

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE
CIENCIAS MARINAS



BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL ÁNGEL REY *Holacanthus passer*
VALENCIENNES, 1846 Y DEL ÁNGEL DE CORTÉS *Pomacanthus*
***zonipectus* (GILL, 1863) (TELEOSTEI: POMACANT-HIDAE),**
EN LA COSTA SUR-OCCIDENTAL DEL GOLFO DE
CALIFORNIA, MÉXICO.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

CON LA ESPECIALIDAD EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

BIOL. MAR. MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ

ÍNDICE

	Página	
GLOSARIO	i	
ÍNDICE DE FIGURAS	iv	
ÍNDICE DE TABLAS	vii	
RESUMEN	viii	
ABSTRACT	x	
1. INTRODUCCIÓN	1	
2. ANTECEDENTES	6	
3. JUSTIFICACIÓN	8	
4. OBJETIVOS	11	
5. METODOLOGÍA	12	
5.1 .Muestreo*	12	
5.2. Tratamiento histológico	14	
5.3. Proporción de sexos y distribución de tallas	14	
5.4. Fases del desarrollo de la gónada	15	
5.5. Ciclo reproductivo	19	
5.6. Época de reproducción y talla de primera madurez	19	
5.7.Temperatura	20	
5.8. Indicadores de la reproducción	20	
5.8.1. Factor de condición	2	0

5.8.2. Índice gonádico	21
5.9. Fecundidad	22
6. RESULTADOS	27
6.1 Proporción de sexos y distribución de tallas	27
6.2 Fases de desarrollo	31
6.3 Ciclo reproductivo	38
6.4 Época de reproducción y talla de primera madurez..	43
6.5 Temperatura	45
6.6 Indicadores de la reproducción	47
6.6.1 Factor de condición	47
6.6.2 Índice gonádico	51
6.7 Fecundidad	55
7. DISCUSIÓN.	60
8. CONCLUSIONES	75
9. RECOMENDACIONES.	76
10. SUGERENCIAS PARA TRABAJOS FUTUROS	77
11. BIBLIOGRAFÍA	78

GLOSARIO

Atresia

Estructura que resulta de la reabsorción de,, los ovocitos (Nagahama, 1983).

Ciclo gonádico

Evento repetitivo dentro de las gónadas y que conducen a la producción de gametos (Lender *et al.*, 1982)

Ciclo reproductivo

Frecuencia de aparición de las diferentes fases de desarrollo gonádico a través del **año** y que en general es cíclico.

Diandría

Estructura sexual de una población en la que se presentan ambos tipos de macho: primario y secundario (Robertson *et al.*, 1982).

Espermatogénesis

Proceso biológico mediante el cual se producen espermatozoides (Lender *et al.*, 1982).

Espermiducto

Conducto genital que forma la vía de paso de los gametos masculinos o espermatozoides (Lender *et al.*, 1982).

Factor de condición

Valor numérico utilizado para comparar las condiciones físicas de los organismos, con base a la talla del mismo y su peso (Rodríguez-Gutiérrez, 1992).

Folículo postovulatorio

Membranas externas que rodean al **ovocito** y permanecen como residuo después de que el **ovocito** ha sido liberado (Houillon, 1978).

Gónada

Órgano en el que tiene lugar el desarrollo de las células reproductoras o gametos (Lender *et al.*, 1982).

Gonocorismo

Condición de una especie en la que los organismos presentan órganos sexuales de un solo sexo, macho o hembra (Lender *et al.*, 1982).

Hermafroditismo

Tipo de sexualidad propio de las especies cuyos componentes (individuos hermafroditas) desarrollan **simultáneamente** gametos masculinos y femeninos (Lender et al., 1982).

Índice gonádico

Valor numérico que expresa el peso de la gónada en relación a la longitud del pez (Rodríguez, 1992).

Macho primario

Es el macho que nace como tal y que no sufre cambio de sexo durante su vida Robertson et al., **1982**).

Macho secundario

Es el macho producto de la reversión sexual de una hembra (Robertson et al., **1982**).

Monandría

Estructura sexual de una población en la que solo se presenta un tipo de macho, ya sea primario o secundario (Robertson et **al.**, **1982**).

Ovario

Glándula genital femenina en la que tiene lugar la ovogénesis (Lender et al., 1982).

Ovocito

Célula sexual femenina en **fase** de crecimiento y que experimenta la meiosis (Lender **et al.**, **1982**).

Ovocito hidratado

Ovocito que está listo para ser liberado y en el que los gránulos de vitelo se han fusionado, ha aumentado considerablemente de tamaño debido a la absorción de agua (Ceballos-Vázquez, 1993).

Ovogénesis

Proceso de formación de los gametos femeninos (Lender **et al.**, **1982**).

Proporción sexual

La relación de hembras y machos en un grupo de organismos (Ceballos-Vázquez, 1993).

Protoginia

Tipo de hermafroditismo en el que las actividades masculina y femenina son sucesivas en el tiempo, y en el que se desarrollan en primer lugar óvulos y posteriormente espermatozoides (Lender *et al.*, 1982).

Reversión sexual

La transformación de un individuo de un sexo en uno del sexo contrario (Ceballos-Vázquez, 1993).

Reversión sexual premaduracional

Transformación sexual de un individuo que no ha alcanzado la madurez sexual (Hastings, 1989).

Reversión sexual postmaduracional

Transformación sexual de un individuo que ya ha alcanzado la madurez sexual y que por lo tanto es reproductivamente funcional (Hastings, 1989).

Testículo

órgano reproductor masculino de los animales; produce los espermatozoides (Lender *et al.*, 1982).

Vitelo

Material nutritivo en forma de gránulos, presente en el citoplasma de un óvulo (Lender *et al.*, 1982).

INDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. A) Adulto y B) juvenil de <i>Holacanthus passer</i>	4
Figura 2. A) Adulto y B) juvenil de <i>Pomacanthus zonipectus</i>	5
Figura 3. Área de estudio, los asteriscos muestran los lugares de muestreo.	13
Figura 4. Gónada indiferenciada. Tomada a un aumento de 1 Ox.	31
Figura 5. Fases de desarrollo del ovario. a) Reposo, b) Desarrollo, c) Madurez, d) Desove y e) Postdesove. Tomadas a un aumento de 10x.	35
Figura 6. Fases de desarrollo del testículo. a) Reposo, b) Desarrollo, c) Madurez, d) En eyaculación y e) Eyaculado. Tomadas a un aumento de 1 Ox.	36
Figura 7. Organismo hermafrodita de <i>P. zonipectus</i> . Tomada a un aumento de 10x.	37
Figura 8. Distribución de hembras, machos y organismos hermafroditas de <i>P. zonipectus</i>	38
Figura 9. Ciclo reproductivo en hembras de <i>H. passer</i> durante 1992 y 1993.	39
Figura 10. Ciclo reproductivo en machos de <i>H. passer</i> durante 1992 y 1993.	40
Figura 11. Ciclo reproductivo en hembras de <i>P. zonipectus</i> durante 1992 y 1993....	41
Figura 12. Ciclo reproductivo en machos de <i>P. zonipectus</i> durante 1992 y 1993.	42

Figura 13. Relación de la temperatura superficial del agua <i>in situ</i> con la frecuencia de ovarios maduros y en desove a través del año para <i>H. passer</i>	45
Figura 14. Relación de la temperatura superficial del agua <i>in situ</i> con la frecuencia de ovarios maduros a través del año para <i>P. zonipectus</i>	46
Figura 15. Relación del factor de condición con la frecuencia de ovarios maduros y en desove a través del año para <i>H. passer</i>	47
Figura 16. Relación del factor de condición con la frecuencia de testículos maduros y en eyaculación a través del año para <i>H. passer</i>	48
Figura 17. Relación del factor de condición con la frecuencia de ovarios maduros a través del año para <i>P. zonipectus</i>	49
Figura 18. Relación del factor de condición con la frecuencia de testículos maduros y en eyaculación a través del año para <i>P. zonipectus</i>	50
Figura 19. Relación del índice gonádico de hembras con la frecuencia de ovarios maduros y en desove a través del año para <i>H. passer</i>	51
Figura 20. Relación del índice gonádico de machos con la frecuencia de testículos maduros y en eyaculación a través del año para <i>H. passer</i>	52
Figura 21. Relación del índice gonádico de hembras con la frecuencia de ovarios maduros a través del año para <i>P. zonipectus</i>	53

Figura 22. Relación del índice gonádico de machos con la frecuencia de testículos maduros y en eyaculación a través del año para <i>P. zonipectus</i>	54
Figura 23. Datos observados y calculados por el modelo para determinar la muestra mínima para fecundidad en <i>Holacanthus passer</i>	55
Figura 24. Datos observados y calculados por el modelo para determinar la muestra mínima para fecundidad en <i>Pomacanthus zonipectus</i>	56
Figura 25. Relación fecundidad parcial-longitud patrón para <i>H. passer</i>	58
Figura 26. Relación fecundidad parcial-longitud patrón para <i>P. zonipectus</i>	59

INDICE DE TABLAS

	Página
Tabla 1. Tiempos de inmersión para el procesamiento histológico.	1 4
Tabla 2. Frecuencia de machos, hembras e indiferenciados, valores de χ^2 y proporciones de <i>H. passer</i> por mes. El asterisco (*) indica diferencia significativa.	27
Tabla 3. Frecuencia de machos, hembras y valores de χ^2 de <i>H. passer</i> por clase de talla. El asterisco (*) indica diferencia significativa.	28
Tabla 4. Frecuencia de machos, hembras, valores de χ^2 y proporciones de <i>P. zonipectus</i> por mes. El asterisco (*) indica diferencia significativa.	29
Tabla 5. Frecuencia de machos, hembras y valores de χ^2 de <i>P. zonipectus</i> por clase de talla. El asterisco (*) indica diferencia significativa.	30
Tabla 6. Frecuencia de hembras maduras de <i>H. passer</i> por clase de talla.	43
Tabla 7. Frecuencia de hembras maduras de <i>P. zonipectus</i> por clase de talla.	44
Tabla 6. Modelos usados para expresar la relación entre la fecundidad parcial y la longitud patrón de <i>H. passer</i>	57
Tabla 9. Modelos usados para expresar la relación entre la fecundidad parcial y la longitud patrón de <i>P. zonipectus</i>	58

RESUMEN

Se estudiaron diferentes aspectos de la biología reproductiva de dos especies de peces de la familia Pomacanthidae. 200 ejemplares de *Holacanthus passer* y 121 de *Pomacanthus zonipectus* fueron colectados mensualmente durante el periodo de julio de 1992 a junio de 1993 en la localidad denominada Cueva de León y en la Isla Espíritu Santo, Baja California Sur, México. Se determinó la proporción sexual por mes y por clase de talla. En la proporción sexual por mes no hubo diferencia significativa de la proporción 1:1, excepto en octubre para *H. passer*. En el caso de las tallas, en ambas especies, hubo diferencia significativa hacia tallas mayores, lo cual es considerado como evidencia de una estructura sexual protogínica. En *P. zonipectus* se encontraron además, testículos con ovocitos no vitelogénicos, lo cual es otra evidencia de reversión sexual. Estos resultados sugieren que ambas especies son protogínicas. La reversión sexual puede ser premaduracional o postmaduracional, puesto que se encontró hermafroditismo antes y después de la talla de primera madurez (190-200 mm LP). *P. zonipectus* presenta una estructura sexual poblacional diándrica, ya que se encontró evidencia de la presencia de machos primarios y secundarios. Se analizó el desarrollo gonádico mediante técnicas histológicas y se encontró que ambas especies presentan los tipos de células gonadales comunes en los teleósteos, un desarrollo gonádico asincrónico y presentan desoves parciales. Se establecieron 6 fases de desarrollo de la gónada: inmaduro, reposo, desarrollo, madurez, desove o en eyaculación y

postdesove o eyaculado. Se determinó el ciclo reproductivo de cada especie y se encontró que *H. passer* se reproduce de junio a noviembre y *P. zonipectus* de julio a noviembre. El ciclo reproductivo parece estar en función de la variación térmica ya que la época de reproducción se presenta cuando la temperatura del agua alcanza su máximo valor (27-30 °C). Se calcularon el factor de condición y el índice gonádico. En ambas especies, el factor de condición se relaciona de manera inversa, mientras que el índice gonádico tiene una relación directa con el ciclo reproductivo. Asimismo, se estimaron la fecundidad parcial y la fecundidad relativa. En el caso de *H. passer* la fecundidad parcial media se fué de 59, 690 ovocitos y la fecundidad relativa en 333.7 ovocitos/mm LP. Para *P. zonipectus* la fecundidad parcial media fue de 40, 755 ovocitos y la fecundidad relativa de 201.2 ovocitos/mm LP. Se observó una tendencia de la fecundidad parcial media a incrementarse con la talla del pez. Se obtuvo un mejor ajuste con el modelo exponencial en ambas especies. Para *H. passer* el modelo fue $Y = 300.6e^{0.03x}$ con una $r^2 = 0.7891$ y para *P. zonipectus* el modelo fue $Y = 1.45e^{0.05x}$ con una $r^2 = 0.9138$.

ABSTRACT

Different **aspects** of the reproductive biology of two fish species of the family Pomacanthidae were studied. *Holacanthus passer* (200 specimens) and *Pomacanthus zonipectus* (121 specimens) were **collected** monthly between July 1992 and June 1993 at Cueva de León and Isla Espíritu Santo, Baja California Sur, México. The **sex** ratios by month and by length class were determined. The **sex** ratio by month **does** not differ significantly from a 1 :1 ratio, **except in** October for *H. passer*. In both species, there were **significant** differences at larger length. This **is considered evidence** a protogynous sexual structure. Additionally, in *P. zonipectus*, testis with nonvitellogenic oocytes were found. This **is another evidence** of sexual reversion. These results suggest that both species are protogynous. The sexual reversion may be pre- or postmaturity, **because** hermaphroditism was found **before** and after the length maturity (190-200 mm standard length, SL). *P. zonipectus* has a diandric population sexual structure, **because evidence** of primary and secondary males were found. The gonadic development was analyzed using histological techniques. Both species **have** the gonadal **cells common in** teleosts, **an** asynchronic gonadic development, and partial spawning. Six stages of gonadal development were established; immature, resting, developing, mature, spawning, and spent. The reproductive **cycle** for **each** species was determined. *H. passer* reproduces from June to November and *P. zonipectus* from July to November. The reproductive **cycle**, it seems, **is** a function

of the water temperature, **because** the reproductive **season** is when the water temperature **reaches** its maximum (27 to 30 °C). The condition factor and the gonadic index were calculated. In both species, the condition factor related inversely and the gonadic index directly to the reproductive cycle. The partial fecundity and the relative fecundity were estimated. For *H. passer*, the average partial fecundity was 59,690 oocytes and the relative fecundity was of 333.7 oocytes/mm SL. For *P. zonipectus*, the average partial fecundity was 40,755 oocytes and the relative fecundity was of 201.2 oocytes/mm SL. A tendency of the partial fecundity to **increase** with length was observed. The best fit in both species was with **an** exponential model. For *H. passer*, the model was $Y = 300.6e^{0.03x}$ with $r^2 = 0.7891$, and for *P. zonipectus* the model was $Y = 1.45e^{0.05x}$ with $r^2 = 0.9138$.

1. INTRODUCCIÓN

El Golfo de California es una vasta y diversa región marina caracterizada por la presencia de amplias zonas arrecifales rocosas a lo largo de sus costas (Brusca y Thomson, 1975). De todos los ecosistemas marinos, el arrecifal es sin lugar a dudas, el que presenta una mayor diversidad entre las especies que los habitan. Los procesos ecológicos que **sucedan** en ellos y su dinámica energética, han hecho que sean considerados por muchos autores como los ecosistemas más parecidos a un ecosistema cerrado. Sin embargo, y a pesar de tal riqueza específica y abundancia individual, los arrecifes coralinos han sido considerados tradicionalmente como ecosistemas muy frágiles y por tanto fácilmente alterables, aunque en trabajos recientes se habla de grandes facultades regenerativas de sus comunidades (Salm, **1988**).

La gran mayoría de las especies de peces de ornato de importancia comercial en el Golfo de California habitan los arrecifes coralinos y rocosos. Entre ellos se encuentran el ángel rey, *Holacanthus passer* Valenciennes, 1846 (Fig. 1) y el ángel de Cortés, *Pomacanthus zonipectus* (Gill, 1863) (Fig. 2), que son de las especies de mayor demanda y de las más capturadas, debido al gran colorido de sus juveniles, y que son especies que sólo se recolectan en México y en Costa Rica. El ángel rey *H. passer*, se distribuye desde Bahía San Francisquito (en la parte media del Golfo de California) y desde la isla Guadalupe (en el Océano Pacífico) hasta Ecuador y las

islas Galápagos (Gotshall, 1982). Se encuentra desde la zona intermareal hasta profundidades de 76.2 m (Kerstitch, 1987). El ángel de Cortés, *P. zonipectus*, se distribuye en todo el Golfo de California, y desde La Jolla, California hasta Perú. Se encuentra desde la zona intermareal y hasta 30 m de profundidad (Gotshall, 1982).

A pesar de la importancia que tienen estas especies dentro de la pesca de ornato, su pesquería no está reglamentada debido principalmente a que no se han realizado estudios enfocados a su biología básica que den sustento científico para normar esta actividad.

Para comprender el papel que juegan los peces dentro del ecosistema, es necesario entender primero los aspectos de su biología básica tales como desarrollo, crecimiento, reproducción, etc. Además, los distintos patrones de reproducción, en conjunto con las relaciones intraespecíficas de los propios peces, son frecuentemente factores que determinan su distribución en el ecosistema durante el desarrollo de su vida.

En los peces existe una gran diversidad de estrategias reproductivas, debido a esto, el estudio del ciclo gonádico resulta complejo. Este ciclo implica el desarrollo periódico de los órganos reproductores el cual está regulado por factores del medio ambiente y hormonales (Hoar *et al.*, 1983). Asimismo, las gónadas de los peces sufren variaciones cíclicas en concordancia con las épocas del año y con los

cambios ambientales (Vizziano y Berois, 1990). Tales variaciones pueden ser determinadas macroscópicamente, pero para un estudio más exhaustivo se emplea el método histológico, que permite establecer con mayor precisión estas variaciones.

El estudio de los ciclos reproductivos, al igual que otros aspectos relacionados con la biología reproductiva como los que se abordan en el presente trabajo forman las bases de la mayoría de los estudios ecológicos sobre la biología de las especies.

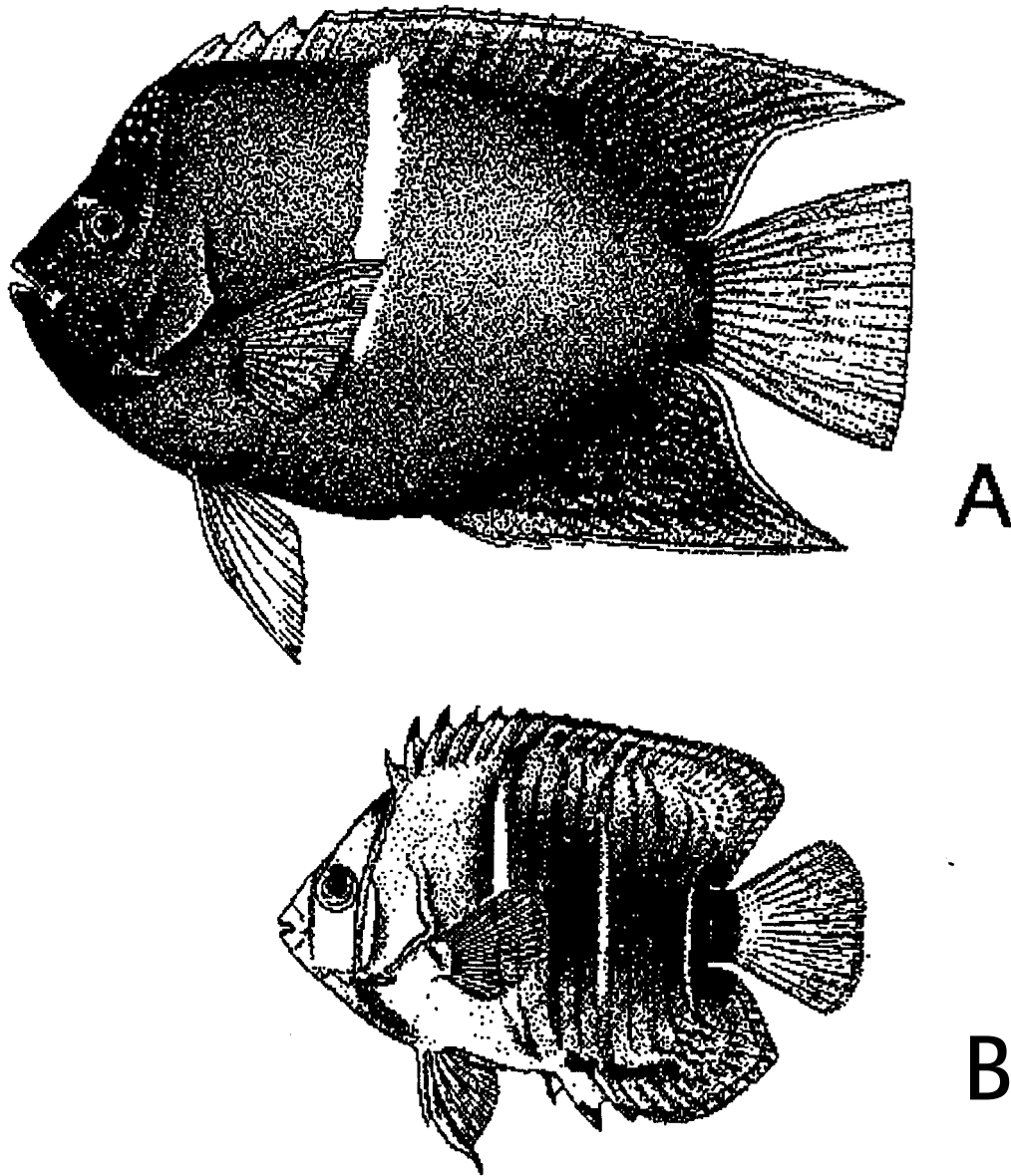


Figura 1. A) Adulto y B) juvenil de *Holacanthus passer* . Tomado de Thomson et al., 1979.

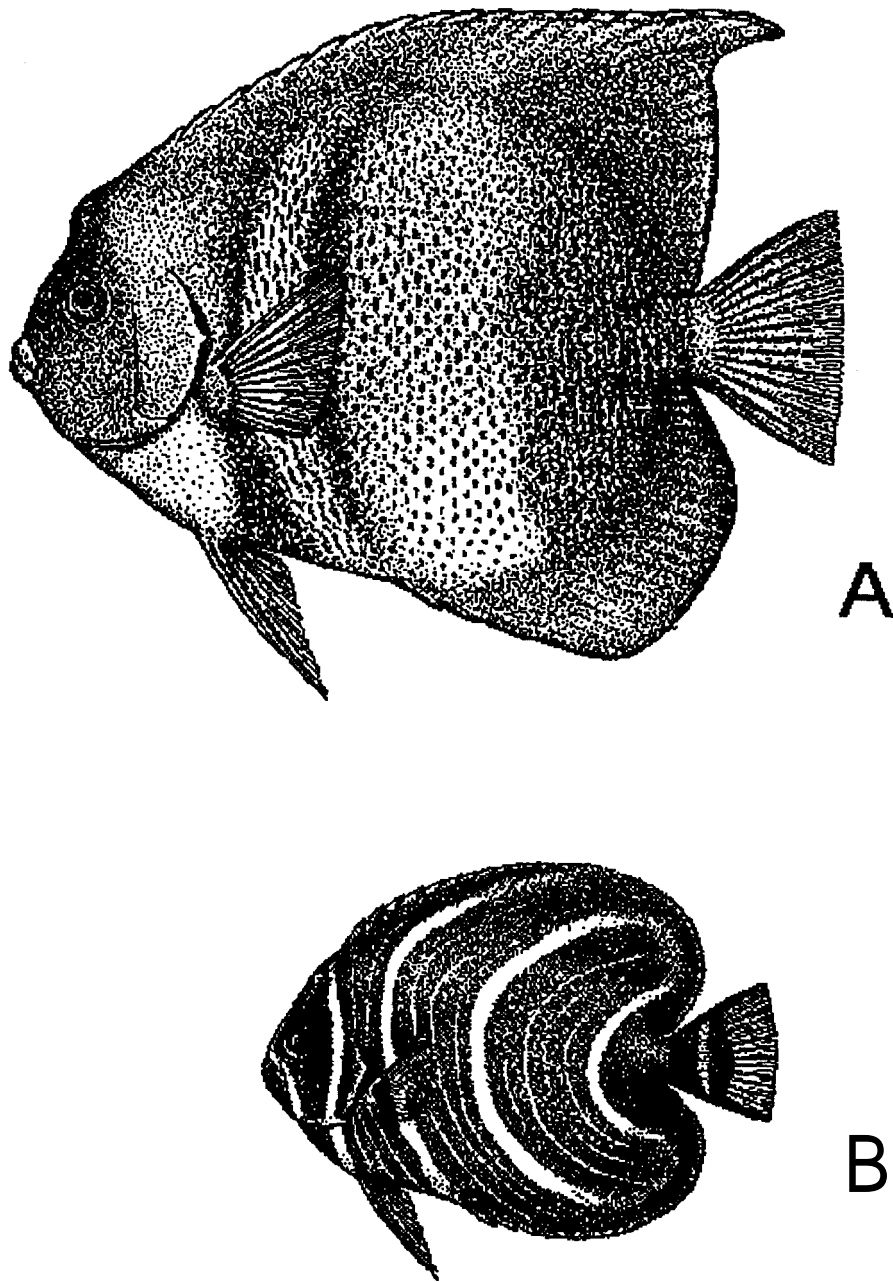


Figura 2. A) Adulto y B) juvenil de *Pomacanthus zonipectus*. Tomado de Thomson et al., 1979.

2. ANTECEDENTES

Para la familia Pomacanthidae existen algunos trabajos en los que se efectúan observaciones de comportamiento ecológico y de organización social de *Centropyge interruptus* en Japón (Moyer y Nakazono, 1978). Por su parte, Bauer y Bauer (1981), estudiaron el comportamiento y estrategias de desove de 6 especies del género *Centropyge*, incluyendo 2 especies del Atlántico y 4 del Pacífico, en condiciones de laboratorio. Además, se realizaron estudios más detallados sobre el comportamiento social y biología reproductiva de *Centropyge bicolor* en Isla Lagarto, arrecifes de la Gran Barrera (Aldenhoven, 1984).

Entre los trabajos que se enfocan más a la biología reproductiva destaca el de Moyer (1984) quien estudió el comportamiento reproductivo y organización social de *Genicanthus lamarck* y los trabajos que estudian el hermafroditismo-protogínico en *Centropyge interruptus* y *Centropyge potteri* (Moyer y Nakazono, 1978; Lutnesky, 1996). Thresher (1982) realizó estudios de la reproducción de varias especies del género *Centropyge* en el Atolón de Enewetak.

En relación a trabajos realizados para los géneros *Holacanthus* y *Pomacanthus* encontramos el de Hourigan y Kelley (1985), quienes hacen una descripción histológica de las gónadas de *Holacanthus tricolor*. Para esa misma especie, Neudecker y Lovel (1982), realizaron estudios referentes al comportamiento

reproductivo, dimorfismo sexual en talla, abundancia y distribución de peces y sus presas, patrones de forrajeo y agrupamiento en St. Croix.

Moyer et al. (1983), realizaron investigaciones sobre el cortejo, desoves y organización social de tres géneros de pomacántidos entre los que se encuentran *Pomacanthus* y *Holacanthus*. Thresher (1982) realizó estudios de la reproducción del pez ángel emperador *Pomacanthus imperator* en el Atolón de Enewetak.

La información sobre *H. passer* y *P. zonipectus*, es mínima. Existe sólo un trabajo en el que se reportan observaciones de comportamiento ecológico y de organización social de *P. zonipectus* y de *H. passer* en el Golfo de California (Reynolds y Reynolds, 1971). También se han estudiado los hábitos y el comportamiento alimenticio (Reynolds y Reynolds, 1977; Bermúdez y García, 1985; Baynes, 1993; Pérez-España, 1994; Pérez-España y Abitia-Cárdenas, 1996), y se cuenta con una la descripción macroscópica del tracto digestivo de ambas especies (Pérez-España, 1994; Pérez-España y Abitia-Cárdenas, 1996).

El presente trabajo es el primero que aborda aspectos de la biología reproductiva de estas especies desde un punto de vista diferente al etológico, abarcando desde una descripción histológica formal de las diferentes fases de desarrollo de la gónada, hasta la definición de su ciclo reproductivo y su relación con la temperatura.

3. JUSTIFICACIÓN

Los peces como muchos otros de los recursos marinos, representan un patrimonio con un inmenso potencial económico, alimenticio y de interés científico. Asimismo, son el grupo más numeroso y diverso de los vertebrados; en su morfología, habitat que ocupan y su biología (Nelson, 1984). En la actualidad existen muchas especies marinas que se explotan con fines de exhibición, principalmente peces de acuario conocidos como “peces de ornato”, cuya finalidad es abastecer a los mercados internacionales donde son vendidos en acuarios.

Las dos especies de pomacántidos que se estudian en el presente trabajo *Holacanthus passer* y *Pomacanthus zonipectus*, alcanzan precios de 6 a 8 dolares por individuo juvenil al mayoreo; y al público alcanzan precios de hasta 100 dolares (Pérez-España y Abitia-Cárdenas, 1996).

La pesquería a la que tradicionalmente han sido sometidos para promover el mercado acuarístico nacional y mundial, se ha realizado sin el respaldo formal de trabajos científicos sobre las condiciones, potencialidad y aprovechamiento bajo el principio de máximo rendimiento sostenible del recurso.

Actualmente en Baja California Sur no existen permisos para extraer especies marinas de ornato, lo cual ha detenido la captura de estos peces. Esta medida ha sido tomada ante la necesidad de efectuar estudios que permitan normar la continuidad de esta actividad, ya que debido a las relaciones interespecíficas que los peces de ornato mantienen con el resto de las poblaciones arrecifales, es peligroso explotarlas pues pudieran estarse afectando no solo a las poblaciones que son capturadas, sino también a aquellas que cohabitan con ellas (Pérez-España, 1994).

En este contexto los estudios de reproducción tienen especial importancia e interés, sobre todo en aquellos organismos que se explotan en estado juvenil, a los cuales no se les da oportunidad de reproducirse y al verse reducido el número de futuros reproductores se puede afectar a la población. Estos estudios son importantes también para la administración adecuada del recurso, ya que son básicos para entender las características de los ciclos de vida y los estudios demográficos, además de que proveen información esencial para el manejo de las pesquerías y posibles proyectos de acuacultura.

La determinación de las épocas de reproducción, así como del desarrollo gonádico y tipo de desove, tienen gran importancia para el conocimiento biológico de una especie, además, resultan indispensables para realizar estudios posteriores sobre fecundidad, frecuencia de desoves, viabilidad de los huevos, etc. (Ceballos-Vázquez, 1993).

Todo esto contribuye al conocimiento biológico de las especies, pero sobre todo aporta elementos biológicos para actualizar y fortalecer los criterios que sustentan la reglamentación en materia de veda y cuotas de captura para que en su caso se tengan mayores bases para la validación o adecuación de tales medidas para un mejor manejo sustentable del recurso y que redunden en beneficio de la economía regional, estatal y nacional.

4. OBJETIVO GENERAL

Conocer y analizar la biología reproductiva de *Holacanthus passer* y *Pomacanthus zonipectus* en la costa sur-occidental del Golfo de California, México.

4.1. Objetivos particulares

- Determinar la proporción de sexos mensual y su relación con la distribución de tallas.
- Describir las fases del desarrollo de la gónada de hembras y machos.
- Determinar el ciclo reproductivo de ambas especies en un período anual.
- Determinar la época de reproducción y la talla de primera madurez de ambas especies
- Relacionar la época de reproducción con la temperatura.
- Determinar las variaciones del factor de condición en relación con la época de reproducción.
- Calcular el índice gonádico y relacionarlo con la época de reproducción.
- Estimar la fecundidad parcial y relativa de cada especie.

5. METODOLOGÍA

5.1. MUESTREO

El trabajo de campo se realizó en la costa sur-occidental de Baja California Sur, los ejemplares de *H. passer* se colectaron en la localidad denominada Cueva de León (24°02'N, 109°49'W) y los de *P. zonipectus* en la Isla Espíritu Santo (24°24'-24°33' N, 110°21'-110°24' W) (Fig. 3).

Los muestreos se realizaron mensualmente de junio de 1992 a junio de 1993. Los organismos fueron capturados al azar entre las 9:00 y las 14:00 horas con arpón tipo Hawaiano mediante buceo libre a profundidades de entre 2 y 10 m sobre fondos arenosos y rocosos. Se obtuvieron 125 ejemplares de *P. zonipectus* y 205 ejemplares de *H. passer*, Los individuos fueron fijados en el lugar de captura con formol al 10% y posteriormente fueron procesados en el laboratorio. Se les extrajeron las gónadas y se colocaron con formol al 10%. De los organismos recolectados se obtuvo la longitud total y patrón, así como el peso total y eviscerado. Se registró la temperatura del agua en el momento del muestreo.

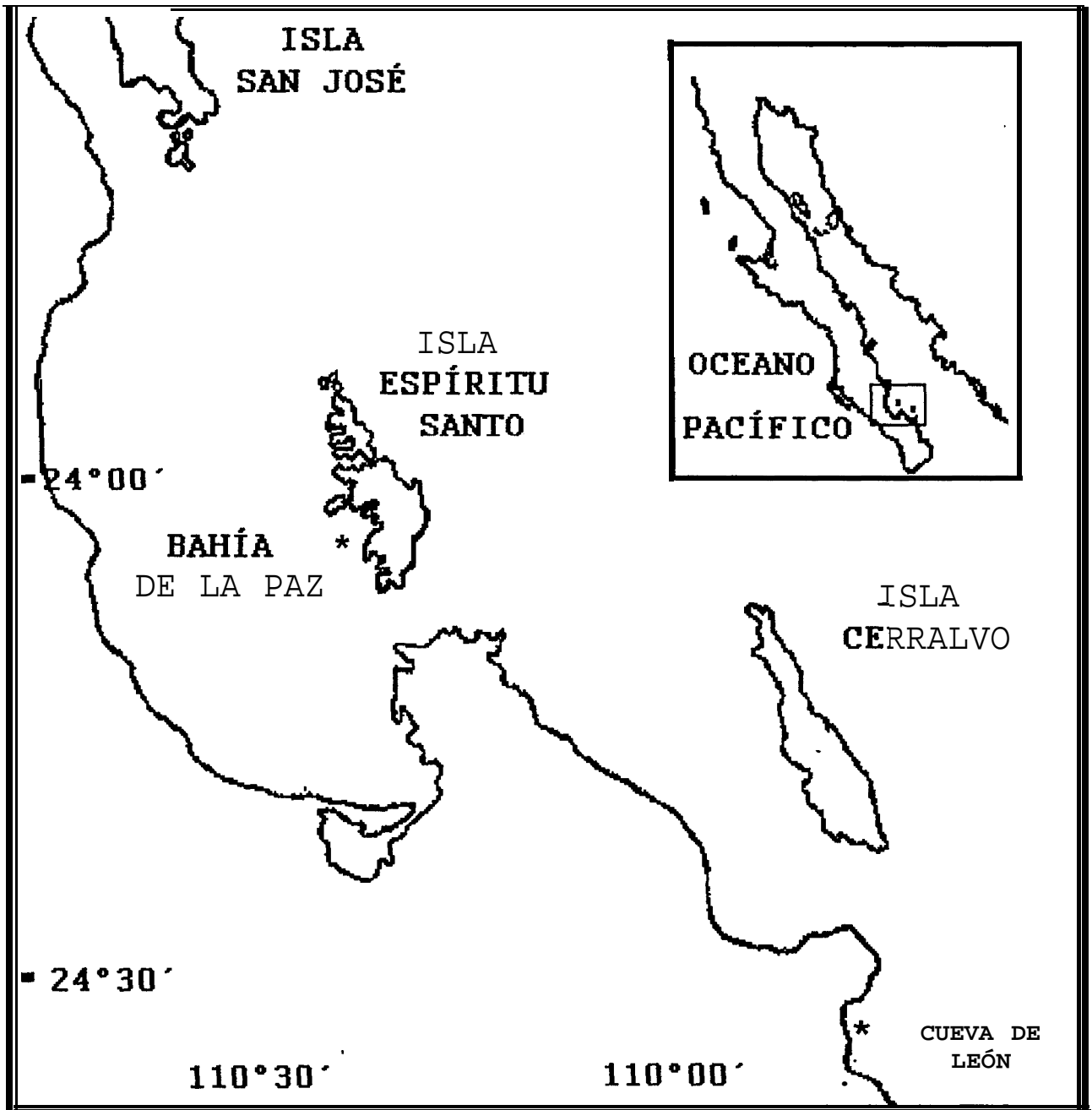


Figura 3. Área de estudio, los asteriscos muestran los lugares de muestreo.

5.2. TRATAMIENTO HISTOLÓGICO

Se obtuvo un corte transversal de cada gónada y se aplicó la técnica histológica que consiste en deshidratación, aclarado e inclusión en parafina (Tabla 1) (Humason, 1979). Se hicieron cortes de 7 µm a cada gónada, se tiñeron con Hematoxilina-eosina y se montaron con resina sintética.

Tabla 1. Tiempos de inmersión para el procesamiento histológico.

Abreviaciones: 70, 96 y 100, concentraciones de alcohol, h, horas; ´, minutos; OH-TL, mezcla 1:1 de alcohol-Tolueno; TL, Tolueno 100%; TL-PA, mezcla 1:1 de Tolueno-Parafina; I, II, III y IV, pasos de parafina 100%.

Tiempo de inmersión															
Deshidratación							Aclarado					Inclusión			
70	96 I	96 II	96 III	100 I	100 II	100 III	OH-TL	TL I	TL II	TL III	TL-PA	I	II	III	IV
1 h	1 h	1 h	1 h	1 h	1 h	1 h	10´	5´	5´	5´	15´	1 h	2h	2 h	2 h

5.3. PROPORCIÓN DE SEXOS Y DISTRIBUCIÓN DE TALLAS

Se obtuvo mensualmente la proporción sexual (dividiendo el número total de hembras entre el número total de machos) y la distribución de tallas (utilizando la longitud patrón) en intervalos de 10 mm.

Para determinar si existía diferencia de 1 :1 en la proporción de sexos por mes, en el total, y por clases de talla, se hicieron pruebas de hipótesis, asumiendo que la distribución muestral es aproximadamente normal, de acuerdo

con el teorema de límite central. Se analizó bajo la hipótesis nula de que existe una proporción 1 :1. Utilizando el estadístico de prueba X^2 .

$$X^2 = \frac{\sum(O-E)^2}{E}$$

donde, O es la proporción de hembras o machos observados y E es la proporción de hembras o machos esperado. La regla de decisión se realizó con una confianza del 95 %, no aceptando la hipótesis cuando el valor de X^2 calculado fuera mayor de 3.86 (Sokal y Rohlf, 1979).

5.4. FASES DEL DESARROLLO DE LA GÓNADA

Las gónadas de los peces sufren variaciones cíclicas en concordancia con las épocas del año y con los cambios ambientales. Tales variaciones pueden ser determinadas macroscópicamente, pero en un estudio exhaustivo se hace necesario el empleo de la histología, la cual en correlación con la macroscopía permite establecer, además de la estructura de la gónada, el tipo de maduración, época de desove, frecuencia y tipo del mismo, edad de primera maduración y cálculo de la fecundidad, elementos que deben de ser considerados cuando se trata de establecer pautas para una correcta administración y ordenación de un recurso pesquero (Vizziano y Berois, 1990), en tal sentido en este trabajo se optó por un estudio histológico.

Los cortes se observaron al microscopio para determinar las fases del desarrollo gonádico en que se encontraban. Para realizar una descripción de cada

fase de madurez gonadal se tomaron como base las fases descritas por Ceballos-Vazquez (1993) y por Ceballos-Vazquez y Elorduy-Garay (1998) para *Caulolatilus affinis*, los cuales se detallan a continuación. A partir de ellas se hicieron las modificaciones necesarias tomando en cuenta el tipo o tipos de ovocitos más abundantes y considerando la presencia y abundancia de las células germinales.

5.4.1. Hembras

Para cada gónada se observó el corte histológico en su totalidad, de acuerdo a estas observaciones se definieron 6 fases de desarrollo, tomando en cuenta el tipo o tipos de ovocitos más abundantes.

Inmaduro

Se caracteriza por que no hay una diferenciación del epitelio en células masculinas o femeninas, hay también abundante tejido conjuntivo y vasos sanguíneos.

Reposo

Se caracteriza porque las lamelas ovígeras, en las que se encuentra el epitelio germinal, son muy evidentes. Se presentan exclusivamente ovogonias, ovocitos tempranos y previtelogénicos. En las orillas de las lamelas se encuentran los ovocitos de menor desarrollo. El lumen es generalmente grande. Pueden llegar a observarse atresias viejas.

Desarrollo

La separación entre las lamelas ovígeras ha disminuido por lo que no son tan evidentes. Además de ovocitos tempranos y previtelogénicos se presentan ovocitos en vitelogénesis inicial. En fases avanzadas de desarrollo se presentan también ovocitos en vitelogénesis avanzada e inclusive algún ovocito maduro.

Madura

No se puede apreciar una separación clara entre las lamelas ovígeras. Abundan los ovocitos maduros y en fases avanzadas de madurez se presentan algunos ovocitos prehidratados e hidratados. Los ovocitos menos desarrollados aún se presentan pero son menos evidentes.

Desove

Se caracteriza por la presencia de folículos postovulatorios, en diferentes grados de reabsorción y por presentar espacios vacíos. Se presentan todos los tipos de ovocitos, siendo los representativos los prehidratados e hidratados. Se pueden encontrar algunas atresias recientes.

Postdesove

Se caracteriza por la presencia de atresias de ovocitos maduros en diferentes grados de reabsorción y por presentar espacios vacíos. Empiezan a ser más evidentes los ovocitos tempranos y previtelogénicos.

5.4.2. Machos

Reposo

Escasa actividad espermatogénica aislada, predominan las espermatogonias. Pueden presentarse algunos espermatozoides residuales. Los túbulos espermatogénicos tienen una apariencia compacta.

Desarrollo

Túbulos espermatogénicos con gran actividad espermatogénica. Se presentan células espermatogénicas en todas las etapas de desarrollo.

Madura

Túbulos llenos con espermatozoides, se presenta escasa actividad espermatogénica.

Eyaculada

Se aprecian espacios vacíos. Los espermatozoides se encuentran hacia los túbulos colectores en la parte dorsal del testículo. Se presenta escasa actividad espermatogénica.

5.5. CICLO REPRODUCTIVO

Se determinó la frecuencia relativa de las diferentes fases de madurez gonádica con el propósito de conocer el estado de actividad gametogénica durante la época de estudio, estos resultados se presentan mediante gráficas de área.

5.6. ÉPOCA DE REPRODUCCIÓN Y TALLA DE PRIMERA MADUREZ

Se consideró como época de reproducción al periodo en el cual se presentan organismos en desove y en eyaculación, en el caso de *H. passer*. En el caso de *P. zonipectus* no se encontraron hembras en desove por lo que la época de reproducción se estableció cuando se presentaron hembras maduras y machos en eyaculación.

Se consideró como talla de primera madurez aquella a la cual el 50% de los organismos están maduros. Así, se obtuvo la frecuencia de hembras maduras por intervalo de talla, se calculó la frecuencia relativa y la frecuencia relativa acumulada para establecer el intervalo de talla de primera madurez como aquel en el que el 50% de hembras estuvieran maduras.

5.7. TEMPERATURA

Para determinar la relación que presenta la época de reproducción con la temperatura, se contrastaron gráficamente los datos de las temperaturas superficiales de la zona con la frecuencia de la fase de madurez y/o desove.

5.8. INDICADORES DE LA REPRODUCCIÓN

La evaluación gonádica se puede dar a varios niveles, dependiendo de la información que se desee obtener. Dentro de ellos está el manejo de índices que no son definitivos pero sí específicos y pueden ser usados como indicadores del estado fisiológico, de las características fenotípicas y caracterizar la fase reproductiva, que al igual que en cualquier otro organismo, están influenciados por el medio ambiente, la calidad y disponibilidad del alimento, etcétera, cada uno de ellos se establecen con parámetros distintos que dan diferentes ventajas y por lo tanto aplicaciones (Rodríguez-Gutiérrez, 1992). En este caso particular, se emplearon el factor de condición de Fulton (Nikolsky, 1963) y el índice gonádico de acuerdo a Balbontín y Fisher (1981).

5.8.1. Factor de condición

Este índice esta basado en la relación que guarda la longitud total o patrón del pez con su peso, y explica fundamentalmente la condición física que guarda el organismo en relación con el cambio en talla o peso durante su vida. Esta puede ser grande o pequeña, progresiva o cíclica relacionada directamente con

su crecimiento y madurez sexual (Rodríguez-Gutiérrez, 1992). Con este índice se pueden detectar los periodos en los cuales se presenta una condición alta en los peces, lo cual puede indicar o reflejar la época de reproducción de los organismos.

El factor de condición se calculó mediante la siguiente relación:

$$Q = \frac{W \times 100}{L^3}$$

donde, **Q** es el coeficiente de condición, **W** es el peso eviscerado del pez y **L** es la longitud total del mismo.

Se graficó la variación del valor medio del factor de condición a través del año para cada sexo y se contrastó con la época de reproducción.

5.8.2. Índice gonádico

En general, el tamaño de las gónadas de los peces se incrementa con la fase de desarrollo, con el tamaño del pez y la edad (Buñag, 1956). Muchos de los esquemas de las fases de desarrollo basados sobre la apariencia externa de los ovarios incorpora el tamaño de la gónada en los criterios para asignar dichas fases. Dada la incertidumbre acerca de la precisión de tales esquemas de fases de desarrollo, es lógico pensar que el tamaño relativo de la talla del cuerpo puede ser introducido como una medida objetiva del desarrollo de la gónada (West, 1990).

Dicho lo anterior, una forma de determinar la época de reproducción de una especie de manera general es mediante el análisis del comportamiento del índice gonádico a través del año, aunque este método necesita ser apoyado histológicamente. Así, para comprobar si el índice gonádico es indicador de la época de reproducción en *H. passer* y *P. zonipectus*, se calculó y se contrastó con los resultados histológicos.

Los valores del índice gonádico se determinaron dividiendo el peso de la gónada (medido con una precisión de 0.001 g) entre la longitud patrón elevada al cubo y multiplicando por 10^7 , esto último con el fin de obtener números enteros y hacer más fácil su manejo. La fórmula para calcular el índice gonádico se expresa de la siguiente manera:

$$IG = \frac{\text{peso de la gónada (g)}}{(\text{Longitud patrón (mm)})^3} \times 10^7$$

Se realizaron gráficas con los valores medios, desviaciones estándar y valores máximo y mínimo por mes y por sexo para apreciar la tendencia de los valores del índice a través del año.

5.9. FECUNDIDAD

Para la estimación de la fecundidad se parte del análisis histológico con el fin de seleccionar ovarios maduros o hidratados sin que se presenten folículos postovulatorios, ya que su presencia indica que el desove se ha iniciado y el número

de ovocitos intraováricos estimado es menor por lo que se correría el riesgo de que la fecundidad se podría estar subestimando (Torres-Villegas, 1986).

5.9.1. Cálculo de muestra mínima

Normalmente se estima la fecundidad parcial de un pez contando los huevos en submuestras de tejido ovárico por que se perdería demasiado tiempo en contar todos los huevos que se encuentran dentro del ovario, es por eso que es necesario estimar una muestra mínima que al extrapolarla al peso total de la gónada representa el número de huevos que existe en cada ovario.

Para el cálculo de la muestra mínima se analizó bajo el supuesto de que a mayor peso se obtiene una mayor fecundidad, hasta que llega un momento en el que la variación de el valor de la fecundidad parcial es mínimo. El modelo que se utilizó es una adaptación del modelo de Von Bertalanffy y es el siguiente:

$$H_n = H_{\infty}(1 - e^{-kn}) \quad \dots\dots\dots \text{ec. 1}$$

donde **H_n**, es el número de ovocitos en n gramos; **H_∞**, es el valor asintótico del máximo número de ovocitos y **k** es la "velocidad" de aumento de ovocitos.

Para el cálculo de la muestra mínima se utilizó la gónada más grande de las seleccionadas histológicamente para fecundidad. Se pesaron submuestras de 0.01 g de diferencia desde los 0.01 g hasta 0.16 g por triplicado. Cada submuestra se colocó en un portaobjetos, se le puso una gota de glicerina y se

extendió. Se contó el número de ovocitos hidratados en cada submuestra y se extrapoló al peso total de la gónada para obtener la fecundidad parcial en cada caso. Posteriormente se calculó el promedio para cada peso.

Con los valores obtenidos se hace una regresión de H_n vs H_{n+1} correspondientes a cada peso y el valor de H_∞ se obtiene con la siguiente relación:

$$H_\infty = \frac{a}{1-b}$$

El valor de k se obtiene despejando de la ecuación 1 y obtenemos:

$$k = -\frac{\ln\left(1 - \frac{H_n}{H_\infty}\right)}{n}$$

5.9.2. Fecundidad parcial

Para el cálculo de la fecundidad parcial se utilizó el método de la moda más avanzada en el caso de *H. passer* ya que no se encontraron gónadas con ovocitos hidratados. Este método descrito por Clark (1936) consiste en estimar el número de óvulos que eventualmente serán desovados a partir de el número de ovocitos presentes en la moda más avanzada de la distribución de diámetros de los ovocitos.

Para *P. zonipectus* se utilizó el método de ovocitos hidratados (Hunter *et al.*, 1985). El cual consiste en extrapolar al peso total de la gónada, el número de

ovocitos hidratados cuantificados a partir de una muestra de peso conocido, es decir la muestra mínima calculada.

Para ello se pesaron submuestras de 0.12 y 0.04 g (peso de muestra mínima obtenido para *H. passer* y *P. zonipectus* respectivamente) por triplicado. Cada submuestra se colocó en un portaobjetos, se le puso una gota de glicerina y se extendió. Se contó el número de ovocitos hidratados en cada submuestra y se extrapoló al peso total de la gónada para obtener la fecundidad parcial. Posteriormente se calculó el promedio para cada gónada y para el total de las gónadas. Esto último para obtener el valor medio de la fecundidad parcial para cada especie. Para el cálculo de la fecundidad se contó con 9 gónadas en el caso de *H. passer* y 5 en el caso de *P. zonipectus* con las características necesarias (en fase de madurez y sin folículos postovulatorios).

5.9.2.1 Relación funcional entre la fecundidad parcial y la longitud patrón

Se conoce que la fecundidad parcial (Y) de un pez varía con su talla (X), para determinar esta relación que existe entre ellas, se ajustaron los datos a dos modelos, el lineal ($Y = a + bX$) y el exponencial ($Y = ae^{bX}$).

5.9.3 Fecundidad relativa

La fecundidad relativa (Fr) se calculó para cada organismo en relación al peso eviscerado (Frp) y a la longitud patrón (Frl), mediante las siguientes relaciones.

$$Frp = \frac{\text{Fecundidad parcial}}{\text{peso eviscerado}}$$

$$Frl = \frac{\text{Fecundidad parcial}}{\text{longitud patrón}}$$

Posteriormente se calculó el promedio del total de las gónadas, para obtener el valor medio de la fecundidad relativa para cada especie.

6. RESULTADOS

6.1 PROPORCIÓN DE SEXOS Y DISTRIBUCIÓN DE TALLAS

6.1.1 *Holacanthus passer*

Para este análisis se consideraron 200 ejemplares de *H. passer* 114 hembras (55.2%), 86 machos (44.8 %). En la tabla 2 se presentan las frecuencias de hembras, machos e indiferenciados por mes, así como la variación en la proporción de sexos y el correspondiente valor de χ^2 . En este estudio, en general se encontraron más hembras que machos, la proporción sexual total fue de 1.3 hembras por macho. En el análisis por mes no se obtienen diferencias significativas de la proporción 1 :1, a excepción del mes de octubre ($\chi^2 = 14.7$) y del total ($\chi^2 = 3.9$) donde se obtienen diferencias altamente significativas.

Tabla 2. Frecuencia de machos, hembras e indiferenciados, valores de χ^2 y proporciones de *H. passer* por mes. El asterisco (*) indica diferencia significativa.

MES	HEMBRA	MACHO	TOTAL	χ^2	PROPORCIÓN
Junio	7	6	13	0.08	1.17H :1M
Julio	15	15	32	0.12	1H :1M
Agosto	6	10	16	1	0.6H :1M
Septiembre	10	7	18	0.56	1.43H :1M
Octubre	25	4	30	14.7 *	6.25H :1M
Noviembre	10	8	18	0.22	1.25H :1M
Diciembre	5	5	10	0	1H :1M
Enero	6	3	9	1	2H :1M
Febrero	3	0	3	3	
Marzo	11	5	16	2.25	2.2H :1M
Abril	7	12	19	1.32	0.58H :1M
Mayo	9	11	20	0.2	0.82H :1M
Total	114	86	200	3.92 *	1.32H :1M

En el caso de la proporción de sexos por clase de talla (Tabla 3) se observa que en tallas pequeñas (120-1 90 mm LP) las hembras son más abundantes, a diferencia de lo que sucede en las tallas mayores a 190 mm LP en donde los machos son los más abundantes. Se encontraron diferencias significativas a partir de los 150 mm LP.

Tabla 3. Frecuencia de machos, hembras y valores de χ^2 de *H. passer* por clase de talla. El asterisco (*) indica diferencia significativa..

LONGITUD (mm)	HEMBRA	MACHO	TOTAL	χ^2
80-90	1	2	3	0.33
90-100	2	1	3	0.33
100-110	2	1	3	0.33
110-120	1	1	2	0
120-130	5	2	7	1.28
130-140	6	1	7	3.57
140-150	8	3	11	2.27
150-160	16	2	18	10.89*
160-170	31	4	35	20.83*
170-180	26	4	30	16.13*
180-190	11	4	15	3.27
190-200	3	5	8	0.5
200-210		3	3	3
210-220	1	14	15	11.27*
220-230	1	22	23	19.17*
230-240		10	10	10*
240-250		6	6	6*
250-260		1	1	1
TOTAL	114	86	200	3.92*

6.1.2 *Pomacanthus zonipectus*

En este caso se consideraron 121 ejemplares de *P. zonipectus*: 51 hembras (42.1 %) y 70 machos (57.9 %). Entre los machos se encontraron 29 hermafroditas (41.4 %), como en todos los casos los testículos fueron funcionales, para el cálculo de la proporción de sexos esos organismos se tomaron como machos. En la tabla 4 se presentan las frecuencias de hembras y machos por mes, así como la variación en la proporción de sexos y el correspondiente valor de χ^2 . La proporción sexual total fue de 0.7 hembras por macho. En general, se encontraron más machos que hembras, pero no se encontraron diferencias significativas.

Tabla 4. Frecuencia de machos, hembras, valores de χ^2 y proporciones de *P. zonipectus* por mes. El asterisco (*) indica diferencia significativa.

MES	HEMBRA	MACHO	TOTAL	χ^2
Julio	11	7	18	0.89
Septiembre	4	8	12	1.33
Octubre	6	14	20	3.20
Noviembre	3	2	5	0.20
Diciembre	3	2	5	0.20
Enero	3	6	9	1
Febrero	8	8	16	0
Marzo	3	6	9	1
Abril	3	5	8	0.50
Mayo	4	7	11	0.82
Junio	3	5	8	0.50
Total	51	70	121	2.98

En el caso de la proporción de sexos por clase de talla (Tabla 5) al igual que en *H. passer* se observa que en tallas pequeñas las hembras son más abundantes, y al contrario, en las tallas mayores los machos son los más abundantes. A partir de los 230 mm LP no se presentan hembras. Se encontraron diferencias significativas entre los 210 y 250 mm LP en donde los machos son más abundantes.

Tabla 5. Frecuencia de machos, hembras y valores de χ^2 de *P. zonipectus* por clase de talla. El asterisco (*) indica diferencia significativa.

LONGITUD (mm)	HEMBRA	MACHO	TOTAL	χ^2
110-120	1		1	1
120-130	1		1	1
130-140	3	1	4	1
140-150	3	1	4	1
150-160	2	1	3	0.33
160-170	7	2	9	2.78
170-180	8	5	13	0.69
180-190	9	4	13	1.92
190-200	10	10	20	
200-210	2	4	6	0.67
210-220	2	9	11	4.45*
220-230	3	16	19	8.89*
230-240		5	5	5*
240-250		6	6	6*
250-260		2	2	2
260-270		2	2	2
270-280		1	1	1
280-290				
290-300				
300-310				
310-320				
320-330				
330-340				
340-350		1	1	1
350-360				
TOTAL	51	70	121	2.98

6.2 FASES DE DESARROLLO

La presencia de varias tallas modales de huevos y en diferentes fases de madurez revelaron que *H. passer* y *P. zonipectus* presentan un desarrollo asincrónico y un tipo de desove parcial. Se encontró que el desarrollo gonádico es similar en ambas especies. Se determinaron 6 fases de desarrollo de la gónada: Indiferenciado, Reposo, Desarrollo, Madurez, Desove o Eyaculado y Postdesove o Posteyaculado.

Indiferenciado

No se presenta evidencia de desarrollo gonadal, por lo que no fue posible identificar el sexo, se aprecia abundante tejido conjuntivo (Fig. 4).

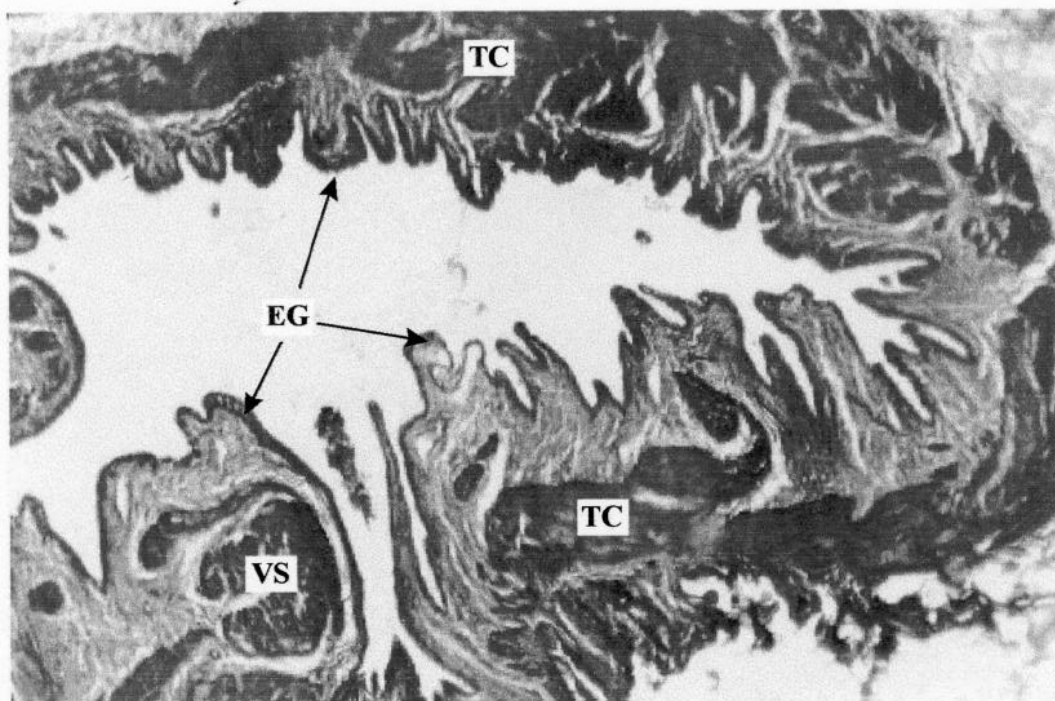


Figura 4. Gónada indiferenciada. Tomada a un aumento de 10x|

Abreviaturas: TC, tejido conjuntivo; EG, epitelio germinal; VS, vaso sanguíneo.

6.2.1 Ovario

Reposo

Se caracteriza porque las **lamelas** ovígeras, en las que se encuentra el epitelio germinal, son muy evidentes. Se presentan exclusivamente ovogonias, ovocitos tempranos y previtelogénicos. En las orillas de las **lamelas** se encuentran los ovocitos de menor desarrollo. El lumen es generalmente grande. Pueden llegar a observarse atresias viejas (Fig. 5a).

Desarrollo

La separación entre las **lamelas** ovígeras ha disminuído por lo que no son tan evidentes. Además de ovocitos tempranos y previtelogénicos se presentan ovocitos en vitelogénesis inicial. En fases avanzadas de desarrollo se presentan también ovocitos en vitelogénesis avanzada e inclusive algún ovocito maduro (Fig. 5b).

Madurez

No se puede apreciar una separación clara entre las **lamelas** ovígeras. Abundan los ovocitos maduros y en fases avanzadas de madurez se presentan algunos ovocitos prehidratados e hidratados. Los ovocitos menos desarrollados aún se presentan pero son menos evidentes (Fig. 5c).

Desove

Se caracteriza por la presencia de folículos postovulatorios en diferentes grados de reabsorción y por presentar espacios vacíos. Se presentan todos los tipos de ovocitos, los representativos son los prehidratados e hidratados. Se pueden encontrar algunas atresias recientes (Fig. 5d).

Postdesove

Se caracteriza por la presencia de atresias de ovocitos maduros en diferentes grados de reabsorción y por presentar espacios vacíos. Empiezan a ser más evidentes los ovocitos tempranos y previtelogénicos (Fig. 5e).

6.2.2. Testículo

Reposo

Se observa escasa actividad espermatogénica aislada, predominan las espermatogonias. Pueden presentarse algunos espermatozoides residuales. Los túbulos espermatogénicos tienen una apariencia compacta (Fig. 6a).

Desarrollo

Los túbulos espermatogénicos presentan gran actividad espermatogénica. Se observan células espermatogénicas en todas las etapas de desarrollo (Fig. 6b).

Madurez

Los **túbulos** se observan llenos de espermatozoides, se presenta escasa actividad espermatogénica (Fig. 6c).

En eyaculación

Se aprecian espacios **vacíos**. Los espermatozoides se encuentran hacia los **túbulos** colectores en la parte dorsal del testículo. Se presenta escasa actividad espermatogénica (Fig. 6d).

Eyaculada

Tanto los **túbulos** espermatogénicos como los **túbulos** colectores presentan solo algunos espermatozoides residuales. Se observa gran cantidad de espacios **vacíos**. La actividad espermatogénica es casi nula (Fig. 6e).

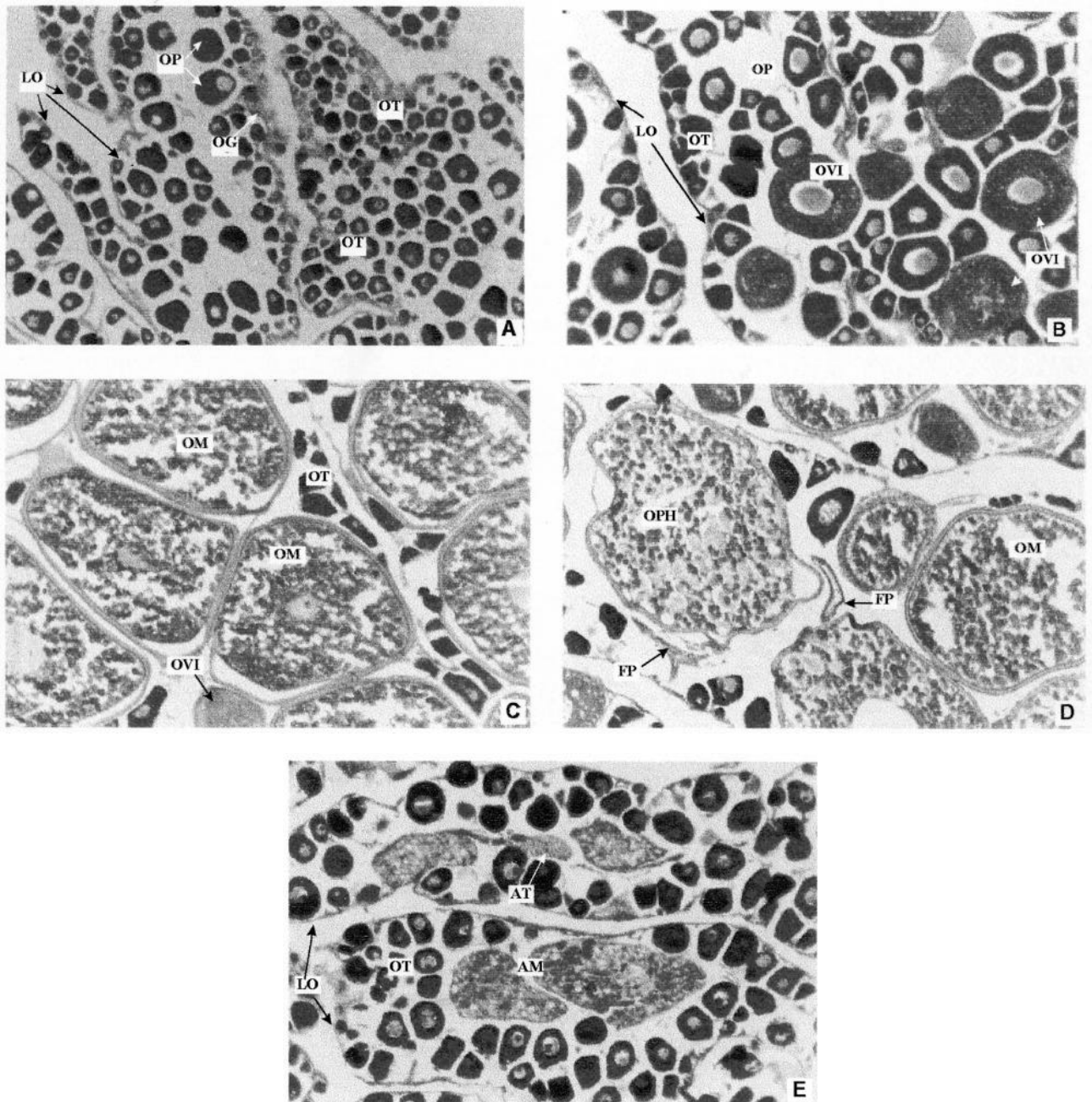


Figura 5. Fases de desarrollo del ovario. a) Reposo, b) Desarrollo, c) Madurez, d) Desove y e) Postdesove. Tomadas a un aumento de 10x.

Abreviaturas: AM, atresia de ovocito maduro; AT, atresia tardía; FP, folículo postovulatorio; LO, lamela ovígera; OG, ovogonia; OM, ovocito maduro; OP, ovocito previtelogénico; OPH, ovocito prehidratado; OT, ovocito temprano; OVI, ovocito en vitelogénesis inicial.

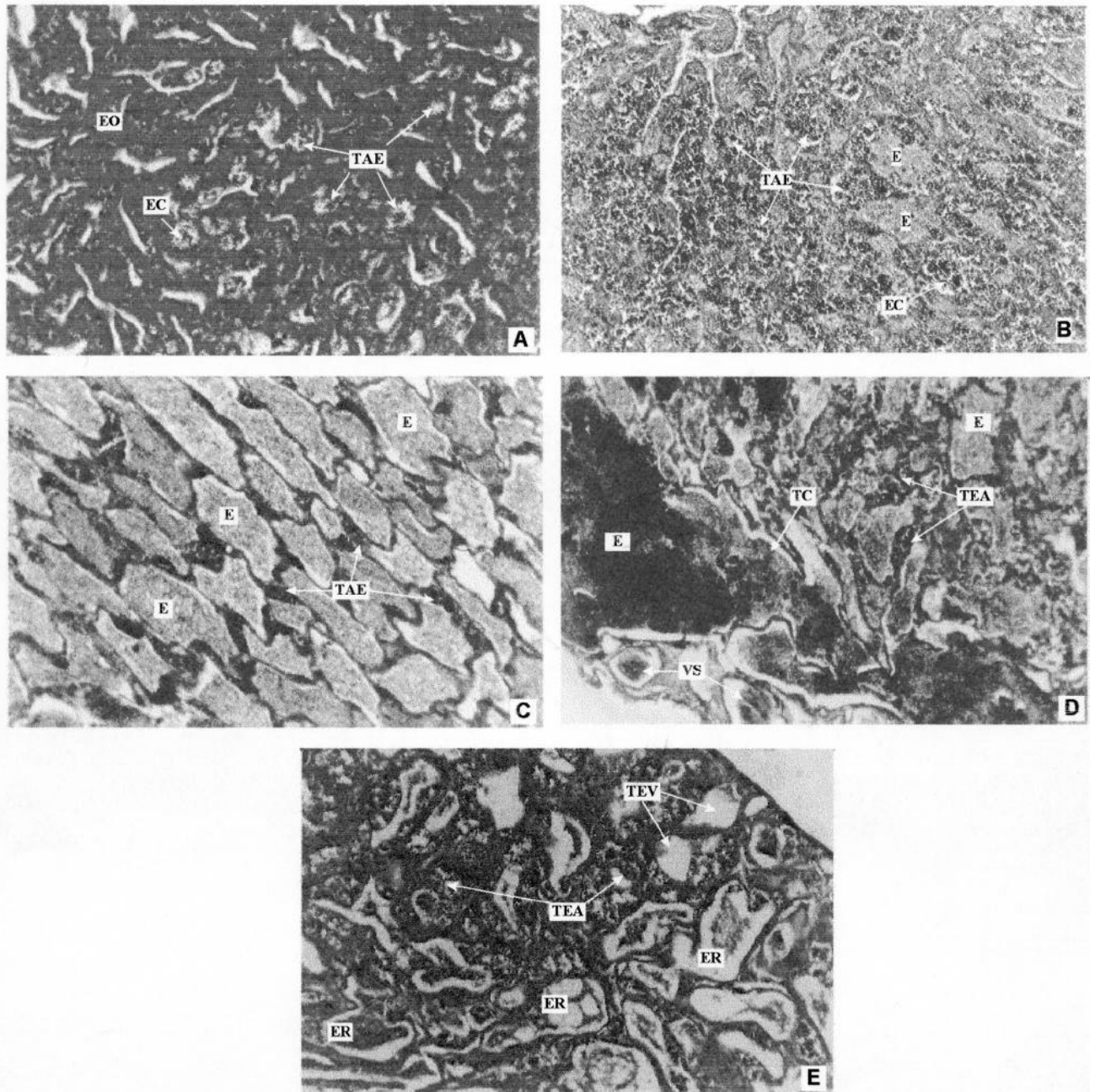


Figura 6. Fases de desarrollo del testículo. a) Reposo, b) Desarrollo, c) Madurez, d) En eyaculación y e) Eyaculado. Tomadas a un aumento de 10x.

Abreviaturas: EC, espermatoцитos; EO, espermatoгонias; E, espermatozoides; ER, espermatozoides residuales; TC, túbulo colector; TAE, túbulo con actividad espermatogénica; TEV, túbulo espermatogénico vacío; VS, vaso sanguíneo.

6.2.3 Hermafroditas

En *P. zonipectus*, la observación microscópica de las gónadas reveló la presencia de hermafroditismo en aproximadamente el 41.4 % de los machos (Fig. 7). Todos los ovocitos presentes en estas gónadas en transformación presentaron características de ovocitos tempranos (avitelogénicos), pero por el contrario, para las áreas testiculares se observaron grandes variaciones en la actividad reproductiva; desde una total inactividad pasando por una espermatogénesis intensa y hasta una eminente fase de eyaculación.

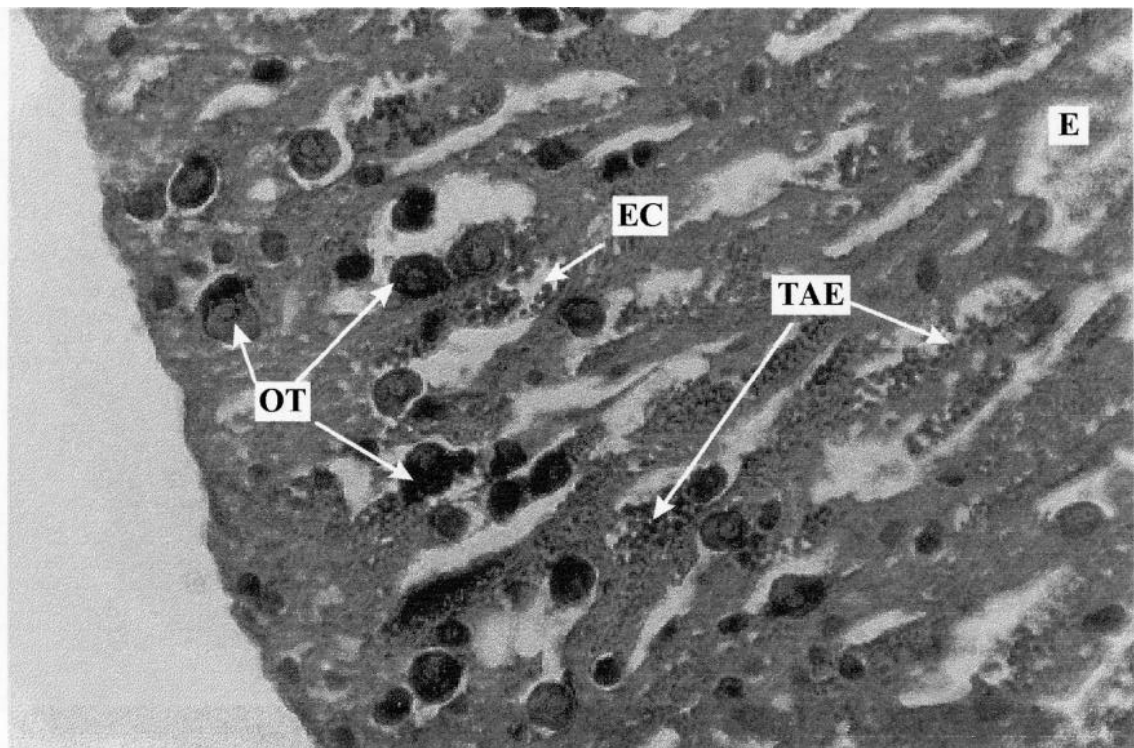


Figura 7. Organismo hermafrodita de *P. zonipectus*. Tomada a un aumento de 10x.

Abreviaturas: EC, espermatocitos; OT, ovocitos tempranos; E, espermatozoides; TAE, túbulos con actividad espermatogénica.

De acuerdo con la distribución por clase de tallas de hembras, machos y organismos hermafroditas es evidente que la transformación se presenta en la mayoría de las tallas o al menos un amplio intervalo de tallas (Fig. 8).

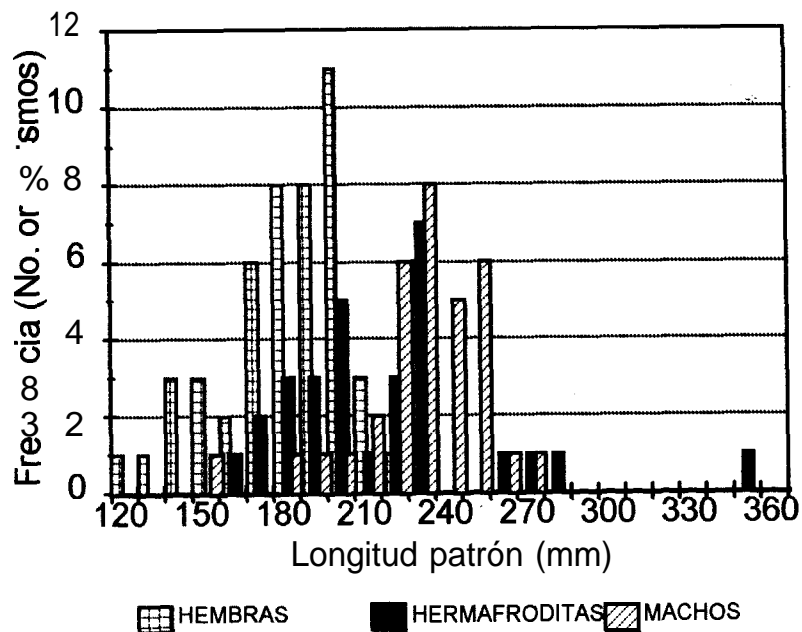


Figura 8. Distribución de hembras, machos y organismos hermafroditas de *P. zonipectus*.

6.3 CICLO REPRODUCTIVO

6.3.1 *Holacanthus passer* *

6.3.1.1 Hembras

En la figura 9 se presenta la frecuencia de ocurrencia de las diferentes fases de madurez gonadal para hembras a lo largo del año. Se puede observar que las gónadas en reposo se localizan en septiembre, octubre y de diciembre a mayo, con

una frecuencia del 100% de enero a marzo. Las gónadas en desarrollo se presentan en dos periodos, en agosto y de abril a mayo, con la mayor frecuencia en mayo (66.7%). Las gónadas clasificadas como en madurez se encuentran distribuídas de junio a octubre con el 100% en julio. Las gónadas clasificadas como en desove se observan en junio y octubre (33.3 y 25%, respectivamente). Los individuos clasificados como en postdesove se presentan de septiembre a diciembre, con la mayor frecuencia en noviembre (100%).

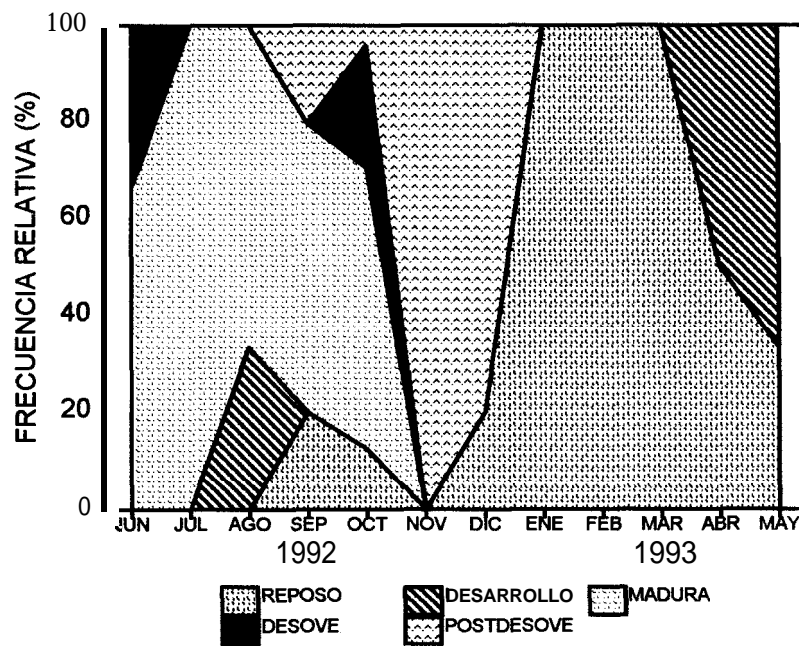


Figura 9. Ciclo reproductivo en hembras de *H. passer* durante 1992 y 1993.

6.3.1.2 Machos

Las frecuencias de ocurrencia de las fases de desarrollo gonadal de machos a través del año se presentan en la figura 10. Se puede observar que las gónadas en reposo se presentan en septiembre, diciembre, marzo y mayo, con la frecuencia mayor en diciembre (40%). Las gónadas en la fase de desarrollo se presentan principalmente de junio a agosto, octubre y de marzo a mayo, con la mayor frecuencia en abril y mayo (66.7 y 60%). Las gónadas maduras se localizan en julio, y de abril a mayo, la mayor frecuencia se presentó en abril (16.6%). Las gónadas en eyaculación se observan de junio a noviembre y en mayo. En junio y julio se presentan las mayores frecuencias (83.3 y 64.3%). La fase de posteyaculados se hizo presente de julio a septiembre y otro periodo importante de enero a mayo (con un 100% en enero).

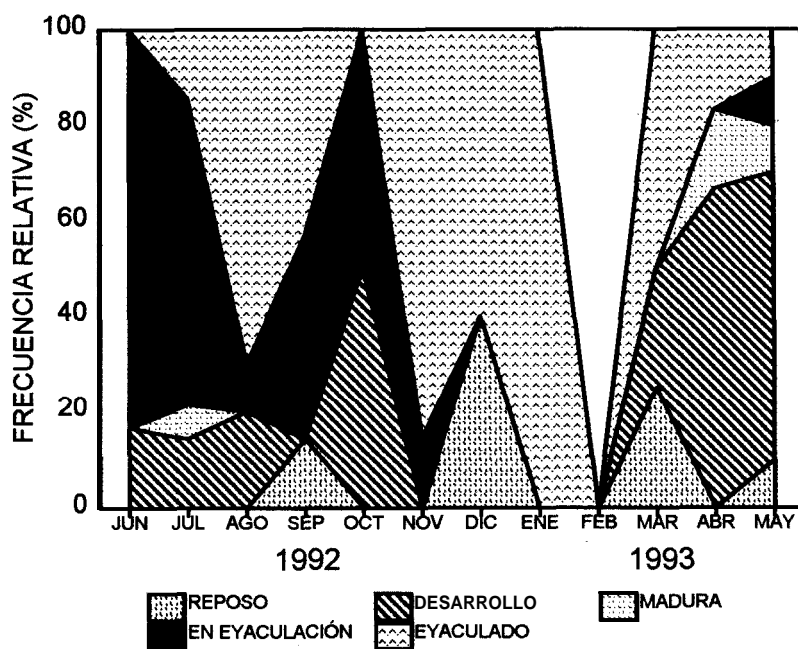


Figura 10. Ciclo reproductivo en machos de *H. passer* durante 1992 y 1993.

6.3.2 *Pomacanthus zonipectus*

6.3.2.1 Hembras

El ciclo reproductivo anual de las hembras de *P. zonipectus* se esquematiza en la figura 11. Los individuos en reposo se localizan principalmente en julio, octubre, diciembre a mayo con una frecuencia del 100% en enero y febrero. Los individuos en desarrollo se presentan en abril y mayo, con la mayor frecuencia en abril (66.7%). Los individuos clasificados como en madurez se encuentran distribuidos de julio a noviembre y en junio, con una frecuencia del 100% en junio. No se encontraron gónadas en desove. Los individuos clasificados en la fase de postdesove se observan de julio a noviembre, con la mayor frecuencia en noviembre (66.7%). El los meses de agosto y marzo no se tienen datos.

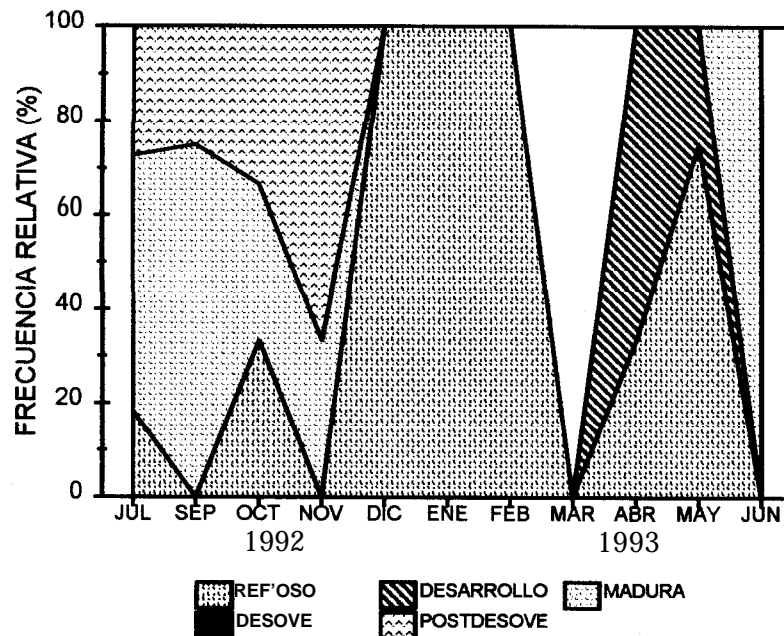


Figura II. Ciclo reproductivo en hembras de *P. zonipectus* durante 1992 y 1993.

6.3.2.2 Machos

El ciclo reproductivo anual de los machos de *P. zonipectus* se representa en la figura 12. Los individuos en reposo se presentan en octubre y de diciembre a mayo, con una frecuencia del 100% en enero y febrero. Los individuos en la fase de desarrollo se presentan de julio a octubre y de abril a junio, la mayor frecuencia se presentó en julio (85.7%). Los individuos maduros se localizan en septiembre y junio, con la mayor frecuencia en septiembre (42.8%). Los individuos en eyaculación se observan de septiembre a noviembre y en mayo, con una frecuencia del 50% en noviembre. Los organismos posteyaculados se presentaron en julio y de octubre a diciembre, con una frecuencia del 50% en noviembre y diciembre. El los meses de agosto y marzo no se tienen datos.

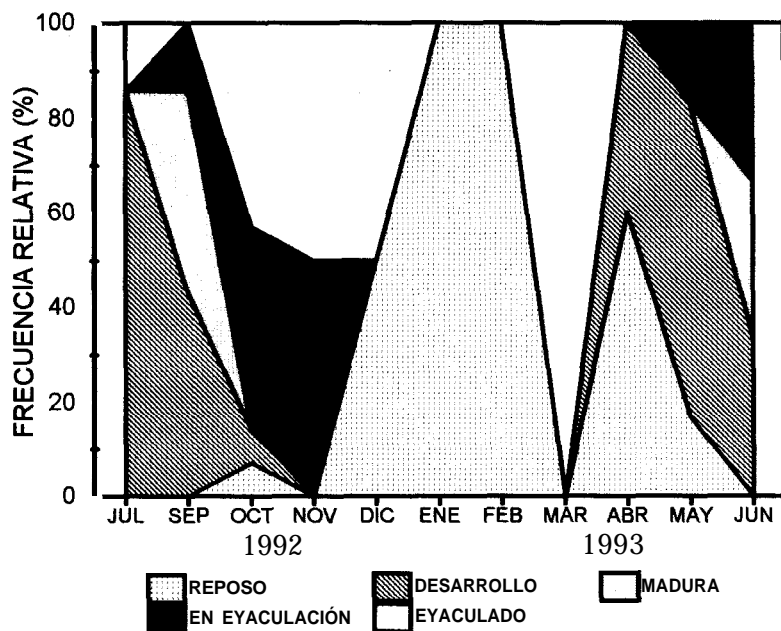


Figura12. Ciclo reproductivo en machos de *P. zonipectus* durante 1992 y 1993.

6.4 ÉPOCA DE REPRODUCCIÓN Y TALLA DE PRIMERA MADUREZ

6.4.1 *Holacanthus passer*

Se encuentran hembras maduras y en desove de junio a octubre y los machos maduros y en eyaculación se encuentran de abril a noviembre representando un periodo más amplio que el de las hembras. Sin embargo, las hembras son las que se consideran al momento de establecer la época de reproducción por lo que para *H. passer* este periodo se extiende de junio a octubre.

Se obtuvo que la primera madurez se presenta en la clase de talla de 170-180 mm de longitud patrón (Tabla 6).

Tabla 6. Frecuencia de hembras maduras de *H. passer* por clase de talla.

Interválo de talla	Frecuencia	Frecuencia relativa	Frecuencia relativa acumulada
120-130	1	2.32	2.32
130-140	0	0	2.32
140-150	5	11.63	13.95
150-160	3	6.98	20.93
160-170	12	27.91	48.83
170-180	13	30.23	79.07
180-190	7	16.28	95.35
190-200	2	4.65	100

6.4.2 *Pomacanthus zonipectus*

En este caso las hembras maduras se encuentran de junio a noviembre mientras que los machos maduros y en desove se presentan de mayo a noviembre. La época de reproducción de *P. zonipectus* se extiende de junio a noviembre.

Se obtuvo que la primera madurez se presenta en la clase de talla de 190-200 mm de longitud patrón (Tabla 7).

Tabla 7. Frecuencia de hembras maduras de *P. zonipectus* por clase de talla.

Interválo de talla	Frecuencia	Frecuencia relativa	Frecuencia relativa acumulada
160-170	1	5.88	5.88
170-180	3	17.65	23.53
180-190	2	11.76	35.29
190-200	6	35.29	70.58
200-210	3	17.65	88.23
210-220	0	0	88.23
220-230	2	11.76	100

6.5 TEMPERATURA

6.5.1 *Holacanthus passer*

Durante el período de estudio, la temperatura superficial del agua en Cueva de León varía de 20.5 °C (febrero, mayo) a 30 °C (agosto, octubre). Los valores más altos de temperatura se presentó de junio a noviembre, mientras que los más bajos se presentaron de diciembre a mayo. Se observa que existe una relación directa entre la temperatura con la fase de madurez y el desove (Fig. 13).

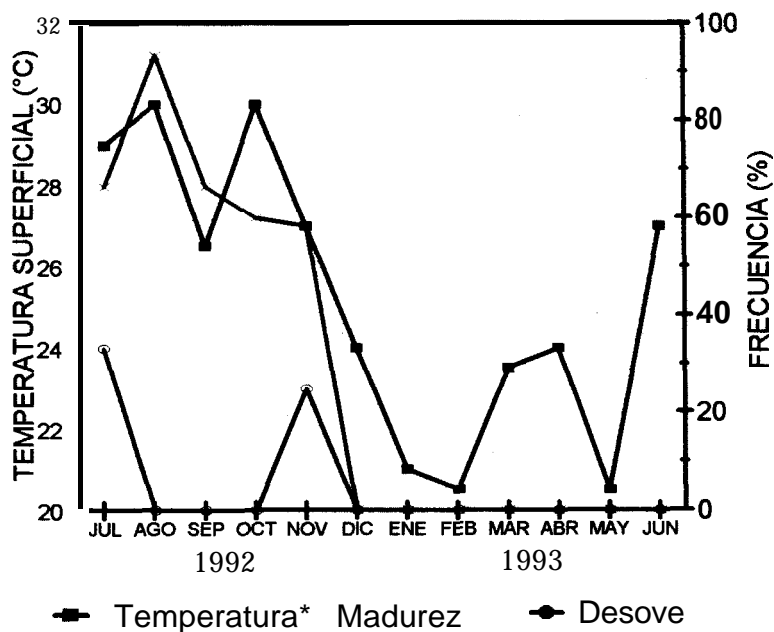


Figura 13. Relación de la temperatura superficial del agua *in situ* con la frecuencia de ovarios maduros y en desove a través del año para *H. passer*.

6.5.2 *Pomacantttus zonipectus*

La temperatura del agua en la Isla Espiritu Santo varió de 20.6 °C (febrero) a 30.1 °C (octubre). Los valores más altos se presentaron en los meses de julio a octubre, mientras que los más bajos se presentaron en enero y febrero. Se observa que existe una relación directa entre la temperatura y la fase de madurez (Fig. 14).

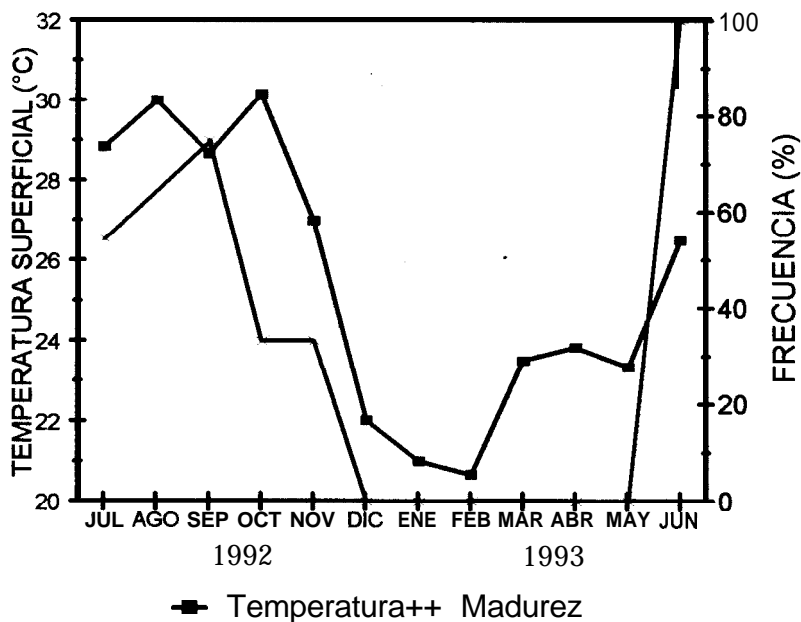


Figura 14. Relación de la temperatura superficial del agua *in situ* con la frecuencia de ovarios maduros a través del año para *P. zonipectus*.

6.6 INDICADORES DE LA REPRODUCCIÓN

6.6.1 FACTOR DE CONDICIÓN

6.6.1.1 *Nolacanthus passer*

6.6.1.1.1 Hembras

Los valores medios del factor de condición presentan una tendencia a incrementarse, los valores más bajos se observan en los meses de junio y julio y los valores más altos en marzo, abril y mayo. Se observa que existe una relación inversa entre el factor de condición con las fases de madurez y de desove (Fig. 15).

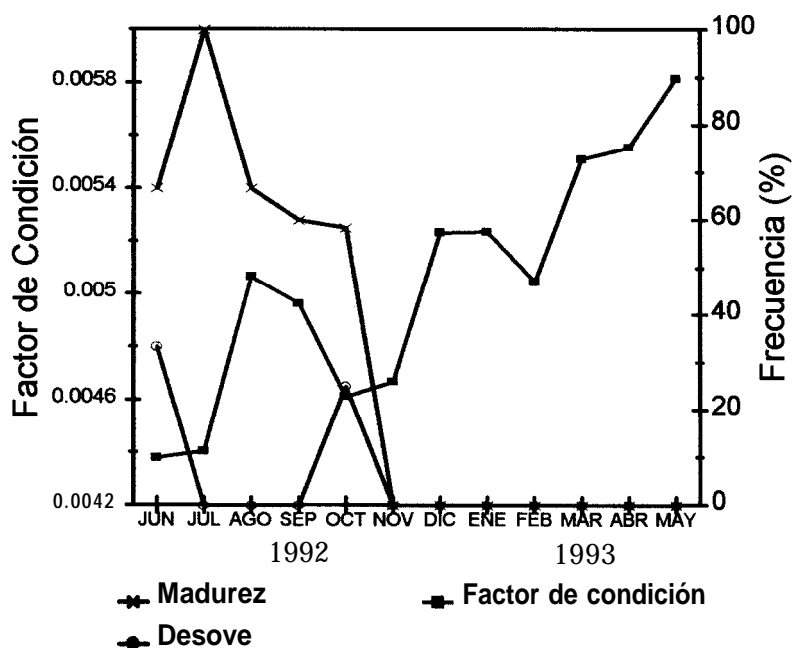


Figura 15. Relación del factor de condición con la frecuencia de ovarios maduros y en desove a través del año para *ti. passer*.

6.6.1.1.2 Machos

En este caso sucede prácticamente lo mismo que en las hembras, los valores medios del factor de condición tienden a incrementarse, y presentan sus valores más bajos en julio y octubre y a partir de noviembre se inicia un incremento y alcanza sus máximos valores en marzo, abril y mayo. Se observa que existe una relación inversa entre el factor de condición con las fases de madurez y de eyaculación (Fig. 16).

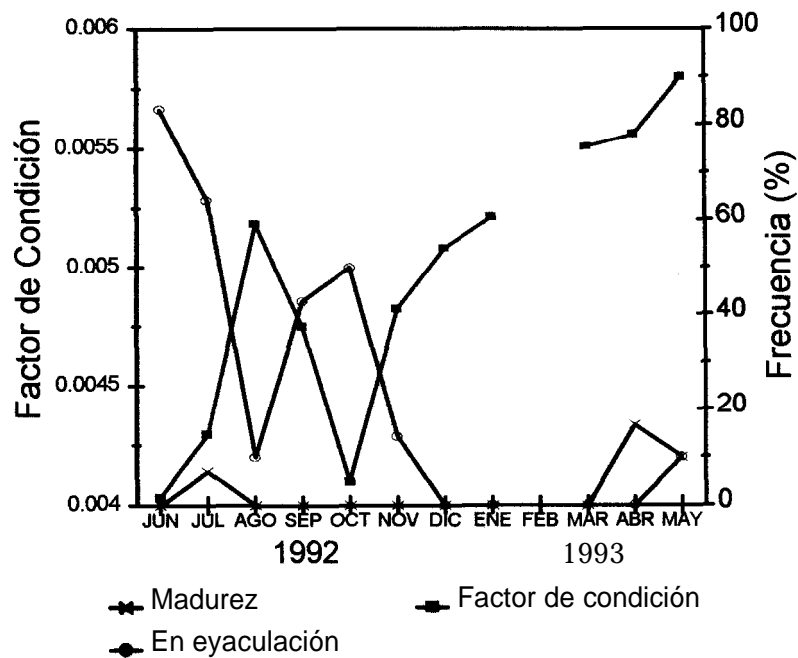


Figura 16. Relación del factor de condición con la frecuencia de testículos maduros y en eyaculación a través del año para *H. passer*.

6.6.1.2 *Pomacanthus zonipectus*

6.6.1.2.1 Hembras

Los valores medios del factor de condición presentan una tendencia a incrementarse, el valor más bajo se observa en julio y los valores más altos en abril y mayo. Se observa que existe una relación inversa entre el factor de condición y la fase de madurez (Fig. 17).

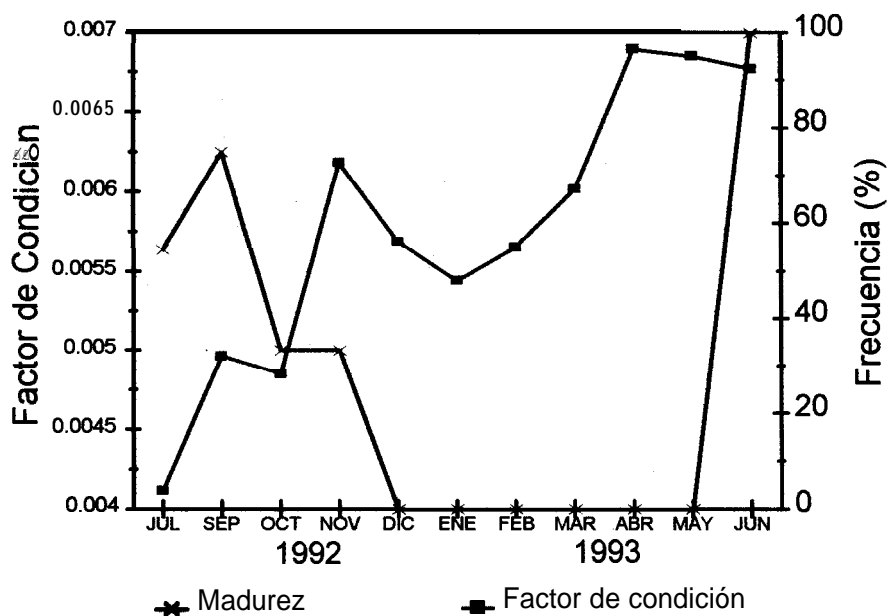


Figura 17. Relación del factor de condición con la frecuencia de ovarios maduros a través del año para *P. zonipectus*.

6.6.1.2.2 Machos

En este caso la tendencia es igual que en las hembras, los valores medios del factor tienden a incrementarse, el valor más bajo se presenta en julio. En diciembre hay un pico y es donde alcanza su máximo valor, en enero baja para volver a incrementarse en marzo, abril y mayo. Se observa que existe una relación inversa entre el factor de condición con las fases de madurez y de eyaculación (Fig. 18).

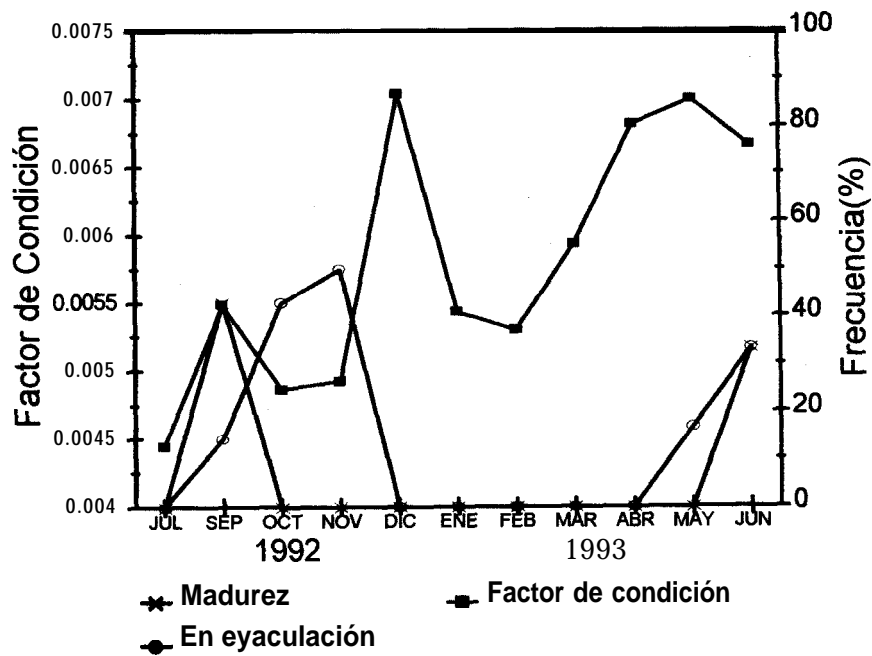


Figura 18. Relación del factor de condición con la frecuencia de testículos maduros y en eyaculación a través del año para *P. zonipectus*.

6.6.2 Índice gonádico

6.6.2.1 *Holacanthus passer*

6.6.2.1.1 Hembras

En el periodo de junio a octubre se presentan valores del índice gonádico altos y desviaciones estándar amplias, en relación con los meses siguientes en donde las desviaciones disminuyen y alcanzan un valor mínimo en enero. Se observa que existe una relación directa entre el índice gonádico y las fases de madurez y de desove (Fig. 19).

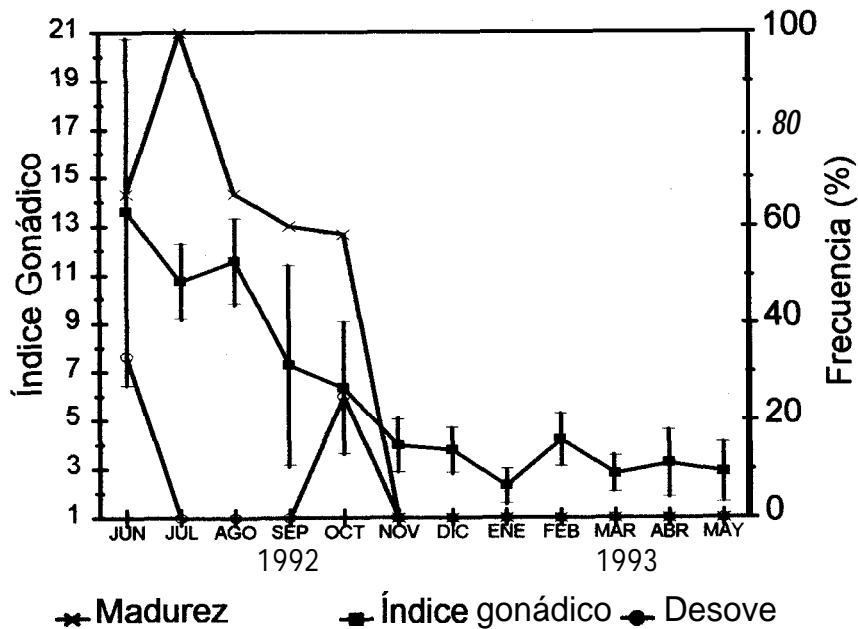


Figura 19. Relación del índice gonádico de hembras con la frecuencia de ovarios maduros y en desove a través del año para *H. passer*.

6.6.2.1.2 Machos

En machos se observa que de junio a julio los valores del índice son más altos en comparación con los meses de octubre a marzo en donde descienden, de abril en adelante comienzan a incrementarse. Las desviaciones estándar del índice son muy amplias en casi todo el ciclo (Fig. 20)

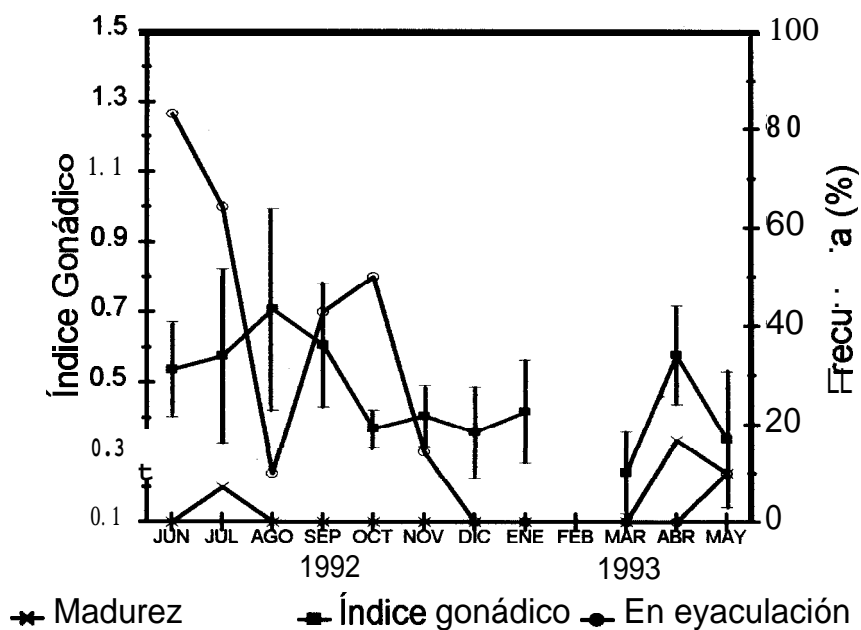


Figura 20. Relación del índice gonádico de machos con la frecuencia de testículos maduros y en eyaculación a través del año para *H. passer*.

6.6.2.2 *Pomacanthus zonipectus*

6.6.2.2.1 Hembras

De julio a noviembre se presentan valores del índice altos con respecto de los meses siguientes. En el periodo de diciembre a mayo los valores medios fueron bajos, el menor valor se encontró en diciembre (2.65). En junio hay un aumento considerable en el valor del índice, en este mes alcanzo su valor más alto (39.6). En los meses en los que el valor medio es más alto se puede observar alta desviación estándar. Estas desviaciones disminuyen en el periodo de valores bajos del índice gonádico (Fig. 21).

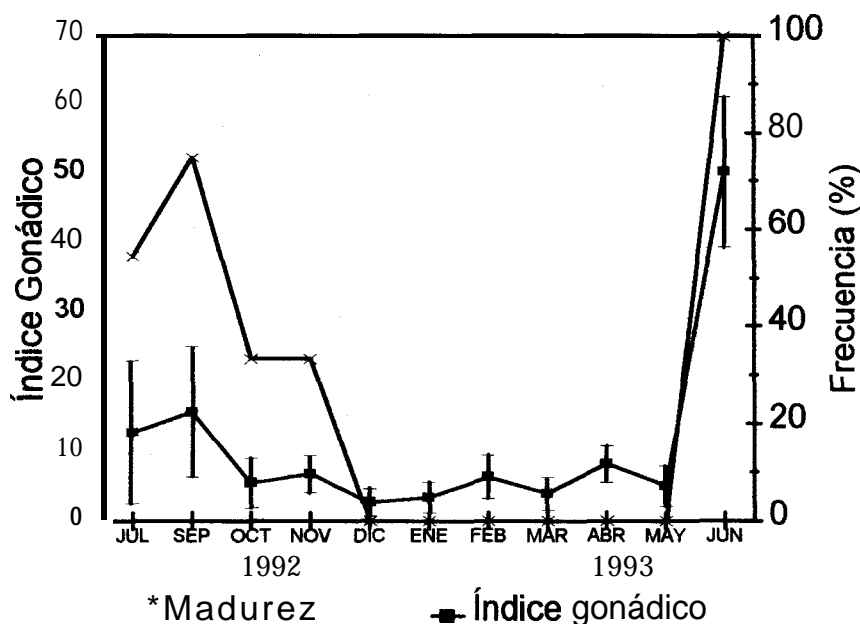


Figura 21. Relación del índice gonádico de hembras con la frecuencia de ovarios maduros a través del año para *P. zonipectus*.

6.6.2.2.2 Machos

En noviembre se presenta el valor más bajo del índice gonádico (0.25), hay un incremento en el mes de diciembre y permanece más o menos constante hasta mayo. En junio hay un aumento en el índice y es donde alcanza su valor más alto (0.84). Las desviaciones estándar del índice son más grandes en los meses con valores mayores del índice (Fig. 22).

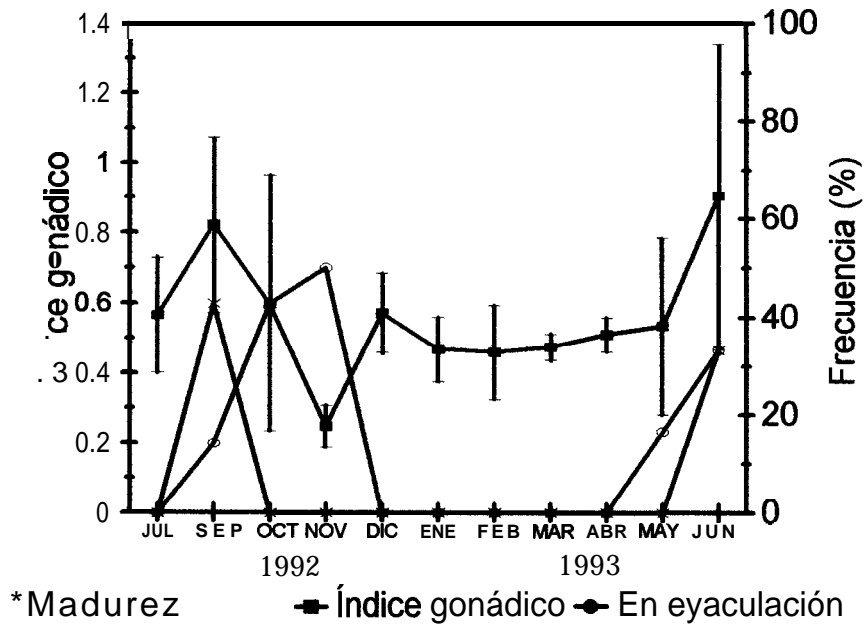


Figura 22. Relación del índice gonádico de machos con la frecuencia de testículos maduros y en eyaculación a través del año para *P. zonipectus*.

6.7 FECUNDIDAD

6.7.1 Muestra mínima

De acuerdo con los modelos obtenidos al ajustar los datos (Figs. 23 y 24), la muestra mínima para *H. passer* fue de 0.12 g y para *P. zonipectus* fue de 0.04 g.

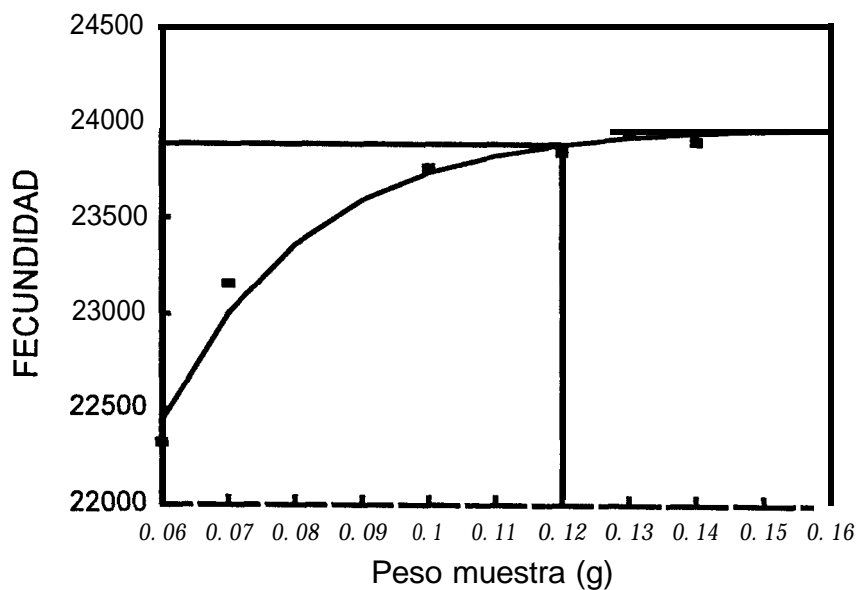


Figura 23. Datos observados y calculados con el modelo para determinar la muestra mínima para fecundidad en *Holacanthus passer*.

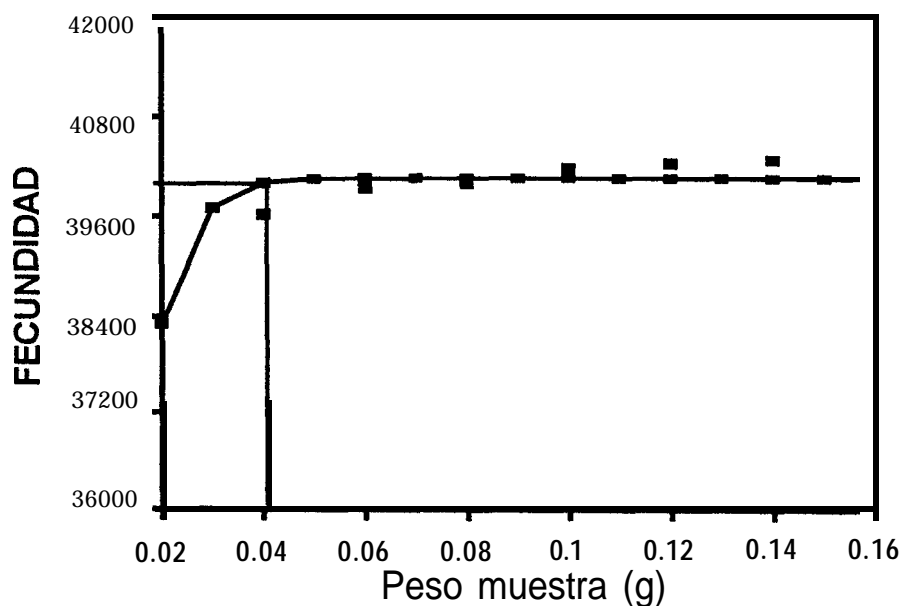


Figura 24. Datos observados y calculados con el modelo para determinar la muestra mínima para fecundidad en *Pomacanthus zonipectus*.

6.7.2 Fecundidad parcial y fecundidad relativa

6.7.2.1 *Holacanthus passer*

La fecundidad parcial media es de 59 690 ovocitos, mientras que la fecundidad relativa es de 241.1 ovocitos por gramo de peso eviscerado y de 333.7 ovocitos por milímetro de longitud patrón.

6.7.2.2 *Pomacanthus zonipectus*

La fecundidad parcial media es de 40 755 ovocitos, mientras que la fecundidad relativa es de 79.6 ovocitos por gramo de peso eviscerado y de 201.2 ovocitos por milímetro de longitud patrón.

6.7.3 Relación funcional de la fecundidad parcial con la longitud patrón.

6.7.3.1 *Holacanthus passer*

La relación entre la fecundidad parcial y la longitud patrón se estimó tanto con el modelo lineal como con el modelo exponencial, en la tabla 8 se presentan los modelos obtenidos y los valores del coeficiente de correlación. El modelo con el que se obtuvo un mejor ajuste fue el exponencial con un r^2 de 0.789 (Fig. 25).

Tabla 8. Modelos usados para expresar la relación entre la fecundidad parcial y la longitud patrón de *H. passer*.

	LINEAL $Y = a + bX$	EXPONENCIAL $Y = ae^{bX}$
a	-211574	300.6129
b	1550.076	0.029787
r	0.844223	0.888366
r^2	0.712712	0.789195

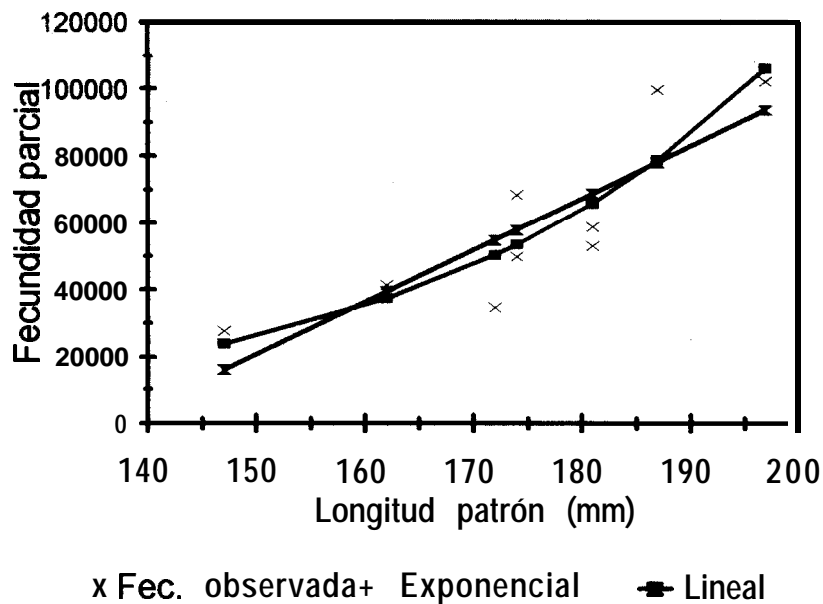


Figura 25. Relación fecundidad parcial-longitud patrón pala ti passer.

6.7.3.2 *Pomacanthus zonipectus*

Al igual que en el caso anterior, la relación entre la fecundidad parcial y la longitud patrón se estimó tanto con el modelo lineal como con el modelo exponencial. En la tabla 9 se presentan las constantes obtenidas y los valores del coeficiente de correlación. El modelo con el que se obtuvo un mejor ajuste fue el exponencial con un r^2 de 0.914 (Fig. 26).

Tabla 9. Modelos usados para expresar la relación entre la fecundidad parcial y la longitud patrón de *P. zonipectus*.

	LINEAL $Y = a + bX$	EXPONENCIAL $Y = ae^{bx}$
a	-350114.5	1.4553163
b	1948.5061	0.0507568
r	0.94247	0.9559335
r^2	0.8882497	0.9138089

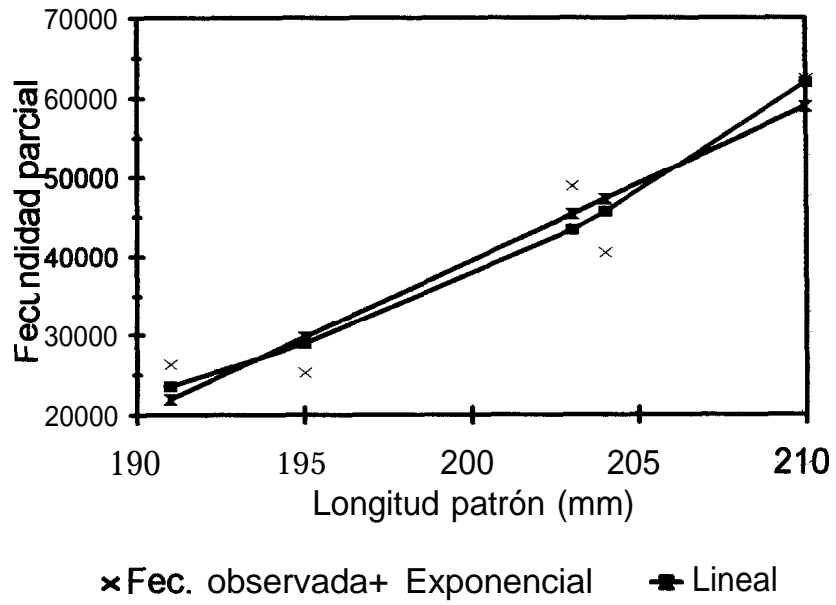


Figura 26. Relación fecundidad parcial-longitud patrón para *P. zonipectus*.

7. DISCUSIÓN

Las proporciones sexuales para *H. passer* y *P. zonipectus* no habían sido registradas con anterioridad. En el presente estudio se puede considerar que en ambas especies la proporción sexual no difiere de 1 :1, a pesar de que en *H. passer* sí se encontró diferencia significativas en el total de los muestreos. Esta diferencia es el resultado de la mayor captura de hembras que machos durante el mes de octubre, esto debido a las condiciones del muestreo.

En lo referente a la proporción de sexos por clase de talla, en ambas especies se observó que en las tallas pequeñas, las hembras son más abundantes; mientras que los machos son más comunes en las tallas grandes. En este sentido Moyer y Nakazono (1978) encontraron un comportamiento similar en la estructura sexual para *Centropyge interruptus* en las aguas de Miyake-jima, Japón. Esta desigualdad en la proporción de sexo en algunas especies ha sido atribuida, entre otros factores, a una distribución distinta de una fracción de la población, o bien a una mayor sobrevivencia de machos en las tallas adultas; también se ha argumentado un comportamiento desigual del recurso al arte de pesca, en términos de presentar un escape diferencial por sexo (Moyer y Nakazono, 1978; Aranís y Torres, 1987; Elorduy-Garay y Ramírez-Luna, 1994). En los resultados obtenidos, este comportamiento en la estructura sexual poblacional se atribuye a una reversión

sexual protogínica en una fracción de la población, tal y como sucede en especies en que ocurren procesos de reversión sexual, se observa comportamientos muy semejantes en la estructura sexual de sus poblaciones (Aranis y Torres, 1987).

Aunado a estos resultados y reforzando la idea de que las especies estudiadas son especies protogínicas, se encontraron organismos hermafroditas, principalmente en *P. zonipectus*. Todas las gónadas hermafroditas presentaron un mayor desarrollo testicular con ovocitos previtelogénicos en diferentes proporciones, lo cual es considerado como uno de los principales criterios para identificar un testículo secundario (Reinboth, 1970).

El cambio de sexo es común entre los peces de arrecife (Hourigan y Kelley, 1985). Se conocen diez familias de peces de arrecife que tienen especies que presentan protoginia (Warner, 1978; Policansky, 1982). Entre los peces ángel (familia Pomacanthidae) la protoginia ha sido descrita en dos géneros: *Centropyge* (Moyer y Nakazono, 1978; Bruce, 1980; Aldenhoven, 1984) y *Genicanthus* (Shen y Liu, 1976; Susuki ef *al.*, 1978; Carlson, 1982). Todas las especies estudiadas de estos géneros fueron protogínicos monándricos, es decir solo encontró un tipo de macho, los derivados de las hembras (machos secundarios). El sistema social de muchas de las especies protogínicas han sido descritas (Moyer y Nakazono, 1978; Aldenhoven, 1984; Moyer et al., 1984), sin embargo, aún no **están** bien entendidas sus relaciones. El dimorfismo sexual por

talla a menudo se asocia con sistemas sociales de harem, donde una dominancia jerárquica es basada en la talla (Emlen y Oring, 1977). El dimorfismo por talla y el sistema social de harem han sido relacionados a la protoginia monándrica (Robertson y Hoffman, 1977).

En el caso de *P. zonipectus* el hecho de haber encontrado machos en tallas pequeñas (menores a las tallas en las que se encontraron evidencias de reversión sexual) y al no registrarse diferencias significativas en la proporción sexual (en tallas pequeñas), sugiere que en las poblaciones pueden existir machos primarios. Este patrón en la estructura sexual es común en especies de las familias Labridae (Warner y Hoffman, 1980; Hoffman, 1983; Warner, 1984) y Scaridae (Robertson y Warner, 1978; Robertson *et al.*, 1982). Lo anterior indicaría que *P. zonipectus* presenta una estructura sexual poblacional **diándrica**, ya que en su estructura sexual hay tanto machos primarios como machos secundarios. Esta condición es corroborada por el hecho de que no todos los machos presentaron signos de reversión sexual. Hourigan y Kelley (1985) encontraron la presencia de machos secundarios y la ausencia de machos primarios en *H. tricolor* con lo que argumentan una condición monándrica de esta especie.

Al analizar los resultados de la distribución de hembras, machos y organismos hermafroditas de *P. zonipectus* (especie en la que se encontraron una gran proporción de hermafroditas) es evidente que la transformación se

presenta en la mayoría de las tallas o al menos en un amplio intervalo de tallas. Algunos autores discuten acerca de esta distribución y mencionan que con frecuencia, la existencia de una talla de transformación definida a nivel poblacional es considerada como indicativa de regulación por factores genéticos (Warner, 1975). Por otra parte, la presencia de transformantes en un amplio intervalo de tallas, así como de individuos que nunca cambian de sexo (como se presenta en este caso) es por lo general citada como evidencia contraria a la idea de una selección genética de la talla de reversión y favorece la hipótesis sobre su regulación, a nivel individual, por factores demográficos (Shapiro 1987b). La capacidad o potencialidad de actuar en forma dual de una fracción de la población, implica una táctica positiva dentro de la estrategia reproductiva (Aranis y Torres, 1987). Si bien algunos autores han sugerido que ambos tipos de mecanismos pueden actuar en una misma población (Warner y Hoffman, 1980; Warner, 1984), otros afirman que ambas hipótesis son mutuamente excluyentes (Shapiro, 1987a, 1987b, 1989).

En este sentido, la hipótesis del cambio de sexo protogínico asociado a la talla (e.g., Bullough, 1947) se menciona que una hembra cambia de sexo cuando está fisiológicamente competente para hacerlo a una talla crítica. Esta hipótesis se ha discutido debido a que hembras pequeñas pueden cambiar de sexo (Warner, 1982; Ross et al., 1983; Lutnesky, 1996), y las interacciones de comportamiento y no por talla, inician el proceso de cambio de sexo (e.g.

Shapiro, 1984; Lutnesky, 1996), tal y como sucede en *Centropyge interruptus* donde el cambio de sexo es controlado socialmente (Moyer y Nakazono, 1978).

Otro aspecto que se analiza es la distribución de transformantes en todas las tallas y en especial antes de la talla de primera madurez, lo cual indicaría, que la transformación de *P. zonipectus* puede realizarse por dos vías: a partir de hembras funcionales, lo que sería un tipo de reversión sexual postmaduracional y a partir de individuos inmaduros, lo cual sería una reversión sexual premaduracional, tal como lo reporta Lluch-Cota (1995) en *Paralabrax maculatofasciatus*.

Por otro lado, en las tallas mayores de *P. zonipectus*, sí hubo diferencias significativas en la proporción sexual ya que se encontraron un mayor número de machos que de hembras, lo que es una evidencia de dimorfismo sexual por tallas causado por la condición protogínica de la población, aunque Moyer et al. (1983), advierten que diferentes factores a la protoginia pueden ser los responsables del dimorfismo sexual por talla.

Con respecto a *H. passer* se ha registrado que presenta dimorfismo sexual, los machos son más grandes (más del 50% más largos y 300% más pesados) (Strand, 1978), y presentan las aletas pectorales blancas; mientras que las hembras son más pequeñas y con aletas pectorales amarillas (Thresher, 1984). Sin embargo,

en este estudio se encontró una hembra madura con fenotipo masculino, aunque ocurrió en una proporción muy baja, para poder concluir es necesario un mayor número de muestra.

Por otro lado y en relación a las fases de desarrollo se sabe que las gónadas de los peces sufren variaciones cíclicas en concordancia con las épocas del año y con los cambios ambientales (Vizziano y Berois, 1990). Tales variaciones se determinaron histológicamente lo cual permitió establecer con buena precisión las variaciones o diferentes fases de desarrollo de las gónadas.

Se diagnosticaron 6 fases de desarrollo de las gónadas para ambas especies, cada una de las cuales presenta características propias y perfectamente identificables desde el punto de vista histológico.

Tanto *H. passer* como *P. zonipectus* presentan los tipos de células gonadales comunes en los teleósteos, como es descrito por Wallace y Selman (1981); De Vlaming (1983) y Guraya (1986), así como la morfología funcional de las gónadas (Nagahama, 1983). En este caso, los folículos postovulatorios, los ovocitos hidratados y las estructuras atrésicas fueron las características más importantes para la descripción del desarrollo temporal y para la interpretación en conjunto de todo el proceso reproductivo.

Los ovarios de *H. passer* y *P. zonipectus* presentan un desarrollo asincrónico, pues en la etapa de actividad reproductiva llegan a presentar simultáneamente células sexuales en diferentes grados de desarrollo, lo que ocasiona que estas especies sean desovadores parciales.

Del análisis de las fases de desarrollo relacionados con la curva del índice gonádico, se pudo determinar el ciclo reproductivo anual de ambas especies, es decir las épocas de mayor intensidad de actividad gametogénica en el mismo. Con base en lo anterior confirmamos la idea de que existe una relación entre la duración de la época, el tipo de desove y la latitud como lo mencionan Cushing (1975) y Blaxter y Hunter (1982).

Así, en las especies de latitudes altas, donde el periodo estival es corto, se observa que las especies presentan generalmente un periodo de desove corto y definido y un tipo de desove total (Blaxter y Hunter, 1982; Cushing, 1975).

A medida que avanza hacia el Ecuador, es decir en latitudes correspondientes a las zonas subtropical y tropical, el periodo de desove de los peces es más prolongado, puede limitarse a una temporada más amplia pero definida, o durar todo el año como en las especies tropicales (Cushing, 1975). Esta prolongación de la temporada de desove va acompañada en ambos casos, de un tipo de desove fraccionado, y es lo que ocurre tanto para *H. passer* como para *P. zonipectus*; esto es

confirmado en ambas especies, por la presencia de muchas fases de desarrollo de los ovocitos lo cual puede indicar que mas de un lote de huevos esta madurando (West, 1990), y que constituiría una modalidad más eficiente para enfrentar los cambios ambientales, no arriesgando todo el potencial reproductivo de una sola vez (Vizziano y Berois, 1990). Evidencia adicional para el desove fraccionado se obtuvo de la presencia de ovocitos maduros remanentes (atresias) en ovarios en desarrollo en las dos especies.

Hay poca información acerca de las épocas de desove de los peces ángel, sin embargo se sugiere un fuerte cambio estacional en la actividad reproductiva (Thresher, 1984). Los resultados del presente trabajo concuerdan ampliamente con este concepto, pues los resultados demuestran que *H. passer* y *P. zonipectus* presentan ciclos reproductivos estacionales bien definidos.

El angel rey *H. passer*, en Cueva de León, B.C.S. presenta una época de reproducción que inicia en junio y finaliza en noviembre, lo que concuerda con los resultados de Moyer et al. (1983) quienes observaron desoves diarios de *H. passer* (excepto por dos días) del 29 de octubre al 16 de noviembre de 1978 en Punta Pescadero, B.C.S.

En el caso de *P. zonipectus*, en la Isla Espíritu Santo, no se encontraron hembras en desove y sólo se registraron testículos en eyaculación durante octubre,

se puede asumir que la época de reproducción **comprende** de junio a noviembre pues son los meses en que se presentan individuos maduros y en postdesove o eyaculados.

La falta de hembras en desove (que presentaran folículos postovulatorios) de *P. zonipectus*, podría deberse a que el desove se realiza en el crepúsculo, como se ha documentado para otros pomacántidos como *Centropyge interruptus* (Moyer y Nakazono, 1978). Así, en la hora de colecta (10:00 a 14:00), los folículos postovulatorios que deben tener una tasa de reabsorción alta, ya han sido absorbidos y no hay evidencia de ellos en los cortes histológicos. Este horario de desové (crepuscular-nocturno) es señalado como parte de una estrategia de reproducción orientada para evitar a los depredadores, que son activos durante el día (Hunter, 1981), puesto que en las manchas de desove se presentan concentraciones altas de huevos de esta forma, con el desove nocturno los depredadores no muestran actividad y permite que los huevos desovados se difundan, por lo que son menos accesibles a la depredación (Torres-Villegas, 1986).

Se observó que ambas especies presentan una época de reproducción que comprende de cinco a seis meses lo que no coincide con Moyer et al. (1983) quienes determinan que los peces ángel desovan en un periodo corto de tiempo. En este sentido Hempel (1979) menciona que dentro de una población el tiempo de

maduración y el desove puede diferir. La larga duración de una temporada de desove de una población puede ser debido a los prolongados desoves de peces individualmente; Aunque también podría ser causado por diferencias en el tiempo de desove entre grupos de edades; así, los peces viejos tienden a desovar primero en la temporada.

Si tenemos en cuenta que las especies en estudio presentan un tipo de desove parcial y que la extensión del periodo de desove es de aproximadamente de 5 a 6 meses lo que representa una temporada de reproducción más o menos larga podemos decir que estas especies presentan un modo de reproducción típicamente subtropical.

El ciclo de vida de cada especie, y en **especial** la etapa reproductiva, está íntimamente relacionada con factores externos como temperatura, fotoperiodo y disponibilidad de alimento, que afectan directamente el eje endocrinológico de la estimulación hormonal (Rodríguez-Gutiérrez, 1992).

Poco se sabe acerca de **los** mecanismos por los cuales la temperatura controla la maduración y el desove, aunque para muchos peces marinos el **interválo** de temperatura en el cual ocurre el desove es reducido. En latitudes altas la temperatura mínima tolerada para el desove es a menudo el factor limitante para la

distribución geográfica y para la introducción de una especie dentro de un nuevo hábitat (Hempel, 1979).

De acuerdo a Thresher (1984) en las regiones templadas el desove de los peces ángel ocurre principalmente en los meses más cálidos del año. *H. passer* y *P. zonipectus* coinciden con este patrón pues la temperatura del agua en el periodo de actividad reproductiva es alta (27-30 °C).

En ambas especies, la tendencia de los valores del factor de condición es similar. Estos valores son bajos cuando existe la mayor actividad reproductiva, coincidiendo con la presencia de gónadas maduras y en desove, mientras que los valores de los índices son altos durante la época en la que no existe actividad reproductiva. Las fases de desarrollo dominantes en ese periodo son de reposo y postdesove. Este mismo comportamiento se ha registrado en otras especies, como *Caulolatilus affinis* (Ceballos-Vázquez, 1993) y se ha explicado por el hecho de que la actividad reproductiva implica un alto costo energético para los organismos por lo que su condición disminuye en ese periodo, mientras que al no existir actividad reproductiva, la energía ingerida favorece el aumento en la condición del organismo, en lugar de utilizarse para la reproducción.

De Vlaming et al. (1982) discuten la utilidad del uso del factor de condición y del índice gonádico como indicador del periodo de la actividad reproductiva de un

stock, y concluyen que sólo se puede asegurar que son buenos indicadores si se validan histológicamente. Para *H. passer* y *P. zonipectus* no hay información acerca de la utilización de este método para determinar su época de reproducción. Sin embargo, se han validado los índices gonádicos para determinar la época de reproducción en algunas especies de peces (Ceballos-Vázquez, 1993; Elorduy-Garay y Ramírez-Luna, 1994); los cuales concluyen que este índice guarda una estrecha relación con la reproducción ya que se registran valores altos cuando las hembras están maduras y listas para el desove y valores bajos cuando la hembra es inmadura o está en el periodo de reposo; *H. passer* y *P. zonipectus* coinciden con esta tendencia.

En ambas especies, la tendencia de los valores del índice gonádico es similar tanto para hembras como para machos; aunque en estos últimos la tendencia no es tan marcada, debido posiblemente a que los testículos no acumulan reservas en sus células, por lo que no alcanzan un gran tamaño, como es el caso de las hembras, en las que hay una síntesis considerable de vitelo, que ocasiona que la gónada alcance proporciones más altas en relación a la talla del pez y se refleja en los valores del índice. Así, los valores del índice gonádico son altos cuando hay la mayor actividad reproductiva, y coinciden con la presencia de gónadas maduras (ovocitos con abundante vitelo) y en desove. Mientras que los valores de los índices son bajos durante la época en la que no hay actividad reproductiva, las fases de desarrollo

dominantes en ese periodo son reposo y postdesove (los cuales se caracterizan por la ausencia de material de reserva).

Para ambas especies, el incremento o disminución en el índice gonádico mensual durante el ciclo es proporcional al aumento o disminución del desarrollo de la gónada mostrado histológicamente; el índice gonádico resulta un buen indicador de la época de reproducción de *H. passer* y de *P. zonipectus*.

Por otra parte, la amplitud en la desviación estándar del índice gonádico es grande en los meses de mayor actividad reproductiva (junio-noviembre). Esta variación se debe a que en esos meses existen gónadas en diferentes fases. Una relación similar ha sido registrada para *C. princeps* (Ramírez, 1990) y para *C. affinis* (Ceballos-Vazquez y Elorduy-Garay, 1998, en prensa).

El índice gonádico no puede ser utilizado para detectar diferencias sutiles, por ejemplo entre un individuo en reposo y uno desovado pues al ser ambas gónadas pequeñas, les corresponderían valores del índice similares. Sin embargo, Hunter y Macewicz (1985) establecieron su utilidad para detectar ovarios hidratados debido al enorme incremento en peso que se registra. Así, el incremento abrupto de los valores del índice que se presentó en el mes de junio para *P. zonipectus* se debe a la presencia de ovarios hidratados.

El estudio de la fecundidad de peces que están sujetos a una activa extracción (deportiva o comercialmente), tiene gran importancia en la determinación de su potencial reproductivo (Calvo y Morriconi, 1972).

En peces, los interválos de fecundidad van desde unos pocos huevos, como es el caso de los elasmobranquios, hasta muchos millones en gadoideos marinos y en peces pelágicos (Hempel, 1979). En general, los peces que son desovadores pelágicos se encuentran con alta fecundidad, mientras que en peces que pegan sus huevos en el fondo o en la vegetación presentan fecundidades intermedias (miles a decenas de miles) y los peces que tienen cuidado **parental** presentan las fecundidades más bajas (Hempel, 1979). De acuerdo a este esquema, tanto *H. passer* como *P. zonipectus* presentan fecundidades altas, lo cual concuerda con el hecho de que son desovadores pelágicos. Por lo tanto, son especies que tienen un potencial reproductivo alto.

Se encontró que la fecundidad parcial para ambas especies fue muy variable entre los peces analizados, en este sentido Hempel (1979) señala que siempre hay una gran variabilidad en la fecundidad, aún entre peces de la misma población, talla y edad.

Fulton (1891) encontró que los peces grandes de la misma especie tienen más huevos que los peces pequeños. La relación de la fecundidad con el tamaño

y la edad del pez ha sido descrita por muchos modelos matemáticos (Hempel, 1979). En estas especies el mejor ajuste se encontró con el modelo exponencial, por lo que la fecundidad parcial aumenta exponencialmente con la talla.

8. CONCLUSIONES

- Las poblaciones de *H. passer* y *P. zonipectus* presentan una proporción sexual 1: 1.
- Las hembras alcanzan tallas menores que los machos, confirmándose el dimorfismo sexual por talla.
- Se encontraron evidencias de protoginia para ambas especies en relación a la distribución de tallas por sexo. En *P. zonipectus* se encontró adicionalmente evidencia histológica de hermafroditismo.
- *H. passer* y *P. zonipectus* tienen un desarrollo asincrónico de sus gónadas por lo cual se considera que son desovadores parciales.
- Se encontró evidencia de que *P. zonipectus* presenta tanto machos primarios como secundario por lo que se considera que es una especie diándrica.
- La época de reproducción de ambas especies está bien definida, en *H. passer* sucede de junio a noviembre y en *P. zonipectus* de julio a noviembre.
- La reproducción se realiza con temperaturas cálidas (27-30°C).
- El inicio de la actividad reproductiva de ambas especies coincide con un factor de condición alto, el cual disminuye conforme transcurre el periodo de reproducción.
- El índice gonádico es un buen indicador de la época de reproducción de *H. passer* y *P. zonipectus*.
- El potencial reproductivo de ambas especies es alto, 59 690 en *H. passer* y 40 755 en *P. zonipectus*.
- La fecundidad parcial aumenta exponencialmente con la talla en ambas especies.

9. RECOMENDACIONES

El método para determinar el estado reproductivo de las hembras de peces, es el histológico debido a que es el único método satisfactorio (Hunter y Macewicz, 1985b). Este método aporta información detallada, tal como los estudios de cambio de sexo, atresias y folículos post-ovulatorios, o donde los ovarios son encontrados en fases de desarrollo de transición, como fue el caso de *P. zonipectus*. Sin embargo, en *H. passery P. zonipectus* se pudo validar la eficiencia del índice gonádico, por lo cual en estudios futuros de rutina **tales** como la época de reproducción, ciclo reproductivo o la talla de maduración, no será necesario el método histológico y el uso de el índice gonádico puede ser suficiente.

Por otro lado, debido a que estas especies se comercializan en fase juvenil, no se les da oportunidad de reproducirse, por lo cual se podría recomendar considerar el cultivo de estas especies como una alternativa para su explotación, lo que coadyuvaría a una mejor protección de sus poblaciones, naturales y el equilibrio de los ecosistemas.

10. SUGERENCIAS PARA TRABAJOS FUTUROS

Debido a la naturaleza de la pesquería en la que tradicionalmente han sido sometidos tanto *Holacanthus passer* como *Pomacanthus zonipectus*, en la cual son capturados los juveniles y no los adultos, no es necesario establecer épocas de veda ya que éstas se establecen para dar oportunidad a los individuos de reproducirse. Sin embargo, con la finalidad de regular la pesquería de estas especies, se podrían establecer cuotas de captura, pero se hace necesario complementar los resultados del presente trabajo principalmente con estudios de distribución y abundancia de larvas y juveniles, con el fin de determinar si el potencial reproductivo alto, que se establece aquí, en realidad se ve reflejado en el número de individuos que sobreviven y que llegan a poblar el arrecife rocoso donde crecen y se reproducen.

Asimismo es recomendable realizar estudios sobre la estructura poblacional y comportamiento de ambas especies.

Es importante también concentrar estudios sobre la biología de las larvas, ya que esto ayudaría para intentar su cultivo en condiciones controladas lo que permitiría la obtención de juveniles y por ende evitar una sobre explotación del recurso en su medio natural.

11. BIBLIOGRAFÍA

Aldenhoven, J. 1984. Social organization and sex change in an angelfish, *Centropyge* bicolor, on the Great Barrier Reef. Ph.D. dissertation. Macquary University N.S.W. Australia.

Aranis, R. A. y A. Torres G. 1987. Un caso de hermafroditismo en la sardina (*Sardinops sagax* Jenyns, 1842) (Pisces, Clupeiformes, Clupeidae). Invest. Pesq. 34: 149-153.

Balbontín, F. y W. Fisher. 1981. Ciclo sexual y fecundidad de la merluza, *Merluccius gayi gayi*, en la costa de Chile. Rev. Biol. Mar. Inst. Oceanol. Univ. Valparaíso, Chile. 17(3): 285-334 pp.

Bauer, J. A. Jr. y S. E. Bauer. 1981. Reproductive biology of pigmy angelfishes of the genus *Centropyge* (Pomacanthidae). Bull. Mar. Sci. 31:495-513.

— Baynes, T. W. 1993. Effects of sedimentation, light and grazing on the encrusting community of a tropical rock reef in the southern Gulf of California. Tesis doctoral. University of California, San Diego, U.S.A. 159 pp.

— Bermúdez A. B. R. y L. G. García. 1985. Hábitos alimenticios en los peces de las zonas rocosas de la Bahía de La Paz, B.C.S. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas. U.N.A.M. México. 259 pp.

Blaxter, J. H. S. y J. R. Hunter. 1982. The biology of the clupeoid fishes. Adv. Mar. Biol. 20: 1-223.

- Bruce, R. W. 1980. Protogynous hermaphroditism in two marine angelfishes. *Copeia* 353-355.
- Brusca, R. y D. Thomson. 1975. Pulmo Reef: the only coral reef in the Gulf of California. *Ciencias Marinas* 2(2): 37-53.
- Bullough, W. S. 1947. Hermaphroditism in the lower vertebrates. *Nature* 266: 828-830. *En*: Lutnesky, M. M. F. 1996. Size-Dependent rate of protogynous sex change in the Pomacanthid Angelfish, *Cenfropyge potteri*. *Copeia* 1: 209-212.
- Buñag, D. M. 1956. Spawning habits of some Philippine tuna based on diameter measurements of the ovarian ova. *Philippine Journal of Fisheries* 4, 75-145. *En* West, G. 1990. Methods of assessing ovarian development in fishes: A review. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 41: 199-222.
- Calvo, J. y E. R. Morriconi. 1972. Fenómenos reproductivos en el pejerrey (*Basilichthys bonariensis*). III. Estudio de la fecundidad. Época y número de desoves. *An. Soc. Cient. Argentina.* 193: 75-84. *En*: Cabrera P.J. y M. J. Margarita. 1992. Fecundidad de *Cichlasoma dovii* (Pisces: Cichlidae) en el embalse Arenal, Guanacaste, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 40(3): 345-346.
- Carlson, B. A. 1982. The masked angelfish *Genicanthus personafus*. *Freshwater. mar. Aquarium* 5(5): 31-32.
- Ceballos-Vázquez, B. P. 1993. Biología reproductiva del "Conejo" *Caulolatilus affinis*, Gill, 1865 (Pisces: Branchiostegidae), en el canal Cerralvo, B.C.S., México. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. México. 72 pp.

- Ceballos-Vázquez, B. P. y J. Elorduy-Garay. 1998. Gonadal development and spawning of the Golden-eyed tilefish *Cauloíafíius affinis* (Pisces: Branchiostegidae) in the Gulf of California, México. *Bull. Mar. Sci.* 63(3): En prensa.
- Clark, N. F. 1936. Maturity of California sardine (*Sardinops caerulea*), determined by the ova diameter measurements. *Calif. Div. Fish and Game Bull.* 42: 1-49.
- Cushing, D. H. 1975. *Ecología marina y pesquerías*. Editorial Acribia. 252 pp.
- De Vlaming, V. 1983. Oocyte developmental patterns and hormonal involvements among teleosts. *En: Rankin, J. C., T. J. Pitcher y R. T. Duggan (Eds.) Control Processes in Fish Physiology.* 99-176. Croom Helm, London.
- De Vlaming, V., G. Grossman y F. Chapman. 1982. On the use of the gonadosomatic index. *Comp. Biochemi. Physiol.* 73: 31-39.
- Elorduy-Garay J. F. y S. Ramírez-Luna. 1994. Gonadal development and spawning of female ocean whitefish, *Cauloíafíius princeps* (Pisces: Branchiostegidae) in the Bay of La Paz, B.C.S., Mexico. *J. Fish Biol.* 44, 553-566.
- Emlen, S. T. y L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science, N.Y.* 197: 215-223. *En: Hourigan T.F. y C.D. Kelly.* 1985. Histology of the gonads and observations on the social behavior of the Caribbean angelfish *Hoíacanthus tricolor*. *Mar. Biol.* 88. 311-322.

- Fulton, T. W. 1891. The comparative fecundity of sea fishes. Rep. Fish. Board Scotl. 9:243-268. *En:* Hempel, G. 1979. Early life history of marine fish. The egg stage. Washington Sea Grant. U.S.A. 70 pp.
- Gotshall, D. W. 1982. Marine Animals of Baja California: A guide to the common fishes and invertebrates. Sea Challengers. Monterey, E.E.U.U. 112 pp.
- Guraya, S. S. 1986. The cell and molecular biology of fish oogenesis (Karger: Basel. *En:* West, G. 1990. Methods of assessing ovarian development in fishes: A review. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 41: 199-222.
- Hastings, A.P. 1989. Protogynous hermaphroditism in *P. maculatofasciatus* (Pisces: Serranidae). Copeia 1: 184-188.
- Hempel, G. 1979. Early life history of marine fish. The egg stage. Washington Sea Grant. U.S.A. 70 pp.
- Hoar, W. S., D. J. Randall y E. M. Donalson (Ed.). 1983. Fish Physiology. Vol. IX Reproduction Part A. Academic Press, Inc. 483 pp.
- Hoffman, S. G. 1983. Sex-related foraging behavior in sequentially hermaphroditic hogfish (*Bodianus* spp.). Ecology 64: 798-808.
- Houillon, C. 1978. Sexualidad. Tercera edición. Ediciones Omega, S.A. Barcelona. 202 pp.
- Hourigan, T. F. y C.D. Kelley. 1985. Histology of the gonads and observations on the social behavior of the Caribbean angelfish *Holocanthus* tricolor. Marine Biology 88: 311-322.

- Humason, G. L. 1979. Animal Tissue Techniques. Cuarta edición. W. H. Freeman & Co. San Francisco. 692 pp.
- Hunter, J. R. 1981. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. 33-87 *En*: Lasker, R. (Ed) Marine fish larvae, morphology, ecology and relation to fisheries. Washington Sea Grant Program. U.S.A. pp. 33-87.
- Hunter, J. R., N. C. H. Lo y R. J. H. Leong. 1985. Batch fecundity in multiple spawning fishes. 67-78. In R. Lasker (Ed.). An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. U.S. Dep. Commer. NOAA Tech. Rep. NMFS 36.
- Hunter, J. R. y B. J. Macewicz. 1985. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. 79-94 *En*: R. Lasker (Ed.). An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. NOAA Technical Report No. NMFS-36.
- Kerstitch, A. 1987. The King Angelfish. Freshwater and Marine Aquarium 10(6): 8-9.
- Lender, T. , R. Delavault y A. Le Moigne. 1982. Diccionario de biología. Ediciones Grijalbo, S. A. México. 203 pp.
- Lluch-Cota, D. B. 1995. Aspectos reproductivos de la cabrilla arenera, *Paralabrax maculatofasciatus* (Pisces: Serranidae) en Bahía Magdalena-Almejas, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. México. 115 pp.
- Lutnesky, M. M. F. 1996. Size-Dependent rate of protogynous sex change in the Pomacanthid Angelfish, *Centropyge potteri*. Copeia 1: 209-212.

- McGregor, J. 1966. Fecundity of the Pacific hake *Merluccius productus*. Calif. Fish. and Game 52(2): II I-I 16.
- Moyer, J. T. 1984. Reproductive behavior and social organization of the Pomacanthid fish *Genicanthus lamarck* at Mactan Island, Philippines. Copeia 1: 194-200.
- Moyer, J. T. y A. Nakazono. 1978. Population structure reproductive behavior and protogynous hermaphroditism in the angelfish *Centropyge interruptus* at Miyake-jima, Japan. Jap. J. Ichthyol. 25, 25-39.
- Moyer, J. T., R. E. Thresher y P. L. Colin. 1983. Courtship, spawning and inferred social organization of american angel fish (Genera *Pomacanthus*, *Holacanthus* and *Centropyge*; Pomacanthidae). Env. Biol. of Fishes 9(1): 25-39.
- Moyer, J. T. y M. J. Zaiser. 1984. Early sex change: a possible mating strategy of *Centropyge* angelfishes (Pisces Pomacanthidae). J. Ethol (Ed). Kyoto, Japan. 2: 63-67. En: Hourigan T.F. y C.D. Kelly. 1985. Histology of the gonads and observations on the social behavior of the Caribbean angelfish *Holacanthus tricolor*. Marine Biology 88. 31 I-322.
- Nagahama, Y. 1983. The funtional morphology of teleost gonads. En: Fish Physiology. Vol. IX: Reproduction. Hoar. W. S., D. J. Randall y E. M. Donaldson (Ed).Academic Press. New York. pp 75-223. En West, G. 1990. Methods of assesing ovarian development in fishes: A review. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 41: 199-222.
- Nelson, J. S. 1984. Fishes of the world. Second edition. John Wiley & Sons. 523 pp.

- Neudecker, S. y P.S. Lovel. 1982. Mating systems of chaetodontid and pomacanthid fishes at St. Croix. *Z. Tierpsychol.* 59:299-318.
- Nikolsky, G. V. 1963. The ecology of fishes. Academic Press. 352 pp.
- Pérez-España, H. 1994. Hábitos alimentarios del ángel real *Holacanthus passer* Valenciennes, 1846 y del ángel de cortés *Pomacanthus zonipectus* Gill, 1863 (Osteichthyes: Pomacanthidae) en la costa sur occidental del Golfo de California. Tesis de Maestría CICIMAR-IPN México. 71 pp.
- Pérez-España, H. y L. A. Abitia-Cárdenas. 1996. Description of the digestive tract and feeding habits of the King angelfish and the Cortes angelfish. *Journal of Fish Biology* 48: 807-817.
- Policansky, D. 1982. Sex change in plants and animals. *A. Rev. Ecol. Syst.* 13: 471-495.
- Ramírez, L. S. 1990. Desarrollo gonádico y época de desove de la "pierna", *Caulolatilus princeps* Jenyns, 1842 (Pisces: Branchiostegidae), en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. Tesis de Licenciatura, U.A.B.C.S. La Paz, Baja California Sur, México. 71 pp.
- Reinboth, R. 1970. Intersexuality in fishes. *En: Hormones and the environment. Mem. Soc Endocr.* 18: 516-543.
- Reynolds, W. W. y L. J. Reynolds. 1971. Behavioral ecology of the angelfish *Pomacanthus zonipectus* and *Holacanthus passer* in the Gulf of California. *En: Schwartzlose, R.A. y J. R. Hendrickson (Eds.). Biological studies in the Gulf of California. Vol. 19. (Collected students Papers from University of Arizona Marine Ecology Class).* 215-227 pp.

- Reynolds, W. W. y L. J. Reynolds. 1977. Observations on food habits of the angelfish *Pomacanthus zonipectus* and *Holacanthus passer* in the Gulf of California. Calif. Fish. and Game 63(2): 124-125.
- Robertson, D. R. y S. Hoffman. 1977. The role of female mate choice and predation in the mating systems of tropical labroid fishes. Z. tierpsychol. 45: 298-320. *En*: Hourigan T.F. y C.D. Kelly. 1985. Histology of the gonads and observations on the social behavior of the Caribbean angelfish *Holacanthus tricolor*. Marine Biology 88. 31 1-322.
- Robertson, D. R. y R. R. Warner. 1978. Sexual patterns in the labroid fishes of the western Caribbean, II: The parrotfishes (Scaridae). Smithsonian Contributions to Zoology 255: 1-26.
- Robertson, D. R., R. Reinboth y R. W. Bruce. 1982. Gochorism, protogynous sex change, and spawning in three sparosomatine parrotfishes from the western Indian Ocean. Bull. Mar. Sci. 32: 868-879.
- Rodríguez-Gutiérrez, M. 1992. Técnicas de evaluación cuantitativa de la madurez gonádica en peces. De. A. G. T. México. 79 pp.
- Ross, J. L. y J. B. Merriner. 1983. Reproductive biology of the blueline Tilefish *Caulolatilus microps* off North Carolina and South Carolina. Fishery Bulletin 81(3): 553-568.
- Ross, R. M., G. S. Losey y M. Diamond. 1983. Sex change in a coral reef fish: dependence of stimulation and inhibition on relative size. Science. New York. 221: 574-575. *En*: Hourigan T.F. y C.D. Kelly. 1985. Histology of the gonads and observations on the social behavior of the Caribbean angelfish *Holacanthus tricolor*. Marine Biology 88: 31 1-322.

- Salm, P. 1988. Management of coastal and marine protected areas. U. I. C. N., London. 279 pp.
- Shapiro, Y. D. 1984. Sex reversal and sociodemographic processes in coral reef fishes. 103-1 18. In: Potts, G. W. y R. J. Wootton (Eds.) Fish Reproduction: Strategies and Tactics. Academic Press. London.
- Shapiro, Y. D. 1987a. Differentiation and evolution of sex change in fishes. *Bioscience* 37(7): 490-497.
- Shapiro, Y. D. 1987b. Reproduction in groupers. *En*: Polovina, J. J. y S. Ralston (Eds.). Tropical snappers and groupers. Biology and fisheries management. Westview Press, Boulder, Co, U.S.A., 295-327.
- Shapiro, Y. D. 1989. Sex change as an alternative life-history stile. *In*: Bruton, M.N. (De.). Alternative life-history styles of animals. Kluwer Acad. Publish. (Netherlands): 177-1 95.
- Shen, S. C. y C. H. Liu. 1976. Ecological and morphological study of the fish-fauna from the waters around Taiwan and its adjacent island. 17. A study of sex reversal in a pomacanthid fish *Genicanthus semifasciatus* (Kamohara). *Acta Oceanogr. Taiwan* 6: 140-1 50.
- Sokal R. R. y F. J. Rohlf. 1979. Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. H. Blume Ediciones. Madrid, España. 832 pp.

- Strand, S. 1978. Community Structure Among Reef Fish in the Gulf of California: the use of space and interspecific foraging aggregations. *En: Moyer, J. T., R. E. Thresher y P. L. Colin. 1983. Courtship, spawning and inferred social organization of american angel fish (Genera Pomacanthus, Holacanthus and Centropyge; Pomacanthidae). Env. Biol. of Fishes 9(1); 25-39.*
- Suzuki, K., S. Hioki y K. Iwasa. 1978. Spawning behavior, egg and larvae, and sex reversal of two pomacanthine fish, *Genicanthus lamark* and *G. semifasciatus*, in an aquarium. *Publs. mar. Sci. Mus. Tokai Univ. 12, 149-165.*
- Thresher, R. E. 1982. Courtship and spawning in the emperor angel fish, *Pomacanthus imperator*, with comments on reproduction by other pomacanthid fishes. *Mar. Biol. 70: 149-156.*
- Thresher, R. E. 1984. *Reproduction in reef fishes. Tropical Fish Hobbyist Publicaticns, Inc. Ltd. U.S.A. 399 pp.*
- Torres-Villegas J. R. 1986. Evaluación de la biomasa reproductora de *Sardinops sagax* por el método de producción de huevos, en Bahía Magdalena, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría CICIMAR-IPN. 88 pp.
- Vizziano, D. y N. Berois. 1990. Ciclo histológico del ovario de *Macrodon ancylodon* (Bloch & Schneider, 1801) (Teleostei: Sciaenidae). *Biología Pesquera 19: 39-47.*
- Wallace, R. A. y K. Selman. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. *American Zoologist. 21, 325-343. En: West, G. 1990. Methods of assesing ovarian development in fishes: A review. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 41: 199-222.*

- Warner, R. R. 1975. The adaptative significance of sequential hermaphroditism in animals. *The American Naturalist* 109(965): 61-82.
- Warner, R. R. 1978. The evolution of hermaphroditism and unisexuality in aquatic terrestrial vertebrates. *En: Contrasts in behavior*. pp 77-101. E. S. Reese y F. Lighter (Eds.) New York: Wiley interscience.
- Warner, R. R. 1982. Mating systems, sex change and sexual demography in the rainbow wrasse *Thalassoma lucasanum*. *Copeia* 653-661.
- Warner, R. R. 1984. Mating behavior and hermaphroditism in coral reef fishes. *Amer. Scient.* 72: 128-136.
- Warner, R. R. y S. G. Hoffman. 1980. Population density and the economics of territorial defense in a coral reef fish. *Ecoogy* 61: 772-780.
- West, G. 1990. Methods of assessing ovarian development in fishes: A review. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 41: 199-222.