctoral. Dpto. deficiencias y técnicas del agua y del medio ambiente, área de ecología. Universidad de Cantabria.

González-Peláez, S. S. 2001. *Biología poblacional del erizo café *Tripneustes depressus* (A. Agassiz)*. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur.

González-Peláez, S. S. 2004. *Biología poblacional del erizo *Echinometra vanbrunti* (Echinodermata: Equinoidea), en el sur del Golfo de California, México*. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. 105 p.

Griffiths, M. & P. Perrott. 1976. Seasonal changes in the carotenoids of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Comparative Biochemistry & Physiology*, 55B: 435-441.

Grosjean, P., C. Spirlet, P. Gosselin, D. Vaïtilingon & M. Jangoux. 1998. Land-based, closed-cycle echinoculture of *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinodea: Echinodermata): a long-term experiment at a pilot scale. *Journal of Shellfish Research*, 17: 1523:1531.

Guarderas, A. P. 2000. *Dinámica poblacional y ecología trófica del erizo blanco *Tripneustes depressus* (Echinodermata: Echinoidea) en Santa Cruz, Galápagos*. Tesis de Licenciatura, Pontificia Univ. Católica Del Ecuador, Quito, Ecuador.

Guillou, M. & C. Michel. 1993. Reproduction and growth of *Sphaerechinus granularis* (Echinodermata: Echinoidea) in Southern Brittany. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 73: 179-192.

Hagen, N. T. 1996. Echinoculture: from fishery enhancement to closed cycle cultivation. *World Aquaculture*, 27: 6-19.

- Halliwell, B. & J. M. Gutteridge. 1995. The definition and measurement of antioxidants in biological systems. *Free Radical Biology and Medicine*, 18(1): 125-126.
- Hammer, H. S., B. W. Hammer, S. A. Watts, A. L. Lawrence & J. M. Lawrence. 2006a. The effect of dietary protein and carbohydrate concentration on the biochemical composition and gametic condition of the sea urchin *Lytechinus variegatus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 334:109-121.
- Harrington, F. E. & D. P. Easton. 1982. A putative precursor to the major yolk protein of the sea urchin. *Developmental Biology*, 94: 505-508.
- Heck, K. L. & J. F. Valentine. 1995. Sea urchin herbivory: evidence for long-lasting effects in subtropical seagrass meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 189: 205-217.
- Herrero - Pérezrul, M. D. 2009. *Diversity and abundance of reef macro invertebrates (Mollusca; Echinodermata) in the southern Gulf of California, México*. Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium, Ft. Lauderdale, Florida, 7-11 July 2008. Session 26. 1343-1347.
- Herrero-Barrencia, A. 2008. *Aspectos reproductivos del erizo común (Paracentrotus lividus) en aguas del Este de Gran Canaria*. Tesis de Licenciatura. Departamento de Biología. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.
- Hughes, A. D., M. S. Kelly, D. K. Barnes, A. I. Catarino & K. D. Black. 2006. The dual functions of sea urchin gonads are reflected in the temporal variations of their biochemistry. *Marine Biology*, 148: 789-798.
- Humason, G.L. 1979. *Animal tissue techniques*. 111-129. 4ta ed. San Francisco. W. H. Freeman and Company.
- Hyman, L. H. 1955. *The Invertebrates*. Volumen IV: Echinodermata. Nueva York: McGraw - Hill.
- Idrovo, F. & J. Sonnenholzner. 1994. *Distribución y abundancia de Tripneustes depressus Agassiz 1863, y Diadema mexicanum Agassiz 1863 (Echinodermata: Echinoidea) en Punta Los Frailes, Parque Nacional Machalilla, Manabí, Ecuador*.

Tesis de Licenciatura, Universidad de Guayaquil, Guayaquil.

James, P. & S. Siikavuopio. 2012. A guide to the sea urchin reproductive cycle and staging sea urchin gonad samples. *Nofima*, (ISBN 978-82-7251-976-5), 20.

James, P. J., P. Heath & M. J. Unwin. 2007. The effects of season, temperature and initial gonad condition on roe enhancement of the sea urchin *Evechinus chloroticus*. *Aquaculture*, 270: 115-131.

Johnson, T. R., J. A. Wilson, C. Cleaver & R. L. Vadas. 2012. Social - ecological scale mismatches and the collapse of the sea urchin fishery in Maine, USA. *Ecology and Society*, 17(2): 15.

Kawakami, T., M. Tsushima, Y. Katabami, M. Mine, A. Ishida & T. Matsuno. 1998. Effect of β -carotene, β -echinenone, astaxanthin, fucoxanthin, vitamin A and vitamin E on the biological defense of the sea urchin *Pseudocentrotus depressus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 226: 165-174.

Keesing, J. K. & K. C. Hall. 1998. Review of harvests and status of world sea urchin fisheries point to opportunities for aquaculture. *Journal of Shellfish Research*, 17: 1505-1506.

Kelly, M. S. 2000. The reproductive cycle of the sea urchin *Psammechinus miliaris* (Echinodermata: Echinoidea) in a Scottish sea loch. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80: 909-919.

Kelly, M. S. 2001. Environmental parameters controlling gametogenesis in the echinoid *Psammechinus miliaris*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 266: 67-80.

Kennedy, B. & J. S. Pearse. 1975. Lunar synchronization of the monthly reproductive rhythm in the sea urchin *Centrostephanus coronatus* Verrill. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 17: 323-331.

Kenner, M. C. & M. T. Lares. 1991. Size at first reproduction of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* in a central California kelp forest. *Marine Ecology Progress Series Oldendorf*, 76: 303-306.

- Kruskal, J. B. & M. Wish. 1978. *Multidimensional Scaling*. Sage Publications, Beverly Hills.
- Lara-Rueda, G. N. 2004. *Ciclo reproductivo del erizo de mar Echinometra vanbrunti (Agassiz 1863, Echinodermata, Echinoidea) en Ensenada de Muertos Baja California Sur México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur.
- Larson, R. A. 1988. The antioxidants of higher plants. *Phytochemistry*, 27(4): 969-978.
- Lawrence, A. L. & J. M. Lawrence. 2004. *Importance, status and future research needs for formulated feeds for sea urchin aquaculture*. 275-283. En: Lawrence J. M., O. Guzmán (eds). *Sea urchins: fisheries and ecology*. DEStech Publications, Lancaster.
- Lawrence, J. 2001a. *The edible sea urchin*. 1-4. En: Lawrence J. M. (ed). *Edible sea urchins: Biology and Ecology* Elsevier Sci. Netherlands.
- Lawrence, J. M. & A. Bazhin. 1998. Life-history strategies and the potencial of sea urchin for aquaculture. *Journal of Shellfish Research*, 17 (5): 1515-1522.
- Lawrence, J. M. & M. Byrne. 1994. Allocation of resources to body components in *Heliocidaris erythrogramma* and *Heliocidaris tuberculata* (Echinodermata: Echinoidea). *Zoological Science*, 11:133-137.
- Lawrence, J. M. 1975. On the relationship between marine plants and sea urchins. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 13: 213-286.
- Lawrence, J. M. 2007. *Edible sea urchins: Use and life-history strategies*. 1-6. En: Lawrence, J. M. (ed). *Edible sea urchins: Biology and ecology*. Londres: Academic Press.
- Lawrence, J. M. 2013. *Sea urchins: Biology and ecology*. Londres: Academic Press.
- Lawrence, J. M., A. L. Lawrence, S. C. McBride, S. B. George, S. A. Watts & L. R. Plank. 2001. Development in the use of prepared feeds in sea-urchin aquaculture. *Journal of World Aquaculture Society*, 32(3): 34-39.
- Lawrence, J. M., R. Montoya, S. B. McBride & L. G. Harris. 2004. *Carotenoid concentrations and profiles in testes, ovaries and eggs of the sea urchins*

Strongylocentrotus droebachiensis, *Strongylocentrotus franciscanus* and *Lytechinus variegatus*. 173-178. En: Lawrence, J. M., O. Guzmán (eds). Sea urchins: fisheries and ecology. DEStech Publications, Lancaster.

Lawrence, J. M., S. Olave, R. Otaiza, A. L. Lawrence & E. Bustos. 1997. Enhancement of gonad production in the sea urchin *Loxechinus albus* in Chile fed extruded feeds. *Journal of World Aquaculture Society*, 28: 91-96.

Lesser, M. P. & C. W. Walker. 1998. Introduction to the special section on sea urchin aquaculture. *Journal of Shellfish Research*, 17: 1505-1506.

Lesser, M. P., K. L. Carelton, S. A. Böttger, T. M. Barry & C. W. Walker. 2011. Sea urchin tube feet are photosensory organs that express a rhabdomeric-like opsin and PAX6. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278: 3371-3379.

Lessios, H. A., J. Kane & D. R. Robertson. 2003. Phylogeography of the pantropical sea urchin *Tripneustes*: contrasting patterns of population structure between oceans. *Evolution*, 57: 2926-2936.

López - Ortiz, B. E. & A. Sánchez. 2009. Efecto del aumento de salinidad en la fertilización de óvulos de erizos *Strongylocentrotus franciscanus* y *Lytechinus anamesus*. *Hidrobiológica*, 19: 181-184.

Lukyanova, O. N. & Y. S. Khotimchenko. 1995. Lipid peroxidation in organs of the scallop *Mizuhopecten yessoensis* and sea-urchin *Strongylocentrotus intermedius* during the reproductive cycle. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 110(2): 371-377.

Luna, S. 2000. *Distribución poblacional y ciclo reproductivo del erizo de mar blanco Tripneustes depressus (Echinodermata: Echinoidea) en las Islas Galápagos*. Tesis de Licenciatura. Área de Investigaciones Marinas y Conservación Costera de la estación Científica Charles Darwin. Universidad San Francisco de Quito.

Maluf, L. Y. 1988. *Biogeography of central eastern Pacific shelf echinoderms*. 389-398. En: Burke, W. (ed). *Echinoderm Biology*. Amsterdam: Balkema.

Matsuno, T. & M. Tsushima. 2001. *Carotenoids*. 115-138. En: Lawrence, J. M. (ed). *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology*. Elsevier Press, Amsterdam.

McBride, S. C., R. J. Price, P. D. Tom, J. M. Lawrence & A. L. Lawrence. 2004. Comparison of gonad quality factors: colour, hardness and resilience, of *Strongylocentrotus franciscanus* between sea urchins fed prepared feed or algal diets and sea urchins harvested from the Northern California fishery. *Aquaculture*, 233: 405-422.

McBride, S., J. Lawrence, A. Lawrence & T. Mulligan. 1997. The effect of temperature on production of gonads by the sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* fed natural and prepared diets. *Journal of World Aquaculture Society*, 28 (4): 357-365.

McClintock, J. B. & S. A. Watts. 1990. The effects of photoperiod on gametogenesis in the tropical sea urchin *Eucidaris tribuloides* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 130: 175-184.

Meidel, S. K. & R. E. Scheibling. 1998. Annual reproductive cycle of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, in differing habitats in Nova Scotia, Canada. *Marine Biology*, 131: 461-478.

Meidel, S. K. & R. E. Scheibling. 1999. Effects of food type and ration on reproductive maturation and growth of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Marine Biology*, 134: 155-166.

Mercier, A. & J. F. Hamel. 2009. *Endogenous and exogenous control of gametogenesis and spawning in echinoderms*. *Advances in Marine Biology* 55. Londres: Academic Press.

Miller, R. J. 2008. *A sea urchin dive fishery managed by exclusive fishing areas*. 77-88. En: Townsend, R., R. Shotton & H. Uchida (eds). *Case Studies in Fisheries Self-Governance* FAO Fisheries Technical Paper 504. FAO, Rome.

Montealegre-Quijano, S. & A. Gómez-Gaspar. 2005. Ciclo reproductivo de *Lytechinus variegatus* (Echinoidea: Toxopneustidae) en el sur de isla Margarita, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 53: 305.

Mortensen, T. H. 1943. *A monograph of the Echinoidea*. III. 2. Camarodonta. Reitzel, I. C. A. Copenhagen.

Obeso-Nieblas, M., B. Shirasago-Germán, J. Gaviño-Rodríguez, E. Pérez-Lezama, H. Obeso-Huerta & Á. Jiménez-Illescas. 2008. Variabilidad hidrográfica en Bahía de La Paz, Golfo de California, México (1995-2005). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43 (3): 559-567.

Olguín-Espinoza, I. 2000. La pesquería de erizo en México: Situación actual y perspectivas de desarrollo. *Pesca y conservación*, 4 (10): 5-6.

Olin, P.G. 1998. Preliminary trials for red sea urchin enhancement using prepared artificial diets. *Clam Oyster Farming*, 45-46.

Packard, G. C. & T. J. Boardman. 1999. The use of percentages and size specific indices to normalize physiological data for variation in body size: wasted time, wasted effort? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 122: 37-44.

Palleiro-Nayar, J. S., D. Aguilar-Montero & J. M. Romero. 1991. *La pesquería del erizo rojo Strongylocentrotus franciscanus en Baja California, México*. 81 - 89. En: Guzmán del Prío, S. A. (ed). Taller México-Australia sobre reclutamiento de recursos bentónicos en la Baja California. Secretaría de Pesca. México. IPN.

Palleiro-Nayar, J. S., M. L. Salgado-Rogel, M. C. Jiménez-Quiroz. 2012. Puntos de referencia para la pesquería de erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* en Baja California, considerando aspectos biológico pesqueros y ambientales. *Ciencia Pesquera*, 20: 5-20.

Pearce C. M., T. L. Dagget & S. M. Robinson. 2002. Effect of protein source ratio and protein concentration in prepared diets on gonad yield and quality of the green sea urchins, *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Aquaculture*, 214: 307-332.

Pearce C. M., T. L. Dagget & S. M. Robinson. 2002. Effect of urchin size and diet on gonad yield and quality in the green sea urchin. *Aquaculture*, 223 (4): 337-367.

Pearse, J. S. & R. A. Cameron. 1991. *Reproduction of marine invertebrates*. 514-662. En: Giese, A. C., J. S. Pearse & V. B. Pearse (eds). Vol VI. Echinodermata: Echinoidea. Echinoderms and lophophorates. California: The Boxwood Press, Pacific Grove.

Pearse, J. S., V. B. Pearse & K. K. Davis. 1986. Photoperiodic regulation of gametogenesis and growth in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Journal of Experimental Zoology*, 237: 107-118.

Quinn, G. G. P. & M. J. Keough. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge: Cambridge University Press.

Ridder J. & M. Lawrence. 1982. *Food and feeding mechanisms: Echinoidea*. 331-372. En: Jangoux, M. & J. M. Lawrence (eds). Echinoderm nutrition, AA Balkema Rotterdam, Netherland.

Robinson, S. M. 2004. *The evolving role of aquaculture in the global production of sea urchins*. 343-357. En: Lawrence, J. M., O. Guzmán (eds). Sea urchins: fisheries and ecology. DEStech Publications, Lancaster.

Robinson, S. M., J. D. Castell & E. J. Kennedy. 2002. Developing suitable colour in green sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*). *Aquaculture*, 206: 289-303.

Roe, J.H. 1955. The determination of sugar in blood and spinal fluid with antrone reagent. *Journal of Biological Chemistry*, 212: 335-343.

Rogers - Bennett, L., W. Bennett, H. Fastenau & C. Dewers. 1995. Spatial variation in red sea urchin reproduction and morphology: implication for harvest refugia. *Ecological Applications*, 5 (4): 1171-1180.

Romero-Orozco, E. J. & H. Bertsch, 1984. Efectos de la pesquería del erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* (Equinodermata) sobre la estructura de su población en Santo Tomás, Baja California, México, con una comparación de métodos de muestreo. *Ciencias Marinas*, 10: 85-95.

SAGARPA. 2012. *Carta Nacional Pesquera*. Diario Oficial de La Federación, Segunda sección, 236.

Saito, K. 1992. *Japan's sea urchin enhancement experience*. 1-38. En: Dewees, C. M. (ed). *The Management and Enhancement of Sea Urchins and Other Kelp Bed Resources: A Pacific Rim Perspective* Publication No. T-CSGCP-028. California Sea Grant College, University of California, La Jolla, CA.

Sakai, Y., I. I. Tajima, Y. Agatasuma. 2004. *Mass production of seed of the Japanese edible sea urchins *Strongylocentrotus intermedius* and *Strongylocentrotus nudus**. 287-298. En: Lawrence, J. M., O. Guzmán (eds). *Sea urchins: fisheries and ecology*. DEStech Publications, Lancaster.

Salas-Garza, A., E. Carpizo-Ituarte, G. Parés-Sierra, R. Martínez-López, R. Quintana-Rodríguez. 2005. Producción de juveniles de erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* (Echinodermata: Echinoidea) en Baja California, México. *Revista de Biología Tropical*, 53(3).

Scheibling, R. E. & P. V. Mladenov. 1987. *Distribution, abundance and size structure of *Tripneustes ventricosus* on traditional fishing grounds following the collapse of the sea urchin fishery in Barbados*. 449-455. En: Burke, R. D., P. V. Mladenov, P. Lambert & R. L. Parsley (eds) *Echinoderm biology*. Balkema, Rotterdam.

Scheibling, R. E. & P. V. Mladenov. 1987. The decline of the sea urchin, *Tripneustes ventricosus*, fishery of Barbados: a survey of fishermen and consumers. *Marine Fisheries Review*, 49: 62-69.

Shimabukuro, S. 1991. *Tripneustes gratilla (sea urchin)*. En: Shokita, S., K. Kakazu, A. Tomori & T. Toma (eds). *Aquaculture in Tropical Areas* (English edition: Yamaguchi M). Midori Shobo Co., Ltd., Tokyo.

Sloan, N. A. 1985. *Echinoderm fisheries of the world: a review*. 109-124. En: Keegan, B. E., B. D. S. O'Connor (eds). *Echinodermata*. AA Balkema, Rotterdam.

Smith, P. K., R. I. Krohn, G. T. Hermanson, A. K. Mallia, F. H. Gartner, M. Provenzano, E. K. Fujimoto, N. M. Goetze, B. J. Olson & D. C. Klenk. 1985. Measurement of protein using bicinchoninic acid. *Analytical biochemistry*, 150(1): 76-85.

Sokal, R. & F. Rohlf. 1979. *Biometría, principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Madrid: H. Blume. Madrid. 1979.

Solís-Marín, F., A., H. Reyes-Bonilla, M. D. Herrero-Pérezrul, O. Arizpe-Covarrubias, A. Laguarda-Figueras. 1997. Sistemática y distribución de los equinodermos de la Bahía de La Paz. *Ciencias Marinas*, 23: 249-263.

Spirlet, C., P. Grosjean & M. Jangoux. 2000. Optimization of gonad growth by manipulation of temperature and photoperiod in cultivated sea urchins, *Paracentrotus lividus* (Lamarck)(Echinodermata). *Aquaculture*, 185: 85-99.

Strickland, J. D. & T. R. Parsons. 1972. *A practical handbook of seawater analysis*.

Tegner, M. J. & P. K. Dayton. 1981. Population structure, recruitment and mortality of two sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in a kelp forest. *Marine Ecology Progress Series*, 5: 255-268.

Tourón-Besada, N. 2012. *Caracterización genética de poblaciones de Paracentrotus lividus (Lamarck, 1816) en Asturias, Galicia y Canarias y desarrollo de sistemas de cultivo en batea*. Tesis doctoral. Universidad de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela, España.

Unuma, T. & C. W. Walker. 2009. *Relationship between gametogenesis and food quality in sea urchin gonads*. 45-53. En: *Aquaculture Technologies for Invertebrates: Proceedings of the 36th US-Japan Aquaculture Panel Symposium*.

Unuma, T. 2002. *Gonadal growth and its relationship to aquaculture in sea urchins*. 115-127. En: Yokota, Y., V. Matranga & Z. Smolenicka (eds). *The Sea Urchin: From Basic Biology to Aquaculture*. Swets & Zeitlinger, Lisse.

Unuma, T., T. Suzuki, T. Kurokawa, T. Yamamoto & T. Akiyama. 1998. A protein identical to the yolk protein is stored in the testis in male red sea urchin, *Pseudocentrotus depressus*. *The Biological Bulletin*, 194: 92-97.

Unuma, T., Y. Murata, N. Hasegawa, S. Sawaguchi, K. Takahashi. 2015. Improving the Food Quality of Sea Urchins Collected from Barren Grounds by Short-Term Aquaculture under Controlled Temperature. *Bulletin of Fisheries Research Agency*, 40: 145-153.

- Uthicke, S., B. Schaffelke & M. Byrne. 2009. A boom-bust phylum? Ecological and evolutionary consequences of density variations in echinoderms. *Ecological Monographs*, 79: 3-24.
- Vadas, R. L., B. Beal, T. Dowling & J. C. Fegley. 2000. Experimental field tests of natural algal diets on gonad index and quality in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*: a case for rapid summer production in post-spawned animals. *Aquaculture*, 182: 115-135.
- Vaïtilingon, D., R. Rasolofonirina & M. Jangoux. 2005. Reproductive Cycle of Edible Echinoderms *Tripneustes gratilla* (Echinoidea, Echinodermatata) from the Southwestern Indian Ocean. *The Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 4 (1): 47-60.
- Walker, C. W. & M. P. Lesser. 1998. Manipulation of food and photoperiod promotes out of season gametogenesis in the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Marine Biology*, 134: 127-137.
- Walker, C. W. 1982. *Nutrition of gametes*. 449-468. En: Jangoux, M., J. Lawrence (eds). *Nutrition of Echinoderms*. Balkema, Rotterdam.
- Walker, C. W., M. P. Lesser, T. Unuma. 2013. *Sea urchin gametogenesis-structural, functional and molecular/genomic biology*. 25-43. En: *Developments in Aquaculture and Fisheries Science* (Vol. 38). Elsevier.
- Walker, C. W., N. A. McGinn, L. M. Harrington & M. P. Lesser. 1998. New perspectives on sea urchin gametogenesis and their relevance to aquaculture. *Journal of Shellfish Research*, 17: 1507-1514.
- Walker, C. W., T. Unuma & M. P. Lesser. 2013. *Sea Urchin gametogenesis-structural, functional and molecular/genomic biology*. 25-43. Chapter 3. En: Lawrence, J. M. (ed). *Sea Urchins: Biology and Ecology*, Third edn. Academic Press, San Diego.
- Walker, C., U. Tatsuya & M. Lesser. 2007. *Gametogenesis and reproduction of sea urchins*. 11-33. En: Lawrence, J. M. (ed). *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology* Amsterdam: Elsevier.

Watts, S. A., S. A. Böttger, J. B. McClintock & J. M. Lawrence. 1998. Gonad production in the sea urchin *Lytechinus variegatus* fed prepared diets. *Journal of Shellfish Research*, 17: 1591-1595.

Whitaker, R., W. Quinlan, C. Daley & J. Parsons. 1997. Developing markets for feed lot sea urchins. *Bulletin of the Aquaculture Association of Canada*, 97: 42-44.

Williamson, J. E. & P. D. Steinberg. 2002. Reproductive cycle of the sea urchin *Holopneustes purpurascens* (Temnopleuridae: Echinodermata). *Marine Biology*, 140: 519-532.

Witman, J. D. & P. K. Dayton. 2001. Rocky subtidal communities. *Marine Community Ecology*, 339-366.

Yee-Duarte, J. A. 2017. *Salud reproductiva de la almeja chocolata Megapitaria squalida (Sowerby, 1835) (Mollusca: Bivalvia) en el puerto minero de Santa Rosalía, BCS, México*. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México.

Zar, J. 2010. *Biostatistical Analysis*. USA: Pearson Education.

Zigler, K. S. & H. A. Lessios. 2003. Evolution of bindin in the pantropical sea urchin *Tripneustes*: comparisons to bindin of other genera. *Molecular Biology and Evolution*, 20: 220-231.