

# Ciclo reproductivo de *Tetrapygyus niger* (Molina 1782) (Echinodermata: Echinoidea) en dos localidades de la IV Región, Coquimbo, Chile

Reproductive cycle of *Tetrapygyus niger* (Molina 1782) (Echinodermata:  
Echinoidea) at two localities of IV Region, Coquimbo, Chile

SYLVIO ZAMORA y WOLFGANG STOTZ

Departamento de Biología Marina, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad  
Católica del Norte, Sede Coquimbo, Casilla 117, Coquimbo, Chile

## RESUMEN

Se estudió el ciclo reproductivo del erizo de mar *Tetrapygyus niger* entre julio de 1987 y septiembre de 1988, de dos poblaciones que habitan el submareal somero de Punta Lagunillas y Bahía La Herradura de Guayacán en la IV Región. Los exámenes cuali y cuantitativos de las gónadas demostraron que el ciclo reproductivo de ambas poblaciones de erizo negro estudiadas es anual. En ambos lugares, las gónadas presentan gametos maduros al mes siguiente de ocurrido el desove, condición de madurez gonadal que se mantiene durante a lo menos nueve meses. Lo anterior señala una rápida dinámica gametogénica post-desove y un extenso período reproductivo. Aunque existió una variación estacional en el peso de las gónadas durante el año, el estudio histológico no reveló la ocurrencia de una secuencia temporal en las fases del ciclo reproductivo. No obstante, en la zona norte, *T. niger* alcanza la madurez gonadal máxima durante los meses de invierno, produciéndose el desove a fines de esta estación o bien a comienzos de primavera. Dada la presencia de gónadas con gametos maduros durante gran parte del año, las significativas pérdidas en el peso gonadal registradas por ambas poblaciones fuera de la estación reproductiva principal, podrían corresponder a desoves parciales, los cuales debido a la rápida y continua producción de gametos, no son detectables en los análisis histológicos del tejido gonadal. Esto podría ayudar a explicar el rápido incremento en la abundancia de las poblaciones de *T. niger* tanto en la zona intermareal como en el submareal somero de la costa norte de Chile.

**Palabras claves:** *Tetrapygyus niger*, ciclo reproductivo, echinoidea, Chile.

## ABSTRACT

The reproductive cycle of two subtidal population of the sea urchin *Tetrapygyus niger* was studied in Punta Lagunillas and Herradura Bay (IV Region) from July 1987 to September 1988. The quali- and quantitative analysis of the gonads showed that both populations exhibit an annual reproductive cycle. One month after total evacuation the gonads are mature again. This condition is maintained during most part of the year (nine months), pointing to a fast post-spawning gametogenesis and to an extensive reproductive period. Although there are seasonal variations in the gonad weight through the year, the histological study does not show a temporal sequence of the different phases of the reproductive cycle. *T. niger* reaches the peak of gonad maturity during winter, and spawning occurs at the end of this season or at the beginning of spring. The presence of mature gonads throughout the year together with significant losses, in the gonad weight exhibited in both populations, and the absence of a main reproductive season, could be interpreted as a consequence of partial evacuation of gametes, which was not detected in the historical analysis due to the fast dynamic of gametogenesis. This could explain the rapid population increase of *T. niger* and its present abundance in the intertidal and shallow subtidal of northern Chile.

**Key words:** *Tetrapygyus niger*, reproductive cycle, echinoidea, Chile.

## INTRODUCCION

El erizo negro, *Tetrapygyus niger* (Molina 1782) es el equinoideo más común en el litoral de la zona norte y central de Chile. Esta especie habita aguas someras, aunque Larraín (1975) informa de su presencia hasta los 40 m de profundidad, y se distribuye des-

de los 6° S a los 37° S (Viviani 1975), reportándose registros aislados en el Estrecho de Magallanes (53° S) (Larraín 1975). En la región de Coquimbo, el erizo negro se encuentra tanto en los niveles inferiores del intermareal rocoso, como en el submareal rocoso en ambientes expuestos y protegidos.

*T. niger* en el centro y norte de Chile constituye una especie con un importante papel en la estructura y organización de las comunidades que integra (Vásquez 1989). Su acción es similar a la reportada para otros erizos que habitan el submareal de otras latitudes (Lawrence 1975, Schiel & Foster 1986, Harrold & Pearse 1987). La comprensión de la dinámica poblacional de *T. niger* necesaria para evaluar su función en la comunidad requiere, entre otros, del conocimiento de su biología reproductiva.

De las ocho especies de equinoideos regulares que habitan las costas chilenas (Larraín 1975) sólo se ha descrito el ciclo reproductivo de *Arbacia spatuligera* (Valenciennes 1846) en la Bahía de Concepción (Bay-Schmith 1981) y de *Loxechinus albus* (Molina 1782) para diversos puntos del país (Gutiérrez & Otzú 1975, Buckle *et al.* 1978, Bay-Schmith *et al.* 1981, Guisado & Castilla 1987, Zamora & Stotz 1992). En *Tetrapygyus niger* no existen estudios en este sentido.

Por tanto, el objetivo del presente estudio es describir cuali y cuantitativamente el ciclo reproductivo del erizo negro en dos localidades de la IV Región.

#### MATERIALES Y METODOS

##### *Areas de estudio*

El ciclo reproductivo de *T. niger* fue estudiado en dos localidades de la IV Región, Punta Lagunillas y Bahía La Herradura de Guayacán. Las características de Punta Lagunillas (30° 05' 39" Latitud Sur; 71° 26' 00" Longitud Oeste) y del lugar donde fueron recolectados los erizos fueron descritas por Zamora & Stotz (1992) (Fig. 1a). En tanto, las características topográficas y oceanográficas de la Bahía La Herradura (29° 58' 30" Latitud Sur; 71° 22' 30" Longitud Oeste) han sido estudiadas por Pacheco & Berríos (1979), Alfsen (1979) y Olivares (1988).

En Bahía La Herradura, las muestras se obtuvieron bajo el muelle de la Universidad Católica del Norte, en el sector Guayacán de la bahía (Fig. 1b). En este lugar, a una profundidad de 2-4 m, la fauna bentónica sésil está dominada por una población muy desarrollada de *Calyptraea (Trochita) trochiformis*

(Born), sobre y entre las cuales destacan, entre las especies móviles, aparte del erizo negro *T. niger* que es la especie más abundante, los gastrópodos *Tegula atra* (Lesson), *Tegula tridentata* (Potiez & Michaud), *Prisogaster niger* (Wood) y los asteroideos *Heliaster helianthus* (Lamarck) y *Meyenaster gelatinosus* (Meyen).

##### *Determinación de la temperatura y del fotoperíodo*

En Punta Lagunillas las mediciones de temperatura superficial del agua se realizaron al momento de recolectar los erizos. En Bahía La Herradura, además de esta medición mensual, se emplearon las determinaciones semanales realizadas por la Unidad de Oceanografía de la Universidad Católica del Norte. El fotoperíodo de las áreas de estudio se obtuvo a partir de las tablas de Pronósticos Astronómicos del Instituto Hidrográfico de la Armada de Chile.

##### *Obtención y tratamiento de las muestras*

Un total de 30 ejemplares de *T. niger* de cada localidad fueron recolectados durante los últimos días de cada mes, mediante buceo apnea y/o autónomo. En Punta Lagunillas, el muestreo abarcó desde julio de 1987 a julio de 1988, en tanto, en Bahía La Herradura, la obtención de los erizos se realizó entre septiembre de 1987 y septiembre de 1988.

El ciclo reproductivo se estudió a través de las variaciones del Índice Gonádico e Índice de Madurez Gonadal y mediante el análisis histológico de las gónadas de hembras y machos. A cada ejemplar se le determinó el diámetro de la testa (precisión 0,1 mm), el peso total (precisión 0,1 gr) y el sexo, a partir de la observación macroscópica de la gónada o bien de tejido gonadal fresco examinado bajo microscopio (40 x). La proporción sexual se obtuvo empleando los animales destinados al estudio del ciclo reproductivo como también de la muestra de densidad poblacional, tomada por una sola vez en el mes de abril de 1989.

En la extracción de las gónadas los erizos fueron abiertos a través de los ambulacros I y III (Larraín 1975), procediendo a sacar todas las gónadas, las que fueron pesadas (precisión 0,01 gr) en forma individual y húmeda, eliminando el exceso de agua con papel absorbente.

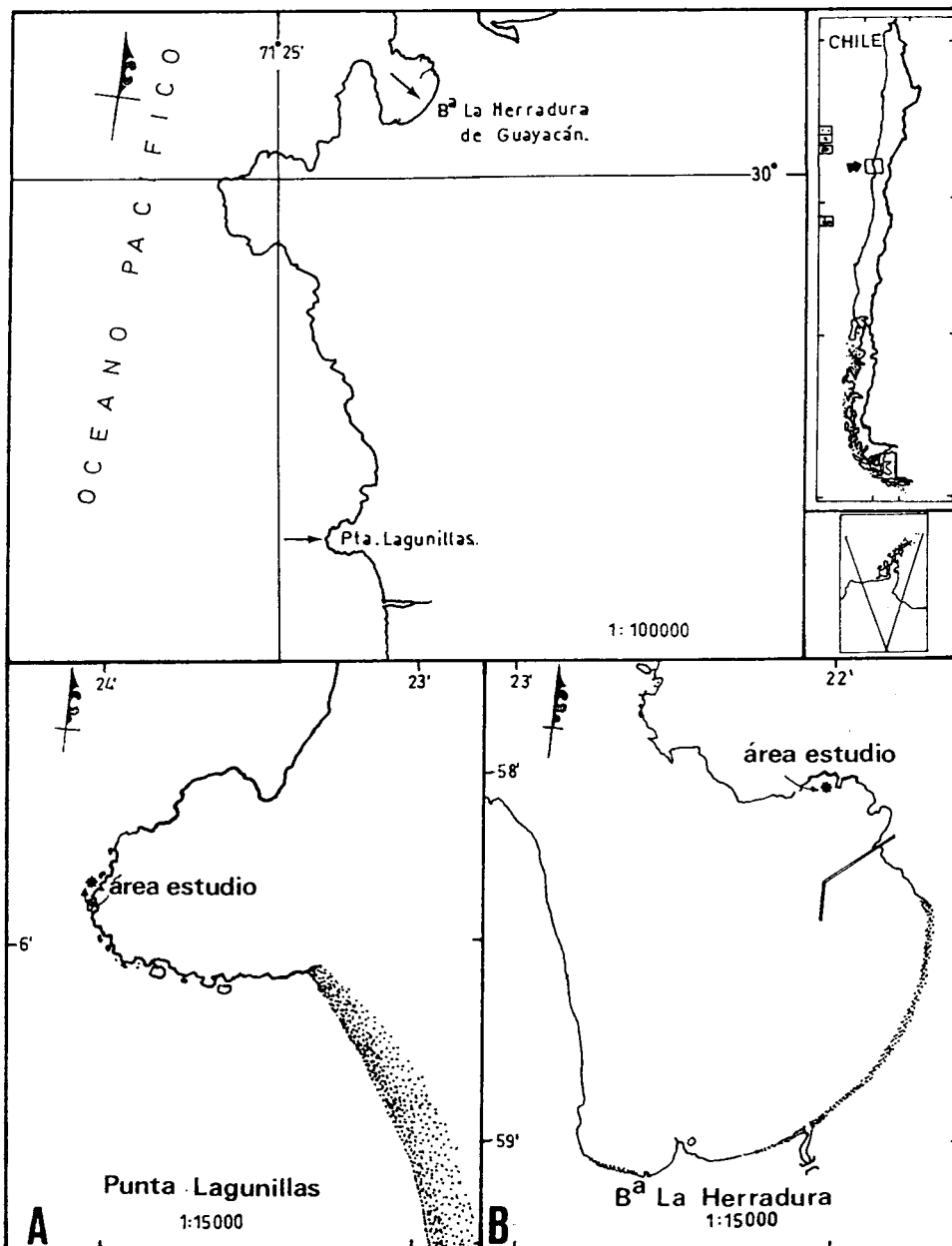


Fig. 1: Ubicación geográfica de las áreas de estudio.

Geographical location of study areas.

*Cálculo del Índice Gonádico (IG)*

En la determinación del IG fueron empleados siempre erizos con tallas comprendidas entre los 54,5-75,5 mm de diámetro de testa, dado que el Índice Gonádico en equinoideos puede variar de acuerdo con la talla (Gonor 1972). El IG se calculó según la siguiente expresión:

$$IG = \frac{\text{Peso húmedo de las cinco gónadas}}{\text{Peso húmedo total del ejemplar}} \times 100$$

*Tratamiento histológico de las muestras*

Los análisis histológicos cuali y cuantitativos se realizaron empleando la región media de la gónada número dos, según la nomenclatura

establecida por Larraín (1975). Siguiendo el procedimiento de la técnica histológica corriente (Martoja & Martoja-Pierson 1967), el trozo de tejido gonadal fue deshidratado en una batería de alcohol creciente (70°-100°), aclarado en xilol e incluido en parafina (punto fusión 57°-60°). De cada bloque se obtuvieron dos cortes paralelos al eje basal de la gónada de 5 µm de espesor y espaciados 400 µm uno del otro. La tinción empleada fue Hematoxilina férrica de Harris y Eosina Acuosa Amarillenta.

#### *Análisis cualitativo de las preparaciones histológicas*

Este estudio se realizó empleando placas de 20 ejemplares, 10 de cada sexo, por muestra mensual. Cada preparación histológica fue clasificada de acuerdo a la escala relativa de maduración gonadal propuesta por Fuji (1960), Chatlynne (1969) y aplicada recientemente por Byrne (1990).

Los estados definidos anteriormente fueron empleados en el cálculo del Índice de Madurez Gonadal (IMG), propuesto por Yoshida (1952), definido por la siguiente relación:

$$IMG = \frac{\sum_{i=1}^V (n \times F)}{N}$$

donde:

n = número de animales en estado F.  
F = Estado de madurez gonadal (I-V).  
N = Número total de animales analizados.

#### *Análisis cuantitativo de las preparaciones histológicas*

Para este análisis se emplearon 10 preparaciones, 5 de cada sexo por muestreo mensual. En hembras, la distribución de tamaños de los ovocitos se obtuvo a partir de la medición con un ocular micrométrico graduado (precisión 0,1 µm) de 30 ovocitos, presentes en acinos circulares, los que a su vez aparecían en un transecto que fue desplazado por toda la preparación. Siguiendo la técnica dada por Pearse (1972) y Byrne (1990), sólo se consideraron en la medición los ovocitos seccionados a través del nucléolo y óvulos seccionados a través del núcleo. En los ovocitos peduncu-

lados, el diámetro correspondió al promedio entre la medida del eje mayor y menor los ovocitos en reabsorción o con signos de degeneración no fueron considerados. Los ovocitos medidos en cada muestra mensual (N = 150), fueron agrupados en clases de tamaño de 20 µm, procediendo a plotear las frecuencias porcentuales de aparición para cada rango de talla en función del tiempo.

En machos se empleó la metodología descrita por Kennedy & Pearse (1975), midiendo el grosor de la columna de células espermatogénicas y el diámetro de la masa de espermatozoides en a lo menos 10 acinos circulares con un radio igual o superior a 160 µm, que aparecían en un transecto desplazado por toda la preparación. Estas mediciones consideraron sólo la columna de células espermatogénicas y los espermatozoides como el 100%, debido a que los fagocitos nutritivos no conformaron un tejido coherente y a que su aparición dentro del ciclo fue esporádica.

#### RESULTADOS

##### *Proporción sexual de T. niger en Punta Lagunillas y Bahía La Herradura*

*Tetrapygus niger* no presenta dimorfismo sexual externo. Internamente y en estado maduro cada sexo presenta una coloración definida: las hembras poseen gónadas de color granate (rojo oscuro) y los machos gónadas de color blanquecino. En erizos desovados, las gónadas se constriñen y las diferencias entre ambos sexos se hacen menos notorias, pues adquieren una coloración café-oscura. En esta situación es necesario realizar un frotis gonadal para discernir el sexo.

De los 577 ejemplares analizados en Punta Lagunillas, 253 (43,8%) correspondieron a hembras y 324 (56,2%) a machos, obteniéndose una proporción sexual hembra-macho de 1:1,3, significativamente distinta a 1:1 (Test Chi-cuadrado  $X^2c = 8,74$   $X^2t = 3.841$   $p < 0,05$ ). En Bahía La Herradura, de 652 erizos negros sexados, 340 (52,1%) fueron hembras, 301 (46,2%) machos y 11 (1,7%), con tallas inferiores a 28,9 mm de diámetro de testa, indeterminados. Aunque en este caso predominaron las hembras, la proporción sexual no fue significativamente distinta de 1:1 (Test Chi-cuadrado  $X^2c = 2,38$   $X^2t = 3.841$   $p < 0,05$ ).

### *Sincronía gonadal*

La maduración gonadal en el erizo negro es sincrónica. Análisis de la varianza (Sokal & Rohlf 1969) realizados en agosto de 1987 no detectaron diferencias significativas en el grado de maduración gonadal, entre las distintas partes de una misma gónada, tanto en hembras (Fc = 0,01, Ft = 3,15, p < 0,05) como en machos (Fc = 1,63, Ft = 3,15, p < 0,05), ni entre la región media de las cinco gónadas de hembras (Fc = 2,36, Ft = 2,44, p < 0,05) y machos (Fc = 0,15, Ft = 2,46, p < 0,05).

### *Caracterización de los estados de maduración gonadal*

En *T. niger* sólo fue posible reconocer tres de los seis estados de desarrollo gonadal propuestos por Fuji (1960). Los estados gonadales II (Recuperación) y III (Crecimiento), debido a la dinámica con que se desarrolla la gametogénesis no aparecen claramente discernibles.

**Hembras. Estado I (Desovado):** Algunos óvulos no desovados permanecen en el lumen del acino, mientras que en la pared sólo hay ovogonias y algunos ovocitos previtelogénicos (Fig. 2a). En gónadas evacuadas aparece una estructura amorfa café oscura en el centro de los acinos, que posiblemente corresponde a fagocitos nutritivos. Un tejido semejante también se observa por todo el contorno del acino, que correspondería a componentes de la cavidad celómica, adheridos a la pared de las gónadas (Fig. 2a).

**Estado IV (Premaduro):** Vitelogénesis avanzada. Los numerosos ovocitos adheridos y pedunculados se localizan en la periferia del acino. El lumen aparece parcialmente ocupado por ovocitos maduros (Fig. 2c).

**Estado V (Maduro):** Ovulos con diámetro promedio de 75 µm copan el acino comprimiéndose unos con otros. Los escasos ovocitos vitelogénicos adheridos y pedunculados se ubican sobre la pared interna del acino, aunque en estado de madurez total desaparecen (Fig. 2e).

**Machos. Estado I (Vacío):** Delgada banda espermatogénica, conformada por espermatogonias y espermatocitos. Escasos espermatozoides no desovados permanecen en el lumen del acino. Estructuras esféricas café refringentes, que posiblemente correspondan a fa-

gocitos nutritivos, se ubican entre la columna espermatogénica y los espermatozoides. La pared externa del acino se encuentra recubierta por estructuras color café, semejantes a las ubicadas en el interior del mismo (Fig. 2b).

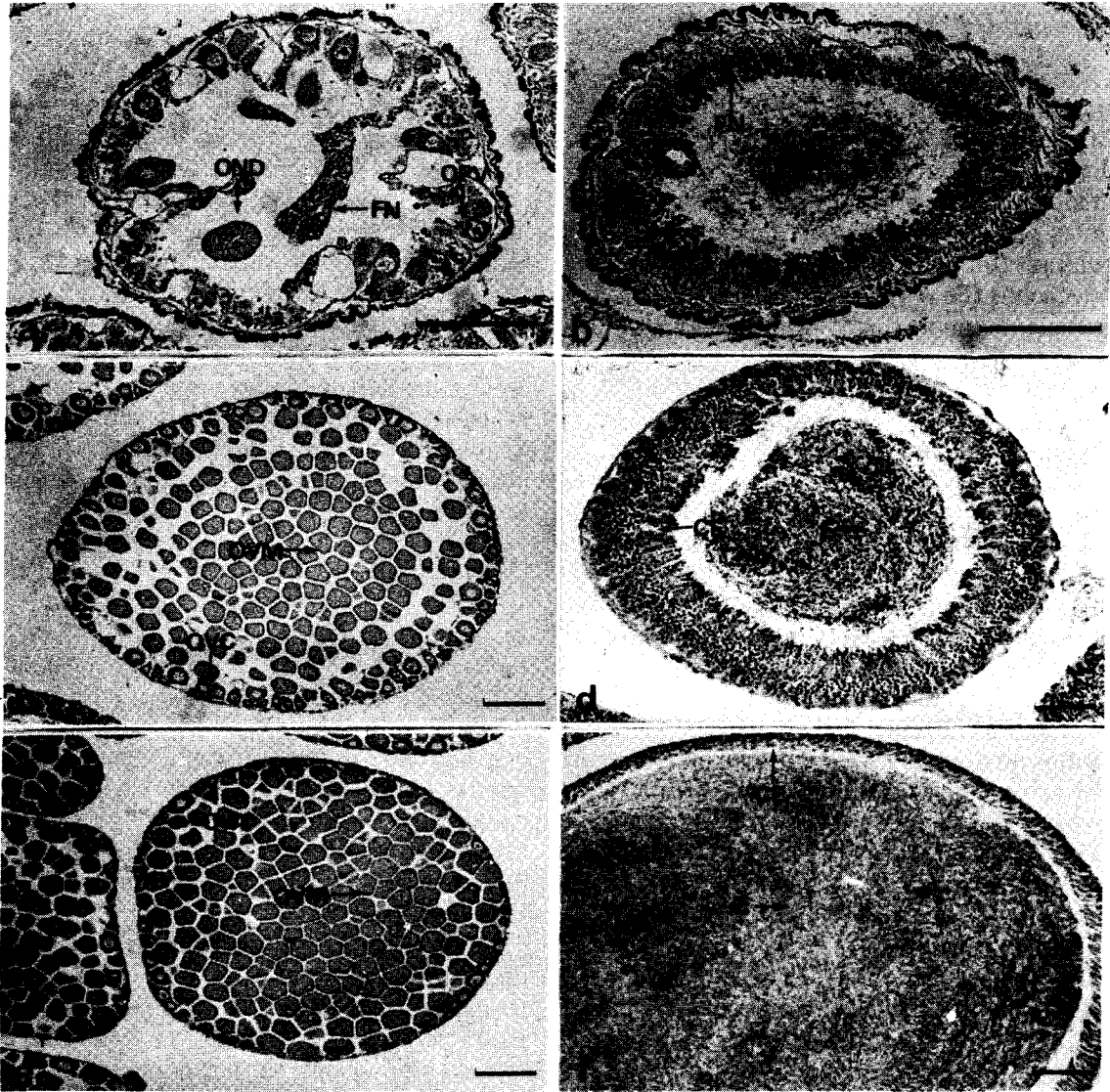
**Estado IV (Premaduro):** Línea germinal completa. Las espermátidas se desprenden al lumen del acino. Desaparece el tejido café refringente del interior del acino, pero persisten algunas estructuras semejantes sobre la pared externa del acino (Fig. 2d).

**Estado V (Maduro):** Aumento considerable en el diámetro del acino respecto a gónadas evacuadas. Columna espermatogénica delgada, representada por espermatocitos y espermátidas. Lumen del acino repleto de espermatozoides (Fig. 2f).

### *Ciclo reproductivo de *Tetrapygnus niger**

En ambas localidades en estudio, el ciclo reproductivo de *T. niger* se inicia con bajos valores en el Índice Gonádico (IG) en los meses de primavera (Figs. 3b y 4b). Durante este período los cortes histológicos muestran que las gónadas se encuentran vacías o bien con escasos gametos no desovados, los cuales serían reabsorbidos (Figs. 2a y 2b). Esta condición se refleja en los valores mínimos del Índice de Madurez Gonadal (IMG) (Figs. 3c y 4c). Por su parte, la distribución de frecuencia de los ovocitos, en ambas poblaciones, muestra que en este período de post-desove, la línea germinal en los acinos se encuentra representada principalmente por ovocitos previtelogénicos y vitelogénicos. También se aprecia actividad gametogénica a nivel de las ovogonias, las que aparecen casi exclusivamente durante esta fase del ciclo reproductivo (Figs. 5a y 5b). Los ovocitos maduros, células que aparecen durante prácticamente todo el año, a excepción del mes en que ocurre el desove, presentan en los primeros meses de la primavera los porcentajes de aparición más bajos del año (Figs. 5a y 5b). Por consiguiente, la tendencia del IG como del IMG, durante los meses de primavera, se relaciona con la actividad de las ovogonias, aumento de los ovocitos previtelogénicos y vitelogénicos y a un aumento gradual en la cantidad de óvulos.

En machos, en los meses de julio a octubre, se observa un leve aumento de la banda espermatogénica, acompañada de la consiguiente



**Fig. 2:** Aspecto histológico de gónadas de *Tetrapygus niger* durante el ciclo reproductivo anual en hembras y machos en Punta Lagunillas y Bahía La Herradura, IV Región, Coquimbo.

Las barras negras representan 100  $\mu$ m en las Figs. a y b, y 150  $\mu$ m en las restantes.

- a) Estado I. Gónada desovada de hembra. Escasos óvulos no desovados (OND) permanecen en el lumen del acino. Ovogonias y ovocitos previtelogénicos (OPV) tapizan la pared interna del acino. En el lumen del acino y por todo el contorno del mismo, en gónadas teñidas con Hematoxilina-Eosina, aparecen corpúsculos de color café refringente. La estructura que se presenta en el centro podría corresponder, dado el estado gonadal, a fagocitos nutritivos (FN), mientras que las ubicadas por sobre la pared externa del acino, a componentes de la cavidad celómica, adheridos a las gónadas.
- b) Estado I. Gónada vacía en macho. Espermatozoides no desovados (END) permanecen en el lumen del acino. Producto de la evacuación, la banda de tejido muscular de la pared del acino (M) se hace evidente. Al igual que en hembras, se observan estructuras de color café, tanto en el interior del acino, que corresponderían a células accesorias, fagocitos nutritivos (FN), como por sobre la superficie externa del mismo.
- c) Estado IV. Gónada prematura en hembra. Los óvulos (OVM) comienzan a ocupar todo el lumen del acino, en tanto los ovocitos en crecimiento (OVC) se ubican en la periferia del mismo.
- d) Estado IV. Gónada prematura en macho. Destaca la altura de la columna espermatogénica (CE), a partir de la cual se van desprendiendo progresivamente los espermatozoides (E), los que se acumulan en el lumen del acino.

- e) Estado V. Gónada madura en hembra. Los óvulos (OVM) repletan el lumen del acino, adquiriendo formas poliédricas al comprimirse unos con otros, en tanto los ovocitos vitelogénicos (OVA) quedan restringidos a la pared interna del acino.
- f) Estado V. Gónada madura en macho. Columna espermatogénica delgada (CE), los espermatozoides (E) copan el lumen del acino.

Histology of the gonads of *Tetrapygus niger* during the annual reproductive cycle of females and males from Punta Lagunillas and La Herradura Bay, IV Region, Coquimbo.

Scale bars represent 100  $\mu$ m in figs. a and b, and 150  $\mu$ m in the rest.

- a) Stage I. Spent gonad of female. Few unspawned ova (OND) remain in the ascinus. Ovogonies and previtelogenic oocytes (OPV) cover the internal wall of the ascinus. Brown corpuscles (gonads stained with Hematoxilin-Eosin) appear in the lumen of the ascinus in its entire contour. The corpuscles in the center could correspond to nutritive phagocytes (FN), while those located upon the external wall of the ascinus, probably represent some component of the coelomic cavity.
- b) Stage I. Spent gonad of male. Unspawned spermatozoa (END) remain in ascinus. The muscular layer (M) of the wall of the ascinus is visible in this stage. Similar to what is observed in females, brown structures are present in the inside and outside of the ascinus, the former probably corresponding to nutritive phagocytes (FN).
- c) Stage IV. Premature gonad of female. Oocytes (OVM) begin to accumulate in the lumen of the ascinus, while the growing oocytes (OVC) are on the periphery of the ascinus.
- d) Stage IV. Premature gonad of male. Shows a thick spermatogenic column (CE). The spermatozoa (E) are accumulating progressively in the center of the ascinus.
- e) Stage V. Mature gonad of female. The oocytes (OVM) filling the lumen of the ascinus, attaining polyhedral forms due to compression. The vitelogenic oocytes (OVA) are restricted to the ascinal wall.
- f) Stage V. Mature gonad of male. Spermatogenic column (CE) thin, the spermatozoa (E) filling the lumen of the ascinus.

reducción en diámetro de la masa central de los espermatozoides (Figs. 6a y 6b). Durante el resto del año no se aprecian cambios notorios en la variación de la columna espermatogénica y/o del diámetro de la masa de espermatozoides dentro de los acinos, ya que las gónadas en machos durante casi todo el año se encuentran maduras (Figs. 3c y 4c), inclusive y a diferencia de las hembras, aparecen espermatozoides en los acinos aun durante el mes en que ocurre el desove (Figs. 6a y 6b).

A fines de primavera, las gónadas de *T. niger* inician un incremento en peso que durante el resto del año se hace progresivo (Figs. 3b y 4b). Sin embargo, en ambas poblaciones de erizos negros es posible identificar dos pulsos de aumento del IG, el primero más leve va desde comienzos de verano hasta principios de otoño y el segundo, de mayor pendiente, que va desde fines de otoño hasta principios de invierno, donde el IG alcanza su valor máximo (Figs. 3b y 4b). Histológicamente, esta tendencia es un reflejo de un proceso de maduración gonadal, que se inicia en primavera y se incrementa hacia el invierno (Figs. 3c y 4c).

Al mes siguiente de la evacuación, las hembras ya presentan sus gónadas con gametos maduros, los cuales comienzan a invadir paulatinamente el lumen de los acinos a fines de primavera y comienzos del verano (Fig. 2c), para luego coparlos (Fig. 2e) al alcanzar grados crecientes de madurez gonadal entre fines

de otoño y comienzos de invierno (Figs. 3c y 4c). Durante este período, las ovogonias y los ovocitos previtelogénicos experimentan un marcado descenso, respecto a los meses de primavera, lo mismo ocurre con los ovocitos vitelogénicos a fines de otoño (Figs. 5a y 5b). Por tanto, la gónada aumenta de peso y tamaño debido a la continua actividad gametogénica y por ende a la producción de óvulos.

No obstante, el aumento progresivo en peso gonadal ocurrido entre primavera e invierno es posible detectar descensos menores en el IG en febrero y otro en mayo en Punta Lagunillas (Fig. 3b). Sin embargo, sólo la variación del IG entre abril y mayo fue significativamente diferente, tanto en hembras como en machos (test Student  $t_c = 2,93$   $t_t = 2,06$ ;  $t_c = 3,95$   $t_t = 2,042$   $p < 0,05$ ). En Bahía La Herradura, en tanto, la baja en el valor del IG registrado en abril, respecto a marzo (Fig. 4b), sólo fue significativamente distinto en machos (test Student  $t_c = 2,93$   $t_t = 2,074$   $p < 0,05$ ), no así en hembras (test Student  $t_c = 1,88$   $t_t = 2,021$   $p < 0,05$ ).

En ambas poblaciones, los valores máximos en peso gonadal se alcanzan en invierno, coincidiendo con temperaturas entre 13-14° C, así como con los días más cortos del año (Figs. 3a y 4a). Luego se produce un marcado descenso en el IG, que se inicia en los erizos negros de Punta Lagunillas a fines de junio, culminando en agosto (Fig. 3b). En Bahía La Herradura, la población de *T. niger* desova

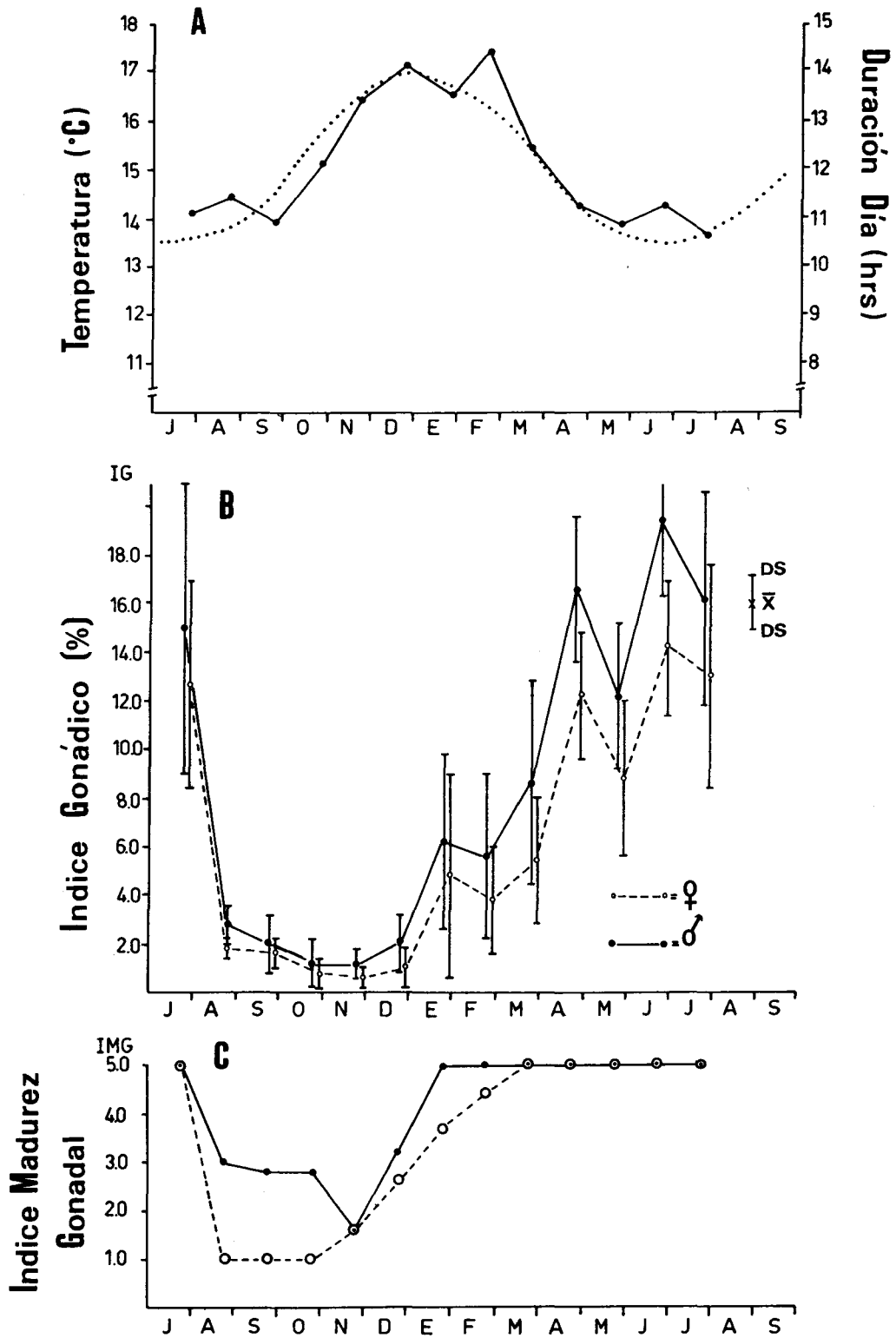


Fig. 3: Variación anual de (A) la temperatura superficial, (B) Índice Gonádico y (C) Índice de Madurez Gonadal durante el ciclo reproductivo anual de *Tetrabygus niger* en Punta Lagunillas, IV Región, Coquimbo.

Annual variation of (A) surface temperature, (B) Gonad Index and (C) Gonad Maturity Index during annual reproductive cycle of sea urchin *Tetrabygus niger* at Punta Lagunillas, IV Region, Coquimbo.



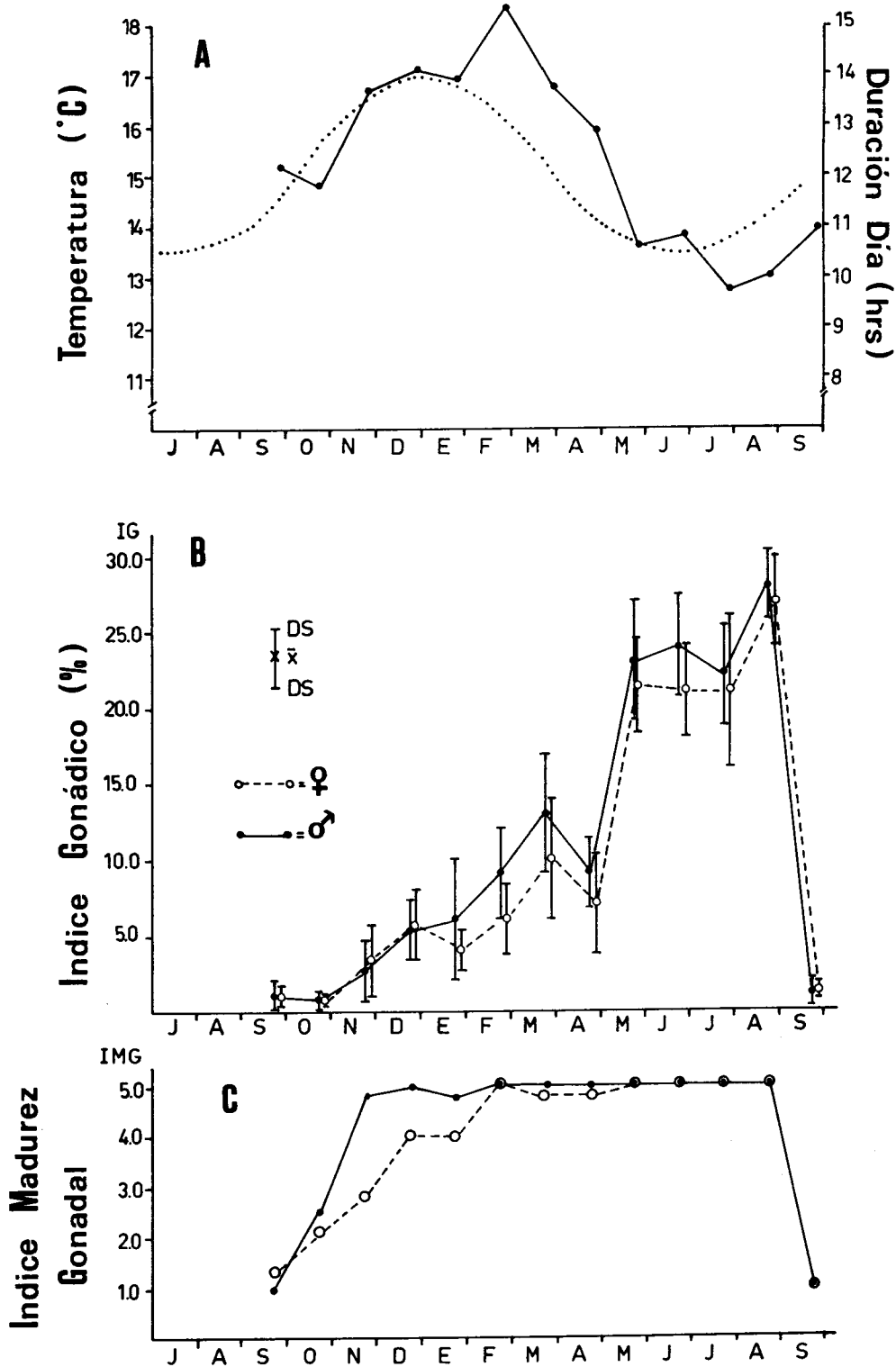


Fig. 4: Variación anual de (A) la temperatura superficial, (B) Índice Gonádico y (C) Índice de Madurez Gonadal durante el ciclo reproductivo anual de *Tetrapygus niger* en Bahía La Herradura, IV Región, Coquimbo.

Annual variation of (A) surface temperature, (B) Gonad Index and (C) Gonad Maturity Index during annual reproductive cycle of sea urchin *Tetrapygus niger* at Bahía La Herradura, IV Region, Coquimbo.

entre fines de agosto y fines de septiembre (Fig. 4b). Estas pérdidas en peso gonadal se acompañan por el único y drástico descenso en el IMG (Figs. 3c y 4c), así como también por la disminución en la cantidad de óvulos en la distribución de tamaños de los ovocitos en ambas poblaciones (Figs. 5a y 5b). El desove provoca que tanto el IG como el IMG vuelvan a su estado inicial, finalizando con ello el ciclo reproductivo de *T. niger*.

Los antecedentes expuestos permiten concluir que las poblaciones de *Tetrapygyus niger* en Punta Lagunillas y Bahía La Herradura de Guayacán, presentan un ciclo reproductivo anual, con una corta fase de activación gonádica de un mes, un extenso período reproductivo de a lo menos nueve meses (diciembre-agosto), dado por la presencia de gametos maduros, y una época de desove total entre fines de invierno (junio) y comienzos de primavera (septiembre). Tampoco se descarta la ocurrencia de desoves parciales fuera de la estación reproductiva principal.

#### DISCUSION

Los resultados de este estudio demuestran que en la IV Región *T. niger* presenta un ciclo reproductivo anual, caracterizado por la ausencia de una secuencia temporal de los procesos gametogénicos, una rápida recuperación gonadal post-desove y un extenso período reproductivo (11 meses). Esto difiere del patrón general establecido para equinoideos, en donde el ciclo reproductivo es anual, pero las distintas fases, tales como reposo, recuperación, crecimiento, maduración, desove y reabsorción, siguen una secuencia estacional (Giese 1959, Boolootian 1966, Pearse 1980, Byrne 1990).

En erizos, a la época de desove le sigue un período de reposo gonadal, en donde el crecimiento de la gónada es mínimo (Fuji 1960, Gonor 1973, Pearse 1980). Tal condición de acuerdo a Zamora y Stotz (1992), también la presenta *Loxechinus albus*, que es la otra especie de erizo que habita en la región. La fase de reposo gonadal se relaciona con el tiempo requerido para almacenar los nutrientes que serán empleados durante la gametogénesis (Pearse 1980). Esto debido a que en equinoideos la gónada actúa también como órgano de

almacenamiento de nutrientes (Boolootian 1966, Falk-Petersen & Lönning 1983). La evidencia histológica demuestra que *T. niger* emplearía sólo un mes en almacenar los nutrientes necesarios para producir gametos durante los restantes 10-11 meses del año. De acuerdo a Bay-Schmith (1981), un caso similar de temprana actividad gametogénica la presenta *Arbacia spatuligera* (Valenciennes 1846), en la costa occidental en la Bahía de Concepción. También en esta especie, al igual que en *T. niger*, aparecen gametos al mes siguiente de concluido el período de desove (diciembre), manteniendo la condición de madurez gonadal prácticamente a lo largo de todo el año, ya que la época de desove se inicia en septiembre (Bay-Schmith 1981). Sin embargo, en la mayoría de las especies de erizos el período de recuperación gonadal demora varios meses, produciendo gametos sólo antes de iniciar la época de desove (Boolootian 1966, Byrne 1990).

Así como destaca que *T. niger* presente gónadas maduras durante todo el año, también llama la atención la ausencia de los fagocitos nutritivos durante a lo menos 10 meses del ciclo anual. Sólo en gónadas desovadas de hembras aparece un tejido amorfo de color café refringente que posiblemente corresponda a fagocitos nutritivos. No obstante, existe la posibilidad que producto de la temprana aparición de los gametos, el tejido fagocítico sea restringido a una posición cortical en los acinos, como ocurre en *A. spatuligera* (Bay-Schmith 1981). La ausencia de estas células accesorias o bien su escaso nivel de aparición en las gónadas de *T. niger*, plantea la interrogante respecto al mecanismo de obtención y almacenamiento de la energía necesaria para asegurar una producción sostenida de gametos y el éxito del desove. Esto por cuanto a los fagocitos nutritivos se los ha definido como un tejido no germinativo compuesto por células encargadas de fagocitar ovocitos en crecimiento, óvulos y principalmente gametos no desovados (Walker 1982), almacenando esta energía en forma de glicógeno y traspasándola a los ovocitos durante la vitelogénesis (Chatlynne 1969, Tyler & Gage 1984), o en machos al iniciar la espermatogénesis (Bernard 1977). Esto constituye un rasgo característico en la reproducción de equinoideos (Walker 1982). En *Lytechinus variegatus* (Lamarck), el

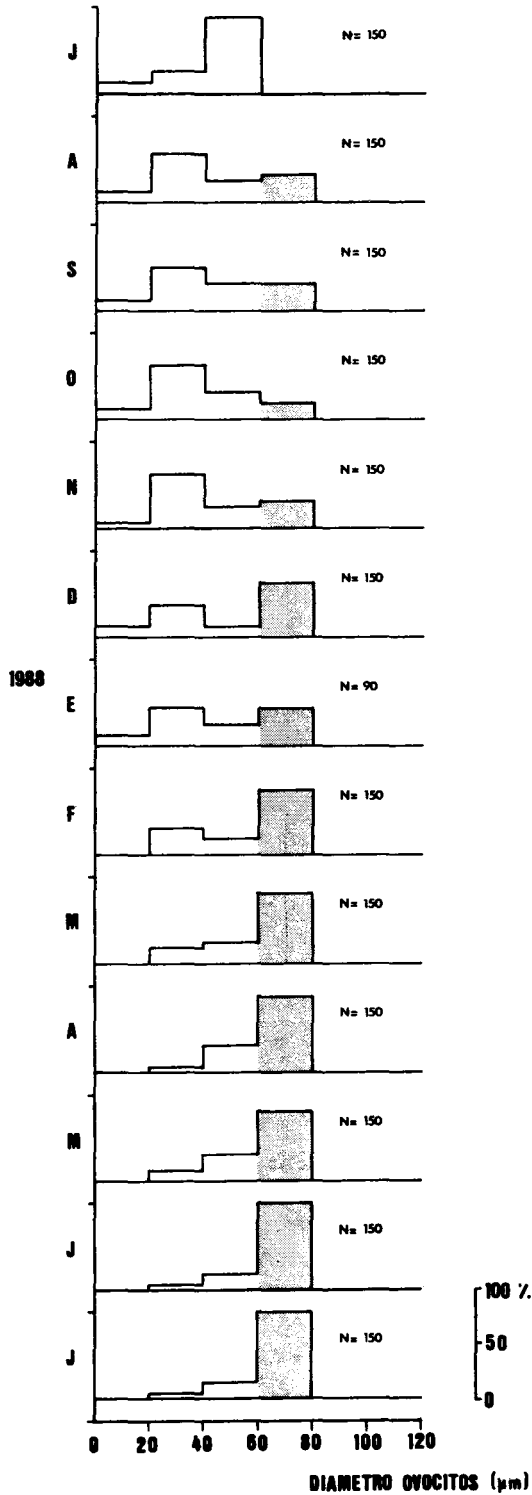


Fig. 5a: Histograma de frecuencia porcentual de la distribución de tamaños de ovocitos (barras blancas) y óvulos (barras negras) durante el ciclo reproductivo anual de *Tetrapygus niger* en Punta Lagunillas, IV Región, Coquimbo.

Percent size-frequency distributions of oocytes (white columns) and ova (black columns) during the annual reproductive cycle of *Tetrapygus niger* at Punta Lagunillas, IV Region, Coquimbo.

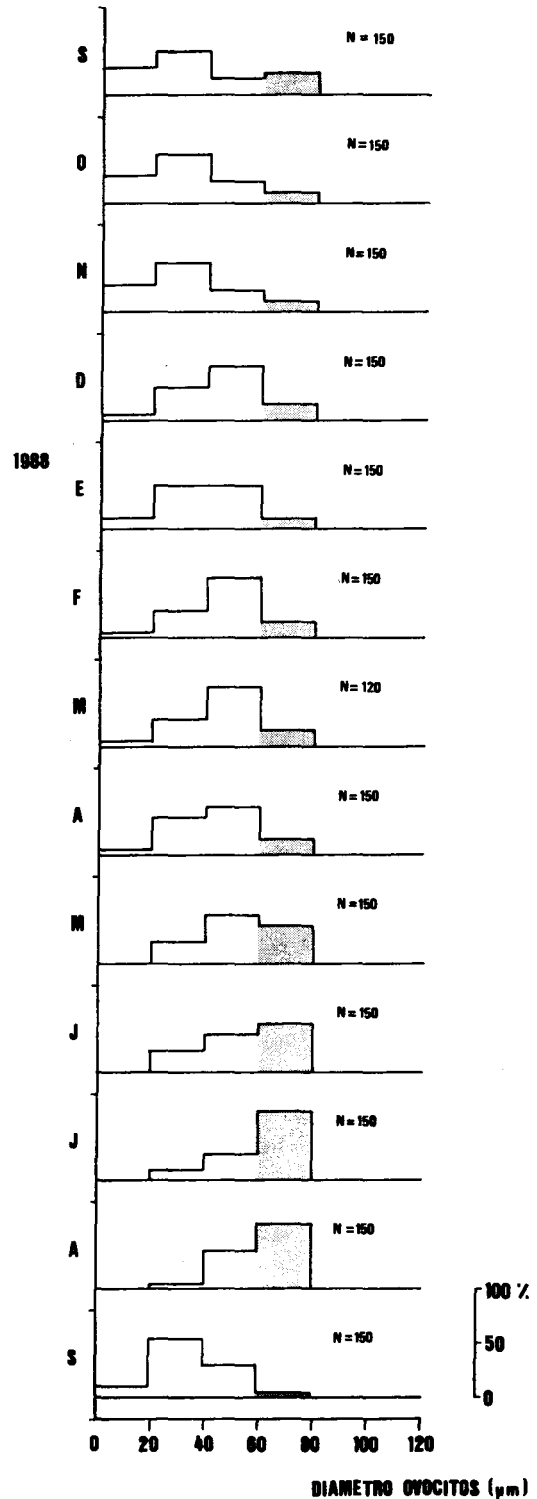


Fig. 5b: Histograma de frecuencia porcentual de la distribución de tamaños de ovocitos (barras blancas) y óvulos (barras negras) durante el ciclo reproductivo anual de *Tetrapygus niger* en Bahía La Herradura, IV Región, Coquimbo.

Percent size-frequency distributions of oocytes (white columns) and ova (black columns) during the annual reproductive cycle of *Tetrapygus niger* at Bahía La Herradura, IV Region, Coquimbo.

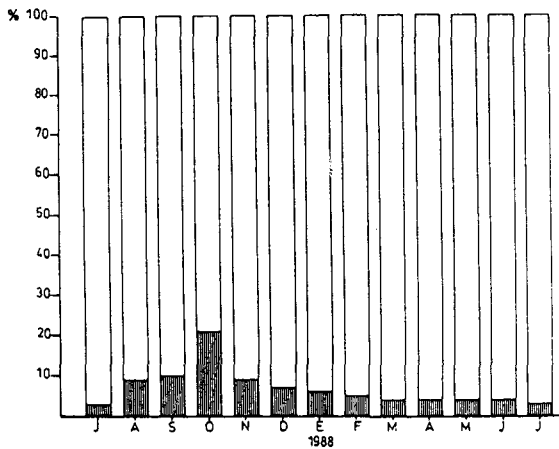


Fig. 6a: Variación anual porcentual del área ocupada por la columna de células espermatogénicas (barras achuradas) y por los espermatozoides (barras blancas) durante el ciclo reproductivo anual de *Tetrabygus niger* en Punta Lagunillas, IV Región, Coquimbo.

Annual variation of the percent area occupied by the spermatogenic column (stippled column) and the spermatozoa (white column) during the annual reproductive cycle of *Tetrabygus niger* at Punta Lagunillas, IV Region, Coquimbo.

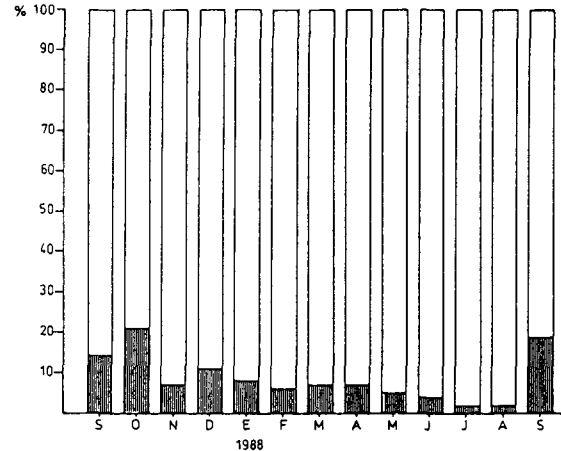


Fig. 6b: Variación anual porcentual del área ocupada por la columna de células espermatogénicas (barras achuradas) y por los espermatozoides (barras blancas) durante el ciclo reproductivo anual de *Tetrabygus niger* en Bahía La Herradura, IV Región, Coquimbo.

Annual variation of the percent area occupied by the spermatogenic column (stippled column) and the spermatozoa (white column) during the annual reproductive cycle of *Tetrabygus niger* at Bahía La Herradura, IV Region, Coquimbo.

crecimiento gonadal varía en forma inversa con la acumulación de nutrientes (Ernest & Blake 1981). En *Strongylocentrotus franciscanus* (Agassiz), los mayores porcentajes de aparición de ovogonias y espermatogonias se producen después de la desintegración de los gametos no desovados y del período de máxima disponibilidad de alimento (Bernard 1977).

Por tanto, el primer incremento en peso gonadal post-desove se debe a la acumulación y almacenamiento de nutrientes, en forma de gránulos PAS positivos en los fagocitos nutritivos, para luego iniciar la vitelogenénesis (Ernest & Blake 1981, Byrne 1990), y no a la producción de gametos, como ocurre en *T. niger*. En esta especie el mecanismo de almacenamiento de nutrientes podría realizarse a través de la pared corporal o de la pared del tubo digestivo, fenómeno descrito para otras especies de erizos (Nichols *et al.* 1985).

Por otra lado existen antecedentes que relacionan la presencia de individuos maduros durante extensos períodos (Gonor 1973, Leahy *et al.* 1978), con la disponibilidad de alimento (Cochran & Engelmann 1975). Pearse (1981)

a partir de experiencias realizadas en laboratorio y en poblaciones naturales de *S. purpuratus* y *S. droebachiensis* (O. F. Müller), demuestra que la abundancia de alimento puede influir fuertemente el crecimiento gonadal en erizos. Por tanto, existe una relación entre la cantidad y calidad del alimento con el crecimiento y tamaño gonadal (Vadas 1977, Perse 1981, Keats *et al.* 1983, Andrew 1986, Byrne 1990). Esta asociación comprobada en distintas especies de la costa del Pacífico Norte (Lawrence & Sammarco 1982), debiera evaluarse en *T. niger*, puesto que durante el período de estudio del ciclo y al momento de procesar las muestras, los contenidos estomacales estuvieron representados mayoritariamente por algas crustosas calcáreas que era la flora predominante en el área de obtención de las muestras. No obstante, en *S. droebachiensis*, Keast *et al.* (1984) señala que los erizos que se alimentan de macroalgas presentan un mayor desarrollo gonadal que aquellos que consumen algas crustosas.

Las distintas fases del ciclo reproductivo en las dos poblaciones de *T. niger* estudiadas, si bien siguen un patrón similar, presentan

diferencias temporales en la época de desove. La población de la Bahía La Herradura inicia su desove dos meses más tarde que la población de Punta Lagunillas. Estudios realizados en quince poblaciones de *S. purpuratus* durante 10 años permiten concluir que si bien existen diferencias en el tamaño gonadal y en las épocas de desove, los ciclos reproductivos de todas las poblaciones son similares y responden a un mismo patrón estacional, el cual puede ser afectado por cambios en los factores ambientales que también varían de un año a otro y entre localidades próximas (Booolootian 1966).

En cambio, las diferencias zoogeográficas en las épocas de desove de *Paracentrotus lividus* (Lamarck), especie de distribución mediterráneo-boreal, han sido relacionadas con la existencia de razas fisiológicas (Fenaux 1968). Por la cercanía de los lugares estudiados, en *T. niger* el desfase probablemente obedezca a factores ambientales, pues ambos lugares difieren en cuanto al grado de exposición al oleaje. Bahía La Herradura es un área protegida (Pacheco & Berríos 1978), mientras que Punta Lagunillas es una zona expuesta (Zamora & Stotz 1992). Entre los diversos factores que confieren variabilidad reproductiva intraespecífica se ha citado el grado de exposición a la turbulencia (Ebert 1968, Dix 1970). No obstante, no hay datos suficientes que confirmen una relación directa (Nichols *et al.* 1983).

La época de desove en ambas poblaciones de *T. niger* coincide con bajas temperaturas y días cortos de menos de 12 hrs de luz. Esto permite suponer que el factor térmico y/o el fotoperíodo podrían estar gatillando el desove en *T. niger*. Sin embargo, la época de desove también coincide con los afloramientos de fitoplancton de primavera (Alarcón 1975), lo cual podría estar señalando una posible relación entre la producción primaria y la época de desove, siguiendo con ello una estrategia común en invertebrados marinos con huevos pequeños y larva planctotrófica (Chia 1974). Entre los mecanismos que gatillarían el desove en equinoideos también se ha postulado el efecto de la regulación endógena sobre el ciclo reproductivo (Bernard 1977), el cual respondería a determinados estímulos o variables exógenas (Pearse 1981). Este hecho, además, permite corroborar que el factor que provoca

el desove no es necesariamente el mismo que produce el crecimiento de la gónada (Lane & Lawrence 1979). Al respecto, en *Strongylocentrotus droebachiensis* el crecimiento gonadal está relacionado con bajas temperaturas y días cortos (Himmelman 1975), pero el desove estaría inducido por afloramientos de fitoplancton (Himmelman 1975, 1980). En *S. purpuratus*, según Cochran & Engelmann (1975) el ciclo reproductivo está correlacionado con cambios estacionales en la temperatura del agua y no con el fotoperíodo. De acuerdo a Bay-Schmith & Pearse (1987) la gametogénesis en esta especie es activada por días neutros o cortos (de menos de 12 hrs de luz), postulando un mecanismo de regulación del fotoperíodo sobre el crecimiento de los ovocitos vitelogénicos y en la espermatogénesis.

Por otra parte, dado que las gónadas de *T. niger* se encuentran maduras durante gran parte del año, no es posible afirmar que los factores arriba mencionados (temperatura, fotoperíodo y productividad primaria) sean los únicos responsables de la existencia de individuos maduros durante tan extenso período. Esta característica, poco común en condiciones naturales, se ha logrado en condiciones de laboratorio. Leahy *et al.* (1978) y Pearse (1980), logran extender el período de producción y almacenamiento de gametos en *S. purpuratus*, manteniéndolos a bajas temperaturas y en condiciones de alimentación óptimas. En el erizo europeo *Echinus esculentus* Lamarck, la disponibilidad del alimento, en términos de la calidad del mismo, determina la duración de la productividad gametogénica (Nichols *et al.* 1985). Pero en *T. niger* ninguno de estos factores pareciera influir en la producción de gametos. En primer lugar, la calidad del alimento (algas crustosas) presentaría desventajas comparativas respecto a una alimentación con macroalgas (Keats *et al.* 1984, Byrne 1990) y además la temperatura es estacional.

En *T. niger*, el Índice Gonádico reflejó cambios estacionales en el peso gonadal, que no necesariamente se correspondieron con la gametogénesis, ya que, según la tendencia del Índice de Madurez Gonadal, los individuos con gónadas maduras predominan durante gran parte del año, aun en primavera cuando el Índice Gonádico indica valores intermedios en el peso gonadal. No obstante, este Índice

señala el período de crecimiento gonadal máximo y la época de desove en *T. niger*, lo que se corresponde con el período de máxima producción y acumulación de gametos, según la evidencia histológica. Sin embargo, se desconoce la causa que motiva los cambios en peso estacionales de las gónadas en *T. niger*. En erizos, los procesos de acumulación de nutrientes y la gametogénesis están interrelacionados, pero su iniciación y magnitud pueden ser influenciados independientemente por factores externos (Gonor 1973).

Dada la presencia de gametos maduros en las gónadas de *T. niger*, en ambos sexos, durante gran parte del año, el significativo descenso del Índice Gonádico ocurrido en el mes de abril en la población de Punta Lagunillas puede deberse a una liberación parcial de gametos al medio. Sin embargo, es necesario comprobar esta hipótesis a través de estudios que incluyan muestreos de plancton, reclutamiento o bien análisis de estructuras de tallas poblacionales. No obstante, la ocurrencia de desoves parciales e incluso la liberación de gametos a lo largo del año es un fenómeno propuesto para otras especies de erizos, en donde al igual que *T. niger*, existe una temprana y continua producción gametogénica y por ende presencia de animales maduros durante largos períodos. En *Lytechinus variegatus*, la continua proliferación de gametos y la presencia de ejemplares maduros y desovados a lo largo del año indican la capacidad, al menos potencial, de esta especie de desovar en el transcurso del año (Ernest & Blake 1981). Algo similar ha sido reportado por McPherson (1965) para *Tripneustes ventricosus*, por Lessios (1981) en *Echinometra lucunter*, por Bay-Schmith (1981) en *Arbacia spatuligera* y por Nichols *et al.* (1985) en *Echinus sculentus*. De comprobarse la ocurrencia de desoves parciales en *T. niger*, esto ayudaría a comprender el aumento en abundancia experimentado por las poblaciones naturales de esta especie, tanto en la zona inter como en el submareal somero de la IV Región.

#### LITERATURA CITADA

- ALFSEN J (1979) Descripción oceanográfica de la Bahía La Herradura de Guayacán. Informe Técnico. Centro de Investigaciones Submarinas. Serie Oceanografía e Ingeniería N° 1. Universidad del Norte, Sede Coquimbo.
- ANDREW NL (1986) The interaction between diet and density in influencing reproductive output in the echinoid *Evechinus Chloroticus* (Val.). *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 97: 63-79.
- BAY-SCHMITH E (1981) Ciclo anual de reproducción de *Arbacia spatuligera* en la Bahía de Concepción, Chile (Echinodermata, Arbaciidae). *Boletín Sociedad de Biología de Concepción* 51: 47-59.
- BAY-SCHMITH E, C WERLINGER & J SILVA (1981) Ciclo reproductivo anual del recurso erizo *Loxechinus albus* entre la X y XII Región. Informe Final Proyecto de Investigación convenio Subsecretaría de Pesca. Universidad de Concepción (Dactilografiado).
- BAY-SCHMITH E & JS PEARSE (1987) Effect of fixed daylengths on the photoperiod regulation of gametogenesis in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Invertebrates Reproduction Development* 11: 287-294.
- BERNARD FR (1977) Fishery and reproductive cycle of the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* in British Columbia. *Journal Fisheries Research Board Canadian* 34: 604-610.
- BOOLOOTIAN RA (1966) Reproductive physiology. In: Boolootian RA (ed) *Physiology of Echinodermata*: 561-614. Interscience Publishing, New York.
- BUCKLE F, CH GUIASADO, E TARIFEÑO, A ZULETA, L CORDOBA y C SERRANO (1978) Biological studies on the Chilean sea urchin *Loxechinus albus* (Molina) (Echinodermata: Echinoidea). IV. Maturation cycle and seasonal biochemical changes in the gonad. *Ciencias Marinas México* 5 (1): 1-18.
- BYRNE M (1990) Annual reproductive cycle of the commercial sea urchin *Paracentrotus lividus* from an exposed intertidal and a sheltered subtidal habitat on the west coast of Ireland. *Marine Biology* 104: 275-289.
- COCHRAN RC & F ENGELMANN (1975) Environmental regulation of the annual reproductive season of *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). *Biological Bulletin Marine Biology Laboratory Woods Hole* 148: 393-401.
- CHATLYNNE LG (1969) A histological study of oogenesis in the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*. *Biological Bulletin Marine Biology Laboratory Woods Hole* 136: 167-184.
- CHIA FS (1974) Classification and adaptative significance of developmental patterns in marine invertebrates. *Thalassia Jugoslavica* 19: 121-130.
- DIX TG (1970) Biology of *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae) from different localities. 3. Reproduction. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 4: 385-405.
- EBERT TA (1968) Growth rates of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* related to food availability and spine abrasion. *Ecology* 49: 1075-1091.
- ERNEST RG & NJ BLAKE (1981) Reproductive patterns within sub-population of *Lytechinus variegatus* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea). *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 55: 25-37.
- FALK-PETERSEN IB & S LANNING (1983) Reproductive cycles of two closely related sea urchin species, *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Müller) and *Strongylocentrotus pallidus* (G.O. Sars). *Sarsia* 68: 157-164.
- FENAUX L (1968) Maturation des gonades et cycle saisonnier des larves chez *A. lixula*, *P. lividus* et *P. microtuberculatus* (echinides) à villefranche-Sur-Mer. *Vie Milieu* 13: 1-52.
- ALARCON HE (1975) Oceanographic conditions in coastal water of the Coquimbo Zone. En: Valle JC (ed) *International Symposium Coastal Upwelling Proceedings*: 149-161. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

- FUJI A (1960) Studies on the biology of the sea urchin I. Superficial and histological gonadal changes in gametogenic process of two sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius*. Bulletin Faculty Fisheries Hokkaido University 11: 1-14.
- GIESE AC (1959) Comparative physiology: Annual reproductive cycles of marine invertebrates. Annual Review Physiology 21: 547-576.
- GONOR JJ (1972) Gonadal growth in the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) (Echinodermata: Echinoidea) and the assumptions of Gonadal Index methods. Journal Experimental Marine Biology and Ecology 10: 89-103.
- GONOR JJ (1973) Reproductive cycles in Oregon populations of the echinoid, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) II. Seasonal changes in oocyte growth and in abundance of gametogenic stages in the ovary. Journal Experimental Marine Biology and Ecology 12: 65-78.
- GUISO Ch & JC CASTILLA (1987) Historia de vida, reproducción y avances en el cultivo del erizo comestible chileno *Loxechinus albus* (Molina 1782) (Echinoidea: Echinidae). En: Arana P (ed) Manejo y Desarrollo Pesquero: 59-68. Escuela de Ciencias del Mar, Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso.
- GUTIERREZ J & M OTSU (1975) Periodicidad de las variaciones biométricas de *Loxechinus albus* Molina. Revista de Biología Marina, Valparaíso 15 (2): 179-199.
- HARROLD C & JS PEARSE (1987) The ecological role of schinoders in kelp forest. En: Jangoux M & J Lawrence (eds). Echinoderm Studies 2: 137-233.
- HIMMELMAN JH (1975) Phytoplankton as a stimulus for spawning in three marine invertebrates. Journal Experimental Marine Biology and Ecology 20: 199-214.
- HIMMELMAN JH (1980) Synchronization of spawning in marine invertebrates by phytoplankton. En: Clark WH Jr, Adams TS (eds) Advances in Invertebrate Reproduction: 3-19. Elsevier North Holland, Amsterdam.
- KEATS DW, DH STEELE and GR SOUTH (1984) Depth-dependent reproductive output of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis* (O. F. Müller), in relation to the nature and availability of food. Journal Experimental Marine Biology and Ecology 80: 77-91.
- KENNEDY B & JS PEARSE (1975) Lunar synchronization of the monthly reproductive rhythm in the sea urchin *Centrostephanus coronatus* Verrill. Journal Experimental Marine Biology and Ecology 17: 323-332.
- LANE JM & JM LAWRENCE (1979) Gonadal growth and gametogenesis in the sand dollar *Mellita quinquesperforata* (Leske 1778). Journal Experimental Marine Biology and Ecology 38: 271-285.
- LARRAIN A (1975) Los equinoideos fósiles y recientes de Chile. Gayana Zoología 35: 1-189.
- LAWRENCE JM (1975) On the relationships between marine plants and sea urchin. Oceanography Marine Biology Annual Review 13: 213-286.
- LAWRENCE JM & PW SAMMARCO (1982) Effects of feeding on the environmental echinoidea. En: Jangoux M & JM Lawrence (ed) Echinoderm Nutrition: 499-519. Balkema, Rotterdam.
- LEAHY PS, TC TUTSCHE, RJ BRITTEN & EH DAVIDSON (1978) A large scale laboratory maintenance system for gravid purple sea urchins (*Strongylocentrotus purpuratus*). Journal Experimental Zoology 204: 369-380.
- LESSIOS HA (1981) Reproductive periodicity of echinoids *Diadema* and *Echinometra* on two coasts of Panama. Journal Experimental Marine Biology and Ecology 50: 47-61.
- MARTOJA R & MARTOJA-PIERSON (1967) Initiation aux techniques de histologie animale. Masson et Cie (ed), París.
- MCPHERSON BF (1965) Contributions to the biology of the sea urchin *Tripneustes ventricosus*. Bulletin Marine Science 15: 228-244.
- NICHOLS D, GM BISHOP & AT SIME (1983) The effect of depth and exposure on gonad production in the sea urchin *Echinus esculentus* (Echinodermata: Echinoidea) from sites around the English isles. En: Shand J & George JD (eds) Progress in Underwater Science, 8: 61-71.
- NICHOLS D, GM BISHOP & AT SIMER (1985) Reproductive and nutritional periodicities in populations of the European sea urchin, *Echinus esculentus* (Echinodermata: Echinoidea) from the English channel. Journal Marine Biology Assessment 65: 203-220.
- OLIVARES J (1988) Variación temporal de las condiciones oceanográficas de Bahía Herradura de Guayacán (Chile). Biota 4 (2): 89-106.
- PACHECO A & M BERRIOS (1978) Levantamiento batimétrico de precisión de Bahía La Herradura de Guayacán. Informe Técnico. Centro de Investigaciones Submarinas. Serie Oceanografía e Ingeniería, N° 1. Universidad del Norte, Sede Coquimbo.
- PEARSE JS (1972) A monthly reproductive rhythm in the diademid sea urchin *Centrostephanus coronatus* Verrill. Journal Experimental Marine Biology and Ecology 8: 167-186.
- PEARSE JS (1980) Synchronization of gametogenesis in the sea urchins *Strongylocentrotus purpuratus* and *S. franciscanus*. En: Clark WH, Jr, Adams TS (eds) Advances in Invertebrate Reproduction: 53-68. Elsevier North Holland, Amsterdam.
- PEARSE JS (1981) Synchronization of gametogenesis in the sea urchins *Strongylocentrotus purpuratus* and *S. franciscanus*. En: Clark WH & Adams TS (eds). Advances in Invertebrate Reproduction: 53-68. Elsevier North Holland, Amsterdam.
- SCHIEL DR & MS FOSTER (1986). The structure of subtidal algal stands in temperate eaters. Oceanographic Marine Biology Annual Review 24: 265-307.
- SOCAL RR & FJ ROHLF (1969) Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. H. Blume Ediciones, España.
- TYLER PA & JD GAGE (1984) The reproductive biology of echinothriid and cidarid sea urchins from the deep sea (Rockall Trough, North-East Atlantic Ocean). Marine Biology 80: 63-74.
- VADAS RL (1977) Preferential feeding: an optimization strategy in sea urchin. Ecology Monograph 47: 196-203.
- VAZQUEZ J (1989) Estructura y organización de huirales submareales de *Lessonia trabeculata*. Ph. D Tesis Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- VIVIANI CA (1975) Las comunidades marinas litorales en el Norte Grande de Chile. Dirección de Investigaciones Marinas, Universidad del Norte, Iquique.
- WALKER WC (1982) Nutrition of gametes. En: Jangoux M & Lawrence JM (eds) Echinoderm Nutrition: 449-468. Balkema, Rotterdam.
- YOSHIDA M (1952) Some observations on the maturation of the sea urchins *Diadema setosum*. Annotes Zoology Japan 25: 265-271.
- ZAMORA S & W STOTZ (1992) Ciclo reproductivo de *Loxechinus albus* (Molina 1782) (Echinodermata: Echinoidea) en Punta Lagunillas, IV Región, Coquimbo, Chile. Revista Chilena de Historia Natural 65: 121-133.