

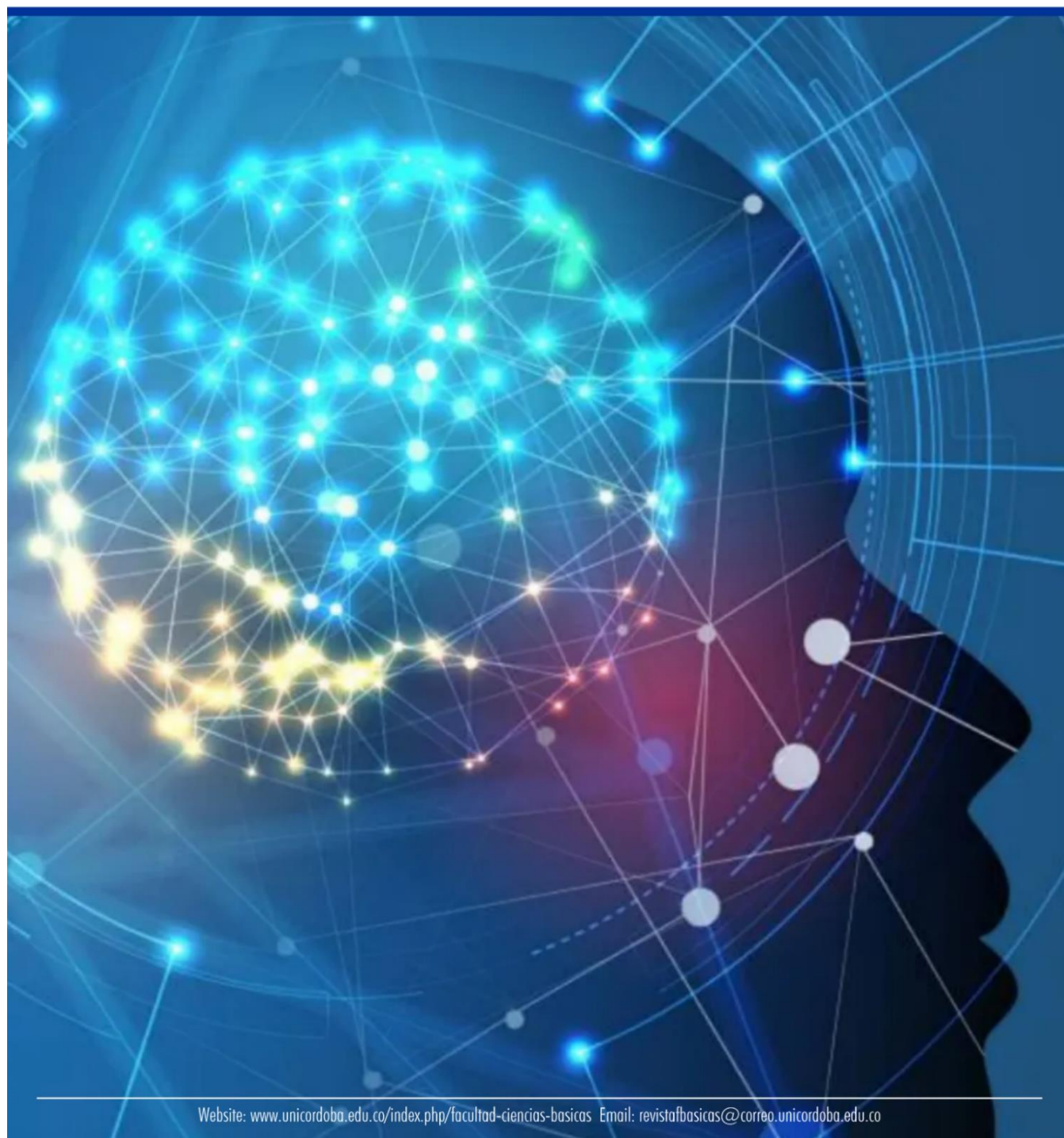


UNIVERSIDAD DE
CÓRDOBA



RFCB Revista Facultad de Ciencias Básicas

Volumen 1- Edición digital N°001 ISSN: 2805-7821



Website: www.unicordoba.edu.co/index.php/facultad-ciencias-basicas Email: revistafbasicas@correo.unicordoba.edu.co

Some aspects of reproductive biology of *Holothuria grisea* (Aspidochirotida: Holothuriidae) at Cispatá bay, Colombia

Algunos aspectos de la biología reproductiva de *Holothuria grisea* (Aspidochirotida: Holothuriidae) en la bahía de Cispatá, Colombia

Carlos A. NISPERUZA P^{1*}., Juan B. YEPES E¹., y Jorge A. QUIRÓS R².

¹Universidad de Córdoba - Colombia, Facultad de Ciencias Básicas, Grupo de Biotecnología, Departamento de Química y Biología. *E-mail: carlosnisperuzap@correo.unicordoba.edu.co ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2312-4677> ; E-mail: jyepes@correo.unicordoba.edu.co ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1336-4623>

²Universidad de Córdoba – Colombia, Grupo de Investigación Química de los Productos Naturales: PRONAT. E-mail: jquiros@correo.unicordoba.edu.co ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2618-3282>

Recibido: agosto 4 de 2021

Aceptado: octubre 13 de 2021

Publicado: noviembre 19 de 2021

Abstract

Holothuria grisea is a species distributed throughout the Caribbean and which been illegally extracted in Colombia, which is further aggravated by the ignorance of its biology and ecology. This study evaluated some aspects of the reproductive biology of *H. grisea* at Cispatá Bay from organisms collected between April and November 2015. The gonadal index and the determination of the gametogenic stages were calculated based on classical histological methods. In the present study, 80 individuals were analyzed, of which 47.5% were males, 45% females and 7.5% did not present gonadal tissue. Microscopic and histological observations made it possible to identify three gonadal stages for the species: growth, maturity and post-spawning. It was evidenced that this dioecious holothuroid has a 1: 1 sex ratio, with a continuous reproduction cycle presenting three reproductive peaks in the eight months studied. Finally, the length of the first gonadal maturity for the species was 13.5 cm. The information obtained in this work could be of great use in the future from the point of view of the sustainability of this resource and the implementation of practical management programs.

Keyword: Echinoderms; histology; Gonadosomatic index; reproduction

Resumen

Holothuria grisea es una especie que se distribuye a lo largo del Caribe y la cual ha sido extraída ilegalmente en Colombia, lo que se agrava aún más por el desconocimiento de su biología y ecología. Este estudio, evaluó algunos aspectos de la biología reproductiva de *H. grisea* en la Bahía de Cispatá, a partir de organismos recolectados entre abril y noviembre de 2015. Se calculó el índice gonadal y la determinación de los estadios gametogénicos con base en métodos histológicos clásicos. En el presente estudio, fueron analizados 80 individuos, de los cuales el 47.5% fueron machos, 45% hembras y el 7.5% no presentaron tejido gonadal. Las observaciones microscópicas e histológicas permitieron identificar tres estadios gonadales para la especie: crecimiento, madurez y post-desove. Se evidenció que este holotúrido dioico presenta una proporción sexual 1:1, con un ciclo de reproducción continuo presentando tres picos reproductivos en los ocho meses estudiados. Por último, la talla de primera madurez gonadal para la especie fue 13.5 cm. La información obtenida en este trabajo podría ser de gran utilidad a futuro desde el punto de vista de la sostenibilidad de este recurso y de la implementación de programas prácticos de gestión.

Palabras clave: Equinodermos; histología; índice gonadosomático; reproducción

INTRODUCCIÓN

El phylum Echinodermata está comprendido por invertebrados estrictamente marinos distribuidos en cinco clases, de las cuales Holothuroidea representa el 90% de la biomasa del fondo marino considerándose como uno de los grupos más dominantes (De Leo et al., 2010).

Los holotúridos realizan importantes funciones ecológicas en los ecosistemas marinos como la bioturbación del sedimento e influyen en el reciclado de nutrientes (Purcell et al., 2013). Además de su importancia ecológica, representan un importante recurso pesquero exportado principalmente a países asiáticos, lo cual ha fomentado la creación de nuevas pesquerías en todo el mundo (Eriksson et al., 2015). La demanda de este recurso ha provocado una sobreexplotación, la cual se ha expandido a otras regiones, como Isla Galápagos, Chile, Rusia y el Caribe. En el caso específico del Caribe colombiano, en algunas localidades los pepinos de mar han sido capturados ilegalmente sin ningún tipo de regulación y vendidos por pescadores artesanales a precios insignificantes (Puentes et al., 2014; Acosta et al., 2021). A pesar de esta problemática, en Colombia existe un vacío de información sobre la biología y pesquería de estos organismos, por lo tanto, hay un gran potencial para la investigación en diversas áreas relacionadas (Forero et al., 2013).

Holothuria grisea es una especie de pepino de mar del orden Aspidochirotida, que habita en pastos marinos, pero se le puede encontrar en arrecifes y fondos blandos a bajas profundidades (Pawson et al., 2010). Este holotúrido es catalogado como un recurso hidrobiológico con potencial pesquero, y pese a que no constituye en la actualidad un recurso comercial, se han

registrado extracciones ilegales y confiscamientos en algunos lugares del Caribe colombiano (Benavides-Serrato, 2006). Para el caso de la bahía de Cispatá, los pescadores artesanales mencionan que en la década de los 90 hubo una extracción insostenible de esta misma especie (E. A. Díaz, comunicación personal, 12 de abril, 2014; Nisperuza-Pérez et al., 2018).

Por otra parte, estudiar la historia de vida de organismos bentónicos es clave para el entender la importancia de las especies a nivel individual en el funcionamiento del ecosistema, así como para reconocer su susceptibilidad a las distintas actividades antrópicas (Rijnsdorp et al., 2018). En el caso de especies con potencial pesquero, la biología reproductiva es fundamental para su buena gestión. Así mismo, conocer las características reproductivas pueden ayudar a restaurar y mejorar las poblaciones naturales, procesos esenciales para los programas de cría y acuicultura (Wang et al., 2015). El objetivo del presente trabajo es evaluar la biología reproductiva de *H. grisea* en la bahía de Cispatá a partir de la determinación de estadios de madurez gonadal, talla de primera madurez gonadal, proporción sexual y ciclo reproductivo.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo a partir de organismos recolectados, desde abril a noviembre de 2015 en el sector La Ahumadera (9° 24'44.90" N y 75° 47'43.73" W) (Fig. 1), ubicada en la zona de uso sostenible de la bahía de Cispatá y la cual cuenta con una extensión de 1.08 km² en donde predomina un sustrato fango-arenoso colonizado principalmente por esponjas y praderas de *Thalassia testudinum* Banks ex König, 1805 (Quirós-Rodríguez, 2015).

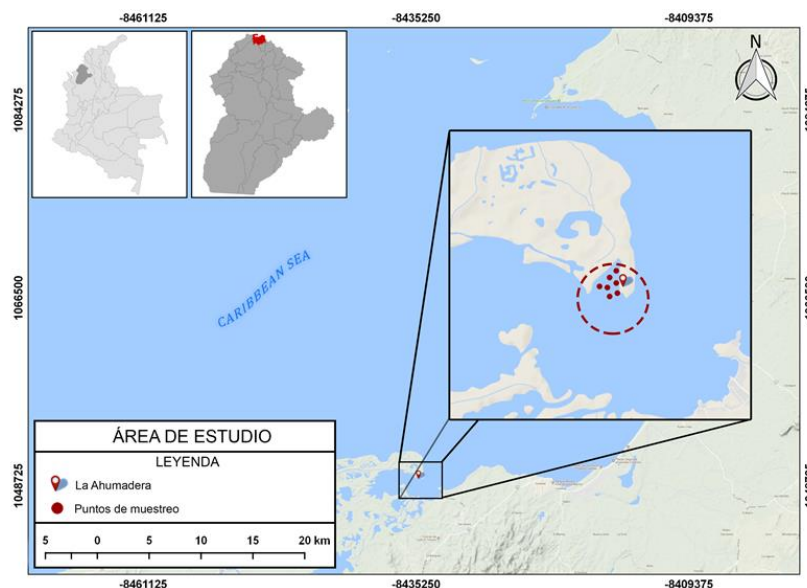


Figura 1. Localización del sector La Ahumadera en la Bahía de Cispatá, Colombia.

Mensualmente, se recolectaron 10 individuos de *H. grisea*, los cuales fueron empacados en bolsas herméticas y relajados con sal epsom (Solís-Marín y Mata-Pérez, 1999). Posteriormente se almacenaron en neveras de icopor y transportaron al laboratorio de Histopatología de la Universidad de Córdoba. La determinación de la longitud total de los organismos se realizó con una cinta métrica. Para la disección y extracción de la gónada, se hizo un corte con una cuchilla siguiendo el plano sagital en la división dorso-ventral. Luego de ser extraída la gónada se procedió a determinar el peso de los organismos eviscerados y de la gónada con una balanza analítica (Precisa, XT 220A).

Cada gónada fue fijada en formalina al 4% (en agua de mar) durante 24 horas, posteriormente se cambiaron a alcohol al 70% para su preservación. Se escogió el túbulo más representativo de la gónada y se tomaron tres fragmentos del tejido de aproximadamente 1 a 2 cm, luego se colocaron dentro de casetes histológicos para seguir con la técnica de inclusión. Después de tener los tejidos emparafinados, se trasladaron al Instituto Colombiano Agropecuario (ICA) del municipio de Cereté, en donde se hicieron cortes longitudinales (3.5 μ m de espesor) a los túbulos utilizando un micrótopo de rotación manual. Los cortes se tiñeron mediante el

método Hematoxilina-Eosina y los montajes se realizaron con bálsamo de Canadá.

Las placas fueron observadas en un microscopio óptico Carlz Zeiss stemi 2000 a un aumento de 4x, 10x y 40x con el fin determinar el sexo de cada uno de los organismos. Las imágenes fueron procesadas en un Software analizador de imágenes (Carl Zeiss Axiovision 4,3). Las fases de desarrollo gonádico se establecieron con base en escalas de madurez sexual usualmente descritas para holotúridos (Rasoloforina et al., 2005; Fajardo-León et al., 2008; Keshavarz et al., 2012). Para la asignación de las escalas de maduración se tuvieron en cuenta las características celulares distintivas del núcleo, citoplasma, la pared del epitelio folicular y el germinal (Asha y Muthiat, 2008; Venâncio et al., 2021).

Se procedió a determinar la proporción sexual de la especie aplicando la prueba χ^2 de bondad de ajuste, y se compararon los valores observados y esperados en la frecuencia de ocurrencia para hembras y machos utilizando el programa XLSTAT 7.5.2. Para brindar una base al manejo pesquero de la especie, se estimó longitud mínima de la primera madurez sexual (L_{50}), para ello se utilizaron las frecuencias acumuladas relativas del 50% de los individuos maduros (Saborido-

Rey, 2004). Por otro lado, el índice gonadosomático (IG) se determinó a partir de la ecuación utilizada por Santos et al. (2017).

$$IG = (P_{\text{gon}} / P_{\text{evis}}) * 100.$$

Dónde: P_{gon} es el peso gonadal y P_{evis} corresponde al peso del organismo eviscerado.

RESULTADOS

Se recolectaron un total de 80 individuos de *H. grisea*, 38 machos (47.5%), 36 hembras (45%) y seis individuos sin tejido gonadal (7.5%), estos últimos fueron registrados en los meses de julio, agosto, septiembre y octubre (Fig. 2). El mayor número de machos se encontraron en los meses de mayo y septiembre, y en el caso de las hembras en junio y octubre (Fig. 2). La prueba de bondad de ajustes de X^2 no mostró diferencias estadísticamente significativas en la proporción sexual 1:1 ($X^2 = 0.13$; $gl=1$; Alfa= 0.05)..

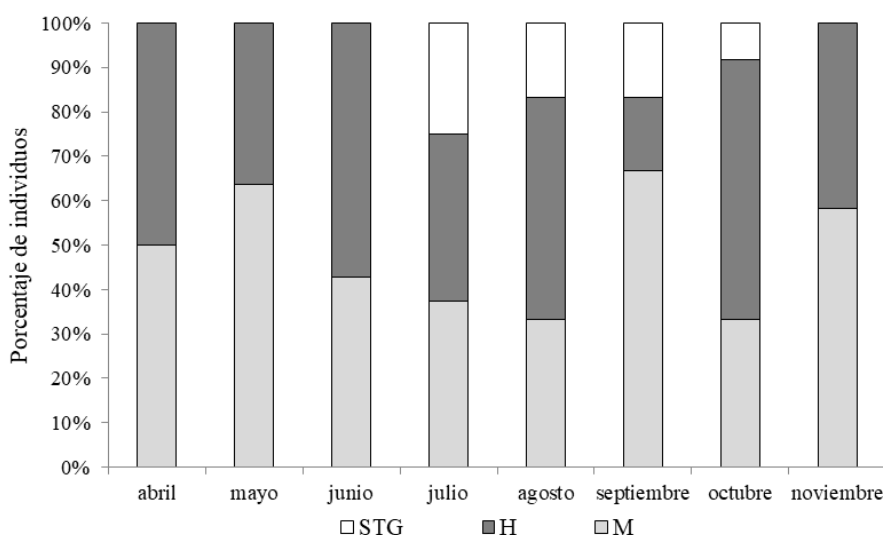
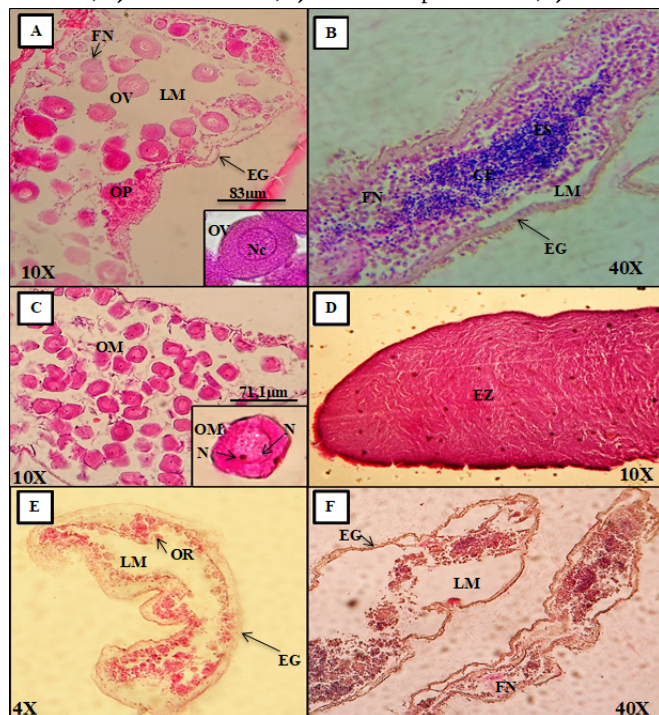


Figura 2. Porcentaje de individuos machos (M), hembras (H) y sin tejido gonadal (STG) registrados en el sector La Ahumadera, bahía de Cispatá.

Con base en las características histológicas se observaron y describieron tres estadios de desarrollo gonadal para ambos sexos: crecimiento (I), maduración (II) y post-desove (III). El estadio que más se presentó fue el de maduración en 36 individuos, seguido del estadio de crecimiento y por último post-desove con 20 y 18 individuos respectivamente. A continuación, se detallan las características para cada estadio en ambos sexos.

Estadio I (Crecimiento): En ambos sexos se evidencian algunos fagocitos nutritivos dispersos en el lumen. En las hembras, los ovocitos tempranos y previtelogénicos presentan forma irregular y se encuentran adheridos al epitelio germinal; algunos ovocitos vitelogénicos solitarios están en el centro del lumen junto con fagocitos nutritivos (Fig. 3A). En los machos, los espermatocitos primarios y las espermatogonias se encontraron próximos al epitelio germinal y en el caso de los espermatozoides, formaron agregaciones en la parte central del lumen (Fig. 3B).

Figura 3. Estados de madurez gonadal para hembras y machos en individuos colectados de *H. grisea* en la bahía de Cispatá, **a)** Hembra en crecimiento, **b)** Macho en crecimiento, **c)** Hembra en madurez, **d)** Macho maduro, **e)** Hembra en post-desove, **f)** Macho



en post-desove. Abreviaturas: FN: Fagocitos nutritivos; LM: Lumen; EG: Epitelio germinal; OP: Ovocito pre-vitelogénico; OV: Ovocito vitelogénico; OM: Ovocito maduro; OR: Ovocito remanente; NC: Núcleo; NL: Nucléolo CE: Columna de espermatozoides; ES: Espermatogonias; EZ: Espermatozoides.

Estadio II (Maduración): Este estadio, se caracterizó porque el lumen se encuentra lleno de gametos maduros y hay ausencia de fagocitos nutritivos (Fig. 3 C-D). Los ovocitos en las hembras presentan forma poligonal provista de gránulos corticales en la superficie y el nucléolo es claramente apreciado. En el caso de los machos, todo el lumen está ocupado por espermatozoides.

Estadio III (Post-desove): se observan relictos o residuos de gametos acompañados de fagocitos nutritivos dispersos en el lumen (Fig. 3 E-F). En las hembras, el epitelio germinal es grueso y acompañado de ovocitos remanentes. En los machos, hay

espermatozoides dispersos en el lumen, pero en menor concentración que en el estadio II.

En cuanto a la talla de los individuos colectados, esta varió entre 6.5 y 23 cm con un promedio de $\bar{X}=14.5 \pm DE=3.8$ cm, los machos presentaron una mayor longitud promedio que las hembras, pero estas diferencias no fueron significativas al contrastar las medias mediante la prueba t student ($P\text{-valor} > 0.05$). El individuo más pequeño en estadio II presentó una talla de 9.6 cm. La talla en donde el 50% de los individuos se encontraba en estadio de maduración o talla mínima de la primera madurez sexual (L_{50}) de *H. grisea* en la bahía de Cispatá fue de 13.5 cm (Fig.4).

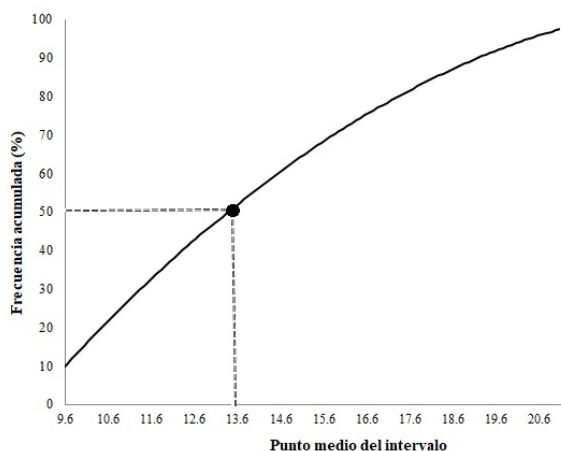


Figura 4. Probabilidad de madurez sexual con base en la longitud corporal de *Holothuria grisea* en la bahía de Cispatá.

En cuanto al índice gonadosomático, este presentó una tendencia similar en ambos sexos. Los valores del IG en machos varió de 0.05 a 3.9 y en el caso de las hembras, en un intervalo entre 0.12 a 4.05. La prueba t- Student evidenció que no se presentaron diferencias estadísticamente significativas en los valores del IG entre machos y hembras ($P\text{-valor} > 0.05$).

El IG para ambos sexos presentó un pico en el mes abril, posteriormente decreció considerablemente en mayo y junio, presentando los menores valores en este último mes, aumentando sus valores en julio, en donde los machos alcanzaron el valor máximo del IG ($\bar{X}=3.9 \pm SE=0.89$), nuevamente hubo una disminución en el mes de agosto y un ligero aumento para el mes de septiembre, posteriormente se evidenció otro pico para

el mes de octubre, en donde las hembras alcanzaron el valor del IG más alto (4.05 ± 0.1), para el último mes de

muestreo se presencié nuevamente una disminución considerable del IG para ambos sexos (Fig. 5).

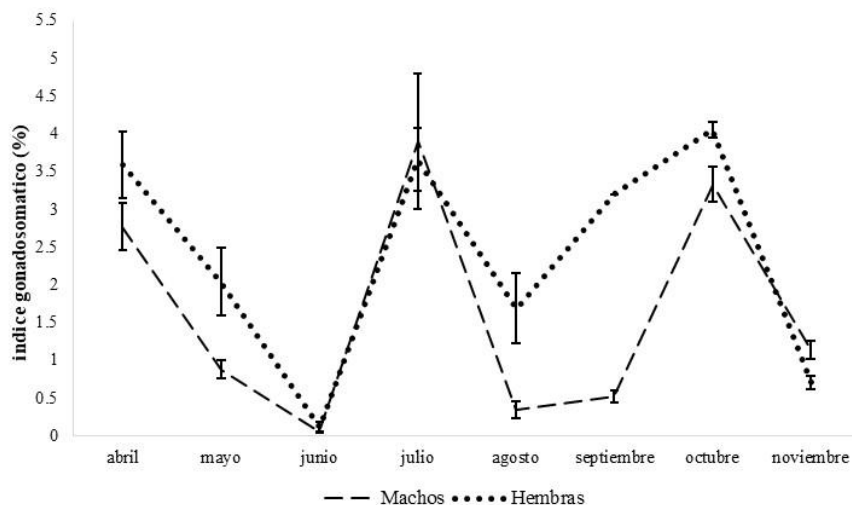


Figura 5. Promedio mensual por sexos del índice gonadosomático y sus errores estándares.

Al realizar una comparación e integración de la información obtenida a partir de la caracterización del desarrollo gonádico y las variaciones del IG, se pudo observar una tendencia similar y cercanamente relacionada durante los meses de abril y julio, pero se evidenció un comportamiento disímil en el mes de noviembre, en el cual se registró el mayor número de individuos maduros, pero no se presentó un pico del IG en este mes sino en el mes de octubre, por lo que el tercer pico reproductivo de la especie puede presentarse entre estos dos meses.

DISCUSIÓN

En este estudio se confirma que *H. grisea* es una especie gonocórica que no presenta dimorfismo sexual externo. En el caso de la proporción sexual estimada, el resultado obtenido coincide con lo reportado por Bueno et al. (2015) y Leite-Castro et al. (2016) para la misma especie en Brasil, así como también, para otras especies de la familia Holothuriidae, como *H. floridana* (Ramos-Miranda et al., 2017), *H. mexicana* (Rogers et al., 2018) y *H. forskali* (Ballesteros et al., 2021). La proporción sexual 1:1 es característica de especies con reproducción sexual y parece ser una estrategia de asignación de recursos para un suministro adecuado de gametos,

maximizando el éxito de la fertilización (Kahng et al., 2011). Esta proporción es aparentemente es una característica conservativa del phylum Echinodermata, ya que se ha observado en otras clases con reproducción sexual, como Asteroidea (Cossi et al., 2015; Pérez et al., 2017), Ophiuroidea (Benítez-Villalobos et al., 2012; Tominaga y Komatsu, 2013) y Echinoidea (Sindique y Ayub, 2019; Elakkermi et al., 2021).

Los estadios de madurez gonadal para *H. grisea* identificados en este trabajo, se ajustan a los documentados por Bueno et al. (2015) y son fácilmente diferenciables por la forma y presencia de células. La presencia asidua de individuos maduros durante el periodo de muestreo puede suponer un patrón de reproducción poblacional continuo para la especie en la bahía de Cispata. Este modelo reproductivo se ha documentado para un número creciente de especies principalmente las que se encuentran a lo largo del ecuador o a grandes profundidades, presentando individuos maduros a lo largo de todo el año (Ortiz, 2011).

La ausencia de gónadas en individuos pequeños puede atribuirse a que aún no hubieran alcanzado la primera madurez sexual (Ortiz, 2011), y en individuos de mayor

longitud a un posible proceso de reabsorción de túbulos (López et al., 2010). Este modelo de reabsorción gonadal se ha registrado en otras especies de la familia Holothuriidae como *Holothuria fuscogilva*, *H. scabra* y *Actinopyga mauritiana* (Ramofafia y Byrne, 2001) y es producto de la degradación de todos los gametos que no fueron liberados, con el fin de reutilizar esta energía y dando como resultado la degeneración de la gónada.

Teniendo en cuenta que *H. grisea* ha sido foco de explotación ilegal en la bahía de Cispatá y en algunas zonas del Caribe colombiano, se hizo necesario, ante un posible aprovechamiento sostenible de este recurso, estimar la talla de primera madurez de la especie para el área de estudio, ya que esta es necesaria en la gestión de los límites de captura (Conand, 2008). La justificación biológica de esta medida está relacionada con maximizar el rendimiento por recluta, de tal forma que se permita a los individuos desovar antes de la cosecha, además de una razón económica, ya que individuos más grandes ordenan un mejor precio que los individuos pequeños. El valor del L_{50} obtenido en esta investigación indica que la especie se reproduce cuando tiene tallas intermedias e incluso pequeñas, lo cual es típico de especies poco longevas (López et al., 2010). Este resultado se ajusta a lo documentado en algunos congéneres como *H. floridana* (Ramos-Miranda et al., 2012) y *H. poli* (Slimane-Tamacha et al., 2019); pero difieren de *H. arguinensis* (Marquet et al., 2017) y *Holothuria (Microthele)* sp. (Cahuzac et al., 2019), cuyas tallas de primera madurez sexual están por encima de 20 cm.

El método del índice gonadal, se utiliza a menudo como una medida de la condición reproductiva en invertebrados, basado en la suposición de que la proporción de tamaño de las partes del cuerpo del animal varía poco con los cambios en el tamaño del animal (Gonor, 1972). Los mayores valores de este índice en las hembras, puede atribuirse a que los ovarios poseen ovocitos cuyos volúmenes son mayores en comparación con los espermatozoides, los cuales, a pesar de estar en mayor cantidad en la gónada, ocupan un menor volumen (Gutiérrez, 2011).

Al comparar los resultados histológicos con el IG se pudo evidenciar tres picos reproductivos de *H. grisea* en el periodo estudiado, los cuales se presentaron en épocas climáticas distintas. Leite-Castro et al. (2016) manifiesta que esta especie, por su distribución intermareal ha evolucionado para ajustar su ciclo reproductivo a la fluctuación de los factores ambientales.

CONCLUSIONES

Según los resultados encontrados se concluye que los aspectos reproductivos de *H. grisea* estudiados en la bahía de Cispatá, se ajustan a los de muchas especies de holotúridos tropicales, siendo una especie dioica, con una proporción sexual 1:1. Las observaciones histológicas permitieron identificar tres estadios de madurez gonadal para ambos sexos. La especie presenta un ciclo de reproducción continuo, con tres picos reproductivos en los ocho meses estudiados y en cuanto al tamaño mínimo de madurez gonadal este fue de 13.5 cm. Los parámetros calculados en esta investigación pueden ser útiles ante una posible utilización sostenible de este recurso, sin embargo, proponemos una investigación más extensa, que abarque de dos a tres años de observación, para así establecer el patrón completo de reproducción de *H. grisea* además de realizar estudios de desove y fecundidad bajo condiciones controladas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Universidad de Córdoba por el financiamiento de este trabajo, a la Asociación de Caimaneros de San Antero (ASOCAIMAN) por su ayuda en la fase de campo. Agradecemos al personal de los laboratorios de Histopatología y Microscopia de la Universidad de Córdoba por su asesoría técnica en la realización de los cortes histológicos y observación de las muestras.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acosta, E. J., Rodríguez-Forero, A., Werding, B. y Kunzmann, A. (2021). Ecological and reproductive characteristics of holothuroids *Isostichopus badionotus* and *Isostichopus* sp. in Colombia. *PloS one*, 16(2): e0247158.
- Asha, P. y Muthiat, P. (2008). Reproductive Biology of the commercial sea cucumber *Holothuria spinifera* (Echinodermata:

Holothuroidea) from Tuticorin, Tamil Nadu, India. *Aquaculture International*, 16:231-242. <https://doi.org/10.1007/s10499-007-9140-z>

Ballesteros, T., Tubío, A., Rodríguez, R., Hernández, A., Costas, D. y Troncoso, J. (2021). Reproductive cycle of the sea cucumber *Holothuria forskali* (Holothuroidea: Holothuriidae) in the Ría de Vigo (NW of Spain). *Revista de Biología Tropical*, 69(1): 101-117. <https://doi.org/10.15517/rbt.v69isuppl.1.46331>

Benavides-Serrato, M. (2006). Taxonomic list of the shallow water echinoderms of Puerto Rico with new information for La Parguera (Tesis de Maestría, Universidad de Puerto Rico). <https://scholar.uprm.edu/handle/20.500.11801/591>

Benítez-Villalobos, F., Aguilar-Duarte, C. y Ávila-Poveda, O. (2012). Reproductive biology of *Ophiocoma aethiops* and *O. alexandri* (Echinodermata: Ophiuroidea) from Estacahuete Bay, Oaxaca, Mexico. *Aquatic Biology*, 17(2): 119-128. <https://doi.org/10.3354/ab00467>

Borges, M., Yokoyama, L. y Amaral, A. (2009). Gametogenic cycle of *Ophioderma januarii*, a common Ophiidermatidae (Echinodermata: Ophiuroidea) in southeastern Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 26(1): 118-126. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702009000100018>

Bueno, M., García-Tavares, Y., Di-Domenico, M. y Borges, M. (2015). Gametogenesis and weight change of body organs of the sea cucumber *Holothuria (Halodeima) grisea* (Aspidochirotrida: Holothuriidae) in Southern Brazil. *Revista de Biología Tropical*, 63(2): 285-296. <https://dx.doi.org/10.15517/rbt.v63i2.23163>

Cahuzac, S., Conand, C., Govinden, R., Ebrahim, A., Marie, S. y Léopold, M. (2019). Size at sexual maturity of the flower teatfish *Holothuria (Microthele)* sp. in the Seychelles. *SPC Bêche-de-mer Information Bulletin*, 39: 19-26.

Conand, C. (2008). Population status, fisheries and trade of sea cucumbers in Africa and the Indian Ocean. In V. Toral-Granda, A. Lovatelli and M. Vasconcellos (eds). *Sea cucumbers. A global review of fisheries and trade*. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper. No. 516. Rome, FAO. pp. 143-193.

Cossi, P., Boy, C., Giménez, J. y Pérez, A. (2015). Reproductive biology and energy allocation of the sea star *Cosmasterias lurida* (Echinodermata: Asteroidea) from the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Polar Biology*, 38(9):1321-1333. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1696-x>

De Leo, F.C., Smith, C.R., Rowden, A.A., Bowden, D.A. y Clark, M.R. (2010). Submarine canyons: hotspots of benthic biomass and productivity in the deep sea. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 277(1695): 2783-2792. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0462>

Elakkeri, M., Mezali, K. y Soualili, D. L. (2021). Interpopulation variability of the reproductive cycle of *Arbacia*

lixula (Echinodermata: Echinoidea) in the Mostaganem shallow-water area (south-western Mediterranean). *Regional Studies in Marine Science*, 45:101810. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101810>

Eriksson, H., de la Torre-Castro, M., Purcell, SW et al. (2015). Lessons for resource conservation from two contrasting small-scale fisheries. *AMBIO*, 44: 204-213. <https://doi.org/10.1007/s13280-014-0552-5>

Fajardo-León, M., Suárez-Higuera, M., Del Valle-Manríquez, A. y Hernández-López, A. (2008). Biología reproductiva del pepino de mar *Parastichopus parvimensis* (Echinodermata: Holothuroidea) de Isla Natividad y Bahía Tortugas, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas*, 34 (2): 165-177.

Forero, A. R., Hernández, W. V. y Martínez, V. A. (2013). First insight into Colombian Caribbean sea cucumbers and sea cucumber fishery. *SPC Beche-de-Mer Information Bulletin*, 33: 9-13.

Gutiérrez, I. (2011). *Biología reproductiva de Holothuria (Stauropoda) fuscocinerea Jaeger, 1833 (Echinodermata: Holothuroidea) en Bahía La entrega, Oaxaca. México (Tesis de pregrado, Universidad del mar)*. <http://rediberoamericanaequinodermos.com/wp-content/uploads/2015/09/Gutierrez-Mendez-2011-Rep-Holothuria-fuscocinerea-Oaxaca-UMAR-Lic.pdf>

Gonor, J. J. (1972). Gonad growth in the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) (Echinodermata: Echinoidea) and the assumptions of gonad index methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 10: 89-103. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(72\)90095-0](https://doi.org/10.1016/0022-0981(72)90095-0)

Kahng, S., Benayahu, Y. y Lasker, H. (2011). Sexual reproduction in octocorals. *Marine Ecology Progress Series*, 443: 265-283. <https://doi.org/10.3354/meps09414>

Keshavarz, M., Mohammadikia, D., Dabbagh, A. y Kamrani, E. (2012). Reproductive biology of the sea cucumber for successful breeding: a review. *Journal Animal Production Advances*, 2(2):208-213.

Leite-Castro, L., De-Souza, J., Salmito-Vanderley., Nunes, J., Hamel, J. y Mercier, A. (2016). Reproductive biology of the sea cucumber *Holothuria grisea* in Brazil: importance of social and environmental factors in breeding coordination. *Marine Biology*, 163(3): 1-13. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-2842-x>

López, J., Herrero Pérezrul, D., Reyes Bonilla, H., García-Domínguez, H. y Turrubiates, M. (2010). *Reproductive cycle of Holothuria (Selenkothuria) lubrica Selenka, 1867 (Echinodermata: Holothuroidea) in Bahía de La Paz, México*. Echinoderms: Durham - Proceedings of the 12th International Echinoderm Conference.

Mariante, F., Lemos, G., Eutrópio, F. y Gomes, L. (2009). Reproductive biology of *Echinometra lucunter* (Echinodermata:

Echinoidea) in Praia da Costa, Vila Velha, Espírito Santo. *Zoologia (Curitiba)*, 26(4): 641-646. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702009000400008>

Marquet, N., Conand, C., Power, D. M., Canário, A. V. y González-Wangüemert, M. (2017). Sea cucumbers, *Holothuria arguinensis* and *H. mammata*, from the southern Iberian Peninsula: variation in reproductive activity between populations from different habitats. *Fisheries Research*, 191: 120-130.

Nisperuza-Pérez, C. A., Padilla Cantero, J. y Quirós-Rodríguez, J. A. (2018). Densidad poblacional y estructura de talla del pepino de mar *Holothuria (Halodeima) grisea* (Aspidochirotida: Holothuriidae) en aguas someras del sur del golfo de Morrosquillo, Caribe Colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 66(2): 776-787. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v66i2.33408>

Ortiz, E. (2011). *Biología reproductiva del pepino de mar Holothuria (Selenothuria) glaberrima* Selenka, 1867 Santa Marta, Colombia (Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia). <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/10888>

Pawson, D. L., Pawson, D. J. y King, R. A. (2010). A taxonomic guide to the Echinodermata of the South Atlantic Bight, USA: 1. Sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea). *Zootaxa*, 2449: 1-48. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2449.1.1>

Pérez, A. F., Frayse, C. P., Boy, C. C., Epherra, L. y Calcagno, J. Á. (2017). Reproductive biology and energetics of the brooding sea star *Anasterias antarctica* (Echinodermata: Asteroidea) in the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 65(1): S221-S232. <https://doi.org/10.15517/RBT.V65I1-1.31690>

Puentes, V., Escobar, F., Polo, C. y Alonso, J. (2014). Estado de los Principales Recursos Pesqueros de Colombia- 2014. Serie Recursos Pesqueros de Colombia – AUNAP: Oficina de Generación del Conocimiento y la Información, Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca. <https://www.aunap.gov.co/wp-content/uploads/2016/05/ESTADO-DE-PRINCIPALES-RECURSOS-PESQUEROS-EN-COLOMBIA-2014-version-digital.pdf>

Purcell, S.W., Mercier, A., Conand, C., Hamel, J.F., Toral-Granda, M.V., Lovatelli, A. y Uthicke, S. (2013). Sea cucumber fisheries: global analysis of stocks, management measures and drivers of overfishing. *Fish and Fisheries*, 14(1): 34-59. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2011.00443.x>

Quirós-Rodríguez, J. (2015). Equinodermos en fondos someros del sector La Ahumadera, Bahía de Cispata, Córdoba, Caribe colombiano. *Acta Biológica Colombiana*, 20 (1):101-108. <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v20n1.42529>

Ramofafia, C. y Byrne, M. 2001. Assessment of the 'tubule recruitment model' in three tropical Aspidochirote holothurians. *SPC Beche-de-Mer Information Bulletin*, 15:13-16.

Ramos-Miranda, J., del Río-Rodríguez, R., Flores-Hernández, D., Rojas-González, R.I., Gómez-Solano, M., Cu-Escamilla, A.D., Gómez-Criollo, F., Sosa-López, A., Torres-Rojas, Y. y Juárez-Camargo, P. (2017). Reproductive cycle of the sea cucumber *Holothuria floridana* in the littorals of Campeche, Mexico. *Fisheries Science*, 83 (5), 699-714. <https://doi.org/10.1007/s12562-017-1100-6>

Ramos, J., Flores, D., Flores, E., Pech, D., Soto, J.L., Solís, F., Ayala, L., Del Río, R., Rendón, J., Pacheco, M., Can, F., Duarte, A. y Aguilar, F. (2012). El pepino de mar (*H. floridana*) en las costas de Campeche. Informe final de investigación. FOMIX-Campeche-CONACYT; Secretaría de Medio Ambiente y Aprovechamiento Sustentable, Gobierno del Estado de Campeche. pp. 1-79.

Rasoloforina, R., Vaitilingon, D., Eeckhaut, I. y Jangoux, M. (2005). Reproductive cycle of edible echinoderms from the southwestern Indian Ocean, western Indian Ocean. *Journal of Marine Science*, 4(1): 61-75. <https://doi.org/10.4314/wiojms.v4i1.28473>

Rijnsdorp, A.D., Bolam, S. G., García, C., Hiddink, J. G., Hitzon, N.T., van Denderen, P.D. y van Kooten, T. (2018). Estimating sensitivity of sea-bed habitats to disturbance by bottom trawling base don the longevity of benthic fauna. *Ecological Applications*, 28: 1302-1312. <https://doi.org/10.1002/eap.1731>

Rogers, A., Hamel, J. F. y Mercier, A. (2018). Population structure and reproductive cycle of the commercial sea cucumber *Holothuria mexicana* (Echinodermata: Holothuroidea) in Belize. *Revista de Biología Tropical*, 66(4), 1629-1648. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v66i4.32551>

Saborido-Rey, F. (2004). Ecología de la reproducción y potencial reproductivo en las poblaciones de peces marinos. Curso de doctorado 2002-2004, Instituto de Investigaciones Marinas (CSIC), Universidad de Vigo, España. pp. 1-71.

Santos, R., Dias, S., Tecelão, C., Pedrosa, R. y Pombo, A. (2017). Reproductive biological characteristics and fatty acid profile of *Holothuria mammata* (Grube, 1840). *SPC Beche-de-mer Information Bulletin*, 37: 58-64.

Siddique, S. y Ayub, Z. (2019). Reproduction of the Sea Urchin *Echinometra mathaei* (Echinoidea: Echinodermata) Found on Buleji, Rocky Coast, Pakistan, North Arabian Sea. *Thalassas*, 35: 551-560. <https://doi.org/10.1007/s41208-019-0125-2>

Slimane-Tamacha, F., Soualili, D. L. y Mezali, K. (2019). Reproductive biology of *Holothuria (Roweothuria) poli* (Holothuroidea: Echinodermata) from Oran Bay, Algeria. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin*, 39: 47-53.

Solís-Marín, F. y Mata-Pérez, E. (1999). Taxonomía de Equinodermos. ICMYL-UNAM. CONACYT, ECOSUR, México, 78 Pág.

Tehranifard, A., Uryan, S., Vosoghi, G. y Faterry, S. (2006). Reproductive cycle of *Stichopus hermanni* from Kish Island, Iran. *SPC Beche de mer Information Bulletin*, 24: 22-27.

Tominaga, H. y Komatsu, M. (2013). Reproductive behaviors of the sexually dimorphic brittle star *Ophiodaphne formata* (Koehler, 1905) (Echinodermata: Ophiuroidea). *Zoological science*, 30(7): 519-524.

Venâncio, E., Félix, P. M., Brito, A. C., Sousa, J., e Silva, F. A., Simões, T et al. (2021). Do broodstock diets influence viability and larval development of *Holothuria mammata*?. *Aquaculture*, 536: 736431.

Wang, Q., Zhang, T., Hamel, J.F. y Mercier, A. (2015). *Reproductive biology*. In: Hamel, J.-F., Mercier, A., Yang, H. (Eds.), *The Sea Cucumber Apostichopus japonicus: History, Biology and Aquaculture*. Elsevier, USA, pp. 87–100.