

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DE PECES DE
ARRECIFE ROCOSO EN EL SUROESTE DEL
GOLFO DE CALIFORNIA**

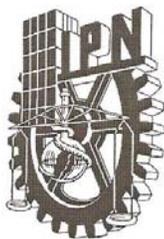
TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS**

PRESENTA

LILIANA HERNÁNDEZ OLALDE

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DE 2008



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 26 del mes Noviembre del año 2008, el (la) que suscribe MC. LILIANA HERNÁNDEZ OLALDE alumno(a) del Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

con número de registro B041210 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DR. PABLO DEL MONTE LUNA y DR. DANIEL LLUCH BELDA y cede los derechos del trabajo titulado:

"ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DE PECES DE ARRECIFE ROCOSO

EN EL SUROESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA"

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

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: lilianah@uabcs.mx pdml@hotmail.com dlluch@ipn.mx

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

MC. LILIANA HERNÁNDEZ OLALDE

nombre y firma



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 20 del mes de Noviembre del 2008 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

"ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DE PECES DE ARRECIFE ROCOSO
EN EL SUROESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA"

Presentada por el alumno:

HERNÁNDEZ
Apellido paterno

OLALDE
materno

LILIANA
nombre(s)

Con registro:

B	0	4	1	2	1	0
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron *SU APROBACION DE LA TESIS*, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL

DR. PABLO DEL MONTE LUNA

PRESIDENTE

DR. FEDERICO ANDRÉS GARCÍA DOMÍNGUEZ

SECRETARIO

DRA. BERTHA PATRICIA CEBALLOS VÁZQUEZ

SEGUNDO VOCAL

DR. DANIEL LLUCH BELDA
2º. DIRECTOR

TERCER VOCAL

DR. JOSÉ ANTONIO GARCÍA CHARTÓN

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



IPN
CICIMAR
DIRECCION

A mi esposa

Oscar

A mis padres

Liliana y Leonardo

A Jon

Los estudios de Doctorado y la realización de esta tesis fueron posibles gracias a los apoyos económicos otorgados por:

El Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del IPN

Los proyectos IPN:

Ecología del reparto de recursos tróficos
y reproductivos de un arrecife rocoso

Fase I: Recursos tróficos. SIP: 20060254

Fase II: Recursos Reproductivos. SIP: 20070714

El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no hubiera sido posible sin la ayuda de muchas personas a las cuales quiero expresarles mis agradecimientos:

Al Dr. Jon F. Elorduy Garay, por brindarme la oportunidad de trabajar en su proyecto de investigación, y por sus invaluable enseñanzas, las cuales han sido fundamentales para mi desarrollo profesional.

A los M. en C. Adriana Cálapiz, Oscar Trujillo y Mauricio Hoyos, por todo su apoyo tanto en campo como en el laboratorio.

A los Doctores: José García Charton y Juan José Presa, de la Universidad de Murcia, por su asesoría en la parte del comportamiento reproductivo.

Al técnico del Laboratorio de Invertebrados Marinos del CICIMAR: M. en C. Jorge López Rocha y al responsable del Laboratorio de Histología de la UABCS: Biol. Mar. Carlos Aguilar Cruz, por su apoyo en la parte histológica.

A los miembros de la comisión revisora: Dr. Pablo del Monte Luna, Dr. Daniel Lluch Belda, Dra. Patricia Ceballos Vázquez, Dr. José García Charton, Dr. Federico García Domínguez y Dr. José de la Cruz Agüero, por sus valiosos comentarios, los cuales enriquecieron el presente trabajo.

CONTENIDO

	Página
Resumen	i
Abstract	ii
Índice de Figuras	iii
Índice de Tablas	vii
Índice de Cuadros	vii
Capítulo I. Introducción general y planteamiento del problema	1
1.1 Selección y descripción de las especies objetivo	3
1.1 <i>Stegastes rectifraenum</i>	5
1.2 <i>Microspathodon dorsalis</i>	6
1.3 <i>Abudefduf troschelii</i>	7
1.4 <i>Thalassoma lucasanum</i>	8
1.5 <i>Cirrithus rivulatus</i>	10
Capítulo II. Ciclos reproductivos de peces de arrecife	13
1. Introducción	13
2. Justificación	16
3. Objetivos generales	17
3.1 Objetivos particulares	17
4. Área de estudio	18
5. Materiales y Métodos	19
5.1 Trabajo de campo	19
5.2 Laboratorio	20
5.3 Análisis histológico	20
5.3.1 Fases de desarrollo	21
5.3.1.1 Hembras	22
5.3.1.1.1 Tipos de ovocitos	22
5.3.1.1.2 Descripción fases de desarrollo	22
5.3.1.2 Machos	23
5.3.2 Ciclo reproductivo	24
5.3.3 Época de reproducción	24
5.4 Índice gonadosomático (IGS)	24
5.5 Proporción de sexos	25
5.6 Talla de primera madurez	26
6. Resultados	26
6.1. Fases de desarrollo gonádico	27
6.1.1 Hembras	27
6.1.2 Machos	35
6.2 Ciclo reproductivo	37
6.2.1 Especies con liberación bentónica de gametos	37
6.2.2 Especies con liberación pelágica de gametos	41
6.3 Ciclo reproductivo e IGS	44
6.3.1 Liberadores de gametos en el fondo	44
6.3.2 Liberadores de gametos en la columna de agua	51
6.4 Temporada reproductiva y su relación con la temperatura y el fotoperiodo	51
6.5 Proporción de sexos	60
6.5.1 <i>S. rectifraenum</i>	60
6.5.2 <i>M. dorsalis</i>	60
6.5.3 <i>A. troschelii</i>	61
6.5.4 <i>T. lucasanum</i>	62
6.5.5 <i>C. rivulatus</i>	62
6.6 Talla de primera madurez	63
7. Discusión	69
7.1 Ciclo gonádico y reproductivo	69
7.2 Ciclo reproductivo e IGS	71
7.3 Temporada reproductiva y su relación con el ambiente	72
7.3 Talla de primera madurez	73

7.5 Sistema sexual	75
8. Conclusiones	78
Capítulo III. Comportamiento reproductivo de los peces de arrecife	79
1. Introducción	79
2. Antecedentes	82
2.1 Familia Pomacentridae	83
2.2 Familia Labridae	84
2.3 Familia Cirrhitidae	85
3. Justificación	86
4. Objetivo general	88
4.1 Objetivos particulares	88
5. Área de estudio	89
6. Materiales y Métodos	89
6.1 Observaciones preliminares	89
6.2 Factores ambientales	90
6.3 Descripción del comportamiento	90
6.4 Análisis de los datos del comportamiento	91
6.4.1 Categorías del comportamiento	91
6.4.2 Etogramas	91
6.4.3 Diagrama cinemático	92
6.4.4 Uso del arrecife durante la reproducción	92
7. Resultados	93
7.1 Observaciones preliminares	93
7.2 Etogramas.....	94
7.2.1 Pomacéntridos	107
7.2.2 Secuencias del comportamiento	111
7.2.3 Diagramas cinemáticos	115
7.2.3.1 <i>S. rectifraenum</i>	115
7.2.3.2 <i>M. dorsalis</i>	117
7.2.3.3 <i>A. troschelii</i>	118
7.3 Uso del arrecife durante la reproducción	121
7.3.1 Pomacéntridos	121
7.3.2 <i>T. lucasanum</i>	128
7.3.3 <i>C. rivulatus</i>	130
7.4 Descripción del comportamiento reproductivo	132
7.4.1 <i>S. rectifraenum</i>	132
7.4.2 <i>M. dorsalis</i>	132
7.4.3 <i>A. troschelii</i>	135
7.4.4. <i>T. lucasanum</i>	135
7.4.5. <i>C. rivulatus</i>	140
8. Discusión	143
8.1 Familia Pomacentridae	143
8.2 Familia Labridae	145
8.3 Familia Cirrithidae	147
8.3 Lugar y momento del desove en el arrecife	148
8.3.1 Especies con huevos bentófilos	148
8.3.2 Especies con huevos pelagófilos	149
9. Conclusiones	150
Capítulo IV. Discusión general	152
1. Histología y Etología	152
2. La reproducción durante la temporada cálida	153
3. Manejo de las especies	155
Sugerencias para futuros trabajos	157
Bibliografía	158
Anexos	177

ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DE PECES DE ARRECIFE ROCOSO EN EL SUROESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA

RESUMEN. Los peces de arrecife presentan varios tipos de reproducción que involucran complejos sistemas sociales, etológicos y morfocromáticos. Sin embargo, son pocos los esfuerzos que se han hecho para organizar e integrar esta información en un contexto ecológico coherente. En el presente trabajo se estudian algunos aspectos histológicos, etológicos y ecológicos de cinco especies representativas de arrecifes rocosos en el suroeste del Golfo de California (*Abudefduf troschelii*, *Microspathodon dorsalis*, *Stegastes rectifraenum*, *Thalassoma lucasanum* y *Cirrhitus rivulatus*) para obtener una descripción integral del proceso reproductivo. Para ello se capturaron mensualmente 15 individuos de cada especie, de mayo de 2003 a octubre de 2005 en Punta Arenas y Punta Perico, BCS. Se hizo una biometría de cada organismo, se estimó Índice Gonadosomático (IGS) y las gónadas se procesaron histológicamente para determinar la temporada reproductiva. Así mismo se estimó la talla de primera madurez y la proporción de sexos por intervalo de talla en cada especie. Durante la temporada reproductiva, establecida a partir de los datos del primer año de muestreo, se intensificó el esfuerzo de observación, mediante filmación submarina, sobre todo en fases de luna nueva y llena, y durante el amanecer y crepúsculo. En cada especie, se estimó la abundancia de los grupos reproductivos, profundidad y la distancia entre los nidos. Mediante el análisis de video y datos de campo, se establecieron unidades de comportamiento (UC) y se midió su secuencia, duración y frecuencia durante los eventos reproductivos. A partir de esta información se construyeron cinetogramas para cada especie. Se determinó que todas las especies se reproducen durante la temporada cálida (marzo-octubre) y el IGS fue un buen indicador de la actividad reproductiva. Las especies formadoras de nidos (*A. troschelii*, *M. dorsalis* y *S. rectifraenum*) son gonocóricas y muestran un traslape en la época reproductiva, pero sus nidos se segregan en función de la profundidad y tipo de sustrato. *T. lucasanum* se consideró como especie hermafrodita protogínica diándrica y forma agregaciones reproductivas pelágicas (~100 organismos) que desovan a mediodía en zonas donde la corriente es intensa. *C. rivulatus* se propone como especie hermafrodita protogínica monándrica que forma harén y desova en zonas con corriente intensa, pero durante el crepúsculo. Se establece que la coexistencia de estas especies durante la temporada reproductiva está basada en una segregación espacial y temporal.

REPRODUCTIVE ECOLOGY OF THE REEF FISHES FROM THE SOUTHWEST OF THE GULF OF CALIFORNIA

ABSTRACT. Reef fishes display different forms of reproduction, involving complex social, ethological and ecological systems whose phenotypical expression and variation depends upon environmental conditions. However, there are few efforts for organizing and integrating this information into a coherent ecological context. In this work, we review some histological, ethological and ecological aspects of five species of rocky reefs in the Southwest Gulf of California (*Abudefduf troschelii*, *Microspathodon dorsalis*, *Stegastes rectifraenum*, *Thalassoma lucasanum* y *Cirrhitus rivulatus*) in order to derive a complete description of their reproductive process. At Punta Arenas and Punta Perico, BCS, from May 2003 through October 2005, we sampled 15 specimens of each species in a monthly basis. On each individual we performed basic biometrics and estimated Gonadosomatic Index and gonad histology for determining the reproductive season. Population sex proportion and size of first maturity were also estimated. Along the reproductive season, established on the basis of our results of the first sampling year, we intensify the sampling effort by using underwater video-recording, particularly during full and new moon and during the sunrise and sunset. We estimated the abundance of reproductive groups, depth and distance between fish nests. By means of video-interpretation and field data, we created behavioral categories and record sequence, timing and frequency during the reproductive events. From this information we constructed kinetograms for each species. We found that the warm season (March-October) correlates with the reproductive season for all species. The GSI can be regarded as a good indicator of the reproductive activity. Nest-forming species (*A. troschelii*, *M. dorsalis* and *S. rectifraenum*), were defined as gonochoric. Depth and substrate preferences differentiate these species. Gonad histology and sex proportion confirm that *T. lucasanum* is a diandric, protogynous hermaphrodite. This species forms pelagic reproductive aggregations (~100 organisms) spawning at sunrise in zones of intense current flow. *C. rivulatus* was confirmed as monandric, protogynous hermaphrodite, forming harems and spawning in zones of intense current flow, but during the sunset. Finally, they we suggest that a spatio-temporal segregation allows the coexistence of these species.

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Mapa de la región indicando áreas muestreadas por diversos autores durante los últimos 11 años.....	4
Figura 2. Morfología, patrón de coloración y distribución geográfica de <i>S. rectifraenum</i> . Se muestra la coloración durante el periodo juvenil, adulto y su distribución	6
Figura 3. Morfología, patrón de coloración y distribución geográfica de <i>M. dorsalis</i> . Se muestra la coloración durante el periodo juvenil, adulto y su distribución.....	7
Figura 4. Morfología, patrón de coloración y distribución geográfica de <i>A. troschelii</i> . Se muestra la coloración durante el periodo juvenil, adulto y su distribución.....	8
Figura 5. Morfología, patrón de coloración y distribución geográfica de <i>T. lucasanum</i> . Se muestra la coloración del periodo juvenil y adulto de hembra y macho inicial, y machos en fase terminal; y su distribución geográfica.....	9
Figura 6. Morfología, patrón de coloración y distribución de <i>C. rivulatus</i> . Se muestra: el juvenil y adulto, así como distribución geográfica.....	11
Figura 7. Elementos constitutivos de las estrategias reproductivas conocidas en peces.....	14
Figura 8. Área de estudio. Zonas de captura de los organismos analizados en este estudio.....	19
Figura 9. Secuencia del proceso de deshidratación, aclarado e inclusión en parafina de las muestras utilizadas para el análisis gonádico.....	21
Figura 10. Procedimiento estándar de tinción tipo hematoxilina-eosina.....	21
Figura 11. Apariencia y diámetro promedio de los diferentes tipos de ovocitos identificados en las hembras de las especies objetivo.....	30
Figura 12. Cobertura relativa de tipos de ovocitos por fase de desarrollo para hembras de las especies objetivo.....	31
Figura 13. Microfotografías de las diferentes fases de desarrollo ovárico. a) hembra inmadura de <i>S. rectifraenum</i> ; b) reposo de <i>M. dorsalis</i> ; e) ovarios de <i>T. lucasanum</i> en fase de madurez f) desove en <i>S. rectifraenum</i> ; g) postdesove en <i>A. troschelii</i>	34
Figura 14. Microfotografías de las diferentes fases de desarrollo testicular. b) reposo en <i>S. rectifraenum</i> ; c) desarrollo en <i>S. rectifraenum</i> ; d) macho primario de <i>T. lucasanum</i> en madurez e) eyaculación en <i>S. rectifraenum</i>	36
Figura. 15. Ciclo reproductivo en las hembras de <i>S. rectifraenum</i> , <i>M. dorsalis</i> y <i>A. troschelii</i> durante el periodo de estudio.	38
Figura 16. Ciclo reproductivo en los machos de <i>S. rectifraenum</i> (A), <i>M. dorsalis</i> (B) y <i>A. troschelii</i> (C) durante el periodo de estudio.....	39
Figura 17. Ciclo reproductivo en las hembras de <i>T. lucasanum</i> y <i>C. rivulatus</i> durante el periodo de estudio.	42
Figura 18. Ciclo reproductivo en los machos de <i>T. lucasanum</i> y <i>C. rivulatus</i> durante el periodo de estudio.....	43
Figura 19. Relación entre la variación temporal del índice gonadosomático y el ciclo reproductivo, con la correspondiente fase de desarrollo gonádico, en hembras de <i>S. rectifraenum</i> , durante el periodo de estudio.....	45
Figura 20. Relación entre la variación temporal del índice gonadosomático y el ciclo reproductivo, con la correspondiente fase de desarrollo gonádico, en hembras de <i>M. dorsalis</i> durante el periodo de estudio.....	46

Figura 21. Relación entre la variación temporal del índice gonadosomático y el ciclo reproductivo, con la correspondiente fase de desarrollo gonádico, en hembras de <i>A. troschelii</i> durante el periodo de estudio.....	47
Figura 22. Relación entre la variación estacional del índice gonadosomático y el ciclo reproductivo, con la correspondiente fase de desarrollo gonádico en machos de <i>S. rectifraenum</i> durante el periodo de estudio.....	48
Figura 23. Relación entre la variación estacional del índice gonadosomático y el ciclo reproductivo, con la correspondiente fase de desarrollo gonádico en machos de <i>M. dorsalis</i> durante el periodo de estudio.....	49
Figura 24. Relación entre la variación estacional del índice gonadosomático y el ciclo reproductivo, con la correspondiente fase de desarrollo gonádico en machos de <i>A. troschelii</i> durante el periodo de estudio.....	50
Figura 25. Relación entre la variación estacional del índice gonadosomático y el ciclo reproductivo con la correspondiente fase de desarrollo gonádico en hembras de <i>T. lucasanum</i> durante el periodo de estudio.....	52
Figura 26. Relación entre la variación estacional del índice gonadosomático y el ciclo reproductivo con la correspondiente fase de desarrollo gonádico en hembras de <i>C. rivulatus</i> durante el periodo de estudio.....	53
Figura 27. Relación entre la variación estacional del índice gonadosomático y el ciclo reproductivo con la correspondiente fase de desarrollo gonádico en los machos de <i>T. lucasanum</i> durante el periodo de estudio.....	54
Figura 28. Relación entre la variación estacional del índice gonadosomático y el ciclo reproductivo con la correspondiente fase de desarrollo gonádico en machos de <i>C. rivulatus</i> durante el periodo de estudio.....	55
Figura 29. Relación entre el ciclo estacional de temperatura superficial del mar, fotoperiodo y el ciclo reproductivo de hembras de <i>S. rectifraenum</i> , <i>M. dorsalis</i> y <i>A. troschelii</i> durante el periodo de estudio.	56
Figura 30. Relación entre el ciclo estacional de temperatura superficial del mar, fotoperiodo y el ciclo reproductivo de machos de <i>S. rectifraenum</i> , <i>M. dorsalis</i> y <i>A. troschelii</i> durante el periodo de estudio.	57
Figura 31. Relación entre el ciclo estacional de temperatura superficial del mar, fotoperiodo y el ciclo reproductivo de hembras de <i>T. lucasanum</i> y <i>C. rivulatus</i> durante el periodo de estudio.	58
Figura 32. Relación entre el ciclo estacional de temperatura superficial del mar, fotoperiodo y el ciclo reproductivo de machos de <i>T. lucasanum</i> y <i>C. rivulatus</i> durante el periodo de estudio.	59
Figura 33. Proporción de sexos de <i>S. rectifraenum</i> por intervalos de talla.....	60
Figura 34. Proporción de sexos de <i>M. dorsalis</i> por intervalos de talla.....	61
Figura 35. Proporción de sexos de <i>A. troschelii</i> por intervalos de talla.....	61
Figura 36. Proporción de sexos de <i>T. lucasanum</i> por intervalos de talla.....	62
Figura 37. Proporción de sexos de <i>C. rivulatus</i> por intervalos de talla.....	63
Figura 38. Frecuencia acumulada por intervalo de talla para hembras y machos de <i>S. rectifraenum</i> . L_{50} =talla de primera madurez.....	64
Figura 39. Frecuencia acumulada por intervalo de talla para hembras (A) y machos (B) de <i>M. dorsalis</i> . L_{50} =talla de primera madurez.	65
Figura 40. Frecuencia acumulada por intervalo de talla para hembras (A) y machos (B) de <i>A. troschelii</i> . L_{50} =talla de primera madurez.....	66

Figura 41. Frecuencia acumulada por intervalo de talla (barras) para hembras (A) y machos (B) de <i>T. lucasanum</i> . L ₅₀ =talla de primera madurez.....	67
Figura 42. Frecuencia acumulada por intervalo de talla para hembras (A) y machos (B) de <i>C. rivulatus</i> . L ₅₀ =talla de primera madurez.....	68
Figura 43. Punta Arena de la Ventana, Baja California Sur. Se muestra el contorno del arrecife donde se llevó a cabo el estudio del comportamiento reproductivo.....	89
Figura 44. Hembras de pomacéntridos desovando. <i>S. rectifraenum</i> , <i>M. dorsalis</i> y <i>A. troschellii</i>	97
Figura 45. Categorías de comportamiento realizadas por <i>T. lucasanum</i> A: un macho en fase terminal rodea una agrupación; B: liberación de gametos por parte de organismos en fase inicial y por un macho en fase terminal; C: formación de un grupo a media agua; D: formación de un subgrupo de aproximadamente de 11 organismos en fase inicial, cerca de la superficie; E: liberación de gametos por parte de organismos en fase inicial.	101
Figura 46. Categorías de comportamiento realizadas por <i>C. rivulatus</i> . A: eyaculación del macho dominante y desove de una hembra; B: el macho dominante y la hembra regresan al territorio; C: se muestra a dos machos subordinados o satelitales, uno de ellos reposando en el sustrato, el otro estableciendo contacto físico con una hembra del harén.	104
Figura 47. Tiempo invertido (%) en las categorías del comportamiento de <i>S. rectifraenum</i> con respecto al tiempo total del evento reproductivo (30 minutos aproximadamente). Preparación del territorio (A) cortejo y eyaculación (B) y cortejo y desove (C).....	108
Figura 48. Tiempo invertido (%) en las categorías del comportamiento de <i>M. dorsalis</i> con respecto al tiempo evaluado del evento reproductivo (30 minutos aproximadamente). Preparación del nido (A) cortejo y eyaculación (B) el cortejo y desove (C).	109
Figura 43. Tiempo invertido (%) en las categorías del comportamiento de <i>A. troschellii</i> con respecto al tiempo total evaluado del evento reproductivo (30 minutos aproximadamente). Preparación del nido (A) el cortejo y eyaculación (B) y el cortejo y desove (C).	110
Figura 50. Ocurrencia de las categorías del comportamiento de <i>S. rectifraenum</i> a lo largo del tiempo de observación. (A) machos y (B) hembras.....	111
Figura 51. Ocurrencia de las categorías del comportamiento de <i>M. dorsalis</i> a lo largo del tiempo de observación. (A) machos y (B) hembras.....	112
Figura 52. Ocurrencia de las categorías del comportamiento de <i>A. troschellii</i> a lo largo del tiempo de observación. (A) machos y (B) hembras.....	113
Figura 53. Ocurrencia de las categorías del comportamiento de <i>T. lucasanum</i> a lo largo del tiempo de observación. (A) machos en fase terminal y (B) machos y hembras en fase inicial.....	114
Figura 54. Diagrama cinemático correspondiente a la preparación del sustrato para la formación del nido en <i>S. rectifraenum</i>	115
Figura 55. Diagrama cinemático correspondiente a la formación del nido por parte de machos de <i>S. rectifraenum</i>	116
Figura 56. Diagrama cinemático correspondiente a la formación del nido por parte de hembras de <i>S. rectifraenum</i>	117
Figura 57. Diagrama cinemático correspondiente a la vigilancia y modificación del territorio por parte de un macho de <i>M. dorsalis</i>	118

Figura 58. Diagrama cinemático correspondiente preparación del sustrato para la anidación por parte de un macho de <i>A. troschelii</i> .	119
Figura 59. Diagrama cinemático correspondiente la formación del nido por parte de un macho de <i>A. troschelii</i> .	120
Figura 60. Diagrama cinemático correspondiente la formación del nido por parte de una hembra de <i>A. troschelii</i> .	121
Figura 61. Variación diaria del nivel medio de marea, porcentaje de iluminación de la luna y la temperatura superficial del mar y número de nidos registrados de <i>S. rectifraenum</i> , <i>M. dorsalis</i> y <i>A. troschelii</i> durante la temporada reproductiva.	123
Figura 62. Distancia entre nidos (m) de <i>A. troschelii</i> , <i>S. rectifraenum</i> y <i>M. dorsalis</i> .	124
Figura 63. Variación del nivel medio de marea, temperatura superficial del mar y su relación con el número de nidos de <i>S. rectifraenum</i> y <i>A. troschelii</i> .	125
Figura 64. Variación del nivel medio de marea, temperatura superficial del mar y número de nidos de <i>M. dorsalis</i> .	126
Figura 65. Segregación por profundidad y tipo de sustrato del anidamiento de <i>A. troschelii</i> , <i>S. rectifraenum</i> y <i>M. dorsalis</i> .	127
Figura 66. Variación diaria del nivel medio de marea, porcentaje de iluminación de la luna y la temperatura superficial del mar, con respecto al número de eventos reproductivos de <i>T. lucasanum</i> .	129
Figura 67. Variación del nivel medio de marea, temperatura superficial del mar y número de eventos reproductivos de <i>T. lucasanum</i> .	130
Figura 68. Variación diaria del nivel medio de marea, del porcentaje de iluminación de la luna y el nivel medio de marea con respecto al número de eventos reproductivos registrados de <i>C. rivulatus</i> .	131
Figura 69. Variación del nivel medio de marea y número de eventos reproductivos en <i>C. rivulatus</i> .	131
Figura 70. Esquema del comportamiento reproductivo de <i>S. rectifraenum</i> .	133
Figura 71. Esquema del comportamiento reproductivo de <i>M. dorsalis</i> .	134
Figura 72. Esquema del comportamiento reproductivo de <i>A. troschelii</i> .	136
Figura 73. Esquema del comportamiento de una agregación reproductiva en <i>T. lucasanum</i> , protagonizado por el macho en fase terminal y por hembras y machos en fase inicial.	139
Figura 74. Esquema del comportamiento reproductivo de <i>C. rivulatus</i> .	141
Figura 75. Posición en el arrecife de las especies objetivo durante el día y el ocaso.	142

ÍNDICE DE TABLAS

	Página
Tabla 1. Componentes de la reproducción de las especies objetivo y de sus respectivas familias taxonómicas.	12
Tabla 2. Criterio para establecer cada fase de desarrollo para hembras de <i>M. dorsalis</i> , <i>A. troschelii</i> , <i>S. rectifraenum</i> , <i>C. rivulatus</i> y <i>T. lucasanum</i>	23
Tabla 3. Escala de madurez gonádica para peces machos.	24
Tabla 4. Intervalos de talla (cm) y número de organismos analizados histológicamente (<i>n</i>), incluyendo a los inmaduros.	27
Tabla 5. Categorías y duración del ciclo reproductivo de las hembras y machos de <i>S. rectifraenum</i> , <i>M. dorsalis</i> y <i>A. troschelii</i>	40
Tabla 6. Periodos del ciclo reproductivo de las hembras y machos de <i>T. lucasanum</i> y <i>C. rivulatus</i>	44
Tabla 7. Sumario de los datos obtenidos relacionados con la talla de primera madurez (cm) por especie, en hembras y machos.	63
Tabla 8. Categorías que describen el comportamiento reproductivo (formación de nido, cortejo y liberación de gametos) en <i>S. rectifraenum</i> , <i>M. dorsalis</i> y <i>A. troschelii</i>	95
Tabla 9. Ocurrencia de las categorías del comportamiento reproductivo por especie y sexo en Pomacéntridos.	98
Tabla 10. Categorías que describen el comportamiento reproductivo de <i>T. lucasanum</i>	99
Tabla 11. Categorías que describen el comportamiento reproductivo de <i>C. rivulatus</i>	102
Tabla 12. Frecuencia de ocurrencia de las categorías de comportamiento observadas en tres especies de pomacéntridos durante la preparación del sustrato, cortejo y formación de nido.	105
Tabla 13. Frecuencia de ocurrencia de las categorías observadas durante la preparación del sustrato cortejo y formación de nido de <i>T. lucasanum</i>	106
Tabla 14. Frecuencia de ocurrencia de las categorías observadas durante la preparación del sustrato cortejo y formación de nido de <i>C. rivulatus</i>	106
Tabla 15. Sustrato de desove, profundidad de anidación, sexo encargado de la limpieza y cuidado del nido en las especies de pomacéntridos analizadas en el presente trabajo.	127
Tabla 16. Comparación cualitativa de las estrategias del cortejo de los machos territorialista y machos satelitales de <i>C. rivulatus</i>	140

ÍNDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro I. Actividades más conspicuas en el comportamiento reproductivo de los Pomacéntridos cuyo resultado es la formación del nido, basadas en observaciones preliminares.	93
Cuadro II. Actividades más conspicuas en el comportamiento reproductivo de <i>T. lucasanum</i> que culminan con la liberación de los gametos, identificadas a partir de observaciones preliminares.	94
Cuadro III. Actividades más conspicuas del comportamiento reproductivo de <i>C. rivulatus</i> que culminan con la liberación de los gametos, identificadas a partir de observaciones preliminares.	94

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

El Golfo de California (GC) es considerado uno de los grandes ecosistemas marinos de mayor productividad y diversidad biológica (Anaya, 2001), rasgos atribuibles a la gran heterogeneidad de sus características abióticas y bióticas (Montgomery *et al.*, 2001; Thomson y Gilligan, 2002). La comunidad de peces en el GC está representada por cerca de 1000 especies de las cuales 281 se consideran de arrecife por su alto grado de dependencia con este hábitat; durante la mayor parte de su ciclo de vida en él encuentran su alimento, protección, un sustrato para la reproducción, etcétera (Thomson *et al.*, 2000). Esta diversidad de especies ícticas también se ve reflejada en su variedad de estrategias reproductivas (Murua y Saborido-Rey, 2003).

A pesar de la alta diversidad de peces del GC las comunidades ícticas arrecifales del suroeste están dominadas por especies de las familias Labridae, Pomacentridae, Chaetodontidae y Acanthuridae (Pérez-España *et al.*, 1996; Jiménez, 1999; Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Arreola-Robles y Elorduy-Garay, 2002). La representatividad de estas familias es una característica común en otros arrecifes alrededor del mundo (Sale, 2006).

Para la mayoría de los peces de arrecife presentes en el GC, existe poca información acerca de su merística, morfología, estructura de tallas, distribución, etcétera, que generalmente se resume en guías de identificación fotográficas (ver p. ej. Allen y Robertson, 1998; Gotshall, 1987, 1998; Froese y Pauly, 2008). Por ello, gran parte de lo que se sabe sobre la biología de peces arrecifales en la región se infiere a partir de las características biológicas establecidas en especies similares o incluso generalizada a nivel de familia (Thresher, 1984; Sadovy y Liu, 2008); cuando se compara con estudios puntuales, pueden resultar ambigüedades o incongruencias (Bean *et al.*, 2003; Caputo *et al.*, 2003).

Uno de los aspectos biológicos más importantes de la dinámica poblacional de los peces de arrecife es la comprensión de los aspectos implícitos en la reproducción, como son el conocimiento de su temporada reproductiva, determinación de la talla de maduración sexual, la proporción sexual, la fecundidad y su comportamiento reproductivo; estos aspectos se ven

influenciados por la variación espacial y temporal de los factores bióticos y abióticos (p. ej.: profundidad, variedad y disposición del sustrato, fotoperiodo, temperatura, salinidad, concentración de oxígeno, disponibilidad de alimento, competencia, depredación, etcétera; Waldner y Robertson, 1980; Thresher, 1984; West, 1990; Vincent y Giles, 2003).

Los peces de arrecife son frecuentemente capturados con fines de consumo y/u ornato. La pesca de organismos está dirigida, en el primer caso, a la extracción de los adultos y en el segundo, a sus juveniles. Estas actividades pueden reducir significativamente sus densidades poblacionales, la intensidad en el cortejo y actividades reproductivas, su talla promedio y modificar su proporción sexual (Jennings *et al.*, 1999; Erisman y Allen, 2006; Morton, 2007). Otras actividades antropogénicas pueden influir en la modificación de ciertos aspectos poblacionales de las especies al alterar las zonas donde se lleva a cabo su evento reproductivo (Kerr, 1996, 1997). Una de las propuestas para mitigar estos efectos es desarrollar tecnología para su cultivo, para lo cual el conocimiento de la biología reproductiva de los peces arrecifales resulta indispensable (Olivotto *et al.*, 2003).

La temporada reproductiva de diversas especies de peces ocurre generalmente durante los máximos estacionales de temperatura del mar. En el caso de las especies ícticas arrecifales del GC ésta sucede durante los meses de junio a noviembre (Thresher, 1984; Arellano *et al.*, 1999; Arellano, 2007) lo que puede evidenciarse por los máximos de abundancia de sus larvas y juveniles (Paredes, 2001; Trujillo, 2003; Aceves-Medina *et al.*, 2003).

Se argumenta que la reproducción de las diferentes especies de peces depende de la combinación óptima de factores ambientales tales como la temperatura para el desarrollo de la progenie, la cantidad y calidad de alimento, densidad de depredadores, etcétera (Lluch-Cota *et al.*, 2007). Lo anterior sugiere que, de existir una similitud en las temporadas reproductivas de las diversas especies, la competencia debe ser intensa asumiendo que los recursos requeridos por las mismas en espacio y tiempo son similares, sobre todo en aquellas que están emparentadas. Por tanto, para entender cómo logran coexistir, el punto clave es saber cuándo, cómo y dónde se reproducen, aspectos que, en conjunto, sólo pueden conocerse al evaluar su desarrollo

gonádico y su comportamiento reproductivo. A pesar de la importancia que tiene este tipo de información no se han realizado estudios al respecto en el GC.

En el presente trabajo se aporta información sobre diferentes aspectos de la reproducción, desde el nivel histológico hasta el etológico, así como su relación con algunos factores abióticos, todo esto enfocado en cinco especies representativas de los arrecifes rocosos típicos del suroeste del GC: *Stegastes rectifraenum*, *Microspathodon dorsalis*, *Abudefduf troschelii*, *Thalassoma lucasanum* y *Cirrithus rivulatus*. Los resultados obtenidos ayudarán a comprender parte de la dinámica y estructura poblacional de la fauna íctica de la región y se aportarán datos útiles tanto para las instancias que toman decisiones sobre el manejo de estos recursos, como para aquéllas que buscan su aplicación biotecnológica para el cultivo de los peces de ornato (Olivotto *et al.*, 2003).

En el capítulo II se analiza el desarrollo gonádico de las especies por medio de la histología y se explora su relación con diversos factores ambientales. A partir de esto se determinó la temporada reproductiva, la proporción de sexos y la talla de primera madurez. En el capítulo III se analiza el comportamiento reproductivo de cada especie objetivo y se establecen sus patrones conductuales. Finalmente, en el capítulo IV se integra la información generada en ambos capítulos y se discute el potencial que tiene el conocimiento reproductivo en la dinámica poblacional y en la toma de decisiones de conservación y/o manejo de los peces de arrecife, así como sugerencias para futuras investigaciones.

1. Selección y descripción de las especies objetivo

La elección de estas especies se realizó de acuerdo a su representatividad en los arrecifes rocosos del suroeste del GC en términos de su abundancia y presencia a lo largo del año. En este sentido, las familias y especies de peces más comunes son: Pomacentridae (*Stegastes rectifraenum*, *Microspathodon dorsalis*, *Abudefduf troschelii*) y Labridae (*Thalassoma lucasanum*) (Pérez-España *et al.*, 1996; Jiménez, 1999; Villareal-Cavazos *et al.*, 2000; Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Arreola-Robles y Elorduy-Garay 2002; Cálapiz-Segura, 2004; Álvarez-Filip *et al.*, 2006). En la zona de Punta Arenas-Ensenada de

Muertos, especies como *Cirrithus rivulatus* (Cirrithidae) pueden observarse a lo largo del año (Cálapiz-Segura, 2004). Arreola-Robles y Elorduy-Garay (2002) caracterizan como especies dominantes a *T. lucasanum* y *A. troscheli*; como especies de abundancia intermedia a *M. dorsalis* y *S. rectifraenum*, y a *C. rivulatus* dentro de las especies poco frecuentes (Figura 1). Por otro lado, también se consideró el tipo de reproducción que presentan, particularizado a nivel familia y/o especie. Las tácticas y modos reproductivos establecidos por Wootton (1991), Thresher (1984), Rong-Quen (2000) y Muñoz *et al.* (2002) para las especies objetivo y sus respectivas familias taxonómicas, se muestran en la Tabla 1.

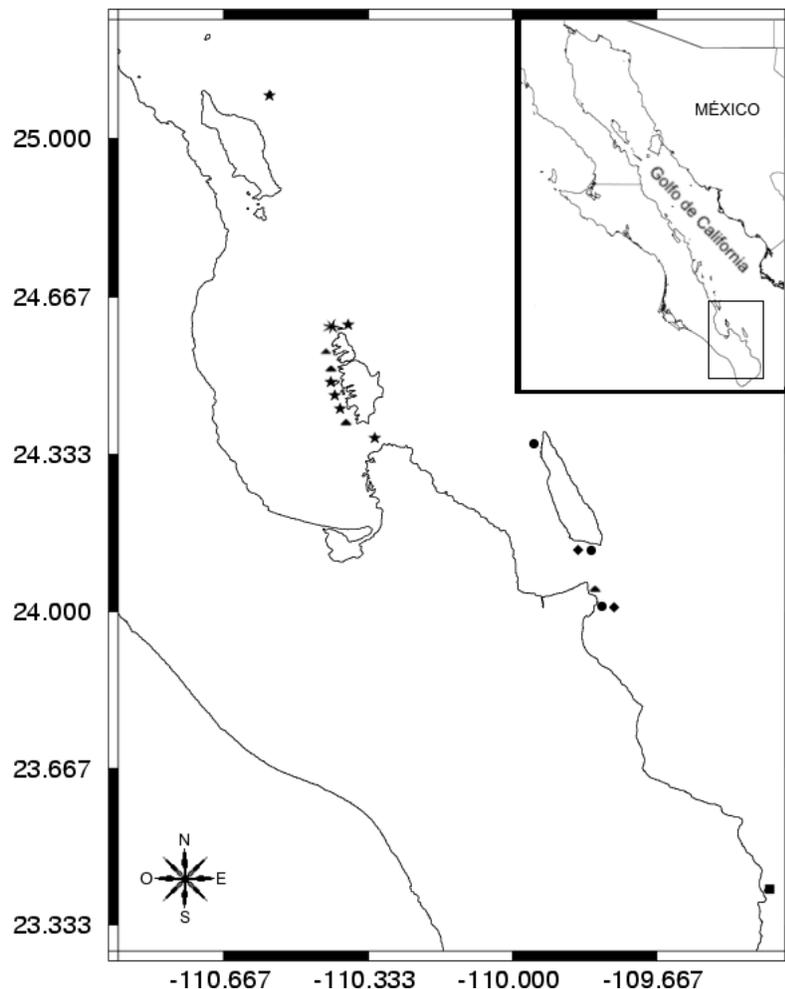


Figura 1. Mapa de la región indicando áreas muestreadas por diversos autores durante los últimos 11 años: Pérez-España *et al.* (1996) ▲ ; Jiménez (1999) ● ; Villareal-Cavazos *et al.* (2000) ■ ; Aburto-Oropeza y Balart (2001) ★ ; Arreola-Robles y Elorduy-Garay (2002) ★ ; Cálapiz-Segura (2004) ◆ ; Álvarez-Filip *et al.* (2006) ■ .

1.1 *Stegastes rectifraenum* (Gill, 1862)

Esta especie pertenece a la familia Pomacentridae y se conoce comúnmente como castañeta azulada, jaqueta de Cortés o damisela Cortés. Presenta una longitud estándar máxima de 13 cm. Los juveniles presentan una coloración del cuerpo azul brillante a oscuro con márgenes de las escamas oscuros; presentan un par de franjas dorsales de color azul neón que se extienden desde el rostro hacia la parte media del cuerpo; un ocelo negro con borde azul neón en la base de la porción radiosa de la aletas dorsal y una pequeña mancha negra con borde azul en el lado superior del pedúnculo caudal (Figura 2 A). La coloración del cuerpo y aletas del adulto es marrón, aclarándose hacia la cabeza y, en ocasiones, las aletas pectorales presentan un tono amarillo; la mayor parte de las escamas del cuerpo tienen márgenes negruzcos (Figura 2.B; Allen y Robertson, 1998).

La especie se distribuye desde Bahía Magdalena en la costa oeste de Baja California, GC y sur de Acapulco, hasta las Islas Revillagigedo (Figura 2 C). Habita arrecifes rocosos y coralinos hasta los 10m de profundidad. Es una especie omnívora que se alimenta principalmente de algas bentónicas. Su tipo de huevo es bentónico (Allen y Robertson, 1998). Esta damisela tiende a ser territorial, ocupando un espacio pequeño y fijo, lo que facilita su observación (Montgomery *et al.*, 1980). Es considerada como una de las especies de ornato de mayor demanda del Sur del GC (Piña-Espallargas, 2005).

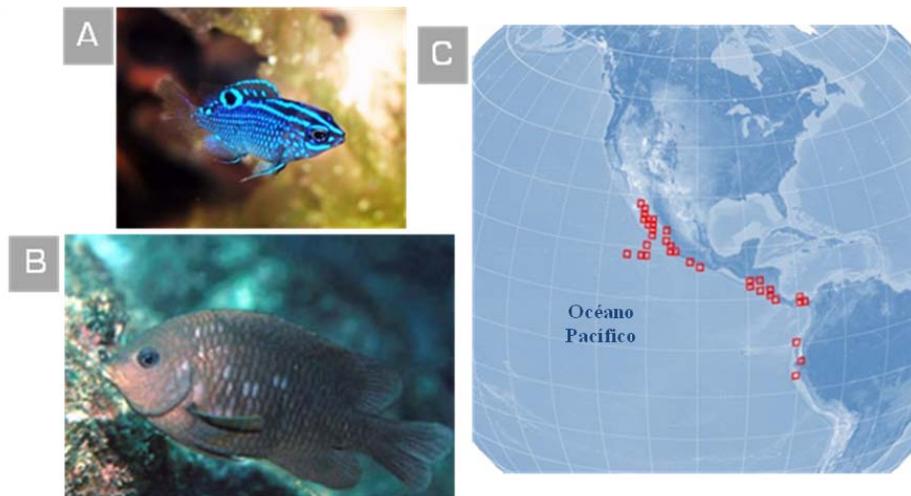


Figura 2. Morfología, patrón de coloración y distribución geográfica de *Stegastes rectifraenum*. Se muestra la coloración durante el periodo juvenil (A), adulto (B) y su distribución, representada por los cuadrados en rojo (C). Fotografías: (A) A. Cálapiz; (B) Froese y Pauly, 2008; Esquema (C) Kaschner *et al.*, 2007.

1.2 *Microspathodon dorsalis* (Gill, 1862)

Especie comúnmente conocida como damisela gigante o castañuela gigante. Pertenece a la familia Pomacentridae. Los juveniles tienen un cuerpo de color azul, con los centros de las escamas azul claro y varias manchas de azul neón dispersas en el rostro, dorso y base del último radio dorsal, y con esta misma coloración en los márgenes de las aletas (Figura 3 A). Los adultos presentan un color del cuerpo y aletas azul-gris oscuro a negro azulado; la parte anterior del animal es a menudo más clara que el resto del cuerpo, con los márgenes de las escamas de color cenizo; los márgenes de las aletas dorsal, caudal y anal pueden ser de color blanco o azul claro. Los machos en celo pueden presentar un patrón de coloración muy pálido, casi blancuzco, de la mitad o tres cuartas partes anteriores del cuerpo (Figura 3 B). Presentan una longitud máxima de 31 cm (Allen y Robertson, 1998).

Habita en arrecifes rocosos a profundidades de hasta 25 m, se distribuye en el Pacífico este desde el centro del GC a las Islas Malpelo (Colombia), Revillagigedo, Cocos y las Galápagos (Figura 3 D). Es considerado omnívoro, se alimenta principalmente de macroalgas bentónicas e invertebrados (Bocanegra, 1995). Su tipo de huevo es bentónico (Allen y Robertson, 1998).

Es una especie de ornato con una alta demanda de captura, llegando a alcanzar precios de hasta 14 dólares por ejemplar (Piña-Espallargas, 2005).

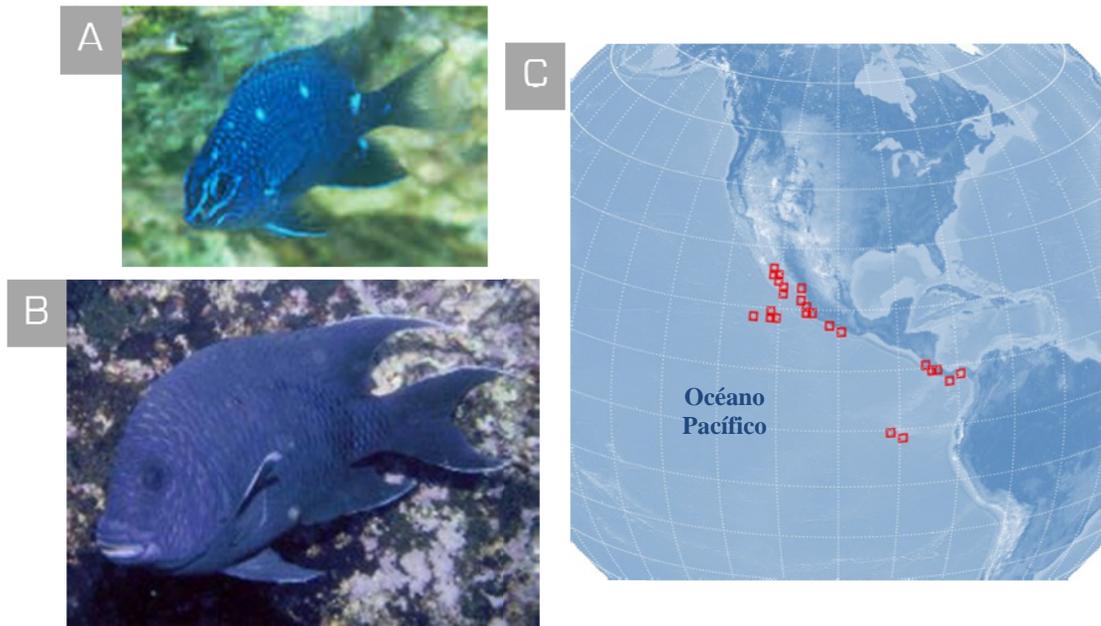


Figura 3. Morfología, patrón de coloración y distribución geográfica de *Microspathodon dorsalis*. Se muestra la coloración durante el periodo juvenil (A), adulto (B) y su distribución geográfica representada por los cuadrados en rojo (C). Fotografías: (A); (B); Esquema (C) Kaschner *et al.*, 2007.

1.3 *Abudefduf troschelii* (Gill, 1862)

Comúnmente conocido como pez sargento o mulegino. Pertenece a la familia Pomacentridae. Tanto los juveniles como los adultos presentan un cuerpo color blanco a verde plateado pálido y el torso generalmente amarillo brillante; con 5 barras negras los costados y una barra adicional discontinua, menos distintiva, en el pedúnculo caudal (Figura 4. A y B). La longitud máxima es de 23 cm (Allen y Robertson, 1998).

Se distribuye en el Pacífico este desde del centro de Baja California (Bahía San Juanico) y GC a Perú, incluyendo todas las islas oceánicas, como las Galápagos (Figura 4 C). Habita costas rocosas y arrecifes a profundidades máximas de 15 m, manteniéndose en la columna de agua. Se considera omnívoro, se alimenta principalmente de algas bentónicas y planctónicas. Su tipo de huevo es bentónico (Allen y Robertson, 1998). Es una especie de ornato con una alta demanda de captura (Piña-Espallargas, 2005).

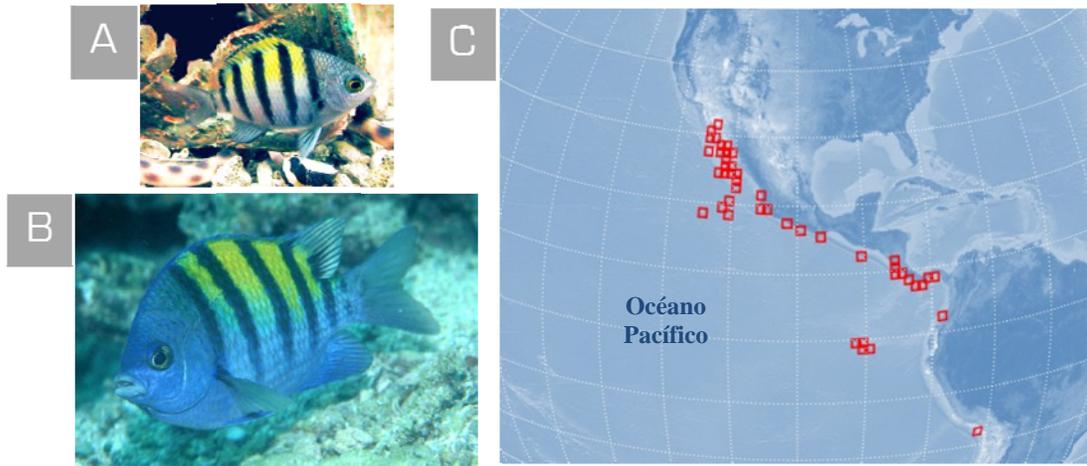


Figura 4. Morfología, patrón de coloración y distribución geográfica de *Abudefduf troschelii*. Se muestra la coloración durante el periodo juvenil (A), adulto (B) y su distribución geográfica representada por los cuadrados en rojo, (C). Fotografías: (A) A. Cálapiz; (B) Froese y Pauly, 2008; Esquema (C), Kaschner *et al.*, 2007.

1.4 *Thalassoma lucasanum* (Gill, 1862)

Comúnmente llamada señorita arcoíris o viejita de Cortés. Pertenece a la familia Labridae. La especie se considera hermafrodita secuencial (Warner y Robertson, 1978). Allen y Robertson (1998) y Fischer *et al.* (1995), mencionan que presenta dicromatismo y dimorfismo sexual. Los juveniles y las hembras con un color denominado fase inicial, de tonalidad amarilla con una franja marrón oscura muy ancha en la mitad dorsal de la cabeza y cuerpo, desde el extremo del hocico hasta la base de la aleta caudal; una tercera franja más estrecha de color rojizo, desde el ángulo inferior de la base de la aleta pectoral hasta la base de la caudal y otra similar difuminada sobre la franja marrón; la aleta dorsal con una ancha franja marrón oscura; aleta anal rojiza, con un estrecho borde distal azulado; aleta caudal casi transparente en el centro, con los bordes dorsal y ventral marrón rojizo y bordes distales azulados; vientre de color blanco. Los machos terminales (denominados también secundarios o dominantes) presentan un tamaño mayor, con la cabeza azulada seguida de una barra ancha amarilla en la región torácica; la mitad superior del cuerpo con reflejos rosáceos y el resto del cuerpo verde azulado; aletas medias con reflejos azules; aletas pectorales amarillas con un ancho borde proximal y distal verde azulado (Figura 5 B). Warner (1982) menciona que la fase inicial está compuesta por hembras y machos primarios en una proporción cercana al

50%; el cambio de sexo es un evento relativamente raro y está influenciado por la estructura social de la población, por lo que los machos en fase terminal son poco comunes. Dentro de la agregación reproductiva están presentes y sexualmente activos los machos iniciales (primarios-sumisos).

La especie se distribuye desde el GC a Ecuador, incluyendo todas las islas oceánicas menos la Isla Clipperton (Figura 5 C). Forma cardúmenes y habita zonas de arrecife desde la superficie hasta los 45 m de profundidad (Allen y Robertson, 1998).

Estos peces se alimentan de crustáceos alrededor y en los arrecifes rocosos y coralinos; los individuos jóvenes a veces limpian de parásitos a otros peces. Presentan una longitud máxima de 15 cm. Tienen un tipo de huevo pelágico (Allen y Robertson, 1998). Presenta una alta demanda como especie de ornato, alcanzando precios de entre 16 y 20 dólares por ejemplar (Piña-Espallargas, 2005).

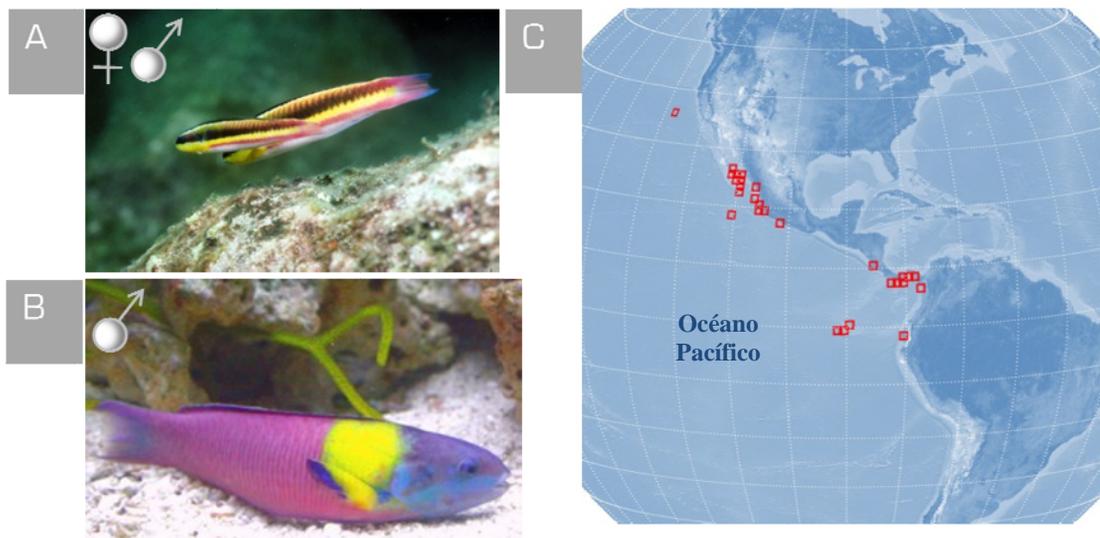


Figura 5. Morfología, patrón de coloración y distribución geográfica de *Thalassoma lucasanum*. Se muestra la coloración del periodo juvenil y adulto de hembra y macho inicial (A), y machos en fase terminal (B); y su distribución geográfica representada por los cuadrados en rojo (C). Fotografías: (B) A. Cálapiz; (A) Froese y Pauly, 2008; Esquema (C) Kaschner *et al.*, 2007.

3.5 *Cirrithus rivulatus* Valenciennes, 1846

Conocido comúnmente como mero chino, halcón gigante o halcón carabalí. Pertenece a la familia Cirrithidae. Los juveniles son de color blanco con cinco barras en el cuerpo y manchas marrón oscuras en la cabeza, porción espinosa de la aleta dorsal roja (Figura 6 A). Los adultos con un color de cuerpo verde aceituna, con cuatro franjas oblicuas constituidas por manchas irregulares más oscuras con márgenes negros y, a su vez, rodeados de un borde color azul cobalto; manchas similares sobre las aletas pectorales y franjas similares en la cabeza dispuestas radialmente a partir del ojo; manchas redondeadas en la parte dorsal ubicadas entre las franjas variando de color marrón-dorado a blanco de la parte anterior a la posterior (Fischer *et al.*, 1995; Figura 6.B).

Se distribuye desde el norte del GC a Ecuador, incluyendo todas las islas oceánicas (Figura 6 C); los juveniles se encuentran en la zona intermareal y los adultos entre las oquedades de los arrecifes rocosos, y entre 1 m a 30 m de profundidad. Es el miembro de mayor talla dentro de la familia, con una longitud máxima de 52 cm (Allen y Robertson, 1998).

Es una especie carnívora que se alimenta principalmente de crustáceos bentónicos como camarones y cangrejos. A nivel especie se desconocen los componentes de su reproducción (Sadovy y Liu, 2008). Es considerado un pescado de buena calidad para consumo humano y en la fase juvenil, apreciado como pez de ornato (Thresher, 1984; Fisher *et al.*, 1995; Allen y Robertson, 1998).

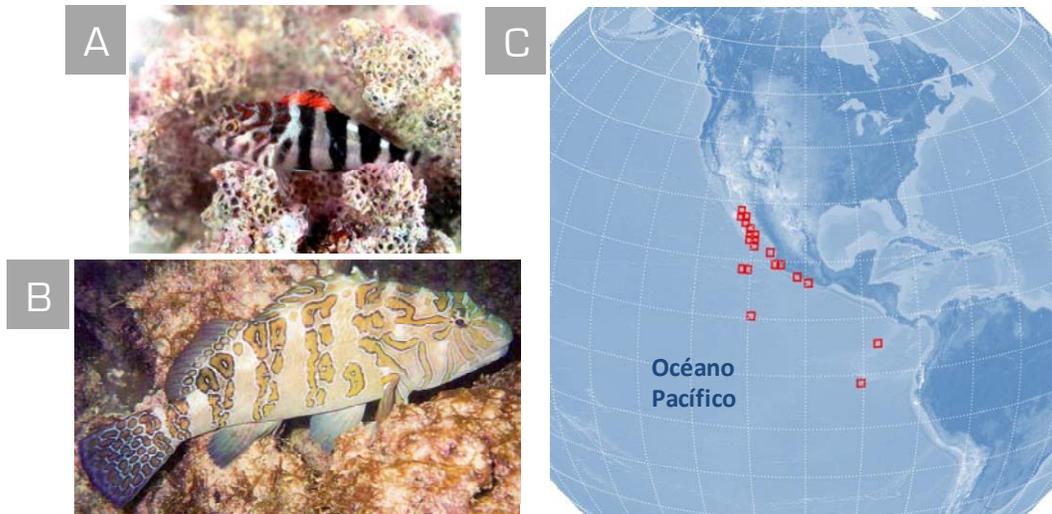


Figura 6. Morfología, patrón de coloración y distribución de *Cirrithus rivulatus*. Se muestra: el juvenil (A) y adulto (B), así como, distribución geográfica, representada por los cuadrados en rojo (C). Fotografías: (A) A. Cálapiz; (B) L. Gagnon; esquema (C) Kaschner *et al.*, 2007.

Tabla 1. Componentes de la reproducción de las especies objetivo y de sus respectivas familias taxonómicas.

	Sitio de liberación de gametos	Cuidado parental	Sistema sexual	Fertilización	Apareamiento	Características sexuales secundarias	Temporada reproductiva
POMACENTRIDAE	Bentos ¹ Formación de nidos en: roca, grietas, grava, arena, algas, anémonas ²	Cuidado parental por parte del macho ¹	Gonocórico (adultos) Hermafroditas (juveniles): Protándria- Protoginia ³	Externa ¹	Parejas ¹	Dicromatismo ¹	Temporada cálida ¹
<i>S. rectifraenum</i>	Bentos ^{1,4}	Desconocido	Desconocido	Externa ¹	Desconocido	Dicromatismo ¹	Desconocido
<i>M. dorsalis</i>	Bentos ^{1,4}	Desconocido	Gonocórico ⁸	Externa ¹	Desconocido	Dicromatismo ¹	Septiembre-octubre (Jalisco, México) ⁸
<i>A. troschellii</i>	Bentos ^{1,5,6}	Cuidado parental por parte del macho ^{1,5}	Desconocido	Externa ^{1,5}	Parejas ⁵	Dicromatismo sólo en temporada reproductiva ^{1,5}	Julio a noviembre (Panamá) ⁵
LABRIDAE	Bentos. Zona pelágica (límites del arrecife, con corriente) ¹	Sin cuidado parental ²	Gonocorismo Hermafroditas protogínicos ³	Externa ¹	Parejas, Grupo, Harén ⁷	Dimorfismo sexual y dicromatismo ³	-
<i>T. lucasanum</i>	Columna de agua, zonas con corriente ⁷	Sin cuidado parental ⁷	Hermafrodita protogínico ⁷	Externa ⁷	Grupo ⁷	Dimorfismo y dicromatismo sexual ⁷	Julio a agosto (Panamá) ⁷
CIRRITHIDAE	Columna de agua; Zonas someras con corriente ¹	Sin cuidado parental ¹	Hermafrodita protogínico controlado socialmente ^{1,3}	Externa ¹	Parejas (<i>Oxycirrhites typus</i>) Harén (<i>C. oxycephalus</i>) ¹	Desconocido	Temporada cálida, <i>C. oxycephalus</i> (GC) ¹
<i>Cirrithus</i>	Desconocido	Desconocido	Hermafrodita protogínico ³	Desconocido	Desconocido	Desconocido	Desconocido

¹Thresher, 1984; ²Rong-Quen, 2000; ³Sadovy y Liu, 2008; ⁴Petersen, 1995; ⁵Lott, 1995; ⁶Foster, 1987; ⁷Warner, 1982; ⁸Bocanegra, 1995; GC: Golfo de California.

CAPÍTULO II. CICLO REPRODUCTIVO DE PECES DE ARRECIFE

1. INTRODUCCIÓN

Para entender la historia de vida de los peces de arrecife es necesario conocer sus estrategias reproductivas que, junto con el conocimiento de los factores ambientales y su variación, nos permiten hacer inferencias de estas últimas sobre sus efectos en la reproducción y dinámica poblacional (Perrin y Rubin, 1990; Rogers y Craig-Sargent, 2001; Vincent y Giles, 2003).

Específicamente en peces de arrecife, las estrategias reproductivas se refieren al tipo de liberación de gametos (liberadores bentónicos, pelágicos e incubadores) el cual es inflexible a nivel especie y está determinado por su acervo genético (Figura 7). Incluso a nivel superfamilia o familia, la estrategia reproductiva puede ser un atributo conservativo (Thresher, 1984; Potts y Wootton, 1984).

En cada estrategia pueden presentarse dos tipos de táctica reproductiva, referidas a la presencia o ausencia de cuidado parental (Munro *et al.*, 1990; Saborido, 2004; Jalabert, 2005). Al contrario de la estrategia, la táctica reproductiva es flexible (*táctica reproductiva alterna*) lo que es posible por el grado de heterogeneidad de la sexualidad de los organismos; esto involucra experiencia, socialización, preferencia por una pareja, atributos del sexo, habilidad para desempeñar diferentes actividades, maduración, tamaño corporal, nutrición y salud del individuo. Por ejemplo, se considera una táctica alterna el comportamiento furtivo (eyaculación sobre nidos de otros congéneres) que realizan algunos de los adultos jóvenes machos de ciertas especies de peces; éstos pueden reproducirse pero, a diferencia de la mayoría de los machos reproductivos, no realizan un cuidado parental (Thresher, 1984; Henson y Warner, 1997; Crews, 2000; Neff, 2001; Neat *et al.*, 2003).

Dentro de las tácticas reproductivas se encuentran diferentes componentes que operan a nivel genético, gonádico, morfológico, fisiológico, neuronal y conductual (Figura 7) que responden y se expresan de manera diferente en función de los cambios ambientales (Crews, 2000). Por ejemplo, las diferentes poblaciones de una especie presentan variantes en sus componentes reproductivos (temporada reproductiva, sistema sexual, talla de primera

madurez, comportamiento reproductivo, etcétera) como reflejo de su plasticidad fenotípica. Su grado de expresión también depende de la presión selectiva a la que está sometido cada miembro de la población y por tanto, el tiempo y el espacio en el que ocurre determinan una expresión reproductiva particular (Balon, 1981; Crews, 2000; Murua y Saborido-Rey, 2003; Henson y Warner, 1997).



Figura 7. Elementos constitutivos de las estrategias reproductivas conocidas en peces.

Para analizar la dinámica reproductiva, conviene dividir el proceso en dos componentes secuenciales: el desarrollo gonádico y la liberación de gametos. El desarrollo gonádico se ha dividido en estadios de duración variable: 1) mantenimiento o reposo gonádico; 2) desarrollo inicial; 3) desarrollo avanzado; 4) maduración final de gametos; 5) liberación; y 6) regresión gonádica (Wallace y Selman, 1981; Elorduy-Garay y Ramírez-Luna, 1994; Muñoz *et al.*, 2002; McBride y Thurman, 2003). El desarrollo gonádico está regulado por la combinación de factores exógenos (ambiente) y endógenos (genéticos). Los exógenos pueden consistir en cambios periódicos, relacionados con ciclos astronómicos de distinta frecuencia (diurnos, lunares, anuales). En este sentido, la reproducción en los peces marinos puede estar restringida a un período del año y a un espacio determinado (Olivotto, 2003).

Los componentes reproductivos son afectados por dos tipos de factores exógenos: los *proximales*, que influyen directamente en el desarrollo gonádico (mecanismo fisiológico) y los *terminales* que desencadenan la liberación de los gametos (señales ambientales que generan una sincronía) y también están relacionados con la supervivencia y crecimiento de la progenie e involucran un comportamiento reproductivo característico (Moyle y Cech, 1988). Los factores terminales serán tratados más adelante.

El fotoperiodo y la temperatura son los factores exógenos que determinan mayormente el ritmo del desarrollo gonádico (fases primarias y secundarias) por efecto directo sobre el sistema glandular, regulando y sincronizando distintos eventos fisiológicos como la maduración y ovulación (Kestemont, 1990); asimismo, influyen en el desarrollo de características sexuales secundarias. Todas estas funciones se llevan a cabo a través de múltiples interacciones que tienen lugar a lo largo del eje cerebro, en la hipófisis. En cuanto a las funciones reproductivas, en peces teleósteos se establecen dos tipos de señales:

1) *Señales predictivas*. Se encargan de optimizar el reparto de energía entre la parte somática y reproductiva (principalmente la temperatura y fotoperiodo).

2) *Señales de sincronía que derivan en las señales terminales*. Son señales que estimulan tanto la maduración final como la liberación de gametos en ambos sexos, provocando un comportamiento reproductivo característico (cortejo, acoplamiento y liberación de gametos). Estas señales se refieren a la coincidencia de ciertas condiciones ambientales (calidad del agua, ciclo lunar, nutrición del adulto, disponibilidad de alimento e interacciones sociales) que favorezcan la calidad de ambos gametos. La selección natural favorecerá los genotipos que expresen aquella serie de respuestas que maximice la fertilización y deje a la progenie en situaciones ambientales favorables para su supervivencia (Doherty, 1983; Ochi, 1986; Hsiao y Meir, 1988; Moyle y Cech, 1988; Munro *et al.*, 1990; Barcellos *et al.*, 2002; Rahman *et al.*, 2003).

Saber cómo, cuándo y dónde suceden dichos eventos es el objetivo básico del estudio de la ecología de la reproducción (Saborido, 2004). Para ello es fundamental conocer las variaciones cíclicas del desarrollo de la gónada de un organismo y su relación con los factores ambientales. Estas variaciones

pueden ser determinadas cuantitativamente y cualitativamente. Dentro de los métodos cualitativos se encuentra el análisis histológico de las gónadas, el cual produce información precisa del desarrollo tanto de los ovocitos como de los espermatocitos; en el caso específico de peces que presentan múltiples desoves, permite tener una buena definición del proceso de desarrollo y maduración (Hourigan y Kelley, 1985; West, 1990; Elorduy-Garay y Ramírez-Luna, 1994; Arellano, 1997). Este método se complementa con análisis cuantitativos como el índice gonadosomático. A partir de estos estudios se puede dar continuidad a otros, tales como conocer la proporción de sexos, la talla de primera madurez y la fecundidad (Arellano, 1997; Arellano-Martínez y Ceballos-Vázquez, 2001; Arellano-Martínez *et al.*, 2006; Cárdenas-Sánchez, 2007) así como el comportamiento reproductivo. Cuando se cuenta con tales análisis para diversas especies, hay disponibles más fundamentos para comprender el papel de cada una dentro de la comunidad.

2. JUSTIFICACIÓN

Se sabe que en los arrecifes rocosos de la costa occidental del Golfo de California, los peces de arrecife presentan variaciones anuales e interanuales en cuanto a su presencia y abundancia, tanto de adultos como de reclutas. Esta variación ha sido atribuida a factores ambientales, principalmente los cambios de la temperatura y otras perturbaciones naturales (Trujillo, 2003; Cálapiz-Segura, 2004).

Para comprender esta dinámica poblacional es fundamental conocer la influencia directa de los principales factores ambientales en los componentes más importantes de la reproducción de las especies representativas de esta región del golfo.

El componente base a analizar es el desarrollo de las gónadas para conocer cómo es afectado por el ambiente. La base metodológica en esta parte del estudio será el análisis histológico de las gónadas; sobre esta base se pretende conocer el ciclo reproductivo y establecer la temporada reproductiva de cada especie objetivo.

Con los datos que aporta el análisis histológico (sexo y grado de desarrollo de las gónadas) se pueden analizar otros componentes reproductivos relevantes en la comprensión de la dinámica poblacional como son la edad o tamaño óptimo de madurez y la dinámica de la proporción sexual.

El conocimiento de la dinámica reproductiva de los peces en función de los gradientes latitudinales del ambiente, como reflejo de su plasticidad fenotípica, es indispensable cuando varias poblaciones de una misma especie son sujetas a explotación comercial o algún otro tipo de aprovechamiento.

La información generada en el presente capítulo servirá para explicar algunos aspectos del comportamiento reproductivo de las especies objetivo.

3. OBJETIVOS GENERALES

Describir parte de la estrategia reproductiva de cinco especies de peces representativas de los arrecifes rocosos del suroeste del Golfo de California: *Stegastes rectifraenum*, *Microspathodon dorsalis*, *Abudefduf troschelii*, *Thalassoma lucasanum* y *Cirrithus rivulatus* por medio del análisis histológico, con el fin de conocer su temporada reproductiva.

Determinar la talla de primera madurez poblacional, así como la proporción de sexos de las especies objetivo, para conocer qué parte de la población está reclutada a la reproducción.

3.1 Objetivos particulares

Los objetivos específicos para cada una de las especies mencionadas son:

- Describir el desarrollo gonádico.
- Determinar el ciclo reproductivo.
- Determinar la época de reproducción.
- Conocer la influencia de la temperatura, el fotoperiodo y el ciclo lunar sobre el ciclo reproductivo.

4. ÁREA DE ESTUDIO

En la costa occidental del Golfo de California el hábitat mejor representado son los arrecifes rocosos, donde se han descrito 281 de las 891 especies de peces registradas en el golfo (Thomson *et al.*, 2000; Lluch-Cota *et al.*, 2007).

Para la captura de organismos se seleccionaron dos puntos de muestreo: Punta Arena y Punta Perico. Punta Arena de la Ventana se encuentra en las coordenadas 24° 02' latitud norte y 109° 49' longitud oeste; a una distancia aproximada de 45 km al sureste de la ciudad de La Paz, B.C.S. Presenta una plataforma rocosa submarina paralela a la costa, compuesta por rocas metamórficas y areniscas; tiene en su parte más ancha 70 m y una profundidad máxima de 3 m. Donde termina la plataforma se advierte un borde vertical que desciende a una profundidad no mayor a los 7 m. Esta parte se continúa por grandes bloques rocosos un poco más profundos y por zonas arenosas, conformando un arrecife rocoso bien constituido. Sobre la plataforma se presenta una comunidad coralina compuesta principalmente por especies de los géneros *Pocillopora* Lamarck, 1818 y *Porites* Link, 1807, asociados a cantidad de invertebrados y peces de arrecife.

Punta Arena se encuentra relativamente cerca de la entrada del Golfo de California, zona donde se observa una estructura hidrográfica complicada debido a la confluencia de dos masas de agua; una proveniente de la Corriente de California, que transporta aguas relativamente frías (<22°C) y de baja salinidad (<34.6 UPS); y la otra del Pacífico oriental tropical, que acarrea agua cálida y de salinidad intermedia (T>25°C; 34.6UPS-34.9UPS; Suárez-González, 2002; Solís-Bautista, 2003).

Punta Perico se localiza en el Sur del Golfo de California (23° 59' 27" y 24° 1' 55" latitud norte y 109° 49' 26" y 109° 48' 31" longitud oeste). Presenta una costa con fuertes pendientes y una línea de playa pequeña y en su mayor parte rocosa, compuesta por rocas metamórficas y areniscas; las costas son erosionales con abundancia de escarpes y plataformas estrechas al pie de tierras altas, de tal manera que forman arrecifes rocosos bien constituidos. Esta localidad (Figura 8) abarca desde el límite de Punta Arena hasta el comienzo de la Ensenada de los Muertos (Jiménez, 1999; Anaya, 2001).

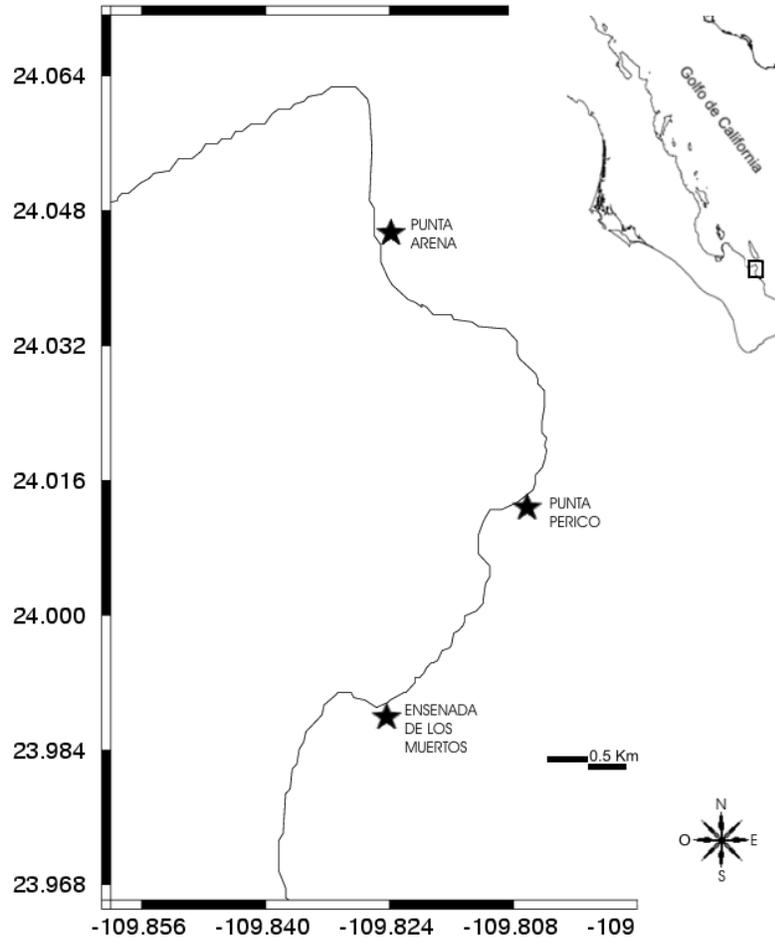


Figura 8. Área de estudio. Las estrellas indican las zonas de captura de los organismos analizados en este estudio.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1.1 Trabajo de campo

De manera mensual, de mayo de 2003 a octubre de 2005, los especímenes se capturaron al azar con la ayuda de trampas y un arpón tipo hawaiana, mediante buceo autónomo o snorkel. Cada mes se recolectaron en promedio 10 ejemplares de cada una de de las especies objetivo. Las capturas se realizaron entre dos y seis metros de profundidad.

En un inicio, la temperatura superficial se registró mensualmente en el área de estudio con la ayuda de un termómetro de mercurio de 0.1 °C de precisión. A partir de marzo de 2005 se colocó en Ensenada de los Muertos a 5 metros de profundidad un sensor de temperatura digital submarino (HOBO ®) con una precisión de ± 0.02 °C.

El fotoperíodo y ciclo lunar, se calcularon de la estación situada en La Paz, B.C.S y para el periodo de muestreo, con el programa Mar V0.8 2008, del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE; González, 2008).

5.2 Laboratorio

De cada organismo se registró la longitud total (LT) mediante un ictiómetro, así como el peso eviscerado. Asimismo, se extrajeron las gónadas, se limpiaron de todos los tejidos circundantes y se pesaron en una báscula electrónica con una precisión de 0.0001 g. Las gónadas extraídas se fijaron en formol al 10%, para ser procesadas histológicamente con posterioridad. Con el fin de conocer si existe dicromatía entre sexos, se registró el patrón de color de cada individuo de acuerdo con la clasificación de Fisher *et al.* (1995) y Allen y Robertson (1998).

5.3 Análisis histológico

La técnica histológica se aplicó con el fin de analizar tanto cualitativamente como cuantitativamente el estado reproductivo de cada especie a lo largo del período de muestreo. En primera instancia, se identificaron las fases de desarrollo gonádico (ciclo gonádico). A partir de éstas se estableció el ciclo reproductivo (frecuencia de las fases de desarrollo gonádico por mes) y finalmente se determinó la época reproductiva. Las determinaciones de la proporción de sexos y la talla de primera madurez también se basaron en este análisis.

De cada gónada se cortó una sección transversal de su parte media. El testículo u ovario restante de cada organismo se conservó en formol al 10%. El proceso histológico consistió en deshidratación, aclarado e inclusión en parafina Paraplast® (Figura 9; modificado de Humason, 1979). Se realizaron cortes de 7 µm con la ayuda de un microtomo; los cortes se tiñeron con la técnica de hematoxilina-eosina (Figura 10) y las preparaciones histológicas se montaron con el adhesivo Cytoseal™ 60 con el fin de contar con preparaciones permanentes.

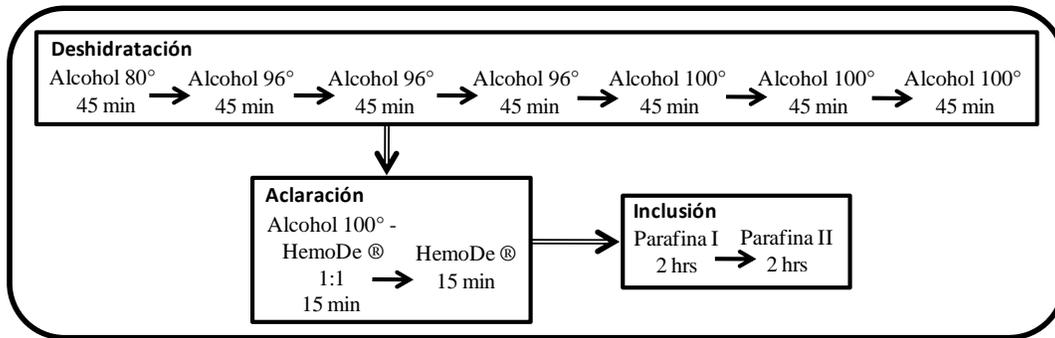


Figura 9. Secuencia (en tiempos) del proceso de deshidratación, aclarado e inclusión en parafina de las muestras utilizadas para el análisis gonádico de las especies objetivo.

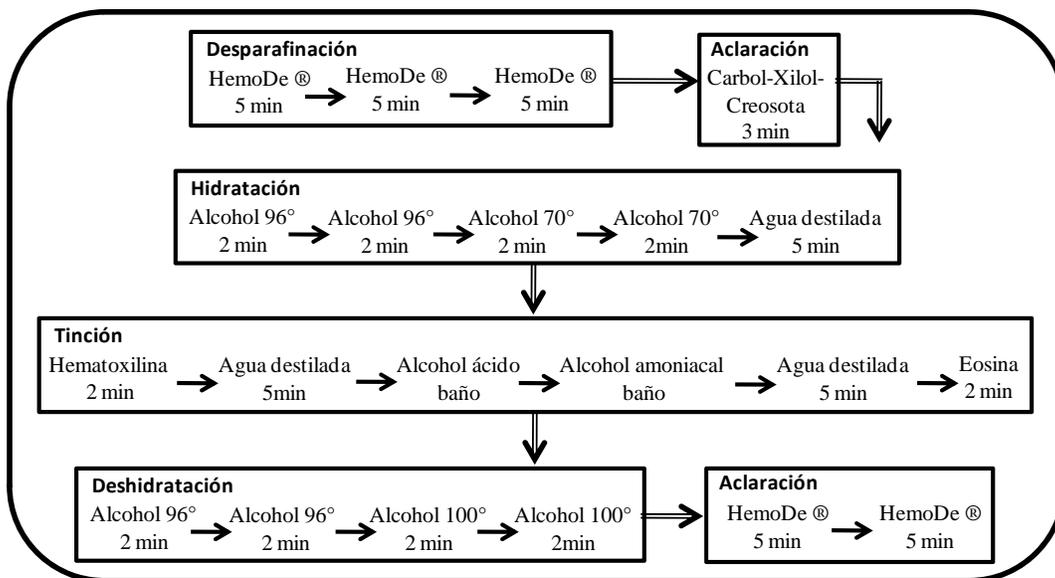


Figura 10. Procedimiento estándar de tinción la técnica de tinción hematoxilina-eosina (secuencia e intervalos del proceso).

5.3.1 Fases de desarrollo gonádico

Para establecer las fases del desarrollo gonádico en las hembras se utilizaron métodos cualitativos y cuantitativos, los cuales consisten en caracterizar las diferentes categorías de ovocitos presentes en los ovarios; en el método cuantitativo se calcula la distribución de frecuencia del área correspondiente a cada categoría de ovocito presente en cada ovario. En los machos sólo se utilizó el método cualitativo.

5.3.1.1 Hembras

5.3.1.1.1 Tipos de ovocitos

Partiendo de que el análisis del desarrollo de los ovarios y la descripción del ciclo gonádico está basado en la ovogénesis, es decir en los cambios progresivos de los ovocitos (morfología, presencia y posición de las vesículas de lípidos y gránulos de vitelo) resulta fundamental contar con la descripción de los diferentes estadios. A partir de las descripciones de Wallace y Selman (1981) Elorduy-Garay y Ramírez-Luna (1994) Muñoz *et al.* (2002) McBride y Thurman (2003) y Sánchez-Cárdenas (2007) se consideró la siguiente escala: 1) *crecimiento primario* (presencia de cromatinas nucleolar y perinucleolares); 2) *crecimiento secundario* (alveolos corticales, formación de vesículas de vitelo y vitelogénesis verdadera); y 3) *maduración* (gránulos de vitelo, núcleo migratorio y ovocitos hidratados).

La base para el análisis microscópico del proceso reproductivo es la presencia y abundancia de los tipos de ovocitos y folículos postovulatorios. Se han establecido seis fases de desarrollo gonádico para peces (Tabla 2; Sánchez-Cárdenas, 2007; Arellano-Martínez *et al.*, 1999). Esta escala fue la guía para describir los ciclos gonádicos de las diferentes especies analizadas.

5.3.1.1.2 Descripción de las fases de desarrollo

Cada preparación histológica fue fotografiada, etiquetada y analizada con el Programa SigmaScan Pro ver.5. Una vez calibrada cada imagen con la ayuda de una reglilla fotografiada en las mismas condiciones que las preparaciones, se calculó el área de cada uno de los ovocitos presentes, recorriendo de manera manual su contorno; el programa calcula el área de manera automática.

Con el fin de obtener una descripción más completa de los ovocitos (sección 7.2.4.1.1) se registró el área de aproximadamente 100 ovocitos cuyo núcleo y nucléolos fueran claramente visibles. Este procedimiento se realizó para cada categoría de ovocito de cada una de las especies objetivo. Una vez teniendo el área, se calculó el diámetro siguiendo la siguiente fórmula:

$$D = \sqrt{\frac{A}{\pi}}$$

donde, D= Diámetro, A=Área y π : 3.1416 (Caballero *et al.*, 1989).

Para cada preparación se obtuvo el área total que representa cada tipo de ovocito. Posteriormente se calculó el porcentaje del área que representa cada tipo de ovocito con respecto al total del área analizada. El tipo de ovocito que presentó una mayor área y la presencia de folículos postovulatorios, fueron los criterios para incluir la preparación en una fase de desarrollo (Tabla 2). Para realizar la descripción de todas las fases de desarrollo de las especies, se tomó en cuenta el tipo de ovocitos presentes en cada preparación y su área.

Tabla 2. Criterio para establecer cada fase de desarrollo para hembras de *M. dorsalis*, *A. troschellii*, *S. rectifraenum*, *C. rivulatus* y *T. lucasanum*.

FASE DE DESARROLLO	Tipo de ovocito más abundante
REPOSO	Cromatina nucleolar y perinucleolar
DESARROLLO INICIAL	Alveolo cortical y vitelogénesis
DESARROLLO AVANZADO	Gránulo de vitelo
MADUREZ	Núcleo migratorio, proteólisis, hidratados
DESOVE	Presencia de folículos postovulatorios
POSTDESOVE	Atresias

5.3.1.2 Machos

Con el fin de conocer el grado de desarrollo que presentaban los testículos de los especímenes recolectados, se utilizaron los criterios propuestos por Arellano-Martínez *et al.* (1999) y Sánchez-Cárdenas (1997; Tabla 3) los cuales están basados en el desarrollo de las células germinales y la presencia de esperma en los túbulos seminíferos.

Tabla 3. Escala de madurez gonádica para peces machos.

FASE DE DESARROLLO	Características
REPOSO	Túbulos seminíferos compactos. Espermatogonias, actividad espermatogénica nula. Túbulos espermatogénicos inactivos.
DESARROLLO	Intensa actividad espermatogénica en los túbulos.
MADUREZ	Túbulos llenos de espermatozoides. La actividad espermatogénica continúa.
EYACULACIÓN	Espacios vacíos en los túbulos pero aún con una gran cantidad de espermatozoides. Escasa actividad espermatogénica
EYACULADO	Túbulos seminíferos distendidos. Espacios vacíos. Espermatozoides residuales. Actividad espermatogénica casi nula.

5.3.2 Ciclo reproductivo

Se determinó mediante el análisis de la frecuencia relativa de las diferentes fases de desarrollo gonádico a lo largo del período de muestreo, tanto para hembras como para machos de cada especie. Para identificar patrones de variación sincrónicas entre estos eventos y el ambiente, se les relacionó con la temperatura y el fotoperíodo.

5.3.3 Época de reproducción

La época de reproducción se definió como el período en el cual se presentan organismos, en el caso de las hembras, en los estadios de desarrollo avanzado, madurez y desove; y en el caso de machos, en desarrollo y eyaculación.

5.4 Índice gonadosomático (IGS)

El IGS es el indicador cuantitativo más utilizado para caracterizar la actividad reproductiva. Se basa en la relación entre el peso de la gónada (tanto de machos como de hembras) con respecto al peso total del organismo (Bolger y Connolly, 1989); dado que guarda una relación directa con el grado de desarrollo gonádico, su máximo valor se tiene inmediatamente antes del desove (Elorduy-Garay y Ramírez-Luna, 1994; Arellano-Martínez y Ceballos-

Vázquez, 2001; Barcellos *et al.*, 2002; Saborido, 2004). El IGS se determinó de la siguiente manera:

$$IGS = \frac{\text{peso de la gónada}}{\text{peso del ejemplar} - \text{peso gónada}} \times 100$$

Para analizar si el índice es estacional, se aplicó a los datos un análisis de varianza, usando el programa Statistica (Ver. 6.0), cuando dicho análisis presentó diferencias significativas, se realizó una prueba de comparación múltiple y análisis de grupos homogéneos (Tukey). El índice se comparó con los resultados del análisis histológico con el fin de conocer si es un buen indicador de la actividad reproductiva de las especies objetivo.

5.5 Proporción de sexos

Con el fin de determinar la proporción de sexos de la población y si hay alguna variante en función del tamaño del individuo, se determinaron intervalos de talla (LT) para cada una de las especies objetivo aplicando la regla de Sturgens (Daniels, 1994). Asimismo, la presencia de hermafroditismo y de reversión sexual se evidenció al analizar la proporción de sexos (Elorduy-Garay y Ramírez-Luna, 1994).

La proporción de sexos se calculó dividiendo el número total de hembras entre el número total de machos de cada especie por intervalo de talla. Para determinar si se cumple la hipótesis nula de que la proporción de sexos es 1:1, se realizó el estadístico de prueba de χ^2 asumiendo que la muestra tiene una distribución normal. El estadístico χ^2 se define como:

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

donde, O es la proporción observada de hembras o machos y E es la proporción esperada de hembras o machos. La regla de decisión se realizó con una confianza del 95%, rechazando la hipótesis nula (proporción 1:1) cuando el valor de χ^2 calculado fue mayor que 3.86 (Sokal y Rohlf, 1979).

5.6 Talla de primera madurez

La talla de primera madurez a escala poblacional se estableció como el intervalo de longitud en el cual el 50% de los organismos están maduros o existe evidencia histológica en la gónada de que los organismos están en reproducción o han llevado a cabo este proceso. Se excluyeron del análisis los organismos clasificados como inmaduros y en reposo. Se obtuvieron las frecuencias relativa y acumulada de los especímenes recolectados tanto para machos como para hembras. Para calcular el intervalo de talla correspondiente al 50% de los organismos reclutados a la reproducción, los datos de frecuencia acumulada de tallas se ajustaron a un modelo logístico. La curva resultante también es llamada ojiva de maduración (Sparre y Venema, 1997; Saborido, 2004):

$$P = \frac{1}{1 + \exp(S1 - S2 * L)}$$

$$L50\% = S1/S2$$

donde: P= proporción calculada de individuos maduros, S1 y S2= coeficientes de la ecuación logística (constantes) y L= marca de clase del intervalo de talla (punto medio del intervalo). La talla de primera madurez poblacional para cada una de las especies será el límite inferior del intervalo de talla en el que se alcanzó el 50% de la frecuencia de organismos reclutados a la reproducción.

6. RESULTADOS

Se analizaron histológicamente las gónadas de un total de 1,082 organismos, correspondientes a las especies objetivo (Tabla 4).

Tabla 4. Intervalos de talla (cm) y número de organismos analizados histológicamente (n) incluyendo a los inmaduros.

ESPECIE	Con desarrollo gonádico		Inmaduros		TOTAL
	♀	♂	♂	♀	
<i>S. rectifraenum</i>	5.2 – 14.5 n=149	7.6 - 16 n=135	9.4 – 14.2 n=25	11.1 - 12 n=3	N=284
<i>M. dorsalis</i>	10.9 - 35 n=100	11.7 – 37.1 n=77	11.5 – 17.5 n=4	-	N=177
<i>A. troschelii</i>	11.2 – 20.6 n=27	11 – 21.1 n=84	7.8 n=1	-	N=111
<i>T. lucasanum</i>	3 – 16.2 n=248	3 - 18 n=145	2.6 – 4.9 n=3	2.9 – 3.7 n=3	N=393
<i>C. rivulatus</i>	12.5 – 32.5 n=109	20 -44 n=8	-	13.6 n=1	N=117

N=tamaño total de la muestra

6.1 Fases del desarrollo gonádico

6.1.1 Hembras: Tipos de ovocitos

Se identificaron seis tipos de ovocitos: a) *cromatina nucleolar*, b) *perinucleolar*, c) *alveolo cortical*, d) *vitelogénesis*, e) *gránulo de vitelo*, f) *proteólisis de vitelo* y g) *ovocitos hidratados*. Así como 2 estructuras provenientes de ovocitos: *atresias* y *folículos postovulatorios*. A continuación se describen las características diagnósticas para cada uno de los tipos de ovocitos identificados. La apariencia y diámetro de los ovocitos se muestran en la Figura 11.

Fase de crecimiento primario:

a. Cromatina nucleolar

Son ovocitos pequeños, envueltos en una capa muy delgada de células foliculares. El núcleo se encuentra localizado en el centro, es esférico y se observa un nucléolo comparativamente más grande con respecto a otras fases. Presenta relativamente poco citoplasma homogéneo, se observó teñido de color morado intenso.

b. Perinucleolar

Una de sus principales características es un incremento en el número de nucléolos en estadios más avanzados, que se detiene y estabiliza entre 10 y 13, los cuales migran hacia la periferia rodeando la membrana nuclear. Todos ellos tienen aproximadamente el mismo tamaño. El citoplasma aumenta de tamaño y ya no se observa tan homogéneo como en la fase anterior. Una capa simple de células foliculares envuelve el ovocito. La lámina basal, la teca y el epitelio delgado se pueden observar más allá de las células foliculares.

Fase de crecimiento secundario:

c. Alveolo cortical

En el citoplasma se presentan vesículas denominadas alveolos corticales, de contenido granular y delimitadas por una membrana. Estos ovocitos se ven de color más claro. En promedio, su tamaño es mayor que en la categoría anterior. Aparece la zona radiada y los nucléolos aún se observan cerca de la membrana nuclear. Se observa alrededor del núcleo la presencia de pequeñas vesículas de lípidos.

d. Vitelogénesis

Se caracteriza por la presencia de pequeños gránulos de vitelo en la periferia del citoplasma. El alveolo cortical puede observarse en la periferia. La zona radiada es delgada y presenta poca afinidad por la hematoxilina. El núcleo es relativamente más pequeño y aún se observan nucléolos.

Fase de maduración:

e. Gránulo de vitelo

Este tipo de ovocito se caracteriza porque los gránulos de vitelo son conspicuos (aumentan en número, tamaño y distribución) ocupando prácticamente todo el citoplasma, lo que ocasiona un incremento considerable de las dimensiones del ovocito. La zona radiada es evidente. El núcleo se puede observar claramente en el centro, aunque es más pequeño con respecto al citoplasma en comparación a los estadios anteriores.

f. Núcleo migratorio

El núcleo se localiza hacia la periferia. La zona radiada se incrementa progresivamente. En la periferia pueden notarse junto con el núcleo, alveolos corticales. En el caso de los ovocitos de *T. lucasanum* y *C. rivulatus*, se observa la presencia de vesículas cerca del núcleo, siendo más evidente en el primer caso.

g. Proteólisis

Las vesículas de vitelo se observan fusionadas en algunas o todas las zonas del citoplasma. El tamaño de la célula se incrementa y su forma puede ser irregular (*ovocitos prehidratados*; Elorduy-Garay y Ramírez-Luna, 1994).

h. Hidratados

Ovocitos con los gránulos de vitelo completamente fusionados y con afinidad a la eosina. Se advierte un aumento considerable de tamaño ocasionado por la hidratación. El núcleo ya no es visible. Presentan una forma irregular debido a la deshidratación que induce la técnica histológica. Esta forma irregular es más marcada en las especies que presentan huevos pelágicos.

Atresias

En una atresia reciente, el núcleo (de apariencia granular) se observa de forma irregular y comienza a fragmentarse. En estadios de atresia más avanzados, la célula termina por perder su integridad y se vuelve más pequeña hasta que finaliza la muerte celular programada con la formación de cuerpos apópticos.

Otras estructuras importantes para la clasificación de las fases de desarrollo gonádico son los folículos postovulatorios formados por la envoltura folicular que queda después de la ovulación, se observan plegados.

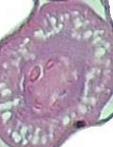
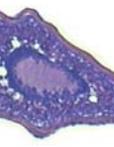
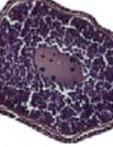
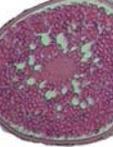
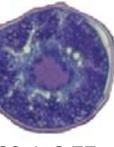
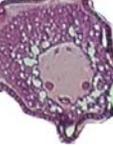
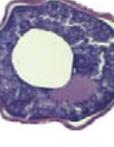
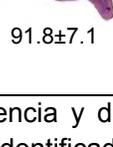
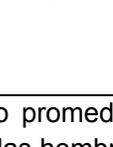
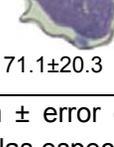
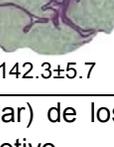
Tipo de ovocito	<i>S. rectifraenum</i>	<i>M. dorsalis</i>	<i>A. troschelii</i>	<i>T. lucasanum</i>	<i>C. rivulatus</i>
Cromatina nucleolar	 12.6± 0.3	 15.02±0.4	 12.2±0.3	 9.08±0.2	 20.9±1.04
Perinucleolar	 27.3±0.7	 25.8±0.7	 29.2±0.93	 21.1±0.4	 43.6±1.7
Alveolo cortical	 53.9±1.1	 48.3±0.8	 44.8±1.08	 52.5±2.3	 46.6±1.6
Vitelogénesis	 78.4±1.9	 84.5±1.7	 79.03±2.3	 79.5±3.8	 73.7±2.1
Gránulo de vitelo	 161.3±3.02	 168.9±2.3	 139.05±4.6	 86.4±2.77	 130.8±1.8
Núcleo migratorio	 -	 -	 -	 -	 139.02±3.6
Proteólisis	 141.2±3.3	 165.5±4.6	 -	 238.1±5.01	 -
Hidratados	 91.8±7.1	 -	 171.1±20.3	 142.3±5.7	 99.7±2.8

Figura 11. Apariencia y diámetro promedio ($\mu\text{m} \pm$ error estándar) de los diferentes tipos de ovocitos identificados en las hembras de las especies objetivo.

Fases de desarrollo gonádico

Con el fin realizar una descripción objetiva de las fases de desarrollo gonádico, sobre la base de los criterios mencionados en la Tabla 2, se calculó la cobertura de cada tipo de ovocito presente en todas las hembras de las especies objetivo (626 organismos). En la Figura 12 se muestra la cobertura relativa por especie de cada fase de desarrollo. La similitud que se observó entre especies se describe más adelante.

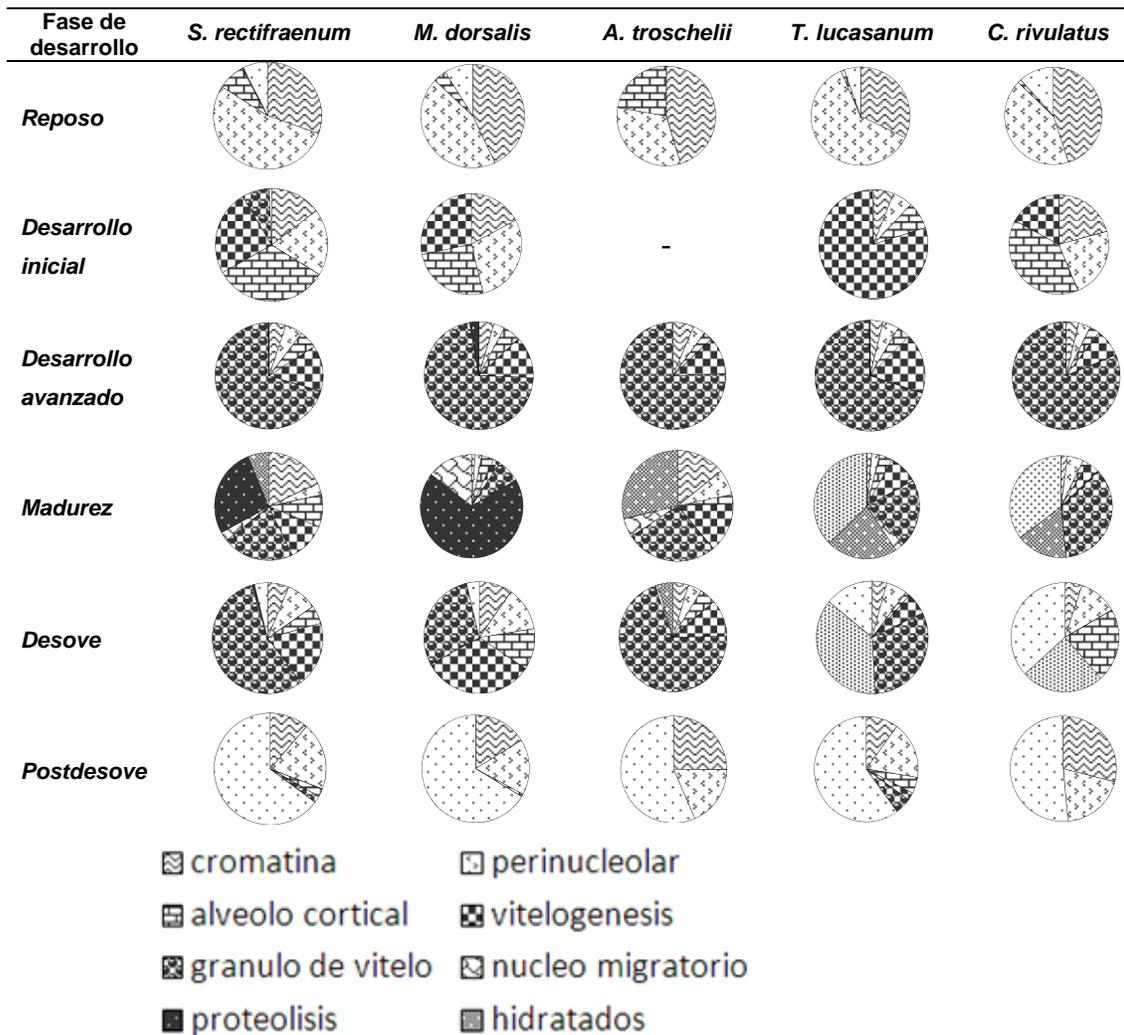


Figura 12. Cobertura relativa de tipos de ovocitos por fase de desarrollo para hembras de las especies objetivo.

Descripción de las fases de desarrollo de los ovarios

Para las hembras de las especies objetivo se establecieron siete fases de desarrollo gonádico, exceptuando la fase inmadura en *S. rectifraenum* y *A. troschelii*, y la fase de desarrollo inicial en *A. troschelii*. La descripción de cada una de las fases se presenta a continuación:

a. Inmadura

Se caracteriza por el arreglo de las lamelas, ya que presentan pliegues en la pared interna del ovario, en donde se localizan las ovogonias adosadas a dicha pared. El resto de la pared carece de elementos germinales.

b. Reposo

Presentan una mayor cobertura de ovocitos en estadios de cromatina nucleolar ($39.1\% \pm 3.2$ =error estándar) y perinucleolar ($46.6\% \pm 4.9$), además de ovocitos en fase de crecimiento primario. La presencia de ovocitos atrésicos fue baja ($11.1\% \pm 2.4$) pero constante. Se observó un porcentaje relativamente bajo ($3.6\% \pm 1.6$) de ovocitos en estadio de alveolo cortical, excepto para *A. troschelii*. Para el caso exclusivo de *S. rectifraenum*, se identificaron ovocitos en fase de vitelogénesis, con una cobertura del 0.4%.

c. Desarrollo inicial

La cobertura de ovocitos en fase de crecimiento primario disminuye considerablemente (cromatina: $14.6\% \pm 3.1$; perinucleolar: $19.3\% \pm 4.9$). Esta fase se caracteriza por una dominancia de ovocitos en fase de alveolo cortical ($26.5\% \pm 6.8$) y vitelogénesis ($37.4\% \pm 14.3$). En el caso de *A. troschelii* no se identificaron preparaciones histológicas con dichas características; en *S. rectifraenum* se identificaron en porcentajes muy bajos ovocitos en gránulo de vitelo (8.01%) y atrésicos (0.6%).

d. Desarrollo avanzado

Esta fase se caracteriza por una amplia cobertura de ovocitos en estadio de gránulo de vitelo ($76.7\% \pm 2.2$) lo cual se refleja en una disminución en las coberturas de ovocitos con menor desarrollo: cromatina ($4.7\% \pm 0.5$) perinucleolar ($4.1\% \pm 0.4$) alveolo cortical ($4.0\% \pm 0.5$) y vitelogénesis ($12.8\% \pm 1.5$). Como característica particular, aunque en baja proporción de cobertura ($1.0\% \pm 0.9$) se observaron ovocitos en estadio de proteólisis en *S. rectifraenum*, *M. dorsalis* y *T. lucasanum*.

e. Madurez

Esta fase se caracteriza por una mayor cobertura de ovocitos en estadios de madurez con presencia de núcleo migratorio (5.3 ± 1.2) proteólisis (39.7 ± 14.6) e hidratados (27.7 ± 6.4) siendo en conjunto los más representativos en toda la preparación. En el caso de *C. rivulatus*, no se observó el estadio del ovocito de núcleo migratorio y en *M. dorsalis* no se registraron ovocitos hidratados. Los ovocitos en estadios de desarrollo menor, se observaron desde cromatina (8.6 ± 4.5) perinucleolar (4.5 ± 0.9) alveolo cortical (5.4 ± 2.3) y vitelogénesis (9.5 ± 2.9) hasta el estadio de gránulo de vitelo (24.7 ± 4.7) cuya presencia fue muy frecuente.

f. Desove

Esta fase se caracteriza por la presencia de folículos postovulatorios. Se notó la presencia de todos los estadios de ovocitos: cromatina (6.0 ± 1) perinucleolar (8.8 ± 1.6) alveolo cortical (5.9 ± 2.2) vitelogénesis (17.5 ± 5.8) y gránulo de vitelo (42.0 ± 9.3). Sólo en *A. troschellii* y *S. rectifraenum* se observó núcleo migratorio (0.5 ± 0.3) y en *S. rectifraenum* proteólisis (0.08%). Atresias (14.6 ± 7.7 ; excepto en *A. troschellii*) y ovocitos hidratados (22.0 ± 9.4 ; excepto en *S. rectifraenum* y *M. dorsalis*). La gran cobertura que presentan los estadios de gránulo de vitelo e hidratados en esta fase sugiere que, si las condiciones lo permiten, es posible que el desove continúe.

g. Postdesove

La característica diagnóstica de esta fase es una mayor cobertura de atresias (59.8 ± 2.7) y el tejido conjuntivo es muy evidente. En todas las preparaciones analizadas se observó la presencia de ovocitos en fase de crecimiento primario de cromatina (18.3 ± 3.8) y perinucleolar (18.4 ± 0.6), así como alveolo cortical (2.7 ± 1.2 ; excepto *A. troschellii* y *C. rivulatus*) y gránulo de vitelo (3.5 ± 1.5 ; presente solo en *S. rectifraenum* y *T. lucasanum*); y para *T. lucasanum* se observaron ovocitos en estadio de vitelogénesis (2.4%).

Cabe resaltar que en todas las especies se presentan más de dos grupos de ovocitos de la misma categoría al mismo tiempo. Aunado a esto los ovarios con folículos postovulatorios todavía presentan ovocitos en fase de crecimiento secundario y maduración, lo que indica un proceso continuo de

desarrollo con diferentes cohortes de ovocitos que pueden ser liberados en tiempos diferentes.

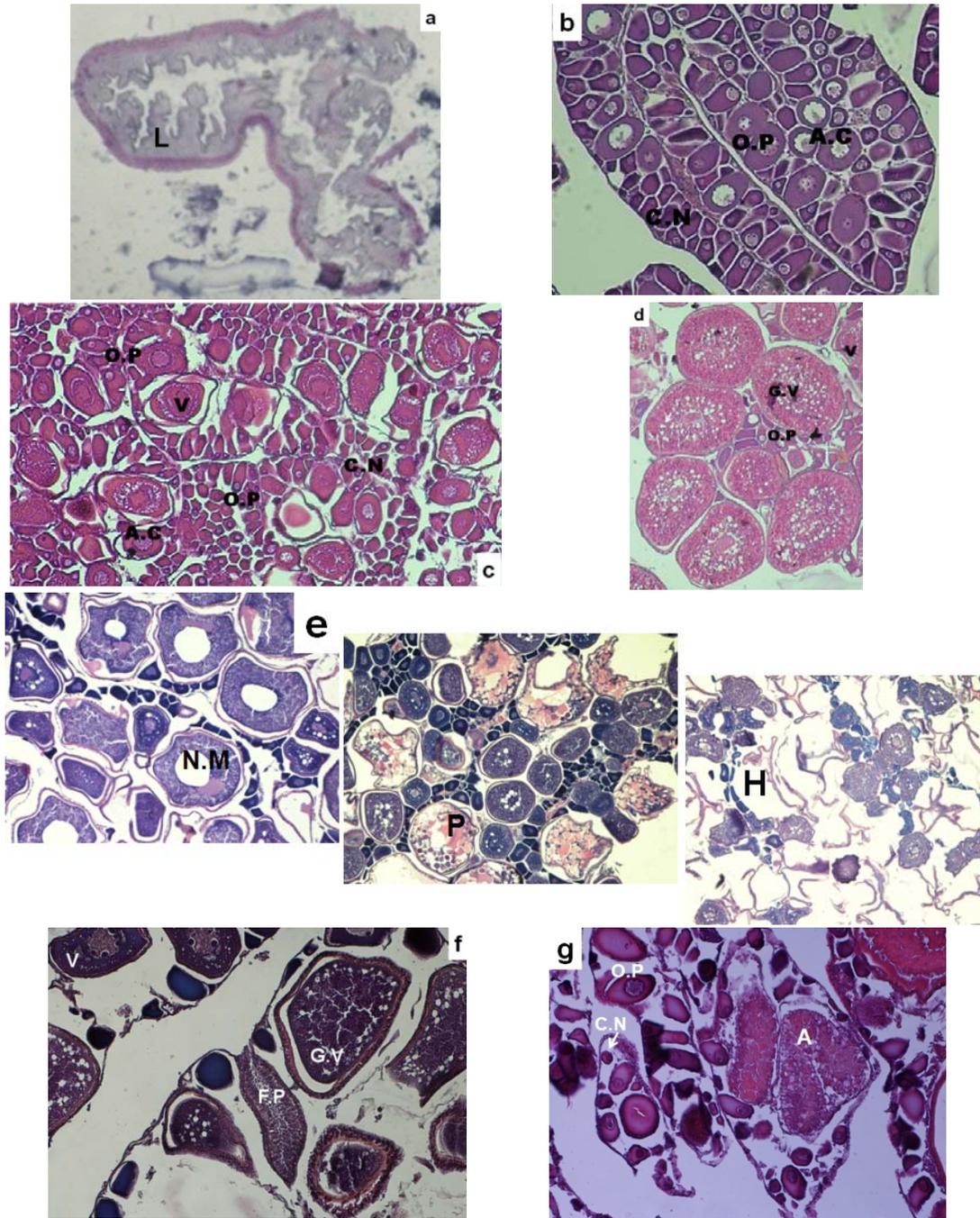


Figura 13. Microfotografías de las diferentes fases de desarrollo ovárico. a) hembra inmadura de *S. rectifraenum*; b) reposo de *M. dorsalis*; d) desarrollo avanzado en *M. dorsalis*; e) ovarios de *T. lucasanum* en fase de madurez f) desove en *S. rectifraenum*; g) postdesove en *A. troschelii*. Abreviaturas: L: lamelas; F.P: folículo postovulatorio; C.N: ovocito en cromatina nucleolar; O.P: ovocito perinucleolar; A.C: Alveolo cortical; V: Vitelogénesis; G.V: Gránulo de vitelo; N.M: ovocito con núcleo migratorio; P: ovocito en proteólisis; H: ovocito hidratado; A: Atresia.

6.1.2 Machos

Una vez analizados 449 testículos de las especies objetivo, se identificaron 6 fases de desarrollo, excepto para *T. lucasanum*, donde no se observó la fase de eyaculado y en *C. rivulatus*, en que no se distinguieron las fases de inmaduro, reposo y desarrollo. Las descripciones para cada una de las fases de desarrollo se describen a continuación:

a. Inmaduro

Existe un abundante tejido conjuntivo. Se aprecia una gran cantidad de células germinales en todo el espacio del cordón espermático. No hay actividad espermatogénica. No se observa el canal de eyaculación.

b. Reposo

Los túbulos seminíferos son compactos, sus paredes están engrosadas y en ellas se observan espermatogonias y espermatocitos; la actividad espermatogénica es escasa. El canal de eyaculación presenta espermatozoides residuales.

c. Desarrollo

La cantidad de espermatocitos aumenta considerablemente. Presencia de espermátidas y espermatozoides en los túbulos seminíferos, lo que sugiere una gran actividad espermatogénica.

d. Madurez

Los túbulos seminíferos están distendidos. Se observa una gran cantidad de espermatozoides en ellos. Presencia de espermatogonias y espermatocitos. No se observan espacios vacíos.

e. Eyaculación

Se observan espacios vacíos en los túbulos seminíferos y en el canal de eyaculación. Aún se pueden apreciar una gran cantidad de espermatozoides, espermatogonias y espermatocitos, lo que indica que la espermatogénesis todavía se está llevando a cabo. Los testículos de los machos en fase inicial de *T. lucasanum*, se caracterizan por presentar túbulos seminíferos y un solo ducto espermático. En los testículos de los machos en fase terminal, se observó un hueco en el centro (lumen) y las espermatogonias adosadas a

paredes en forma de lamelas. La anterior descripción también la presentaron los testículos de *C. rivulatus*.

f. Eyaculado

El canal de eyaculación y túbulos seminíferos se aprecian distendidos y con espermatozoides residuales. La actividad espermatogénica es escasa.

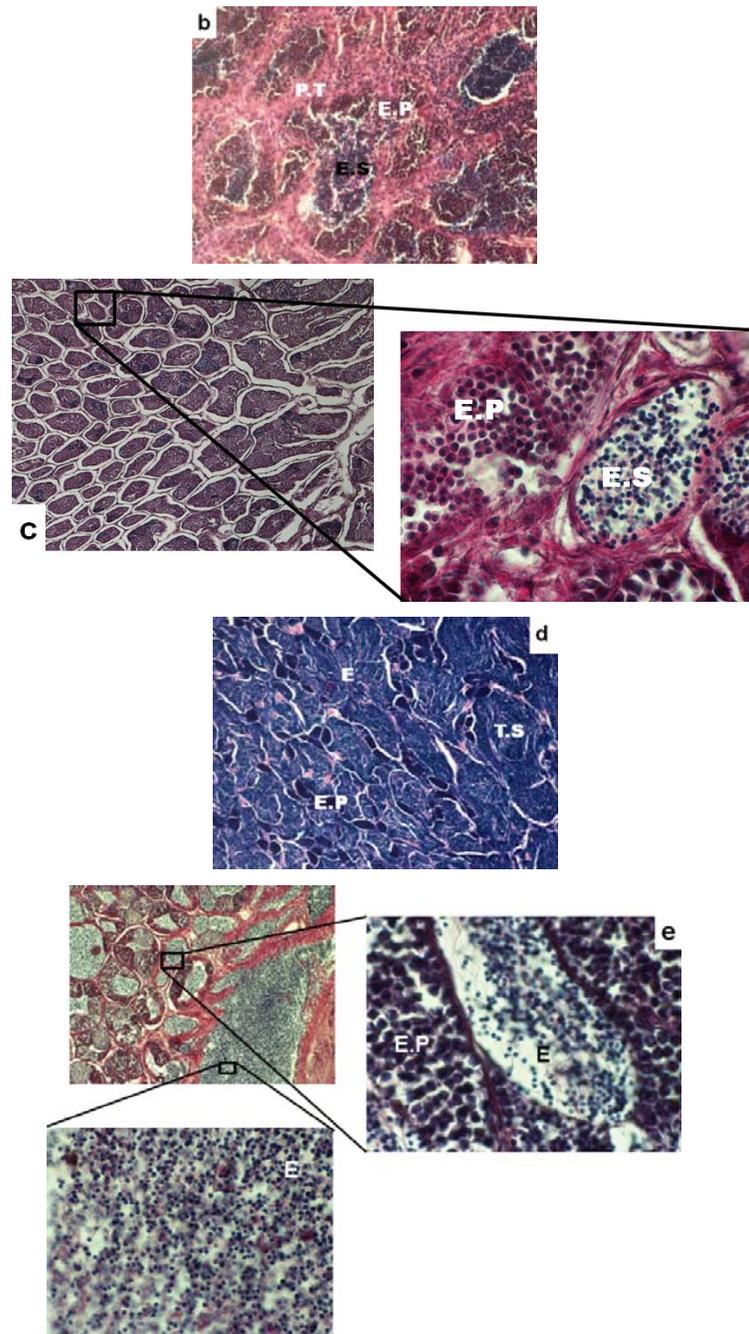


Figura 14. Microfotografías de las diferentes fases de desarrollo testicular. b) reposo en *S. rectifraenum*; c) desarrollo en *S. rectifraenum*; d) macho primario de *T.*

lucasanum en madurez; e) eyaculación en *S. rectifraenum*. Abreviaturas: E.P.: espermatoцитos primarios; E.S.: Espermatoцитos secundarios; P.T: Pared del túbulo seminífero; T.S: Túbulo seminífero; E: Espermatozoides.

6.2 Ciclo reproductivo

Durante el periodo de muestreo se observó que la temporada cálida coincide con la mayor actividad reproductiva, siendo sincrónica tanto para hembras como para machos, similitud que también se da entre grupos con el mismo patrón de liberación de gametos (liberadores bentónicos y pelágicos). Con el fin de apreciar más fácilmente dicha similitud, a continuación se describen los ciclos reproductivos según el tipo de liberación de gametos.

6.2.1 Especies con liberación bentónica de gametos

En *S. rectifraenum*, durante enero de 2004 y 2005, se presentaron hembras en desarrollo inicial (reposo 50% y desarrollo inicial 50%). En febrero y marzo se observa 20% de organismos en desarrollo avanzado, aumentando en el mes de abril. Cabe destacar que en marzo de 2004 y 2005 hay ya la presencia de organismos en desove (30%). De Mayo a septiembre, observaron hembras en desarrollo avanzado (38% en: 2003; 72% en: 2004 y 40% en: 2005) madurez (8% en: 2003 y 18% en: 2004) y desove (31% en: 2003, 40% en: 2004). El mes en el que se presentó una mayor proporción de hembras en desove fue junio de 2005 con un 85%. En octubre, además de presentar desarrollo avanzado y desove (2003) hay la presencia de la fase de reposo (2004) y postdesove (2004 y 2005). Durante noviembre y diciembre sólo hay presencia de organismos en reposo y postdesove (Figura 15 A).

En *M. dorsalis*, durante enero y febrero domina la fase de reposo aunque durante enero de 2004 se observaron organismos en fase de desarrollo inicial. En abril de 2004 ya hay hembras en desarrollo avanzado y en menor proporción en desove (11%), fases que también están presentes en mayo de 2003, siendo que la proporción de desove es mayor (64%). El desove sigue presente hasta octubre. Hembras en postdesove se observan de junio a diciembre y finalmente en noviembre y diciembre hay organismos en fase de reposo (Figura 15 B).

En *A. troschellii*, en enero, se presentan hembras en reposo y postdesove. De abril a diciembre se presentaron hembras en desove y en postdesove de noviembre a febrero (Figura 15 C).

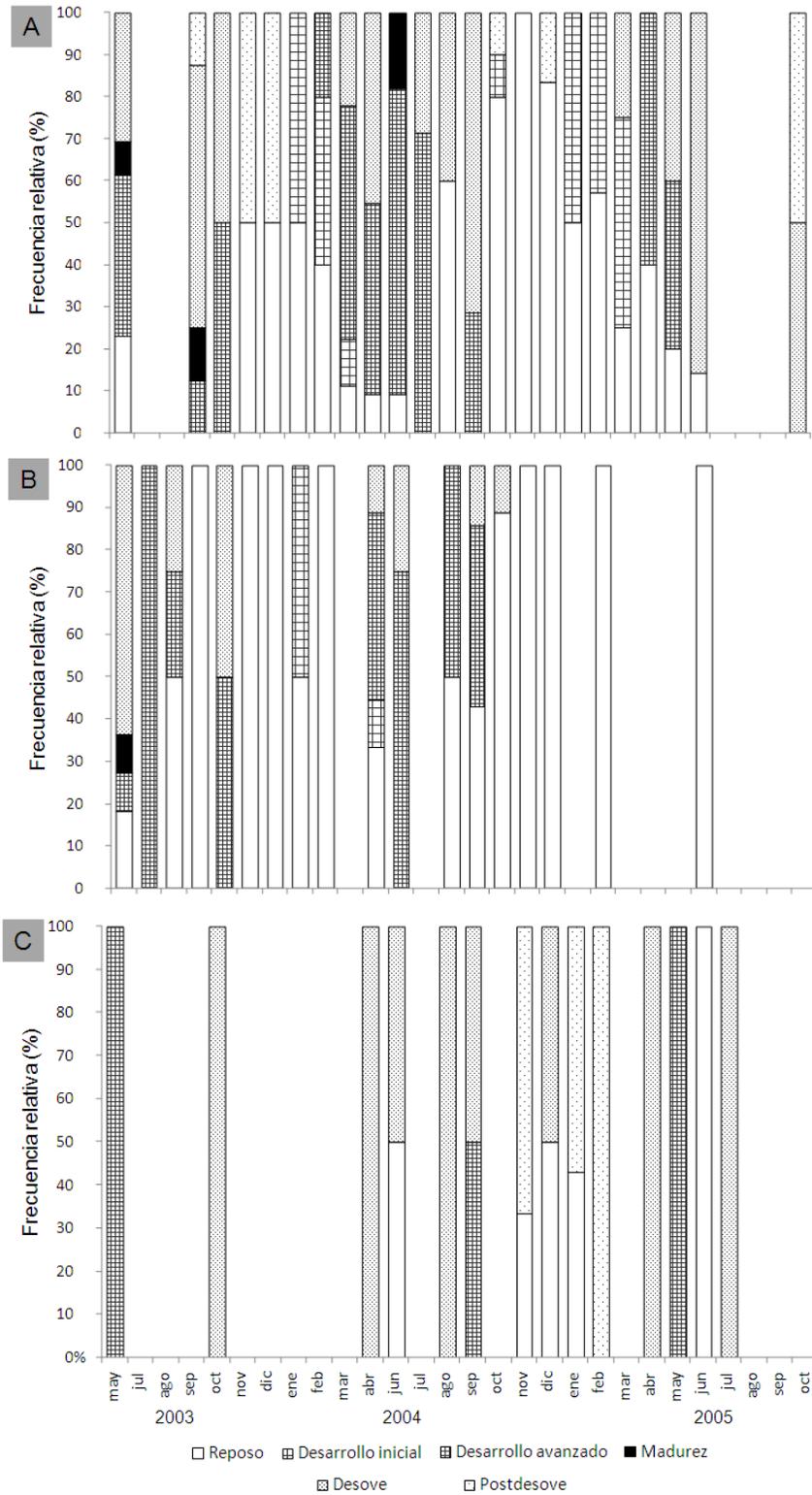


Figura. 15. Ciclo reproductivo en las hembras de *S. rectifraenum* (A), *M. dorsalis* (B) y *A. troschelii* (C) durante el periodo de estudio.

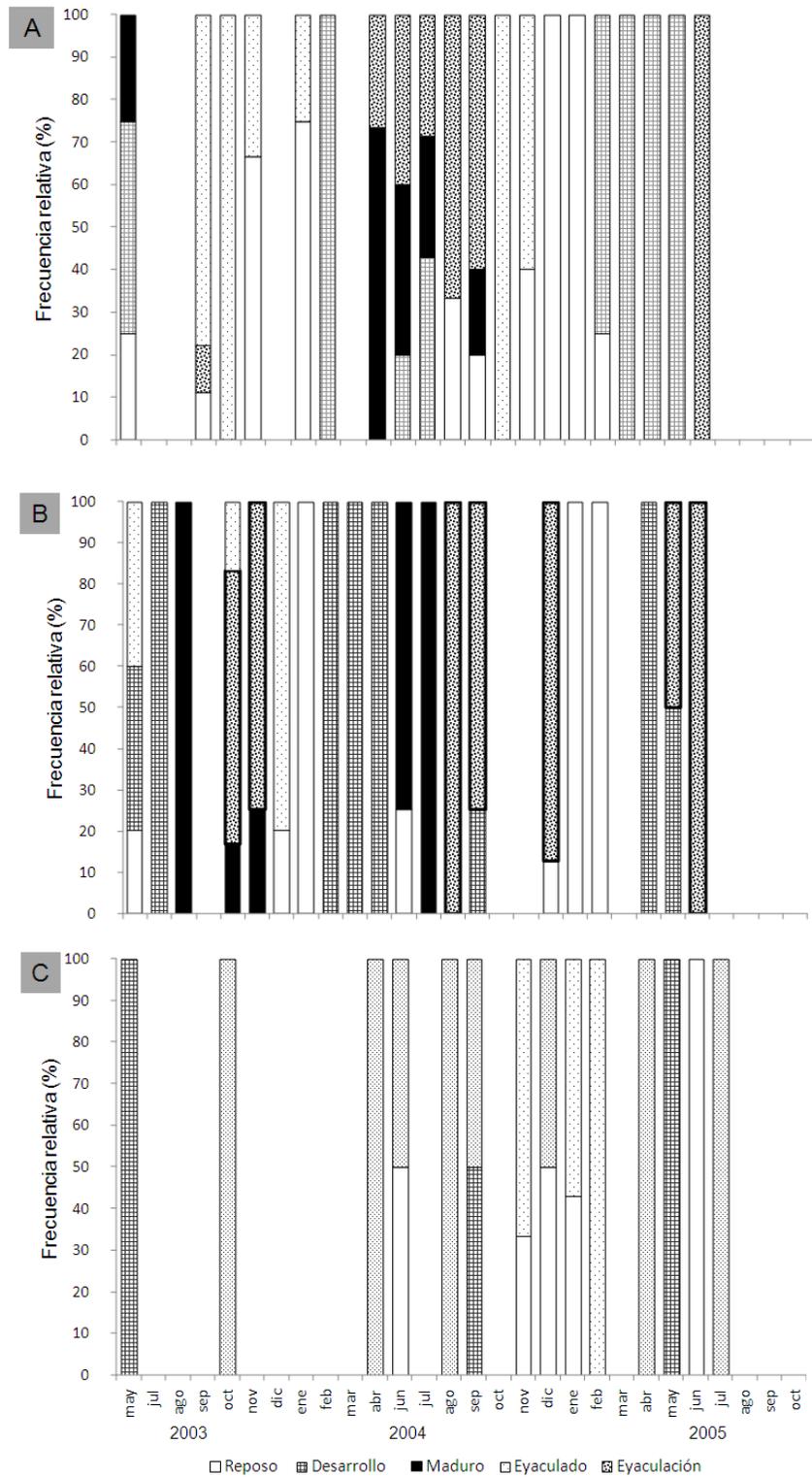


Figura 16. Ciclo reproductivo en los machos de *S. rectifraenum* (A), *M. dorsalis* (B) y *A. troschelii* (C) durante el periodo de estudio.

En el caso de los machos de *S. rectifraenum*, en enero se identificaron testículos en reposo (75%), aunque el desarrollo comenzó en febrero (100%) y la madurez en abril (74%). Durante este mismo mes y hasta septiembre se identificaron testículos en eyaculación. Los eyaculados están presentes desde la segunda mitad del año (2003) hasta noviembre (Figura 16 A).

M. dorsalis, en el mes de enero, se caracteriza por presentar una fase de reposo. El desarrollo se evidencia de febrero a abril y organismos maduros (75%) se presentan en junio. La eyaculación ocurre de mayo a diciembre y se observan testículos eyaculados en mayo (40%), octubre (18%) y diciembre (20%) de 2003 (Figura 16 B).

A. troschelii, en enero y febrero presenta organismos en reposo. A inicios de 2004 hay actividad de desarrollo (50%). Los testículos en eyaculación se identifican desde abril hasta agosto y eyaculados de septiembre a diciembre (Figura 16 C).

El ciclo reproductivo para las hembras y machos con modo de reproducción bentónico puede ser dividido en cuatro periodos, tomando como base un año tipo. Las categorías correspondientes a cada especie se presentan en la Tabla 5.

Tabla 5. Categorías y duración del ciclo reproductivo de las hembras y machos de *S. rectifraenum*, *M. dorsalis* y *A. troschelii*.

Especie - sexo	Fase de desarrollo			
	Reposo	Inicio de la actividad reproductiva	Madurez	Desove/ Eyaculado
<i>S. rectifraenum</i> ♀	Noviembre a diciembre	Enero	Febrero	Marzo a octubre
	Noviembre a enero	Febrero a marzo	-	Abril - octubre
<i>M. dorsalis</i> ♀	Noviembre a febrero	-	-	Abril a octubre
	Enero	Febrero a abril	Junio a julio	Mayo a diciembre
<i>A. troschelii</i> ♀	Noviembre a febrero	-	-	Abril a octubre (con una actividad reproductiva en diciembre)
	Octubre a noviembre	Enero	Marzo	Abril a diciembre

6.2.2 Especies con liberación pelágica de gametos

En *T. lucasanum*, en los meses de enero y diciembre, se observaron ovarios en reposo y postdesove; en desarrollo inicial (10%) y avanzado (10%) en mayo y en desove desde junio hasta noviembre. Los ovarios en fase de madurez se identificaron de junio a octubre (Figura 17 A).

En los ovarios de *C. rivulatus*, la fase de reposo se presentó prácticamente durante todo el muestreo, excepto en julio de 2004. Los meses donde exclusivamente se presenta dicha fase son enero, febrero y marzo. El desarrollo inicial se observó en abril, junio y septiembre de 2004. El desarrollo avanzado de julio a septiembre y el desove en agosto, septiembre y octubre. Finalmente, ovarios en postdesove se observaron en los meses de octubre, noviembre y diciembre de 2004 (Figura 17 B).

En los machos de *T. lucasanum*, de acuerdo con el ciclo reproductivo (Figura 18 A) se identificaron, en magnitud decreciente, testículos en reposo (45%) en octubre de 2003 y septiembre (25%) de 2005; en fase de desarrollo en los meses de octubre de 2003 y octubre de 2004 (20% y 10% respectivamente); en madurez en mayo de 2003 (43%), junio de 2004 (5%) y septiembre de 2004 y 2005 (23% y 10% respectivamente). Los testículos en eyaculación se presentan desde mayo a diciembre. En esta especie no se observaron testículos eyaculados.

En *C. rivulatus* no se observaron testículos en fase de reposo ni en desarrollo. Los identificados en fase de madurez se presentaron en los meses de febrero, junio, julio y septiembre; los que están en eyaculación en agosto y octubre y en el mes de septiembre se registraron testículos eyaculados (Figura 18 B).

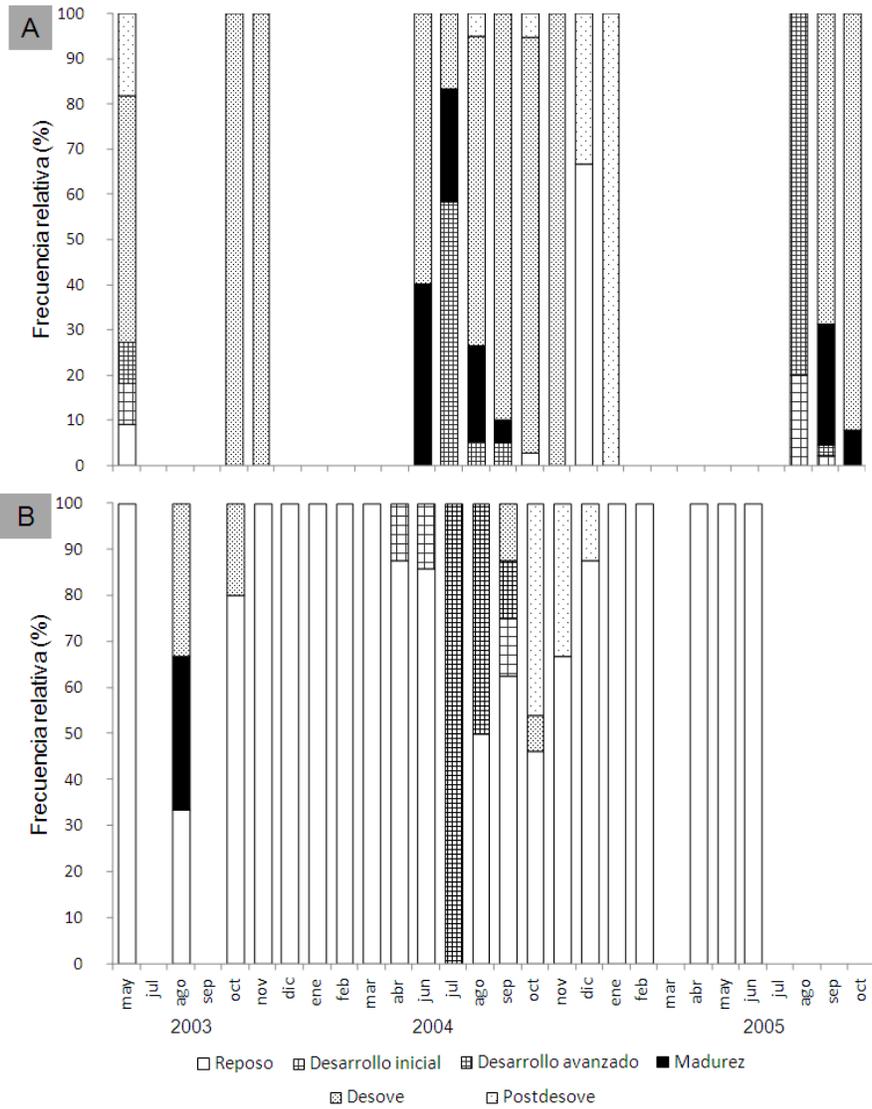


Figura 17. Ciclo reproductivo en las hembras de *T. lucasanum* (A) y *C. rivulatus* (B) durante el periodo de estudio.

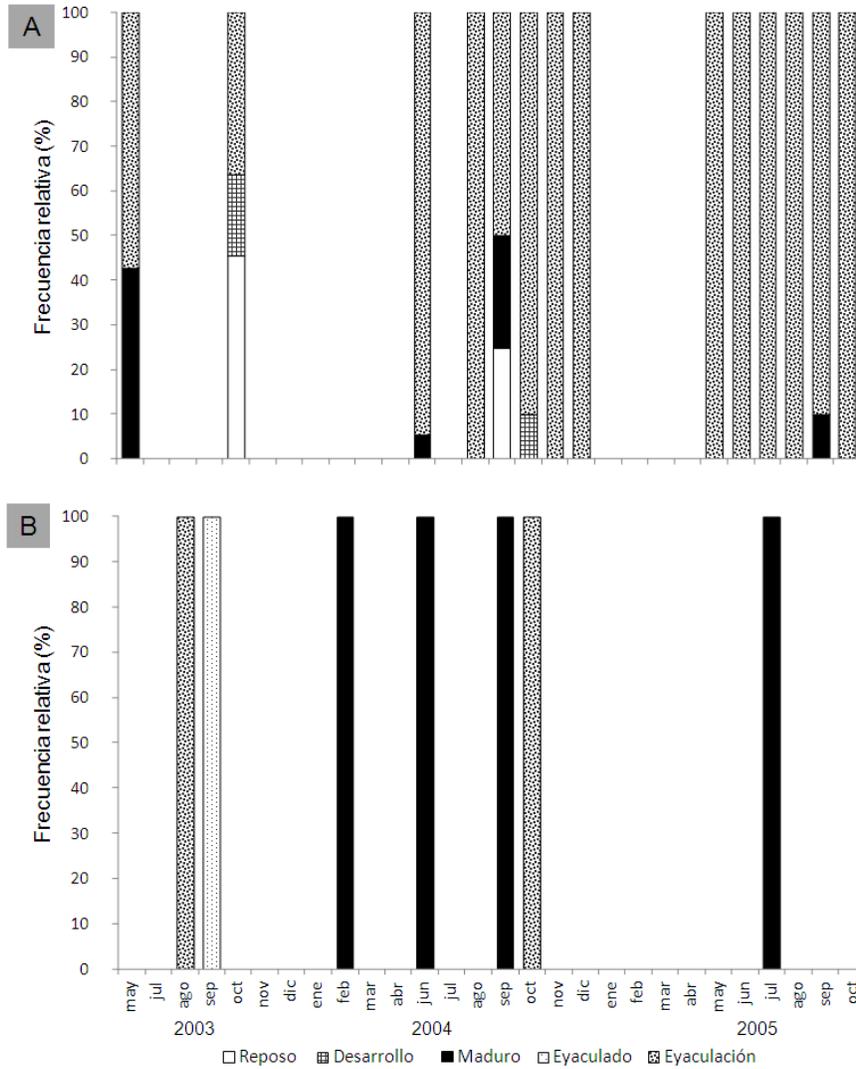


Figura 18. Ciclo reproductivo en los machos de *T. lucasanum* (A) y *C. rivulatus* (B) durante el periodo de estudio.

Asimismo, el ciclo reproductivo para las hembras y machos con modo de reproducción pelágico puede dividirse en cuatro periodos tomando como base un año tipo. Los periodos correspondientes a cada especie se presentan en la Tabla 6.

Tabla 6. Periodos del ciclo reproductivo de las hembras y machos de *T. lucasanum* y *C. rivulatus*.

Especie - sexo	Fase de desarrollo			
	Reposo	Inicio actividad reproductiva y desarrollo	Madurez	Desove / Eyaculado
<i>T. lucasanum</i>	♀	Diciembre enero	-	Agosto Mayo a noviembre
	♂	-	-	Mayo a septiembre Mayo a diciembre
<i>C. rivulatus</i>	♀	Noviembre a marzo	Abril a junio	Julio agosto Agosto a octubre
	♂	-	-	Febrero a septiembre Agosto a octubre

6.3 Ciclo reproductivo e índice gonadosomático

A partir del índice gonadosomático se obtuvo un estimado de la época reproductiva que sirvió como valor preliminar para identificar las temporadas reproductivas y como criterio para intensificar las observaciones submarinas en los años subsecuentes. De la misma forma, el IGS sirvió como complemento para evaluar el comportamiento reproductivo (Capítulo III).

6.3.1 Liberadores de gametos en el fondo

El IGS presentó variaciones estacionales que, en general, para las hembras de *S. rectifraenum*, *M. dorsalis* y *A. troschellii*, corresponden con la secuencia del ciclo reproductivo (Figuras 19, 20, 21). Los bajos valores del IGS de noviembre a febrero coinciden con periodos de reposo e inicio de la actividad reproductiva (particularmente para *A. troschellii*); los valores extremos, de abril (de marzo en *S. rectifraenum*) a octubre corresponden al periodo de desove.

En el caso de los machos los bajos valores del IGS de noviembre a febrero coinciden con periodos de reposo (*M. dorsalis* y *A. troschellii*) e inicio de la actividad reproductiva (particularmente para *S. rectifraenum*); los valores extremos, de abril a agosto (junio en *S. rectifraenum*) corresponden al periodo de madurez y eyaculado (Figuras 22, 23 y 24).

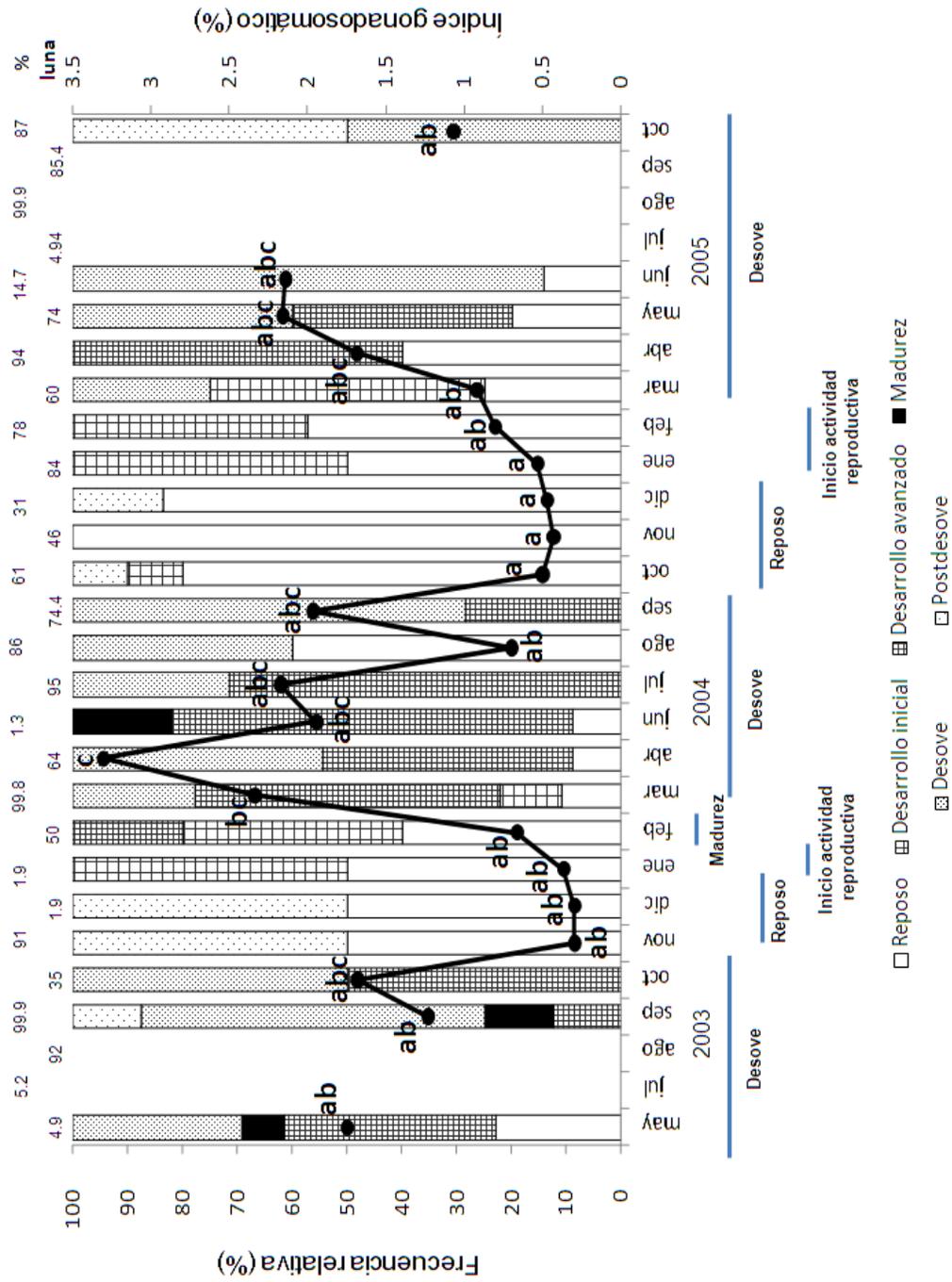


Figura 19. Relación entre la variación temporal del índice gonadosomático (línea gruesa) y el ciclo reproductivo, con la correspondiente fase de desarrollo gonádico (marcas debajo de las gráficas), en hembras de *S. rectifera* durante el periodo de estudio. Se indica en la parte superior el porcentaje de iluminación de la luna correspondiente al día de las capturas. Letras diferentes, indican diferencia significativa ($p < 0.05$).

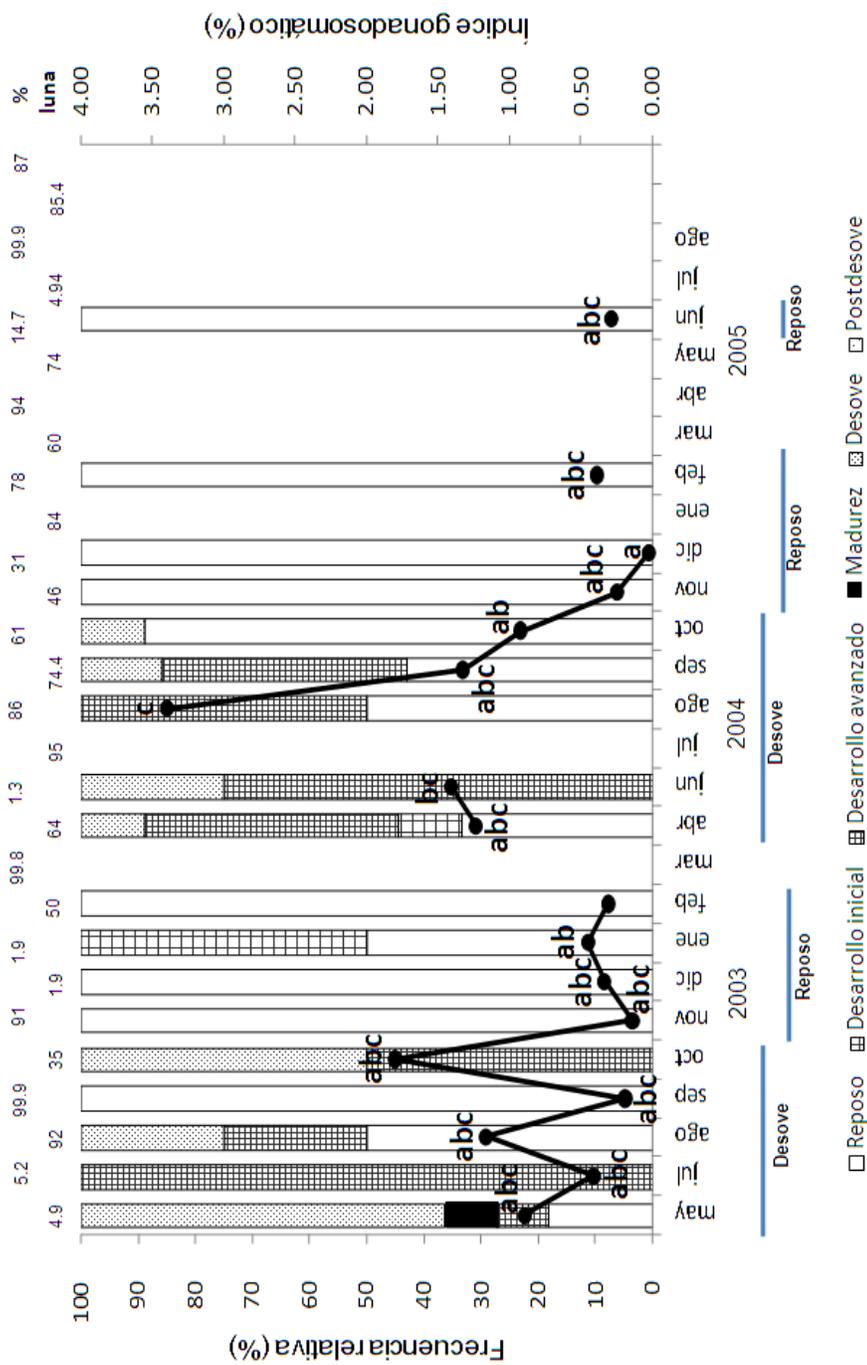


Figura 20. Relación entre la variación temporal del índice gonadosomático (línea gruesa) y el ciclo reproductivo, con la correspondiente fase de desarrollo gonádico (marcas debajo de las gráficas), en hembras de *M. ocellaris* durante el periodo de estudio. Se indica en la parte superior el porcentaje de iluminación de la luna correspondiente al día de las capturas. Letras diferentes, indican diferencia significativa ($p < 0.05$).

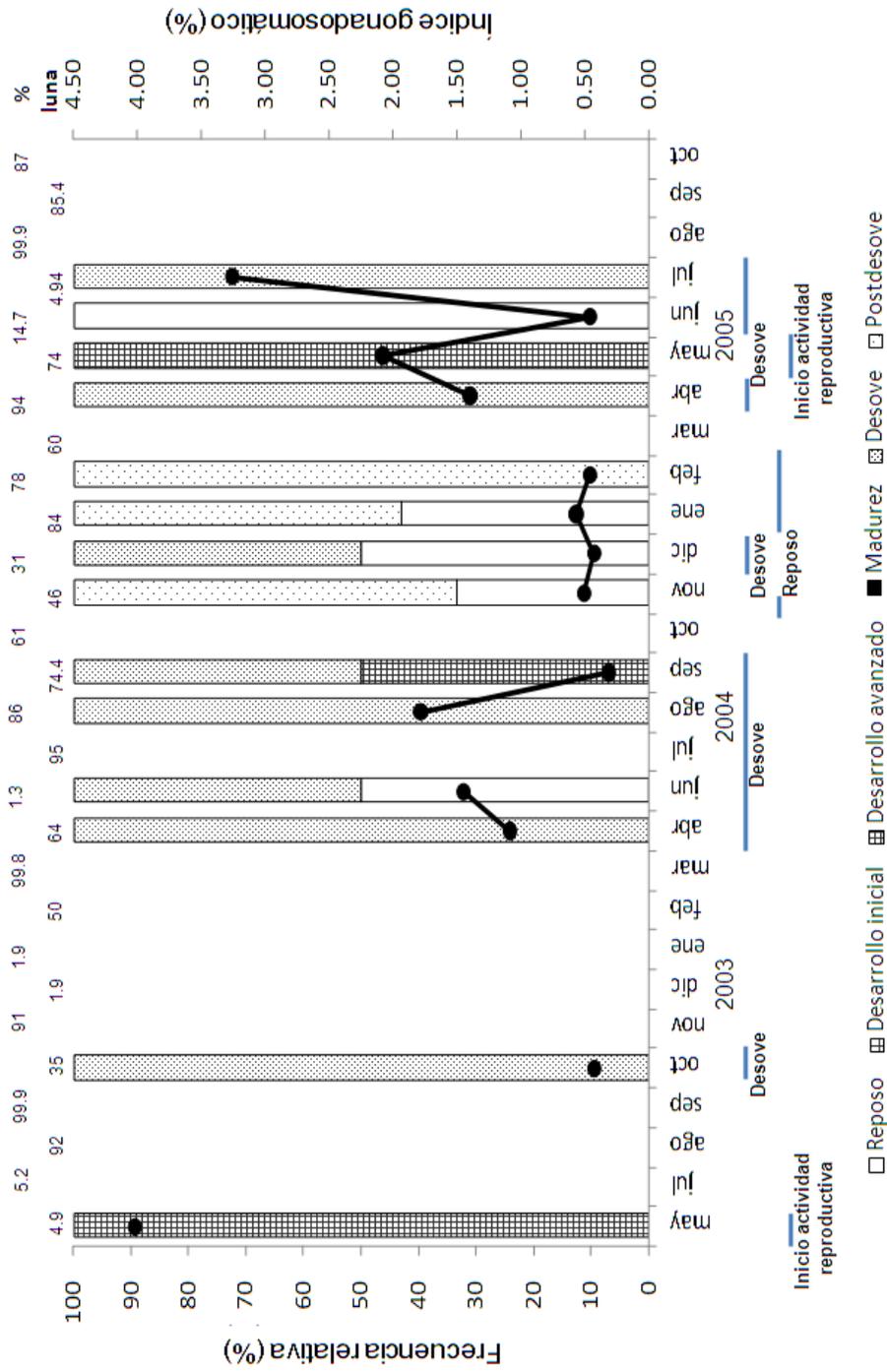


Figura 21. Relación entre la variación temporal del índice gonadosomático (línea gruesa) y el ciclo reproductivo, con la correspondiente fase de desarrollo gonádico (marcas debajo de las gráficas), en hembras de *A. troschei* durante el periodo de estudio. Se indica en la parte superior el porcentaje de iluminación de la luna correspondiente al día de las capturas. Letras diferentes, indican diferencia significativa ($p < 0.05$).

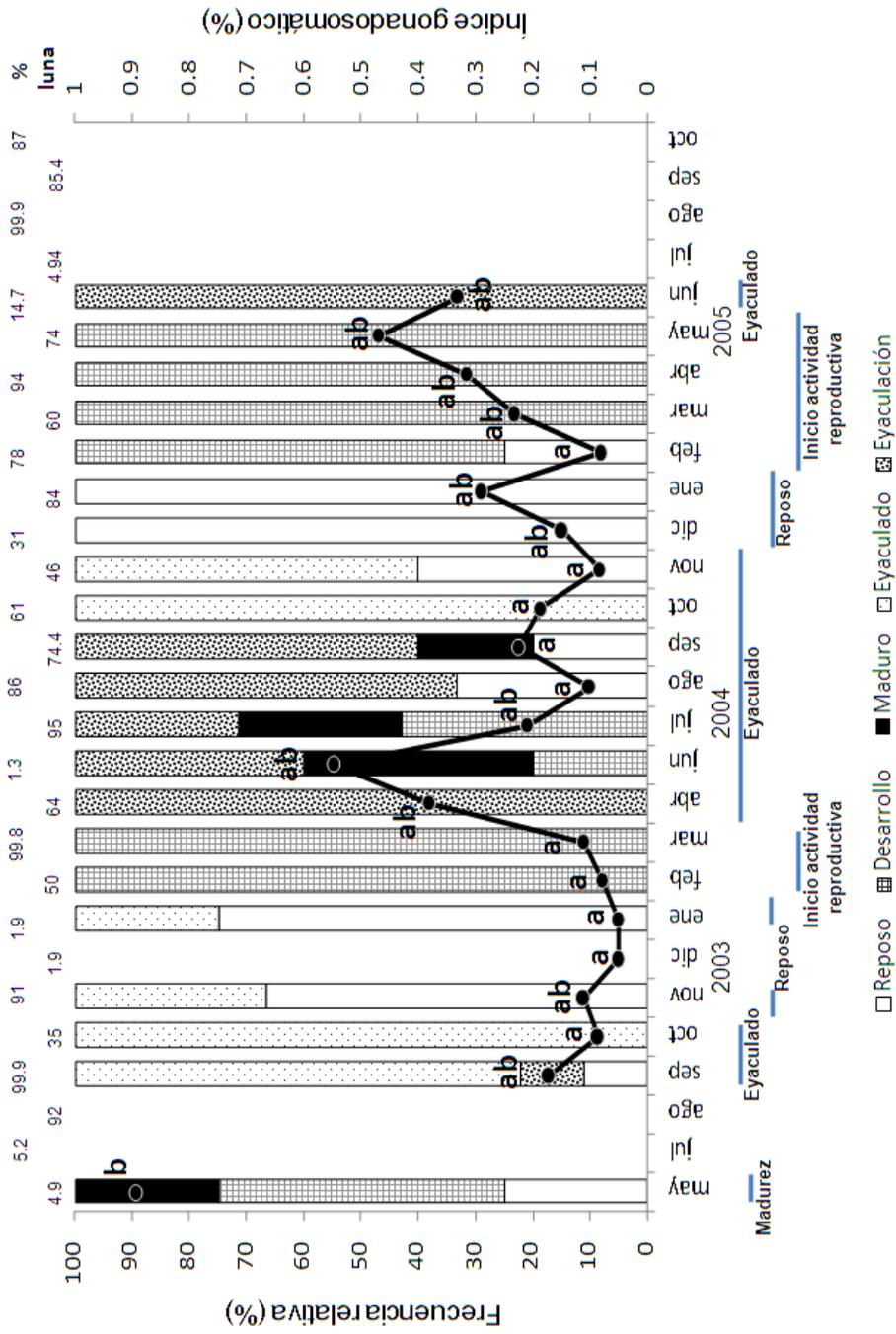


Figura 22. Relación entre la variación temporal del índice gonadosomático (línea gruesa) y el ciclo reproductivo, con la correspondiente fase de desarrollo gonádico (marcas debajo de las gráficas), en machos de *S. rectifraenum* durante el periodo de estudio. Se indica en la parte superior el porcentaje de iluminación de la luna correspondiente al día de las capturas. Letras diferentes, indican diferencia significativa ($p < 0.05$).

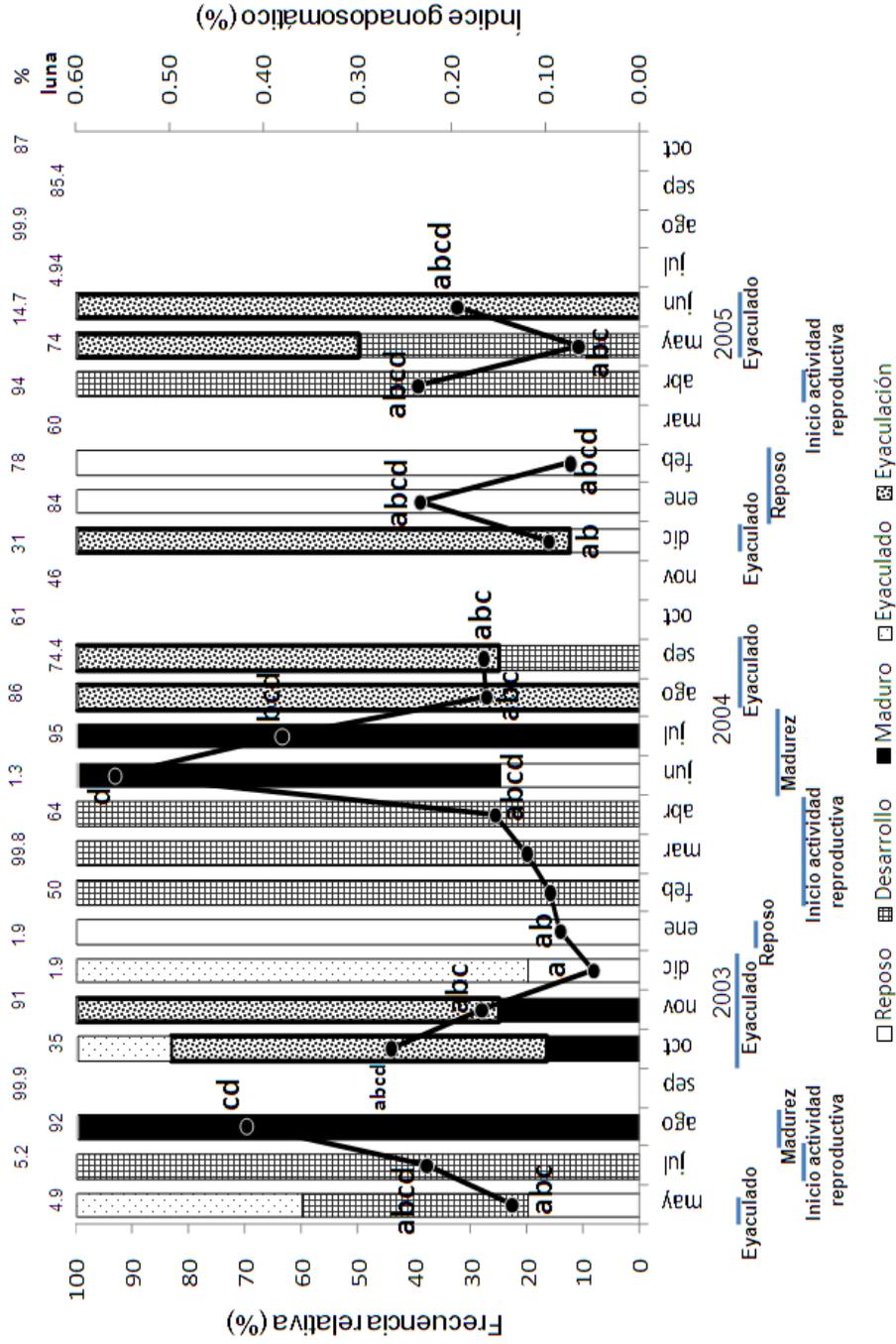


Figura 23. Relación entre la variación temporal del índice gonadosomático (línea gruesa) y el ciclo reproductivo, con la correspondiente fase de desarrollo gonádico (marcas debajo de las gráficas), en machos de *M. dorsalis* durante el periodo de estudio. Se indica en la parte superior el porcentaje de iluminación de la luna correspondiente al día de las capturas. Letras diferentes, indican diferencia significativa ($p < 0.05$).

6.3.2 Liberadores de gametos en la columna de agua

El IGS presentó variaciones estacionales que, en general, para las hembras de *T. lucasanum* y *C. rivulatus* corresponden con la secuencia del ciclo reproductivo (Figuras 25 y 26). Los bajos valores del IGS de diciembre a enero coinciden con periodos de reposo para *T. lucasanum*. En *C. rivulatus* los valores altos del IGS de julio a septiembre corresponden con las fases de madurez y desove.

En los machos de *T. lucasanum* y *C. rivulatus* los valores altos del IGS corresponden a las fases de eyaculación (Figura 27 y 28).

6.4 Temporada reproductiva y su relación con la temperatura y el fotoperiodo

Para todas las especies se observa que la actividad reproductiva se presenta en los meses cuando la temperatura y el fotoperiodo presentan los valores más altos (Figuras 29, 30, 31 y 32).

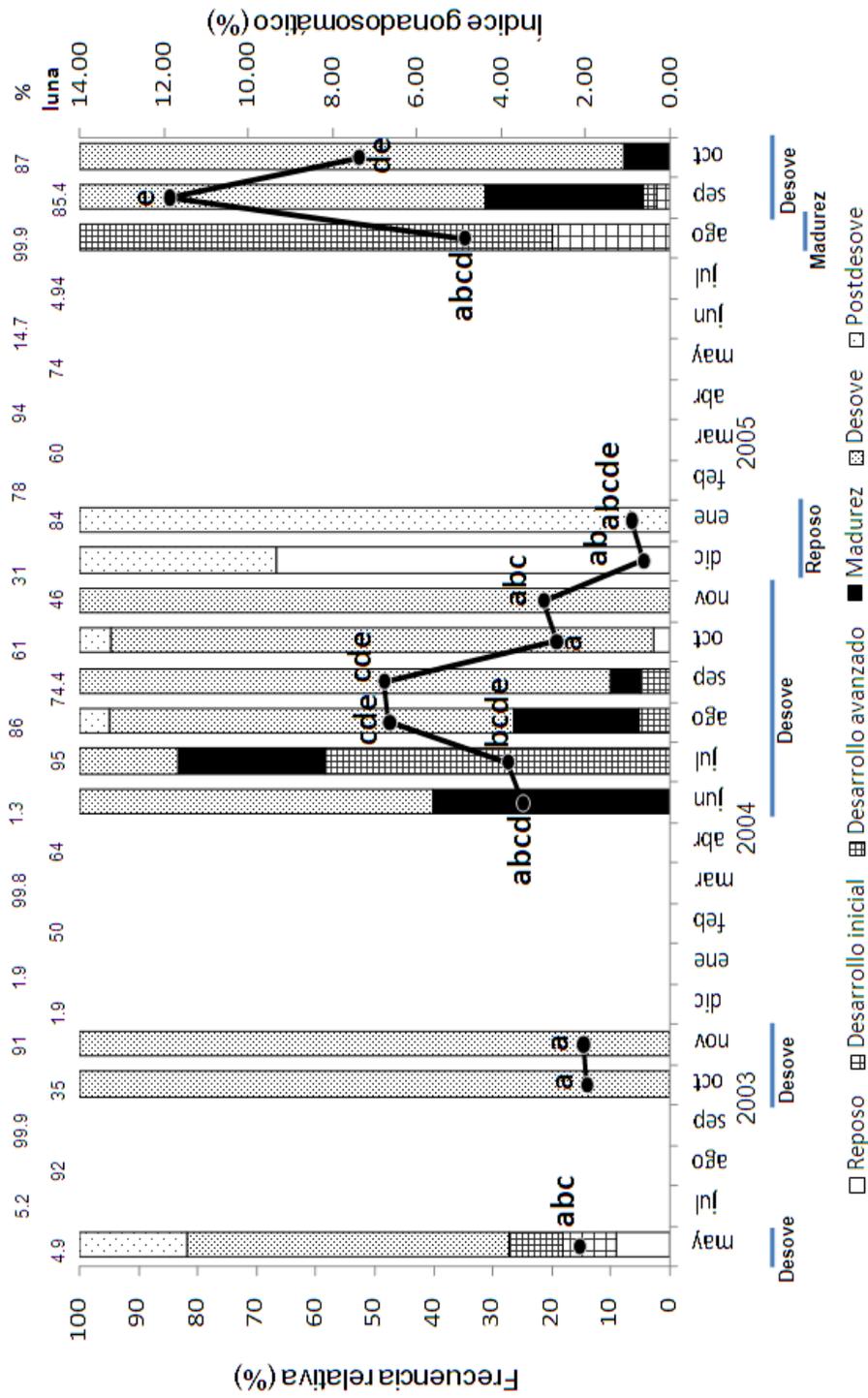


Figura 25. Relación entre la variación estacional del índice gonadosomático (línea gruesa) y el ciclo reproductivo con la correspondiente fase de desarrollo gonádico (marcas debajo de las gráficas) en hembras de *T. lucasana* durante el periodo de estudio. Se indica en la parte superior el porcentaje de iluminación de la luna correspondiente al día de las capturas. Letras diferentes, indican diferencia significativa ($p < 0.05$).

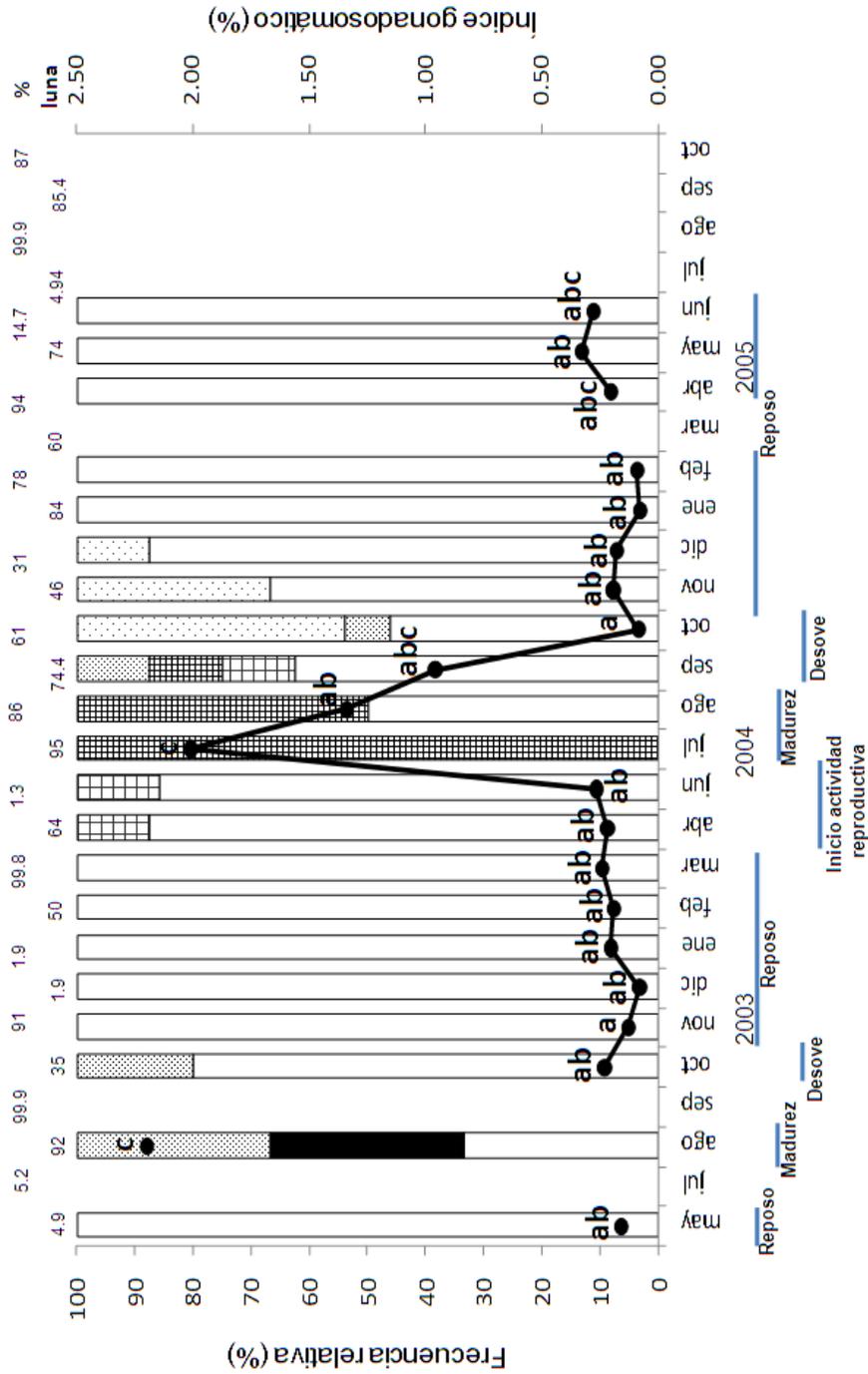


Figura 26. Relación entre la variación estacional del índice gonadosomático (línea gruesa) y el ciclo reproductivo con la correspondiente fase de desarrollo gonádico (marcas debajo de las gráficas) en hembras de *C. rivulatus* durante el periodo de estudio. Se indica en la parte superior el porcentaje de iluminación de la luna correspondiente al día de las capturas. Letras diferentes, indican diferencia significativa ($p < 0.05$).

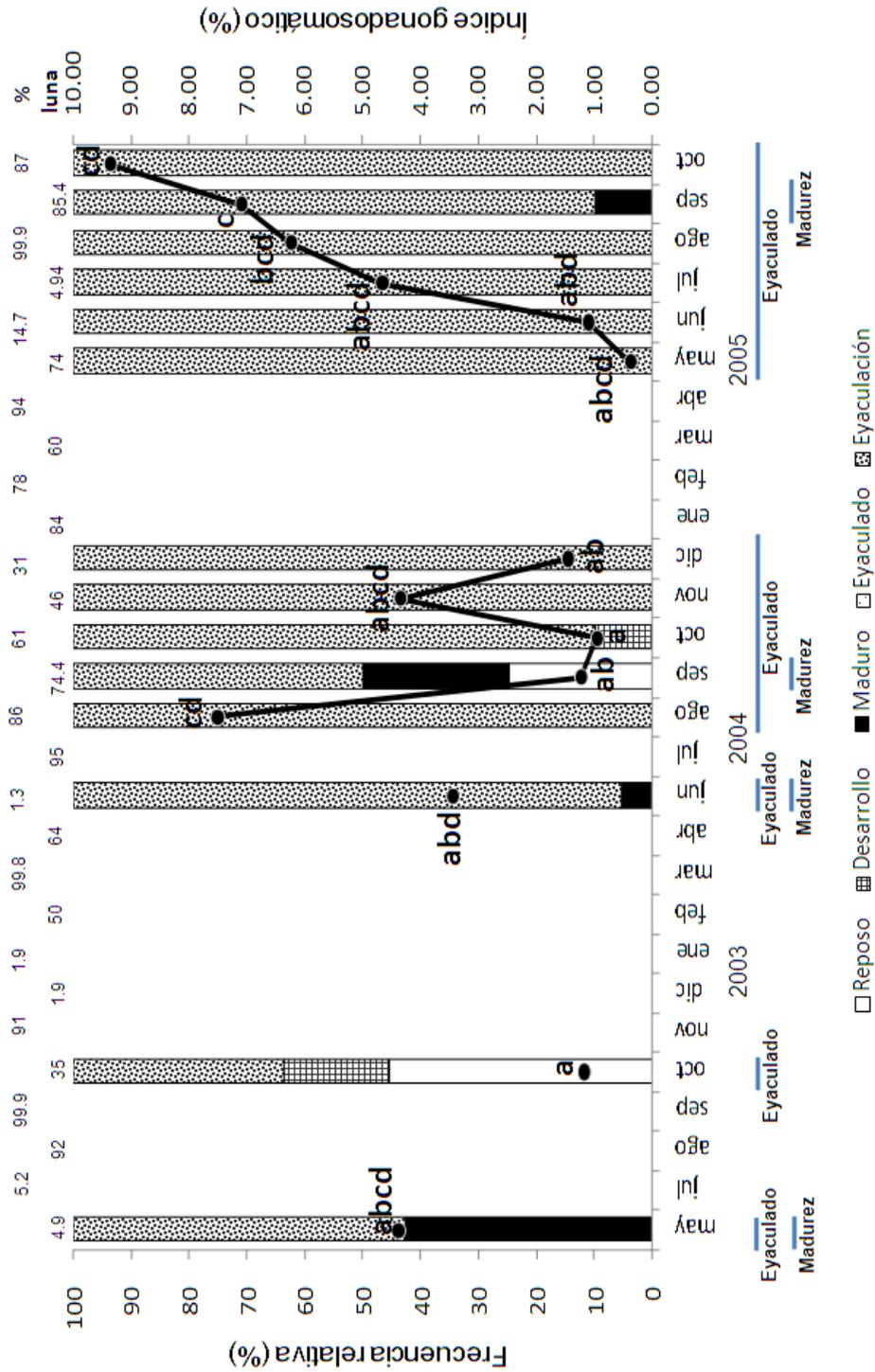


Figura 27. Relación entre la variación estacional del índice gonadosomático (línea gruesa) y el ciclo reproductivo con la correspondiente fase de desarrollo gonádico (marcas debajo de las gráficas) en los machos de *T. lucasani* durante el periodo de estudio. Letras diferentes, indican diferencia significativa ($p < 0.05$).

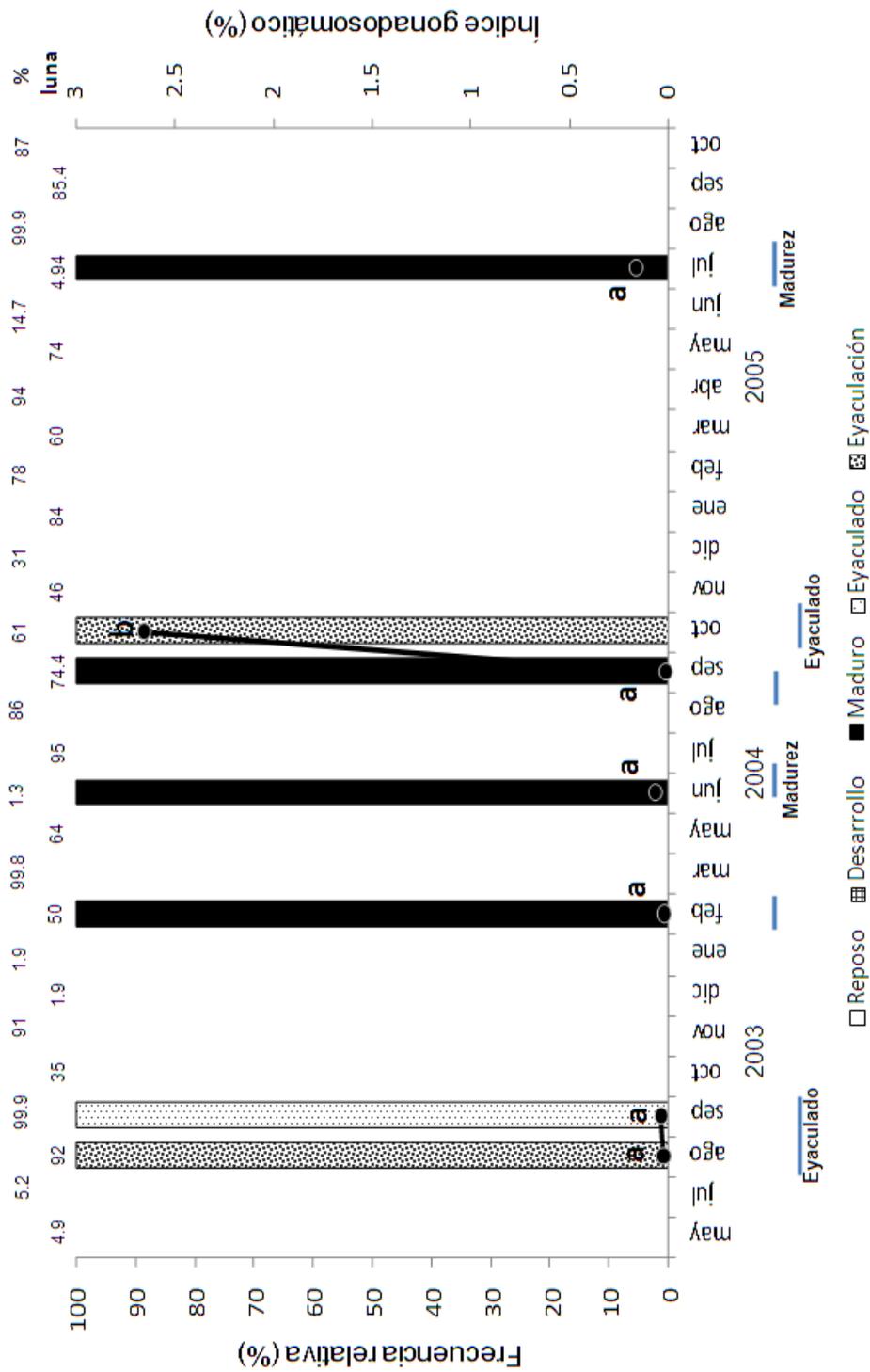


Figura 28. Relación entre la variación estacional del índice gonadosomático (línea gruesa) y el ciclo reproductivo con la correspondiente fase de desarrollo gonádico (marcas debajo de las gráficas) en los machos de *C. rivulatus* durante el periodo de estudio. Letras diferentes, indican diferencia significativa ($p < 0.05$).

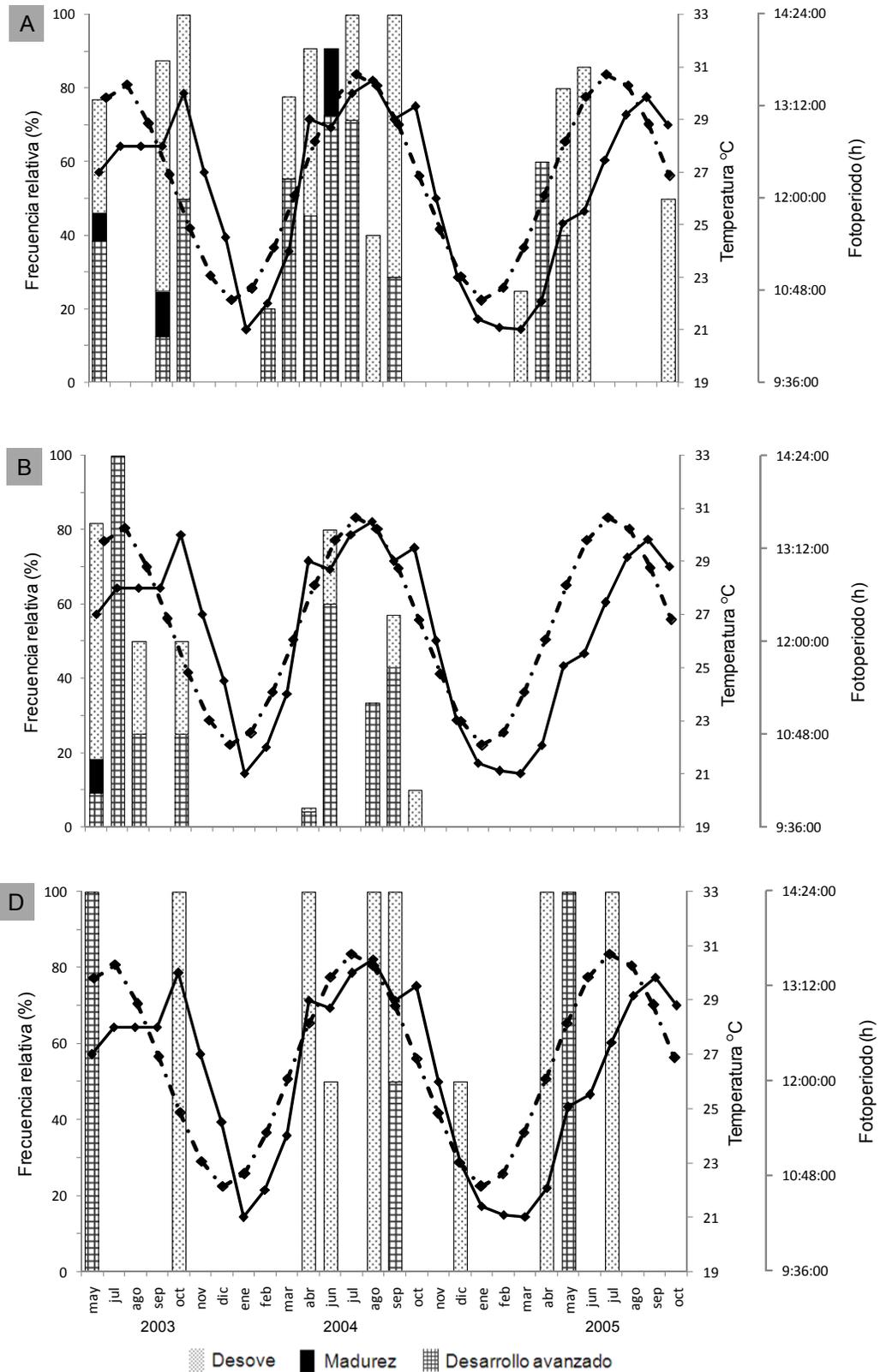


Figura 29. Relación entre el ciclo estacional de temperatura superficial del mar (línea gruesa) fotoperiodo (línea discontinua) y el ciclo reproductivo (barras) de hembras de *S. rectifraenum* (A) *M. dorsalis* (B) y *A. troschelii* (C) durante el periodo de estudio.

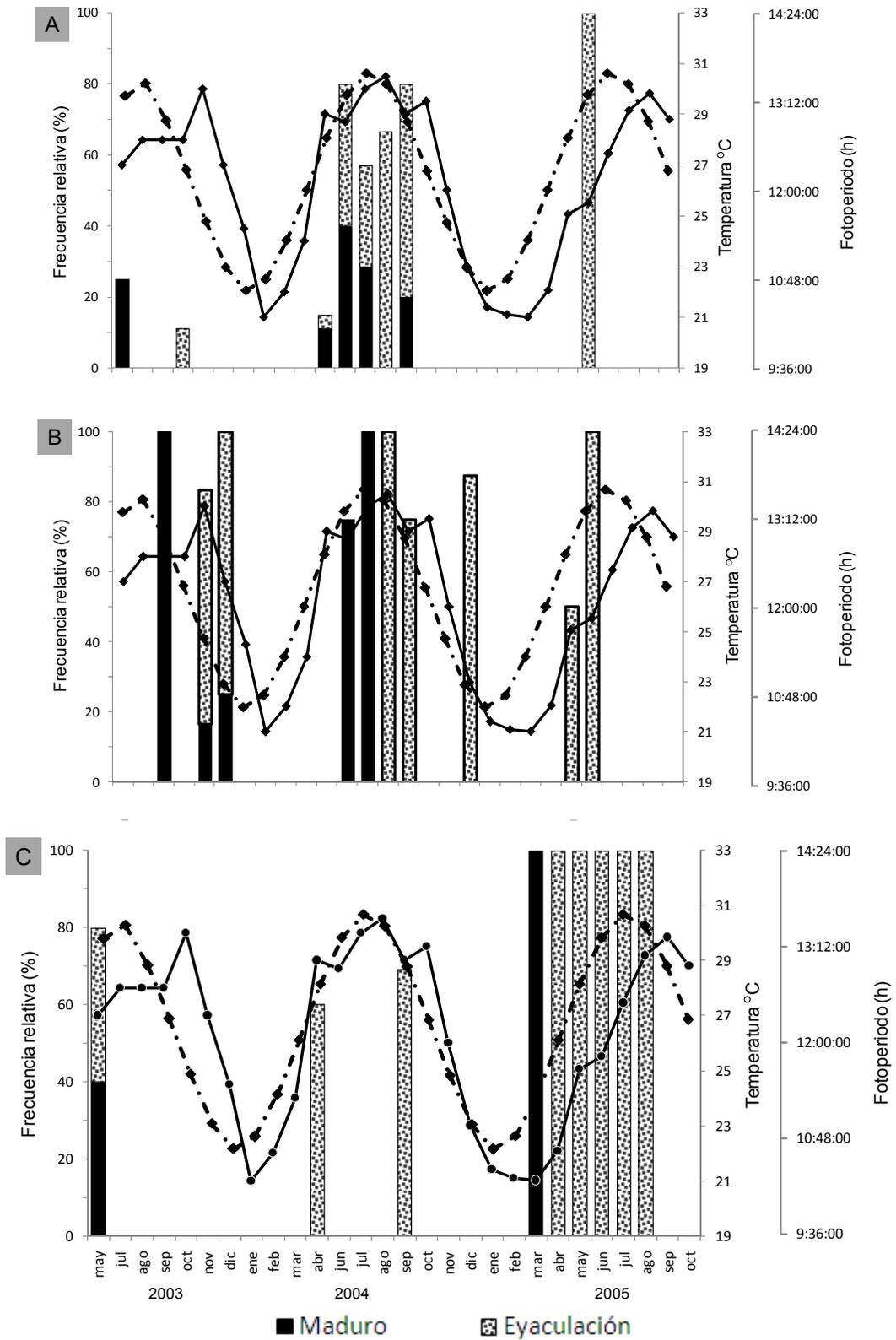


Figura 30. Relación entre el ciclo estacional de temperatura superficial del mar (línea gruesa) fotoperiodo (línea discontinua) y el ciclo reproductivo (barras) de machos de *S. rectifraenum* (A) *M. dorsalis* (B) y *A. troschellii* (C) durante el periodo de estudio.

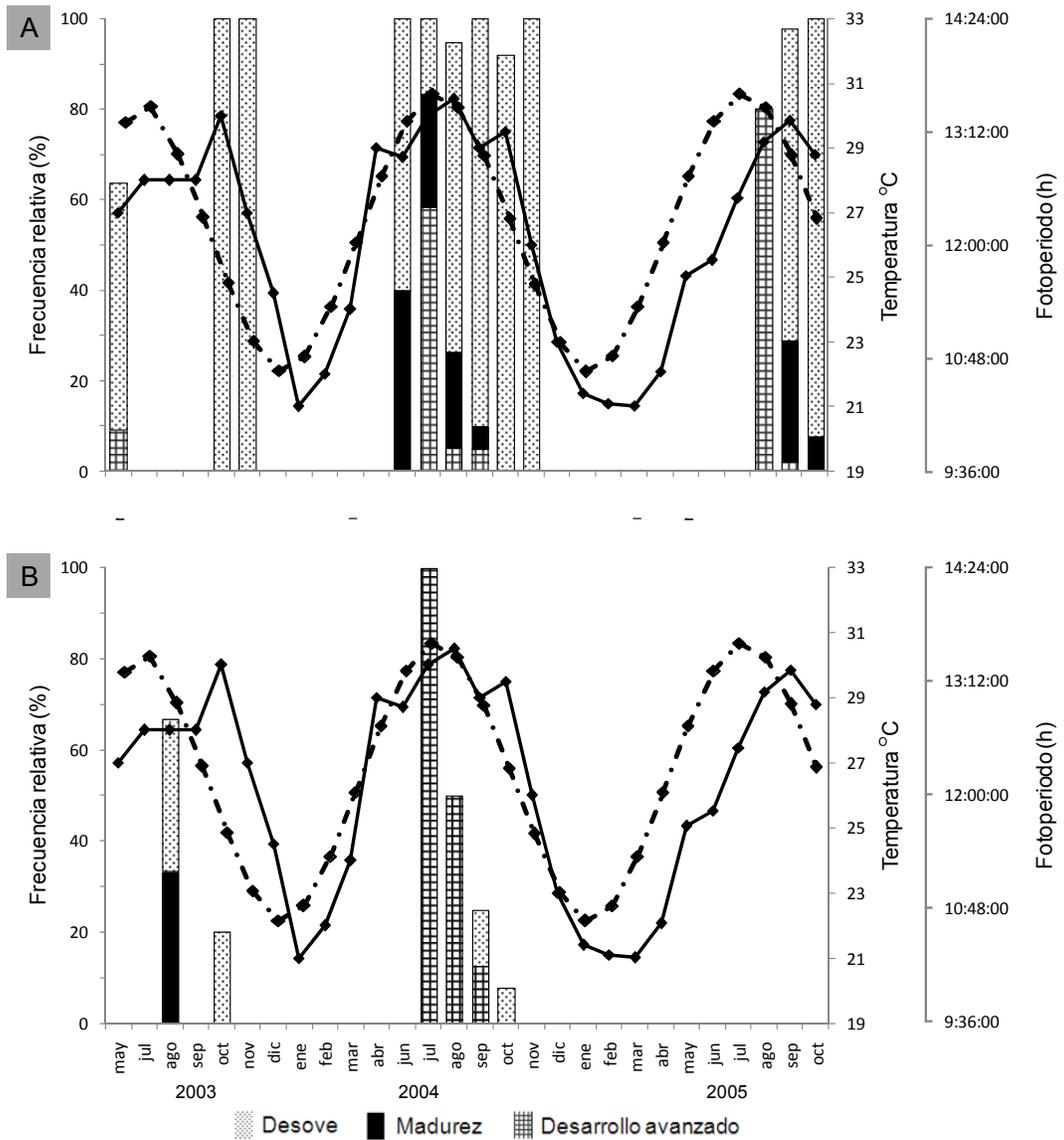


Figura 31. Relación entre el ciclo estacional de temperatura superficial del mar (línea gruesa), fotoperiodo (línea discontinua) y el ciclo reproductivo (barras) de hembras de *T. lucasanum* (A) y *C. rivulatus* (B), durante el periodo de estudio.

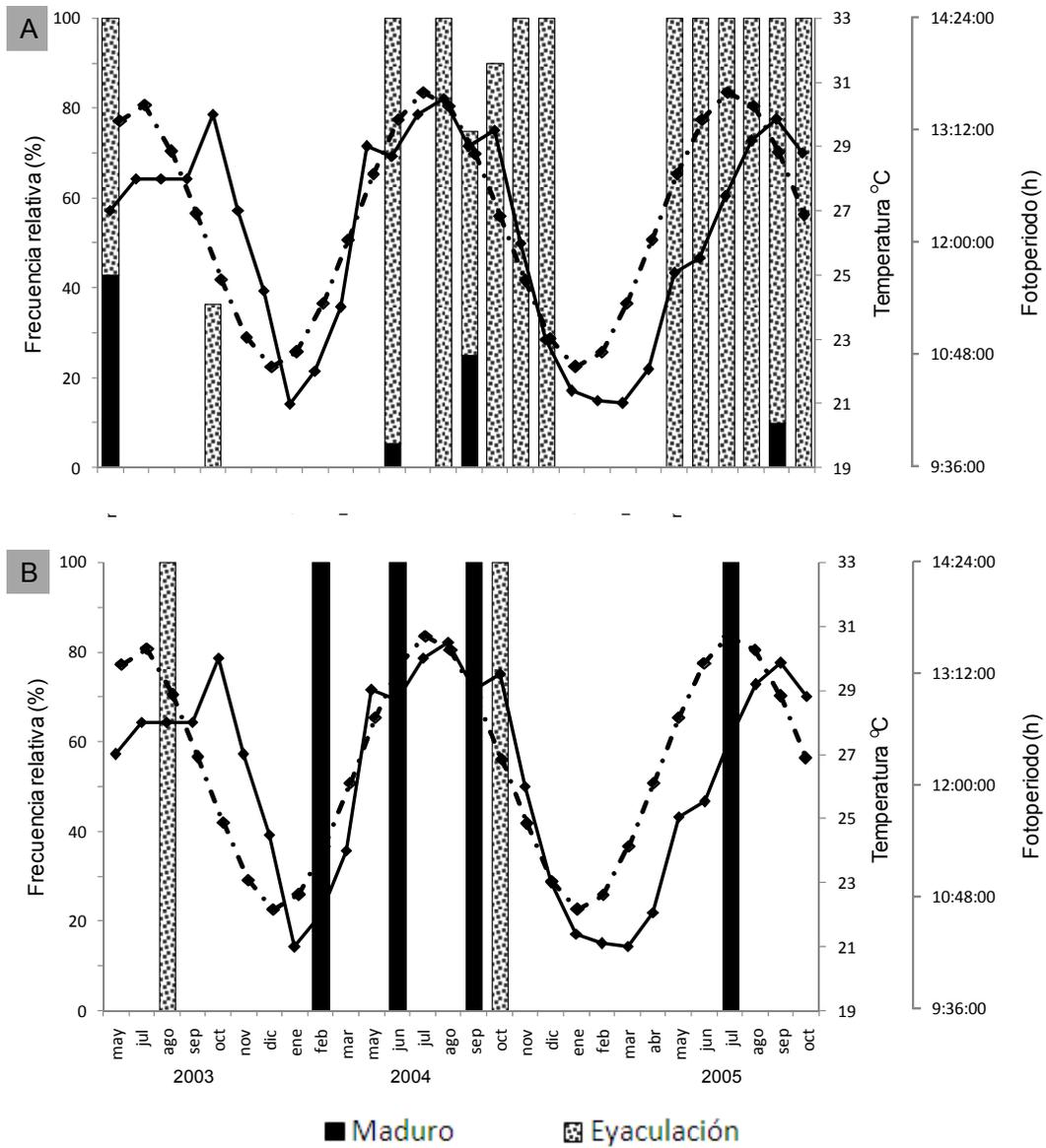


Figura 32. Relación entre el ciclo estacional de temperatura superficial del mar (línea gruesa), fotoperiodo (línea discontinua) y el ciclo reproductivo (barras) de machos de *T. lucasanum* (A) y *C. rivulatus* (B) durante el periodo de estudio.

6.5 Proporción de sexos

6.5.1 *S. rectifraenum*

De los 284 organismos recolectados, se presentó una ligera mayoría de hembras (52.4%, estadísticamente no significativo) siendo la proporción resultante 1:1. Cabe mencionar que en algunos intervalos de talla (5.2cm-6.4cm, 7.8cm-9cm y 15.6cm-16.8cm) estuvieron representados por un solo individuo (100% de la frecuencia; Figura 33; Anexo I). En los ejemplares analizados no se observó una diferencia entre machos y hembras en cuanto al patrón de coloración y forma.

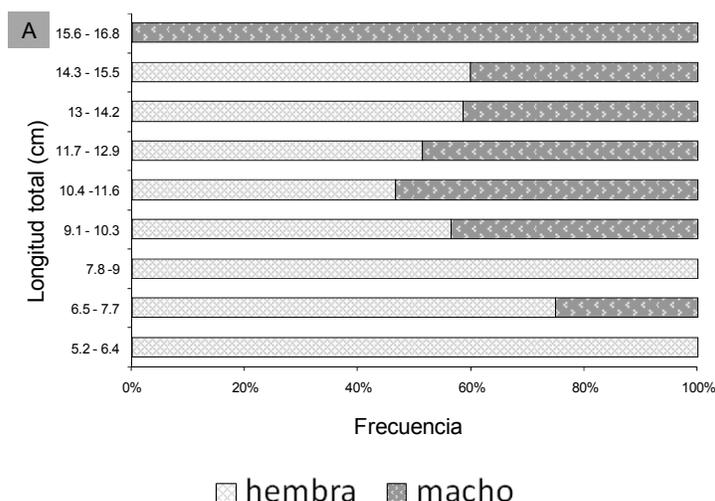


Figura 33. Proporción de sexos de *S. rectifraenum* por intervalos de talla.

6.5.2 *M. dorsalis*

Se analizaron un total de 177 organismos, 100 de ellos fueron hembras. La proporción sexual fue de 1.3 hembras por cada macho, sin diferencia significativa. En cuanto a la proporción de sexos por intervalo de talla, sólo se observó en el intervalo 16.2cm - 19.2cm, en el que las hembras fueron más abundantes (Figura 34; Anexo 2). En los ejemplares analizados no se observó una diferencia entre machos y hembras en cuanto al patrón de coloración y forma.

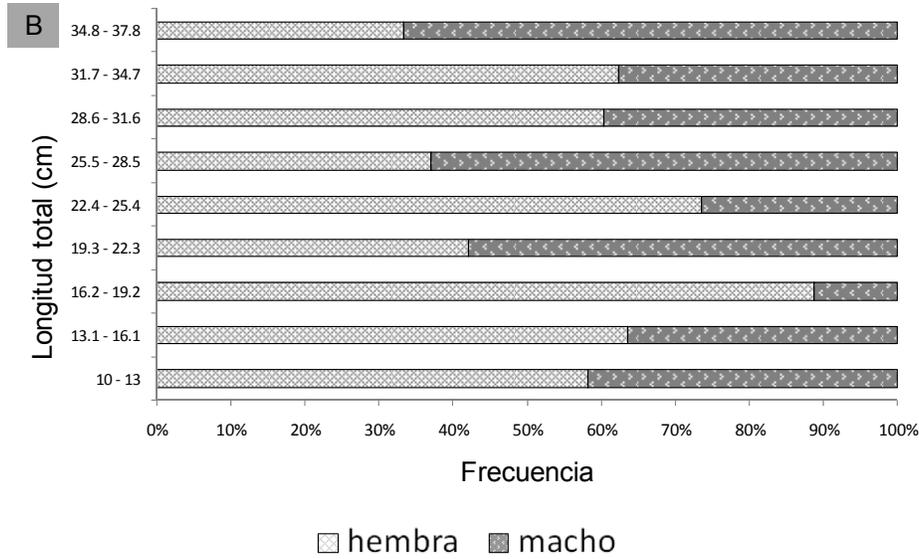


Figura 34. Proporción de sexos de *M. dorsalis* por intervalos de talla.

6.5.3 *A. troschelii*

De 111 organismos analizados la mayor abundancia corresponde a los machos (75.6%, diferencia estadísticamente significativa). La misma tendencia se presenta desde los 18.5 cm a los 22 cm de longitud total (Tabla IX). A nivel poblacional no se presentó una diferencia significativa en cuanto a su proporción de sexos (Figura 35; Anexo 3). En los ejemplares analizados se observó una diferencia en cuanto al patrón de color de los machos maduros y eyaculados, estos presentaron un color azul fuerte sobre todo en la parte dorsal del cuerpo.

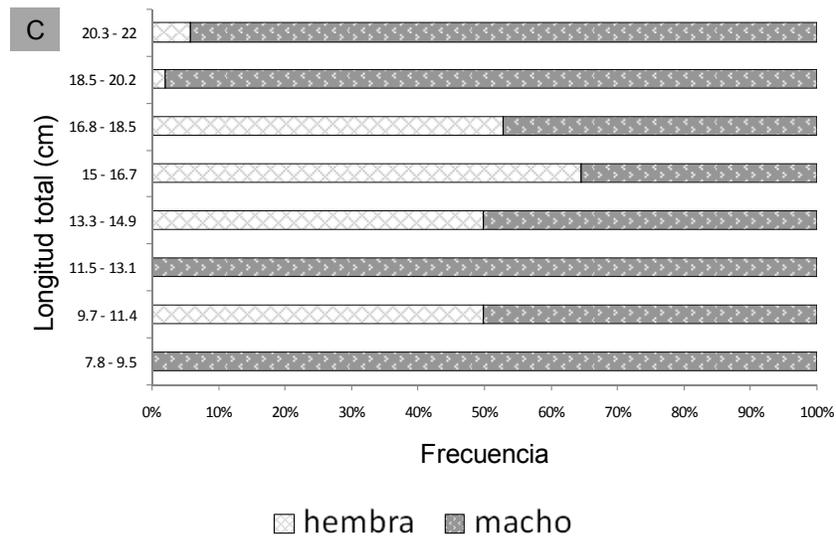


Figura 35. Proporción de sexos de *A. troschelii* por intervalos de talla.

6.5.4 *T. lucasanum*

Se registraron un total de 393 organismos, cuya proporción de sexos fue de 1.7 hembras por cada macho. La dominancia de las hembras se reduce conforme aumenta la talla hasta antes de los 13 cm, cuando domina la fase inicial; después la proporción de sexos se invierte y aumenta gradualmente la dominancia de los machos (fase terminal). La proporción 1:1 se observa entre los 11.5cm y 13.2cm de longitud. Las diferencias significativas, no obstante, corresponden sólo a los intervalos de talla comprendidos entre los 4.3 cm y 9.6 cm (Figura 36; Anexo 4).

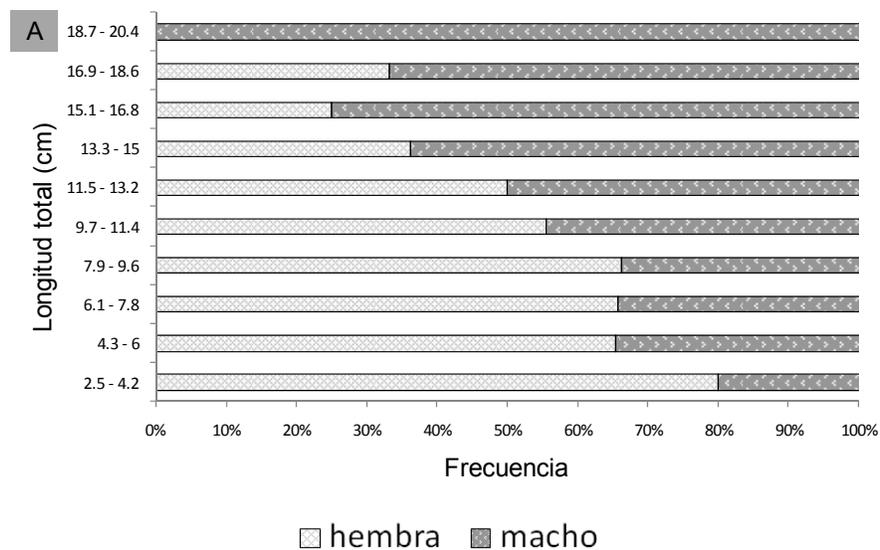


Figura 36. Proporción de sexos de *T. lucasanum* por intervalos de talla.

6.5.5 *C. rivulatus*

En este caso la proporción total de sexos presenta una notoria diferencia con respecto a las otras especies. De los 117 organismos analizados 93% fueron hembras, por lo que su proporción fue de 13.6 hembras por cada macho. En cuanto al análisis por intervalos de talla se observa una dominancia de hembras desde la talla menor registrada (12.5 cm) hasta los 28.4 cm. Ya que se registró un solo macho en el intervalo de 16.5 cm - 20.4 cm, la diferencia en cuanto a la proporción de sexos se vuelve significativa. A partir de los 28.5 cm hasta la talla más grande registrada (44.4 cm) se observa la presencia constante de machos. En los dos últimos intervalos de talla no se registraron hembras (Figura 37; Anexo 5).

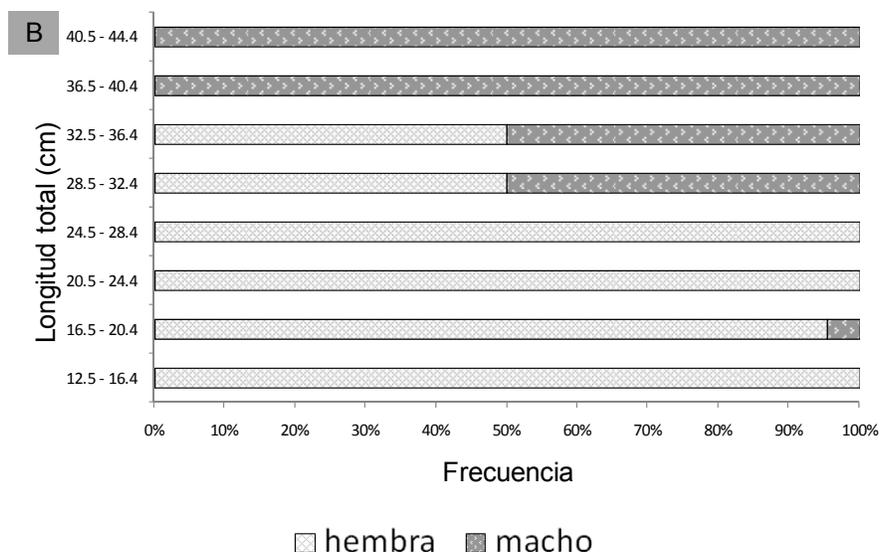


Figura 37. Proporción de sexos de *C. rivulatus* por intervalos de talla.

6.6 Talla de primera madurez

Para las especies objetivo se encontró que por especie, tanto hembras como machos, presentan una similitud en su talla de primera madurez, excepto para *A. troschelii*, siendo mayor para los machos. La especie que alcanza la talla de primera madurez en los primeros intervalos es *T. lucasanum*, mientras que *C. rivulatus* la alcanza en los últimos (Tabla 7).

Tabla 7. Sumario de los datos obtenidos relacionados con la talla de primera madurez (cm) por especie, en hembras y machos.

Especie	Sexo	Menor intervalo de talla en el cual se registraron organismos maduros	Intervalo de talla de primera madurez poblacional	Talla a la cual se presenta el 50% de individuos maduros (L ₅₀)
<i>S. rectifraenum</i>	Hembra	5.2 - 15.5	10.4 - 11.6	11.35
	Macho	6.5 - 16.8	10.4 - 11.6	11.41
<i>M. dorsalis</i>	Hembra	10.9 - 38	24.5 - 27.8	25.19
	Macho	10.9 - 38	24.5 - 27.8	25.37
<i>A. troschelii</i>	Hembra	11 - 20.7	15.2 - 16.5	15.83
	Macho	11 - 22.1	18 - 19.3	18.41
<i>T. lucasanum</i>	Hembra	3 - 17.3	6.6 - 8.3	6.71
	Macho	3 - 17.3	6.6 - 8.3	7.09
<i>C. rivulatus</i>	Hembra	12.5 - 36.5	16.5 - 20.4	20.19
	Macho	16.5 - 44.4	28.5 - 32.4	31.91

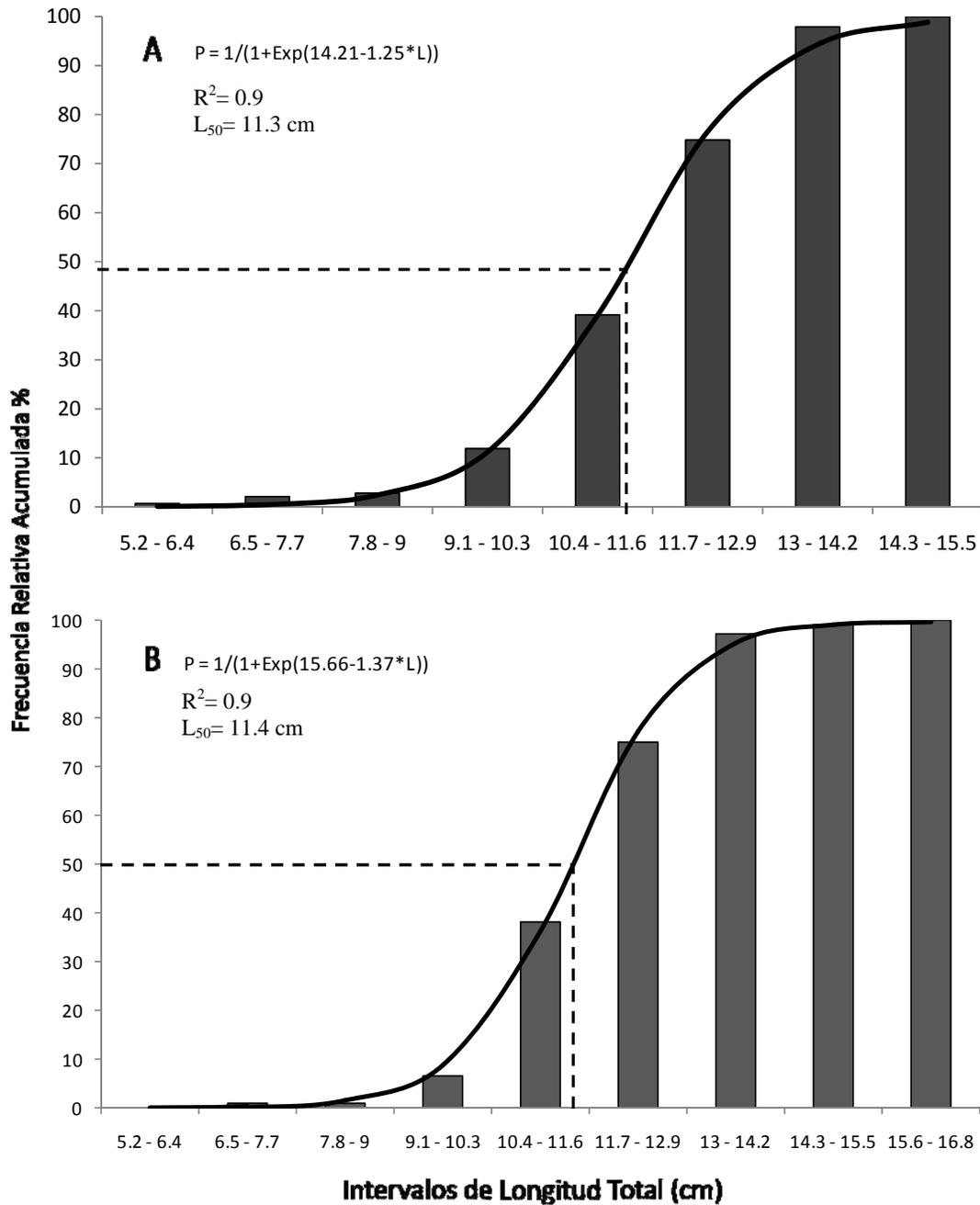


Figura 38. Frecuencia acumulada por intervalo de talla (barras) para hembras (A) y machos (B) de *S. rectifraenum*. Se muestra el ajuste del modelo logístico (línea gruesa). R^2 =coeficiente de correlación lineal; L_{50} =talla de primera madurez (línea punteada).

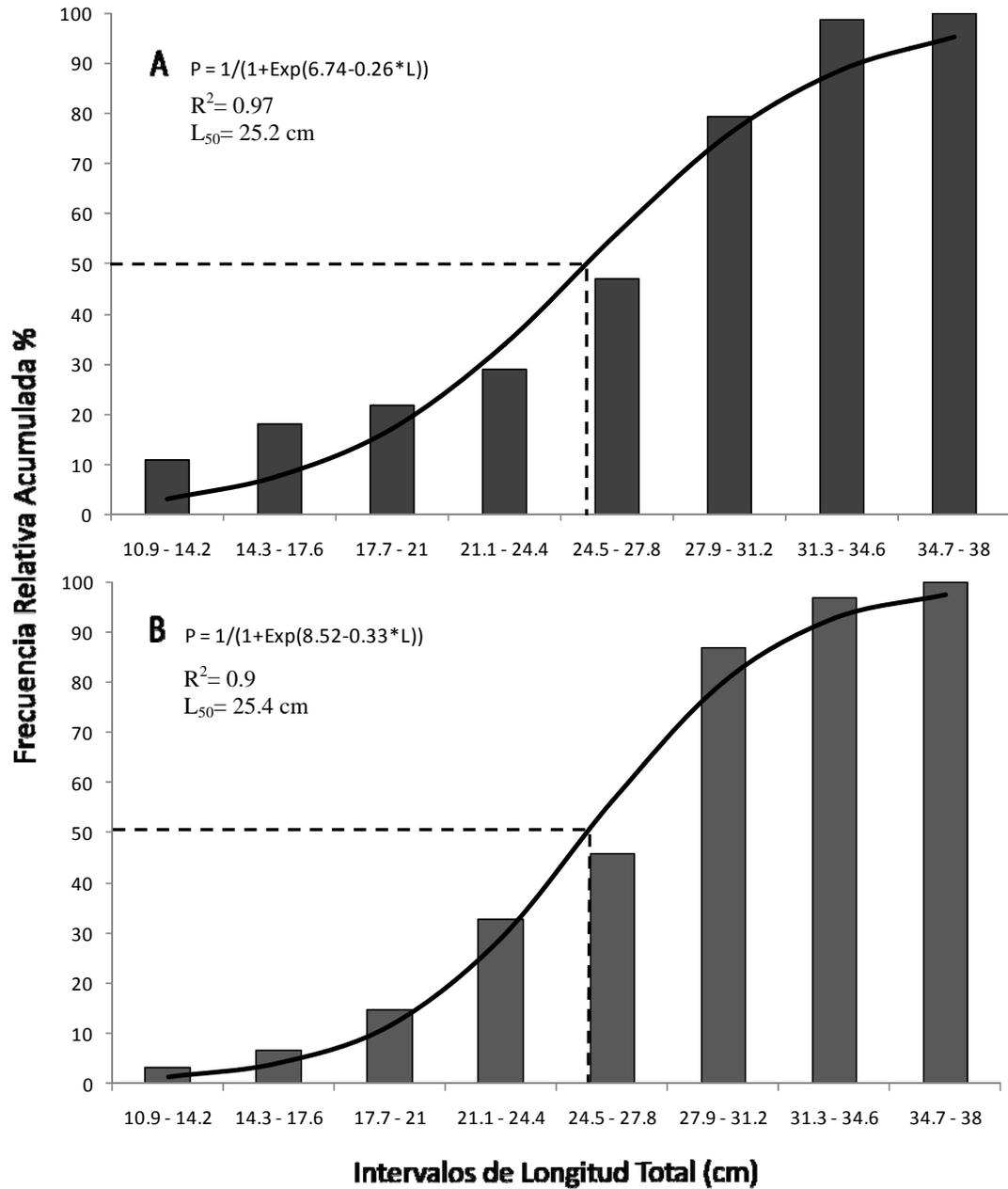


Figura 39. Frecuencia acumulada por intervalo de talla (barras) para hembras (A) y machos (B) de *M. dorsalis*. Se muestra el ajuste del modelo logístico (línea gruesa). R^2 =coeficiente de correlación lineal; L_{50} =talla de primera madurez (línea punteada).

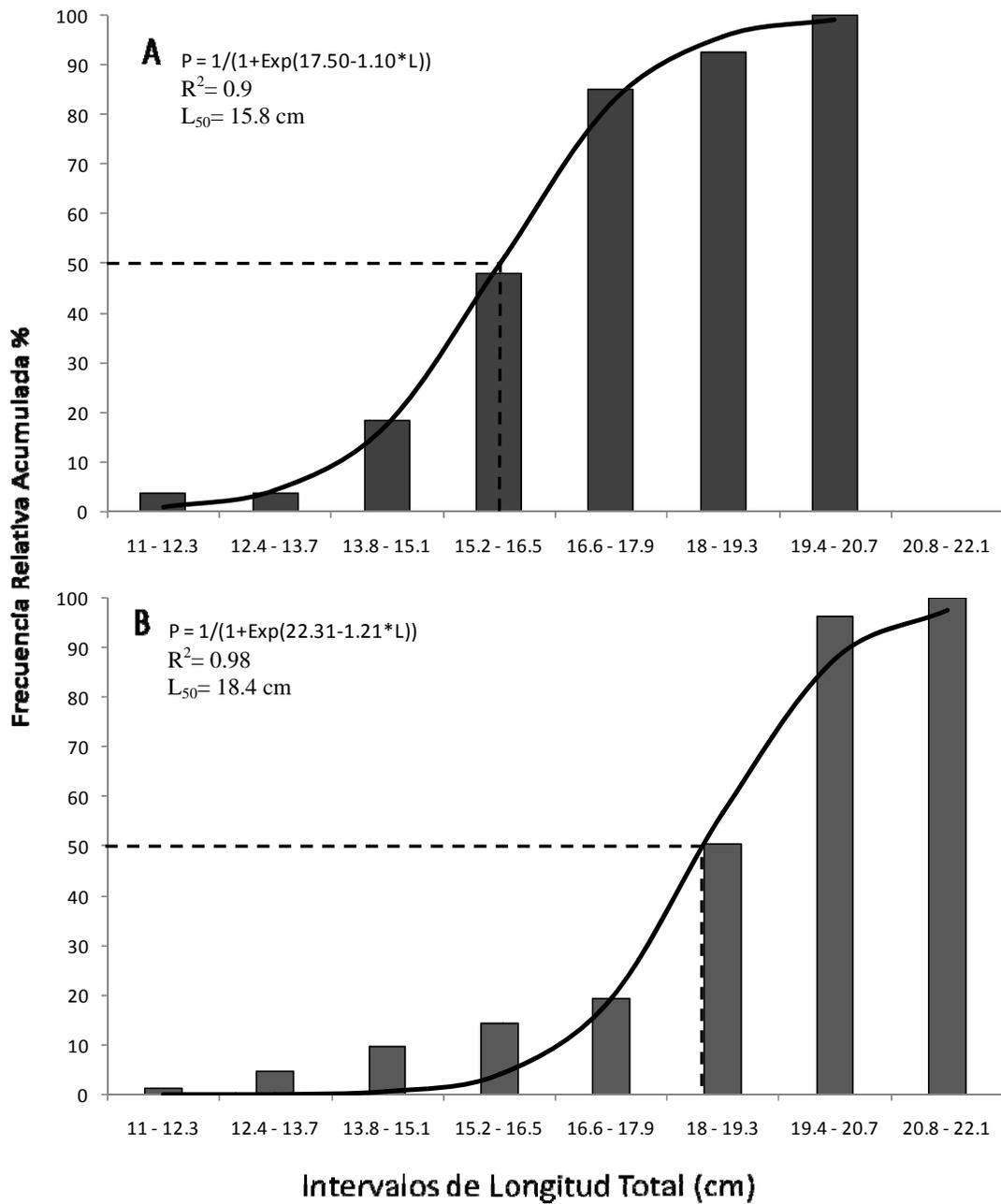


Figura 40. Frecuencia acumulada por intervalo de talla (barras) para hembras (A) y machos (B) de *A. troschellii*. Se muestra el ajuste del modelo logístico (línea gruesa). R^2 =coeficiente de correlación lineal; L_{50} =talla de primera madurez (línea punteada).

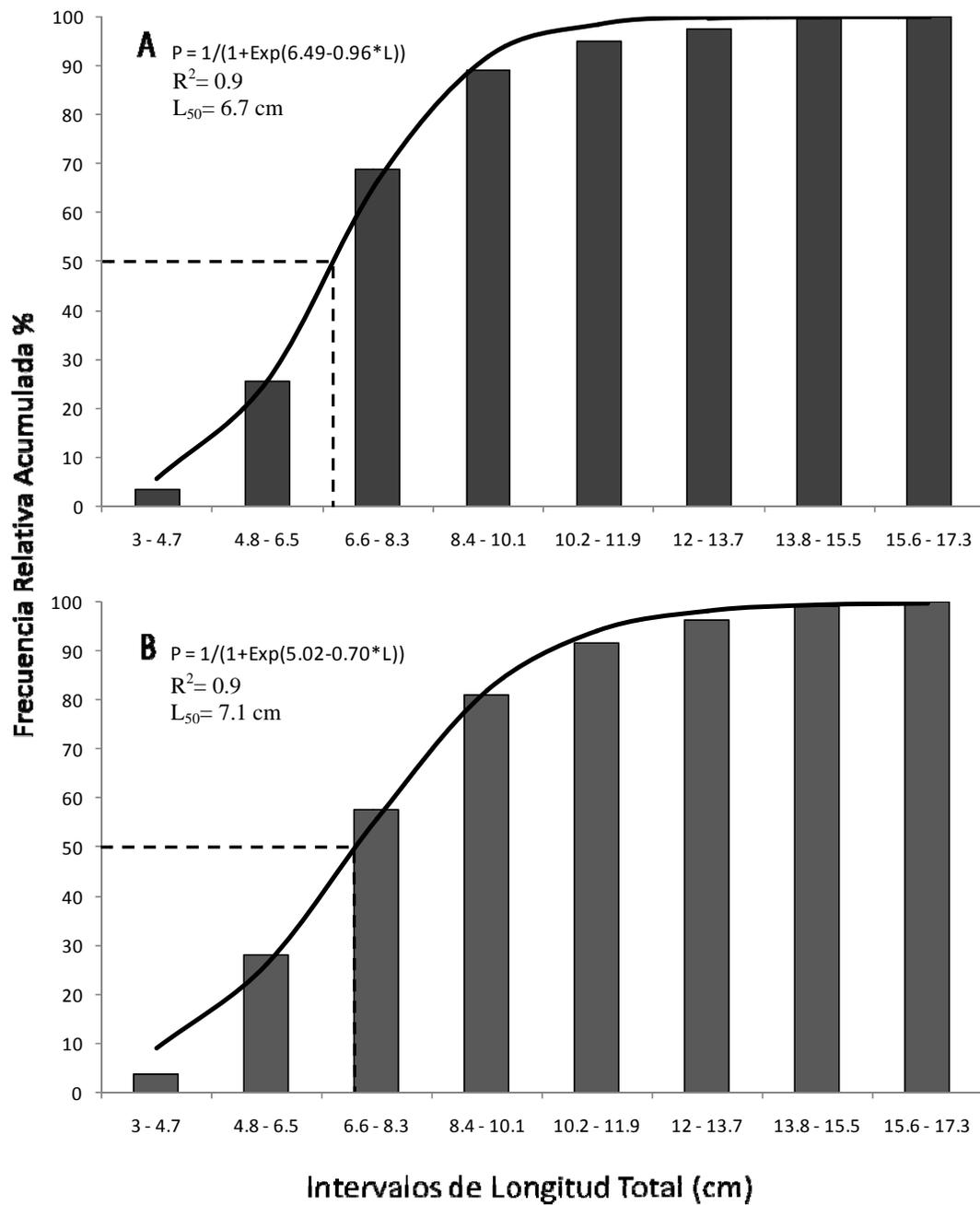


Figura 41. Frecuencia acumulada por intervalo de talla (barras) para hembras (A) y machos (B) de *T. lucasanum*. Se muestra el ajuste del modelo logístico (línea gruesa). R^2 =coeficiente de correlación lineal; L_{50} =talla de primera madurez (línea punteada).

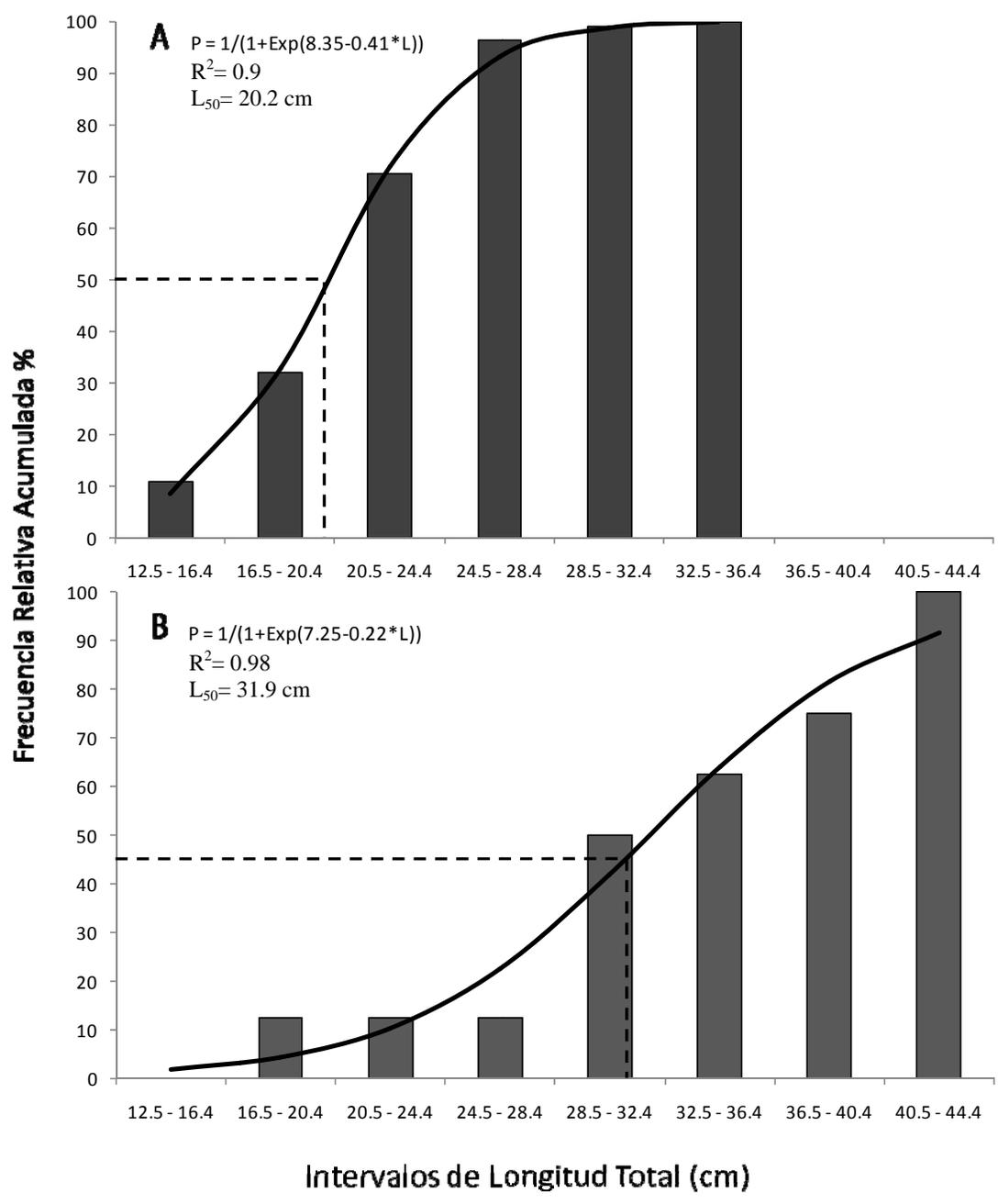


Figura 42. Frecuencia acumulada por intervalo de talla (barras) para hembras (A) y machos (B) de *C. rivulatus*. Se muestra el ajuste del modelo logístico (línea gruesa). R^2 =coeficiente de correlación lineal; L_{50} =talla de primera madurez (línea punteada).

7. DISCUSIÓN

7.1 Ciclo gonádico y reproductivo

El desarrollo de los gametos fue similar en todas las especies analizadas y coincide con lo descrito para otros peces de la región como *Spheroides annulatus*, *Holacanthus passer*, *Pomacanthus zonipectus* (Sánchez-Cárdenas, 1997; Arellano-Martínez, 1997). Con el fin de caracterizar el ciclo gonádico en cada especie, la gametogénesis se dividió en estadios de acuerdo a la dinámica de su desarrollo. En lo que respecta a la ovogénesis, West (1990) menciona que no hay datos donde se exponga qué método es mejor para clasificar el desarrollo de las células, si el que se basa en la cantidad relativa de los tipos de ovocitos o el que toma en cuenta el grado más avanzado de desarrollo, independientemente de su cantidad relativa. En el presente trabajo, el primer método proporcionó una descripción más completa del ciclo gonádico, ya que conociendo la cantidad de cada tipo de ovocito, se puede identificar claramente cada fase del desarrollo, lo que facilita la interpretación del proceso completo.

En lo que respecta al desarrollo gonádico, McMillan (2007) menciona que la transformación de ovogonia a ovocito se caracteriza por un aumento paulatino en el tamaño, un decremento en la proporción núcleo/citoplasma y un incremento en el número de nucléolos. Todos estos aspectos se observaron en los ovocitos analizados (Figura 11). El análisis histológico fue imprescindible en este sentido. Babin *et al.* (2007) refiere que este crecimiento está caracterizado por la intensa acumulación de productos como RNA, proteínas (para el crecimiento y para factores de transcripción) lípidos, vitaminas y hormonas, aspectos que no pueden ser analizados directamente mediante el análisis microscópico.

Al final de la fase de reposo se produce mayor cantidad de citoplasma y aumenta el número de organelos celulares (*Complejo Yuxtannuclear de Organelos*) por lo que los ovocitos perinucleolares crecen al doble de su tamaño original. Estas características causan la acumulación de material basófilo tiñendo de color morado los ovocitos (Babin *et al.*, 2007; McMillan, 2007).

En cuanto al desarrollo inicial, las muestras que presentaron ovocitos en estadio de alveolo cortical fueron las menos abundantes en todas las especies

analizadas. Acerca de esto, Muñoz *et al.* (2002) mencionan que, efectivamente, la duración de este estadio es corta en la ovogénesis. La aparición de los alveolos corticales significa que el ovocito ha comenzado el proceso de maduración y el pez pasa del periodo juvenil al adulto.

Más adelante en el desarrollo, los ovocitos incrementan su tamaño a medida que se incorpora vitelo. El incremento de tamaño observado en los ovocitos al principio de la temporada cálida, se reflejó en el aumento del índice gonadosomático. En *T. lucasanum*, especie liberadora pelágica de gametos, se observaron ovocitos vitelogénicos con vesículas lipídicas transparentes, que aumentan la flotabilidad del huevo una vez liberado. McMillan (2007) menciona que estos cuerpos son comunes de encontrar conforme maduran los ovocitos. Cuando los ovocitos alcanzan su tamaño máximo y el núcleo está dispuesto lejos del centro de la célula (estadios de núcleo migratorio y proteólisis de Wallace y Selman, 1981) se considera que están en periodo de madurez. Este periodo también es controlado por hormonas, particularmente esteroides.

La última etapa del proceso de desarrollo es la hidratación. Ya que esta fase es un indicativo de que la puesta es inminente en un plazo de horas (Saborido, 2004; Finn *et al.*, 2002; McMillan, 2007; Sancho *et al.*, 2000) por tanto, la presencia de hembras maduras con ovocitos hidratados indica que la liberación ocurre en el mismo lugar donde los especímenes fueron capturados. El haber observado la fase de proteólisis e hidratación en todas las especies analizadas, sugiere que el arrecife de Punta Arenas es sitio de reproducción.

Asimismo, mediante el análisis histológico y seguimiento de la dinámica del desarrollo de los ovocitos, se pudo discernir que todas las especies presentan ovarios asincrónicos y desoves parciales o múltiples. En etapas maduras los ovarios portan ovocitos que presentan la mayoría de los estadios de desarrollo (alveolo cortical, vitelogénesis y gránulos de vitelo) con una frecuencia de aparición similar durante toda la temporada reproductiva (aproximadamente 30% de la cobertura; Figura 12). Además, esta característica de las gónadas en parte puede indicar que el potencial reproductivo de la especie es alto, ya que son capaces de desovar varias veces durante la temporada reproductiva (West, 1990).

Además de las características que presentan los ovocitos en cada fase de desarrollo, éstos son también distinguibles entre sí según su diámetro y área

($p < 0.05$; ver Anexo 24) alcanzando sus máximas dimensiones generalmente en la etapa de proteólisis. En *T. lucasanum* se observó un aumento considerable en el número de células en esta etapa, a diferencia del resto de sus fases de desarrollo y de las otras especies con ovocitos bentónicos (bentófilos). Cabe resaltar que entre especies las diferencias más notorias en el diámetro de los ovocitos se encontraron en la fase final de gránulos de vitelo, proteólisis e hidratación.

En el caso de los desovadores pelágicos como *T. lucasanum*, la hidratación de huevos alcanza hasta un 92 % de saturación lo cual, junto con las vesículas de lípidos de baja densidad, aumentan su flotabilidad y facilita su dispersión una vez que son liberados al medio (McMillan, 2007). La hidratación, tanto para huevos pelagófilos como para los bentófilos, también sirve para estimular su expulsión, por el aumento en la presión interna del ovario.

La presencia de ovocitos en proteólisis e hidratados fue indispensable para confirmar la temporada reproductiva, cuyo término se evidencia por la presencia de atresias. Esto coincidió con temperaturas comparativamente frías y días cortos. Al parecer las atresias son el resultado de un proceso degenerativo de los ovocitos que impide que lleguen a la ovulación; de hecho se ha reportado que entre el 75% y 99% de los folículos afectados por atresia durante todos los estadios del desarrollo ovárico son producidos por muerte celular programada (Jiménez y Merchant, 2003; Tilly *et al.*, 1991).

7.2 Ciclo reproductivo e IGS

De manera general, los valores del IGS tienden a incrementarse durante la temporada reproductiva (entre mayo a octubre, variando por especie) como consecuencia del avance del desarrollo gonádico. Sin embargo, sobrepuesta en esta tendencia, se observó una fuerte variación del índice durante la temporada, que puede estar relacionada al desove de las especies y la asincronía en el grado del desarrollo de los ovocitos conforme van madurando.

En resumen, ya que los valores más altos del IGS presentaron diferencias significativas con el resto de valores correspondientes a fases de menor desarrollo, resultó ser un buen indicador de la actividad reproductiva para las especies objetivo. Un patrón similar se ha observado para el pez ángel de Cortés *Holacanthus passer* (Arellano-Martínez y Ceballos-Vázquez, 2001).

En el caso de los individuos machos de *T. lucasanum* los machos primarios presentaron valores de IGS significativamente más altos (anexo 26) que los de los machos secundarios. Los machos iniciales (talla pequeña) presentan testículos proporcionalmente más grandes en comparación con su talla, como ya ha sido reportado (Warner, 1982). Estas diferencias se deben al comportamiento reproductivo oportunista dentro de la agregación reproductiva de la especie.

Lo anterior sugiere que los machos iniciales, al ser oportunistas precoces, producen más espermatozoides en relación a los terminales (hasta cuatro veces en el lábrido *Symphodus ocellatus*) aunque su calidad puede ser menor (en cuanto al número de malformaciones, mas no en su motilidad) y por lo tanto logran un potencial reproductivo similar al de los machos terminales dominantes. Por ello, la defensa activa del territorio por parte de los machos terminales contribuye a su éxito reproductivo (Alonzo y Warner, 1999; Uglem *et al.*, 2002; Trippel, 2003).

La influencia del ciclo lunar en la gametogénesis y liberación de gametos no es clara. Por ejemplo, en *Fundulus grandis* (sardinilla) existe una relación positiva entre el aumento de ovocitos hidratados y el porcentaje de iluminación de la luna, lo cual se refleja en el incremento de los valores del IGS (Hsiao y Meier, 1988). En el presente estudio no se encontró correspondencia alguna entre la gametogénesis y el ciclo lunar. En otros trabajos en peces de arrecife también se pone de manifiesto la independencia entre estos procesos (*Microspathodon chrysurus*; Pressley, 1980). El papel del ciclo lunar como factor terminal o desencadenante del desove requiere de un análisis más fino.

7.3 Temporada reproductiva y su relación con el ambiente

Los ciclos reproductivos mostraron una clara relación con el ciclo estacional de la temperatura del agua y el fotoperiodo (Figuras 13, 14,15 y 26). El aumento de la temperatura y duración del día son señales que estimulan la maduración y liberación de gametos, mientras que su disminución inhibe la gametogénesis, como lo indica el análisis histológico de las gónadas y el comportamiento estacional del IGS (Figuras 19, 20, 21 y 22). Lo anterior se ha observado en pomacéntridos (*Pomacentrus flavicauda* y *P. wardi*; *Abudefduf*, *Chromis*, *Neopomacentrus*, *Pomacentrus* y *Stegastes*) y pomacántidos (*Centropyge potteri*, *Holacanthus passer*; Doherty, 1983; Rong-Quen y

Ormond, 1992; Lobel, 1978; Arellano-Martínez *et al.*, 1999). En las especies objetivo del presente trabajo, el desarrollo gonádico es de carácter anual, con una sola temporada de liberación de gametos, restringida en el periodo cálido.

Las temporadas reproductivas se establecieron, en general, de marzo a octubre; esto se atribuye al efecto del aumento de la temperatura y el fotoperiodo en el desarrollo gonádico. En el caso de algunas especies de las familias Pomacentridae (Rong-Quen y Ormond, 1992), Labridae (Giampietro *et al.*, 2005) y Cirrhitidae (*C. oxicephalus*; Thresher, 1984) también se ha observado que se reproducen en la temporada cálida independientemente de la latitud, como en el caso de *A. troschellii* en Bahía de Panamá (Foster, 1987). Esto puede ser indicativo de que la coincidencia entre la reproducción y el aumento en la temperatura del medio es una característica común a nivel familia.

7.4 Talla de primera madurez

Roberston y Allen (2006) y Froese y Pauly (2008) reportan que la talla máxima de *S. rectifraenum* es de 13 cm, cuando en este estudio se observaron individuos de hasta 16 cm. La talla de primera madurez para ambos sexos de estimó alrededor de los 11 cm. La diferencia entre la talla máxima reportada y la encontrada en este trabajo puede deberse a que se realizó un muestreo intensivo, mientras que el dato de Froese y Pauly (2008) se basa en un registro puntual de otra referencia (Allen, 1991). Por otro lado, tomando en cuenta que la especie se distribuye en todo el Pacífico Oriental tropical incluyendo el Golfo de California, y que en otros trabajos realizados en el sur de la península (Meekan, *et al.*, 2001) se reporta una talla máxima similar a la encontrada en este estudio, también puede tratarse de una variación fenotípica local.

Meekan *et al.* (2001) mencionan que *S. rectifraenum* en Golfo de California, empieza a alcanzar su asíntota de crecimiento a partir de los 10 cm de LT, lo que concuerda con la LT estimada en este estudio para los organismos reclutados a la reproducción. Esta talla de maduración en esta especie, es considerada como un retraso en el proceso de maduración. En el caso de los machos, el gasto energético es derivado en mayor medida hacia el crecimiento y en la adquisición y defensa de un territorio permanente y no a la reproducción. Esto puede tener relación con una selección sexual positiva tendiente a incrementar el potencial para acaparar recursos como territorio y

alimento (Munro *et al.*, 1990). En el caso de las hembras, Arellano-Martínez *et al.* (2006 y 2007) mencionan que el incremento en el tamaño de las hembras está relacionado con el número y dimensión de los huevos que producen. En cuanto a la talla de primera madurez de *M. dorsalis*, se observó una situación similar. La talla máxima registrada fue de 37.1 cm y la de primera madurez se encontró a los 24.5 y 27.8 cm (en ambos sexos) este retraso en el proceso de maduración también se atribuye al enfoque de la energía disponible para el crecimiento y la adquisición y defensa de un territorio.

La talla máxima observada para *A. troschellii* fue de 23 cm. En los machos la talla de primera madurez (15.2 cm - 16.5 cm) fue mayor que la de las hembras (18 cm - 19.3 cm). Sin embargo, esta estimación puede estar sesgada. Los machos durante el periodo reproductivo son fáciles de capturar ya que una vez que establecen su territorio difícilmente lo abandonan (Foster, 1987; Lott, 1995), mientras que las hembras nadan libremente en la columna de agua, evitando la proximidad del buzo, lo que dificulta su captura. Lo mismo sucede con los individuos no reproductivos. Por ello el 75 % de los 111 individuos capturados fueron machos.

En el caso de *T. lucasanum*, la talla de primera madurez se presentó entre los 6.6 cm y 8.3 cm, y la talla máxima fue de 18 cm. A diferencia de los pomacéntridos, la madurez a nivel poblacional ocurre desde tallas menores, justo antes de la mitad de la talla máxima registrada. Esto puede deberse a que los individuos en fase inicial, al no establecer y conservar un territorio, derivan su energía principalmente hacia la gametogénesis y en menor medida al crecimiento.

En *C. rivulatus*, las hembras maduran a una talla menor que los machos. Esto es de esperarse siendo una especie hermafrodita secuencial monándrica en la que los machos terminales provienen de hembras maduras. Un patrón parecido se ha reportado en otros géneros de la familia (*Cirrhilabrus temminckii*; Kuwamura y Nakashima, 1998). Si la talla de primera madurez en hembras es de 20.1 cm (31 cm para machos) entonces la población local de esta especie comienza a reclutarse a la reproducción a tallas equivalentes al 40% de la talla máxima, dejando espacio a que se reproduzca, por reversión de sexo, la generación de machos. Por ello, a pesar de que la proporción de sexos está

ampliamente dominada por hembras, en la población se produce suficiente cantidad de machos, según se requiera, para seguir reproduciéndose.

7.5 Sistema sexual

El sistema sexual en peces sirve como criterio para clasificarlos en gonocóricos, hermafroditas (simultáneos, protándricos o protogínicos) y partenogénicos (Wootton, 1991). El análisis de este componente reproductivo es útil para describir parte de la dinámica poblacional y comprender su sistema de apareamiento.

Sadovy y Liu (2008) mencionan que los miembros de la familia Pomacentridae son gonocóricos, por lo que sugieren que al momento de la reproducción se forman parejas. Esto coincide con lo encontrado para *S. rectifraenum*, *M. dorsalis* y *A. troschellii*, aunque la proporción estimada en esta última se recomienda tomar con cautela por el sesgo metodológico arriba mencionado.

Durante el periodo reproductivo, los machos maduros y eyaculados de *A. troschellii*, a diferencia de las hembras, presentaron un patrón de color azul-violeta obscuro (dicromatismo sexual) que se mantuvo *post-mortem*. La coloración diferencial por sexos tampoco se observó en los otros pomacéntridos. Thresher (1984) menciona que el dicromatismo sexual está relacionado con el comportamiento reproductivo de algunas especies, funcionando como un atractivo visual (Crapon de Caprona y Ryan, 1990). Si bien se ha documentado que *M. dorsalis* tiene un cambio de tono bicolor (cabeza blanca con cuerpo azul obscuro) cuando el macho está en temporada reproductiva (macho nupcial; Robertson y Allen, 2006), éste no se observó en la condición *post-mortem*.

En lo que respecta al lábrido *T. lucasanum*, la especie es considerada como hermafrodita protogínico secuencial (Warner, 1982). De acuerdo a la proporción de sexos y su relación con la talla, así como a la condición anatómica de los testículos, las especies protogínicas se pueden clasificar en hermafroditas protogínicas monándricas o diándricas. Las poblaciones monándricas sólo presentan machos secundarios provenientes de hembras adultas funcionales. Las poblaciones diándricas presentan dos tipos de machos: primarios y secundarios. Los primarios están determinados a nivel cromosómico desde su nacimiento (Chourrout, 1989) y contienen testículos con

un solo ducto espermático (como en los peces gonocóricos). Los secundarios poseen testículos huecos, reflejando claramente su origen como ovarios al desarrollarse a partir de hembras maduras (Thresher, 1984; Sadovy y Shapiro, 1987; Shapiro, 1987; Henson y Warner, 1997; Crews, 2000). Partiendo de lo anterior, la población de *T. lucasanum* en la zona de estudio se corrobora como hermafrodita protogínica con la variante diándrica simultánea.

En concordancia con la clasificación propuesta por Thresher (1984) y Sadovy y Shapiro (1987), los machos secundarios (patrón de color terminal) presentaron testículos huecos (lumen), particularmente en los testículos en eyaculación.

En esta población de lábridos se observaron gran cantidad de individuos de tallas pequeñas y medianas (3 cm a 15 cm; fase inicial), con una proporción de sexos 1:1. Se registraron muy pocos machos hacia las tallas más grandes, por lo que la proporción cambió significativamente. Una condición similar se determinó para otra población de esta especie en Panamá, y para el lábrido hermafrodita *Halichoeres semicinctus* (Warner, 1982; Andreani y Allen, 2008).

Cabe mencionar que en el presente trabajo no se observaron gónadas en transición (tejido ovárico y testicular) a pesar de que en otros lábridos protogínicos como *Thalassoma duperrey* y *T. bifasciatum* sí se ha documentado (Shapiro y Rassotto, 1993; Andrew *et al.*, 1996). Esto puede ser atribuido al menos a cuatro factores. Primero, la transición se ha observado en laboratorio, bajo condiciones controladas. Segundo, el cambio de hembra a macho terminal es relativamente rápido, entre dos y seis semanas; posiblemente el esfuerzo de muestreo fue insuficiente como para haber capturado oportunamente individuos en transición. Tercero, el cambio ocurre si y solo si el macho terminal es retirado de la población. Por último, el cambio lo experimentan individuos de tallas grandes (>7.4 cm; Reinboth, 1980; Warner, 1984). En el presente trabajo los organismos de más de 100 mm fueron poco abundantes, limitando la posibilidad de obtener evidencia histológica de hermafroditas.

La población del mero chino analizada en este estudio se corrobora como hermafrodita protogínica monándrica, lo que en parte concuerda con la descripción de la familia, considerada como hermafrodita protogínica (Sadovy y Liu, 2008). Esta propuesta se basa en tres premisas. Primero, la parte de la

población (muestreada) que se encuentra entre 12.5 cm y 32.4 cm está constituida exclusivamente por hembras y a partir de los 32.5 cm por machos. Segundo, a partir de los 28.5 cm más del 95% de las hembras están maduras, lo que coincide con la talla de primera madurez de los machos. Tercero, el análisis del tejido testicular evidenció un lumen en los machos (Reinboth, 1970; Sadovy y Shapiro, 1987). No se conocen antecedentes de un cambio de sexo. Todo esto indica que posiblemente los individuos maduran primero como hembras y luego cambian de sexo.

Sólo en un macho de *C. rivulatus* (20 cm) se observó características de macho primario (testículos con ducto espermático) lo que contrasta con la aseveración previa. Aunque una situación similar ha sido registrada para el lábrido *Choerodon cyanodus* en Australia (Choat, 1969), en el presente trabajo la fijación y preservación del espécimen fue deficiente, lo que pudo alterar el estado de la gónada. Se recomienda analizar con más detalle los organismos ubicados alrededor de los 20 cm para apoyar adecuadamente la idea de la maduración de las hembras previo al cambio de sexo.

En esta especie tampoco se observó evidencia de hermafroditismo, lo que pudo deberse, como en el caso de *T. lucasanum*, a los pocos organismos capturados dentro del intervalo de talla donde coinciden ambos sexos.

Finalmente, el sistema sexual descrito en el presente trabajo para *C. rivulatus*, indica que en el momento de la reproducción forman un harén, como se ha descrito en otros miembros de la familia como *Cirrhichthys oxycephalus* (Thresher, 1984).

8. CONCLUSIONES

- La actividad reproductiva de *Stegastes rectifraenum*, *Microspathodon dorsalis*, *Abudefduf troschelii*, *Thalassoma lucasanum* y *Cirrithus rivulatus* en el Golfo de California está influenciada de manera importante por el incremento en la temperatura y en la longitud del día, por lo que ocurre principalmente en la temporada cálida (marzo a octubre).
- En *S. rectifraenum*, *M. dorsalis*, *A. troschelii*, *T. lucasanum* y *C. rivulatus* el proceso de maduración es asincrónico y pueden liberar gametos varias veces durante la temporada reproductiva.
- Las poblaciones de *S. rectifraenum*, *M. dorsalis* y *A. troschelii* que habitan en el suroeste del Golfo de California se establecen como gonocóricas. La población de *T. lucasanum* se establece como hermafrodita protogínica secuencial diándrica. La población de *C. rivulatus* se establece como hermafrodita protogínica secuencial monándrica.
- La talla estimada de primera madurez poblacional de *S. rectifraenum*, *M. dorsalis* y *A. troschelii* fue de 11.3 cm, 25.4 cm y 18.4 cm respectivamente, y representa más de la mitad de su talla máxima registrada. En el caso de los machos, es posible que esta característica se relacione esté a su capacidad para acaparar recursos como territorio, alimento y pareja; y en las hembras puede estar relacionado con una mayor fecundidad.
- El intervalo de talla de primera madurez poblacional para los organismos en fase inicial de *T. lucasanum* se calculó entre los 6.6 cm y 8.3 cm, por lo que se considera que son reproductivamente precoces. Esto puede ser posible ya que no establecen ni conservan un territorio y derivan su energía hacia la gametogénesis.
- En *C. rivulatus*, las hembras maduran a una talla menor (20.2 cm) que los machos (31.9 cm), debido a su condición hermafrodita secuencial monándrica.

CAPÍTULO III. COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE LOS PECES DE ARRECIFE

1. Introducción

En un arrecife, existe una gran diversidad de espacios que son formados por la disposición de los diferentes elementos que componen los sustratos bióticos y abióticos; son influenciados por condiciones físicas y biológicas como la profundidad, la luz, la temperatura, la intensidad de la corriente, la cantidad y tipo de alimento, etc. El resultado es una alta heterogeneidad de hábitat para la fauna y flora presentes (Waldner y Robertson, 1980). El espacio físico de cada hábitat es en sí mismo un recurso (Rong-Quen, 2000) y como tal es susceptible de ser defendido; defensa que es suficiente para estimular la conducta territorial de los organismos (Thresher, 1984).

La temporada reproductiva de muchas especies de peces de arrecife, sobre todo las familias más representativas (Pomacentridae, Labridae, Acanthuridae, Scaridae) coinciden en tiempo y espacio. Esto ha generado interrogantes sobre las barreras ecológicas y etológicas interespecíficas, ya que los recursos que requieren durante ese tiempo pueden ser similares (Ormond *et al.*, 1996; Davis, 2000); entonces ¿cómo solventar la competencia por los recursos? Esto se explica por el grado de especialización en la utilización de ciertos recursos que ofrece el arrecife, lo que puede implicar habilidades específicas para su obtención y defensa (Robertson y Polunin, 1981). Sugihara (1989) y Pagel *et al.* (1991) mencionan que el tamaño de los organismos y de sus poblaciones así como el uso de la energía influyen fuertemente en la división de los recursos (Harvey y Godfray, 1987) los cuales, por tanto, no pueden repartirse de una manera equitativa o azarosa. En este sentido, la especialización es uno de los resultados del proceso de exclusión competitiva; lográndose, al menos temporalmente, la existencia de una especie a la vez que otra u otras que utilizan los mismos recursos (Zhang *et al.*, 2004; Armstrong y McGehee, 1980; Robertson y Lassing, 1980).

Chesson (1991) enfatiza que la coexistencia es posible si hay un apropiado comportamiento social en el cual se van discriminando aspectos conoespecíficos y heteroespecíficos de tal forma que las características distintivas facilitan el reparto de los recursos disponibles a la comunidad, dando como resultado que se aprovechen de diferente manera para un fin en específico, como lo es el uso de zonas específicas en el arrecife durante la reproducción.

Sin embargo, de entre todos los requerimientos de una especie resulta difícil determinar la importancia relativa de cada uno en el establecimiento de la coexistencia. Al parecer el sustrato es considerado como el mayor factor limitante en las poblaciones de peces de arrecife, por tanto, aquellas adaptaciones que aumenten las posibilidades de obtenerlo y defenderlo serán favorecidas por la selección natural (Oliver y Watson, 1999; Itzkowitz *et al.*, 2000; Raventos, 2004).

Los peces con liberación de gametos en el bentos pueden tener territorios permanentes, donde se alimentan y eventualmente se reproducen (Robertson, 1983; Robertson, 1984) o pueden ser territorialistas sólo durante la temporada reproductiva (Foster, 1985 a y b, 1987, 1989). En ambos casos, la selección y adquisición de un territorio involucra la obtención de otros recursos como alimento, sustrato para la reproducción y una grieta o cueva que proporcioné protección (Thresher, 1976; Keenleyside, 1979; Robertson y Polunin, 1981; Rong-Quen, 2000) lo que es fundamental para atraer una pareja (Robertson, 1972; Robertson, 1983).

Las especies de peces con liberación de gametos en la zona pelágica, también seleccionan un lugar para liberarlos. La sincronía en la liberación de gametos está influenciada por variables como los ciclos circadianos, lunares y de marea, la velocidad de la corriente (Balon, 1975; Robertson *et al.*, 1990; Takemura *et al.*, 2004) y la depredación, que al parecer es mayor durante el día y disminuye conforme se acerca la noche (Robertson, 1983; Sancho *et al.*, 2000). Estos aspectos en un momento favorecen la fertilización y dispersión, reduciendo la competencia intra e interespecífica (Sancho *et al.*, 2000; Petersen *et al.*, 2001; Morgan, 2003).

Las características del lugar seleccionado son decisivas para que el evento reproductivo se lleve a cabo y tenga éxito (Armstrong y McGehee, 1980). Shepherd y Litvak (2004) mencionan que los individuos, por instinto, se asientan en un hábitat apropiado entre un gradiente de hábitats disponibles, lo que modula el comportamiento reproductivo de las especies.

Este tipo de poblaciones son denso-dependientes y su distribución no es libre ni aleatoria, lo cual explica la amplia variación espacial así como las tasas de crecimiento *per capita* diferencial de las poblaciones. Pero en la mayoría de los casos se desconoce el grado de especificidad del hábitat. Sin un conocimiento *a priori* del nicho ecológico, así como de sus interacciones con el comportamiento de los peces, es difícil comprender los patrones espaciales de las poblaciones y su coexistencia (Shima, 2002; Shepherd y Litvak, 2004). Los estudios sobre comportamiento reproductivo proporcionarán información útil en este sentido.

Para llevar a cabo el análisis del comportamiento, se deben considerar al menos 4 aspectos causales: 1) el estímulo que lo induce y el mecanismo de respuesta (causa inmediata); 2) el desarrollo de los procesos fisiológicos y etológicos a lo largo de la vida del individuo (ontogenia); 3) historia natural del comportamiento de la especie (evolución); y 4) el papel del comportamiento en el éxito reproductivo (Martin y Bateson, 2004).

Con el fin de examinar y cuantificar las propiedades físicas del comportamiento, es necesario definir unidades de estudio. A pesar de que tales unidades tienden a ser intangibles, en ocasiones pueden verse manifestaciones físicas, directas, de la conducta (p. ej.: nidos o guarida). Las unidades de estudio, también llamadas patrones de acción o categorías, deben ser fácilmente identificables y discernibles entre sí al momento de observar el comportamiento animal; aunque forman parte de un continuo, se vuelven repetitivas dentro del total de actividades (defensa, agresión, alimentación, reproducción, etc.). Una vez identificadas, las categorías pueden ser medidas en un tiempo determinado para obtener su frecuencia relativa y probabilidad de ocurrencia con respecto al resto de las acciones. Teniendo en cuenta los aspectos mencionados, la experimentación y documentación que se haga en campo y laboratorio, permite elaborar un estudio cualitativo y cuantitativo

del comportamiento de las especies y determinar cómo éste difiere o se asemeja al de sus congéneres bajo diferentes contextos (p. ej.: de hábitat). Así mismo pueden establecerse estereotipos de conducta representados en palabras, dibujos, fotografías y diagramas (Martin y Bateson, 2004; Larrosa *et al.*, 2004).

El comportamiento reproductivo generalizado para los peces consiste de tres estadios sucesivos: *cortejo*, *acoplamiento* y *liberación de gametos*. El *cortejo* se define como el sistema reproductivo de comunicación heterosexual que conduce hacia el *acoplamiento*, que es el acto sexual en donde se da el encuentro entre una hembra y el macho y provoca el estímulo para liberar los gametos de forma simultánea, ya sea en el medio que los rodea (fertilización externa) o por medio de la transferencia de gametos del macho hacia la hembra (fertilización interna; Keenleyside, 1979).

En el presente capítulo se analizará el comportamiento de las especies objetivo, mediante observaciones *in situ*, con el fin de tener un mayor conocimiento acerca de las barreras ecológicas y etológicas en especies emparentadas y la repartición de recursos comunes dentro del arrecife durante su temporada reproductiva.

2. ANTECEDENTES

La mayoría de los estudios etológicos en vertebrados se han enfocado hacia los factores ecológicos que promueven la socialización (Larrosa *et al.*, 2004). Sin embargo, a pesar de que los peces presentan una mayor diversidad con respecto al resto de los vertebrados (>50%) es poco lo que se sabe sobre su comportamiento. Amundsen (2003) presenta una comparación entre el número de estudios etológicos realizados en aves (vertebrados más estudiados) y peces, encontrando que éstos representan el 33% de los trabajos y la mayoría de ellos son dirigidos al estudio de la selección sexual y el cuidado parental.

Las familias de peces más estudiadas en cuanto a su etología son aquellas con importancia comercial de agua dulce (p. ej.: Poeciliidae, Cichlidae, Cyprinidae) o marina (p. ej.: Clupeidae, Engraulidae, Scombridae) y las de arrecife (p. ej.: Blenniidae, Gobiidae, Labridae, Pomacentridae, Syngnathidae) (Barnett y Pankhurst, 1996; Petersen *et al.*, 2001; Amundsen, 2003; Gonçalves *et al.*, 2003

Belanger *et al.*, 2004; Foster y Vincent, 2004; Ojanguren y Magurran, 2004; Osorio *et al.*, 2006). A continuación se presenta una breve revisión de trabajos sobre comportamiento reproductivo de las familias de peces analizadas en el presente estudio.

2.1 Familia Pomacentridae

Un total de 26 especies pertenecientes a la familia Pomacentridae han sido estudiadas desde el punto de vista de la etología reproductiva en alrededor de 90 trabajos. A través de esta información, se ha establecido un estereotipo de comportamiento reproductivo para la familia: especies de actividad reproductiva diurna con formación de un nido y cuidado parental llevado a cabo por los machos (Olivotto *et al.*, 2003).

El patrón del comportamiento reproductivo generalizado consiste en que los machos maduros adquieren un sustrato específico y establecen un territorio que preparan como sitio para la liberación de gametos y el anidamiento. Las principales actividades que realizan los machos durante este proceso, que pueden formar parte de las colonias reproductoras, es la defensa agresiva del territorio. Cerca de finalizar la preparación del nido, los machos desarrollan una secuencia de desplazamientos llamativos que consisten en nados ascendentes y descendentes para atraer la atención de las hembras (agregadas en cardúmenes en la columna de agua) hasta que una de ellas responde y sigue al macho a su territorio. Eventualmente, cada hembra atraída sigue siendo cortejada con el fin incitar la liberación paulatina de los óvulos y fertilizarlos (algunas especies pueden depositar hasta 5000 huevos). Culminando el desove, la hembra se retira. El evento reproductivo puede durar desde varios minutos hasta una hora.

Se maneja que las especies de esta familia presentan promiscuidad (poligínia) durante la temporada reproductiva, en la cual un macho se aparea hasta con diez hembras diferentes. El macho, quien atiende a la progenie alojada en el nido realiza actividades de defensa, cuidado y limpieza; ventila y elimina el sedimento con aleteos y mordiscos sobre el nido para retirar huevos muertos. Aunque los tipos de selección de sustrato varían por especie, se ha observado que tienden a formar nidos entre las rocas, conchas abandonadas, arena y alrededor de

organismos sésiles. A diferencia de otros peces de arrecife, en varios representantes de la familia se ha observado que el patrón de comportamiento arriba descrito no tiene relación con el ciclo lunar (Keenleyside, 1979; Foster, 1985; Foster, 1987; Gronell, 1989; Cole y Sadovoy, 1995; Rong-Quen, 2000; DeLoach y Humann, 2003; Petersen y Warner, 2006).

La variación interespecífica de este patrón de comportamiento consiste en el cambio de forma y/o frecuencia de señales al momento del cortejo para la atraer una pareja y estimular la liberación de gametos; por ejemplo, cambios en el patrón de color de los machos o las hembras, producción de sonidos, tipos de nado y movimientos de aletas (Foster, 1987; Gronell, 1989; Rong-Quen, 2000; Cahan *et al.*, 2002; Petersen y Warner, 2006).

2.2 Familia Labridae

Los patrones de comportamiento reproductivo de esta familia son diversos. Existen especies gonocóricas, hermafroditas protogínicos con presencia de machos primarios o secundarios; especies con desoves pelágicos y especies que forman nidos (desovadores demersales); complejos sistemas sociales reproductivos (harén, reproducción en parejas, grupos promiscuos) y tácticas alternas entre los individuos de la misma especie (machos travestidos, machos satélite, machos dominantes; Robertson y Hoffmman, 1977; Keenleyside, 1979; Alonzo *et al.*, 1999; Petersen *et al.*, 2001; Candi *et al.*, 2004; Raventos, 2004).

En lo que respecta a *T. lucasanum*, se sabe que presenta un complejo sistema social reproductivo igual al de su congénere del Atlántico (*T. bifasciatum*). Son organismos hermafroditas protogínicos que en fase inicial se agregan en grupos compuestos por hembras, machos primarios (organismos que no cambian de sexo) y machos secundarios con fase terminal de coloración (hembras que han cambiado de sexo). Cuando el macho en fase terminal abandona el harén, la hembra dominante de fase inicial (generalmente la más grande) cambia de sexo transformándose en macho de coloración terminal en un periodo que varía de dos a 15 semanas (Warner, 1982; DeLoach y Humann, 2003).

Dos tácticas reproductivas han sido descritas para la especie. En la primera, cuando un grupo de individuos es poco numeroso (<200) los machos terminales

forman un harén y tienen control sobre las actividades de cortejo, apareamiento y liberación de gametos. Los machos terminales representan aproximadamente el 10% de la población y el resto está formado casi enteramente por hembras y pocos machos en fase inicial. En la segunda táctica, cuando el grupo reproductivo es de más de 500 organismos, los machos terminales no forman harén dado que la proporción sexual del resto de la población es 1:1; el costo energético asociado a la competencia con los otros machos sería muy alto. Sin embargo, los machos aun están presentes en los mejores territorios y solamente cuando el número de organismos supera los 10,000 son desprovistos de ellos y quedan virtualmente ausentes (Warner, 1982; DeLoach y Humann, 2003).

Aproximadamente 40 minutos antes de la reproducción (entre las 10:00 h y 16:00 h) los organismos dejan los sitios de alimentación y se dirigen al borde o la cima del arrecife, donde la corriente es más intensa, formando grupos reproductivos (entre 6 y ~5000 individuos). Una vez formados los grupos, el macho terminal y/o los machos iniciales realizan desplazamientos verticales rápidos y cortos sobre el arrecife y se aglomeran con las hembras juntando sus cuerpos lado a lado y súbitamente nadan en posición vertical hacia la superficie. Durante este nado, que dura unos segundos, las hembras y los machos unen sus vientres y justo en el ápice del desplazamiento liberan los gametos, descienden y una vez en el fondo se alimentan por periodos breves y repiten los desplazamientos verticales cortos. El apareamiento dura poco más de una hora. La diferencia de comportamiento en los machos terminales con respecto a los machos iniciales es la actividad de defensa que aquellos realizan contra éstos a medida que se van uniendo al grupo (Warner, 1982; Thresher, 1984; Lejeune, 1984; DeLoach y Humann, 2003).

2.3 Familia Cirrhitidae

En general existen pocos trabajos sobre la biología de las especies pertenecientes a esta familia, tipificada como hermafrodita protogínica. Sólo se ha descrito el comportamiento reproductivo para *Cirrhitichthys oxycephalus* en el Golfo de California. Su sistema social está basado en un macho territorialista que domina un harén cuyo tamaño es proporcional a su territorio, comúnmente una

cabeza de coral. Se reproduce en la temporada cálida y el cortejo inicia en la oscuridad. El macho sube a los ápices de coral y va liberando sus gametos con una hembra a la vez. Al tiempo que sucede esto, el macho realiza desplazamientos verticales ascendentes sobre el coral (0.75 m - 1 m de distancia) ambos organismos regresan al territorio y el macho repite la actividad con las demás hembras. En el caso de *C. rivulatus* se ha observado un aumento en su actividad cerca del ocaso, pero no se tienen registros de su comportamiento reproductivo. Se trata de organismos tan tímidos que la presencia de buzos interrumpe el evento (Thresher, 1984, Allen y Robertson, 1998).

3. Justificación

Los peces asociados a los sistemas arrecifales son un importante recurso económico que contribuye con el desarrollo de las zonas costeras a través de la implementación de actividades comerciales y turísticas (CRIP, 1996; Pérez-España *et al.*, 1996; Barrientos-Villalobos *et al.*, 1999). Se sabe que sus poblaciones presentan fluctuaciones de hasta el 80%, lo que es atribuido a la variación demográfica y ambiental del medio marino (Sala, 2000). No obstante, la urbanización y explotación descontrolada de recursos costeros están causando importantes daños en las poblaciones comerciales, su hábitat y los ecosistemas a los que pertenecen (Nyström *et al.*, 2000; Carr *et al.*, 2002).

El conocimiento del comportamiento reproductivo de estas poblaciones, su fertilidad, fecundidad, época y zona reproductiva, han demostrado tener gran valor en los estudios de regulación y propuestas de explotación pesquera, así como, en la de planeación del desarrollo costero y en el establecimiento de reservas marinas (Amundsen, 2003; Sala *et al.*, 2003; Fairclough, 2005). A pesar de la importancia de estos estudios, de su relativa facilidad para realizarlos (Amundsen, 2003) de la existencia de bases de datos (www.fishbase.org) y guías de campo para peces de arrecife en diferentes regiones (p. ej. Allen y Robertson, 1998; Humann y DeLoach, 2003) se cuenta con poca o ninguna información sobre su biología reproductiva.

Por otra parte, al comparar los estudios etológicos realizados en peces y aves, en el primer grupo se sigue notando una remarcable carencia de conocimiento de los patrones reproductivos básicos (Amundsen, 2003). Los primeros estudios del comportamiento reproductivo de los peces se remontan a principios del siglo pasado (Saborido, 2004) pero en los últimos años, el número de publicaciones ha decrecido de aproximadamente 120 en 1985 a 40 en el 2004 (Owens, 2006).

La falta de conocimientos específicos sobre la reproducción de peces de arrecife, puede ser un problema al momento de proponer estrategias para su aprovechamiento. En ocasiones se hacen generalizaciones a nivel familia a partir del estudio de pocas especies, cuando se sabe que dentro de una misma familia, la diversidad de estrategias ecológicas y reproductivas, puede ser grande.

Por ejemplo, en los pomacéntridos se ha visto que algunas especies pueden ser estrictas en la selección del sustrato, como los peces anémona (Amphiprioninae; Arvedlund *et al.*, 2000) o generalistas como los del género *Abudefduf* (Foster, 1987). También hay especies cuya reproducción puede ser sincronizada o independiente de los ciclos lunares (Keenleyside, 1979; Takemura *et al.*, 2004); otras dependen exclusivamente de ciertas algas que sirven como su alimento (Hata y Kato, 2003). Hay especies que pasan de ser planctónicas a bentónicas durante su periodo reproductivo (territorialistas temporales) y especies bentónicas territorialistas permanentes (Petersen, 1995; Tzioumis y Kingsford, 1995). Incluso se ha observado la existencia de sistemas reproductivos variados y complejos, aun dentro de una misma especie, como en la Familia Labridae, pero la información que se tiene al respecto, al igual que para los pomacéntridos, es escasa.

En el caso de la familia Cirrhitidae, ésta se caracteriza como hermafrodita protogínica (Thresher, 1984); sin embargo sólo en dos de los 12 géneros que la componen esto ha sido comprobado (Randall, 2001; Sadovy y Liu, 2008) y hasta el momento se conoce el comportamiento cualitativo de una de sus especies (*C. oxicephalus*).

Lo anterior toma mayor relevancia sobre todo en el caso de especies arrecifales cuya extracción por pesca incide sobre los individuos desde el estadio

juvenil, con fines de ornato, y sobre los adultos para el consumo humano (serránidos, lutjánidos, lábridos y acantúridos del Golfo de California; Ramírez-Rodríguez y Hernández-Herrera 2000; INP, 2006; McIlwain *et al.* 2006).

Por otro lado, diversas investigaciones que tratan sobre la presencia de larvas, reclutas juveniles y ciclos reproductivos de diferentes especies de peces de arrecife del Golfo de California (Lott, 1995; Arellano, 1997; Paredes, 2001; Acéves-Medina *et al.*, 2004; Trujillo, 2004; Arellano-Martínez *et al.*, 2006) apuntan a que la reproducción de muchas de ellas ocurre en una sola temporada del año, y en un momento y lugar específico, por lo que resulta útil conocer las barreras etológicas y el reparto de los recursos al momento de reproducirse.

Los objetivos del presente capítulo se establecen bajo el supuesto de que la reproducción y comportamiento de las especies analizadas ocurre bajo condiciones ecológicas y señales particulares que resultan en un reparto de los recursos y la modulación de la competencia inter e intraespecífica. Con este conocimiento se contará con más bases para tratar de explicar la dinámica y fluctuaciones de sus poblaciones; información que potencialmente puede utilizarse para establecer estrategias de manejo.

4. Objetivo general

Describir el comportamiento reproductivo de cinco especies de peces representativas de los arrecifes rocosos del Suroeste del Golfo de California: *Stegastes rectifraenum*, *Microspathodon dorsalis*, *Abudefduf troschelii*, *Thalassoma lucasanum* y *Cirrithus rivulatus*, por medio de observaciones *in situ*, para conocer la forma en la que se reparten los recursos durante su época de reproducción.

4.1 Objetivos particulares

Los objetivos específicos para cada una de las especies mencionadas son:

- Establecer las categorías del comportamiento reproductivo
- Diseñar un etograma del comportamiento reproductivo de una pareja focal
- Obtener un diagrama cinemático durante el comportamiento reproductivo
- Identificar los patrones temporales de la liberación de gametos

5. Área de estudio

El área de estudio seleccionada para el análisis del comportamiento reproductivo de las especies objetivo fue la localidad conocida como Punta Arena de la Ventana. Aquí se presenta un arrecife rocoso típico de la región, somero (profundidad máxima de 10 m) y de fácil acceso. Las características de esta zona facilitaron e intensificaron el esfuerzo de observación (Figura 43).



Figura 43. Punta Arena de la Ventana, Baja California Sur. La línea punteada distingue el contorno del arrecife donde se llevó a cabo el estudio del comportamiento reproductivo de las especies objetivo.

6. Materiales y Métodos

6.1 Observaciones preliminares

El registro cualitativo del comportamiento debe ir precedido por un periodo de observación preliminar, dirigido a la comprensión y descripción tanto de los sujetos como de la conducta que se pretende medir.

De mayo del 2003 a mayo del 2005, se llevaron a cabo observaciones oportunistas durante las capturas de los organismos de las especies objetivo (sin

restricciones en el tiempo de medición) para registrar las actividades realizadas por uno o varios individuos de cada una; este tipo de muestreo se conoce como *ab libitum* (libre). Una vez identificado un evento reproductivo, se registró en tablas de acrílico la actividad realizada por el o los individuos: conducta territorial, patrones de coloración sexuales y parentales, tipo de liberación de gametos, sustrato para la anidación, etc. (Keenleyside, 1972) describiendo todos los movimientos con el mayor detalle posible. Esta observación, previa a la determinación del comportamiento reproductivo, fue útil para definir las conductas y seleccionar la forma en que se tomaron los datos posteriormente, ya que la medición del comportamiento implica, en primer lugar, reconocer o identificar la conducta que se pretende medir (Dr. José Ángel Presa, Universidad de Murcia, 2007).

6.2 Factores ambientales

Los datos diarios del nivel medio de marea se obtuvieron de la estación oceanográfica situada en Cabo San Lucas, BCS y los del porcentaje de iluminación de la luna se extrajeron de la estación oceanográfica de La Paz, BCS., por medio del programa Mar V0.8 2008, del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE; González, 2008).

6.3 Descripción del comportamiento

Los datos utilizados para el análisis del comportamiento reproductivo se tomaron a partir de observaciones quincenales (dos días por quincena) realizadas de junio a octubre de 2005, coincidiendo con las fases de Luna Nueva y Luna Llena.

Se efectuaron inmersiones con ayuda de equipo SCUBA 30 min antes del amanecer, a medio día y 30 minutos después del ocaso con el fin de perturbar lo menos posible a los organismos (Popper y Fishelson, 1973), ya que se ha observado que la liberación de gametos ocurre con mayor frecuencia al amanecer, al mediodía y crepúsculo (Lobel, 1978; Hobson, 1965; Thresher, 1984). En dichas inmersiones se recorrió la totalidad del arrecife (Figura 37) en busca de la ocurrencia de eventos reproductivos de las especies objetivo.

También se registró el comportamiento reproductivo de algunas de las especies objetivo por medio de un equipo subacuático para filmación y en tablas

de acrílico. Dicho registro consistió en contar el número de organismos involucrados, patrón de color, hora del día, profundidad y tipo de sustrato donde se estaba llevando a cabo la reproducción. Cada evento identificado se grabó al menos durante 10 minutos.

6.4 Análisis de los datos del comportamiento

6.4.1 Categorías del comportamiento

Para medir cualitativamente el comportamiento reproductivo por sexo o patrón de color de cada especie, éste se dividió en unidades de estudio denominadas categorías, las cuales cumplen los siguientes requisitos: son evidentes al momento de observar al animal, independientes entre sí, repetitivas (estereotipos), de duración relativamente corta y similares entre los organismos de la misma especie. Se cuidó que fueran lo más claramente distinguibles e inequívocas posible, a fin de ser falsables por otros observadores (Martin y Bateson, 2004; Larrosa *et al.*, 2004; Erisman y Allen, 2006).

6.4.2 Etogramas

El etograma consiste en realizar un perfil de las categorías descritas para obtener un modelo de la estructura del comportamiento; permite sistematizar las diferentes actividades que realizan los organismos, en este caso, para lograr reproducirse. Usualmente se presenta en un formato gráfico (Gaudemar y Beall, 1999).

Ya que las categorías de comportamiento son eventos independientes entre sí y de duración relativamente corta, es posible presentarlas en forma de frecuencias. Se eligió el material filmado de un evento reproductivo (pareja o grupo focal) de cada especie objetivo cuidando que tuviera la mejor definición posible y durante al menos 10 minutos. Para cada sexo se registró la categoría realizada y su duración. El comienzo o fin de estas categorías se contabilizó como un suceso y se midió su frecuencia de ocurrencia.

Los etogramas se crearon utilizando dos tipos de diagramas. El primero representa la secuencia y duración de cada categoría, mostrando el porcentaje del tiempo que presentó cada unidad de comportamiento con respecto al tiempo total

de observación. El segundo muestra la secuencia y frecuencia de las categorías de comportamiento a lo largo del tiempo.

6.4.3 Diagrama cinemático

El diagrama cinemático se refiere al resumen, intensidad y dirección del flujo de las secuencias del comportamiento. De acuerdo a la secuencia en que se presentaron las categorías del comportamiento para cada especie y sexo, se construyó una matriz de las transiciones entre categorías y se registró el número de que una categoría de comportamiento era seguida de otra. Posteriormente se calculó la frecuencia de cada uno de estos cambios con el fin de obtener la probabilidad de transición entre categorías.

Para representar gráficamente las transiciones se construyó un diagrama cinemático que muestra el flujo del comportamiento para cada una de las especies y, dentro de ellas, para cada sexo. En los diagramas, el tamaño de los cuadros que representan las unidades de comportamiento es proporcional a su frecuencia de aparición, y las uniones entre unidades a la frecuencia de las transiciones (Larrosa, 2002; Larrosa *et al.*, 2004). Sobre esta base se realizó una descripción general del comportamiento reproductivo para cada una de las especies objetivo.

6.4.4 Uso del arrecife durante la reproducción

Con el fin de conocer la preferencia de los pomacéntridos a un tipo de sustrato, se realizaron 26 censos visuales cubriendo cuadrantes de 50 m de largo por 5 m de ancho (Elorduy-Garay y Jiménez-Gutiérrez, 2000) a 3 m y 6 m de profundidad. Los censos se realizaron el 1, 21 y 22 de junio; 4, 5 y 20 de julio; 3, 18 y 19 de julio; 1, 2 y 14 de septiembre y 20 de octubre. Durante los censos se registró la especie, tipo de sustrato del nido y la distancia entre éste y el inicio del transecto. Con estos datos se determinó la densidad y distancia entre nidos de cada especie.

En el caso de los liberadores pelágicos, además de filmar y pormenorizar cada evento reproductivo, se realizó una descripción general de la zona indicando la profundidad y estado de la corriente. Estos datos se anotaron en tablas de acrílico.

Para identificar patrones de variación entre la frecuencia de eventos reproductivos y el ambiente, se les relacionó con el porcentaje diario de iluminación de la luna y la marea.

7. RESULTADOS

7.1 Observaciones preliminares

De mayo de 2003 a mayo de 2005 se acumuló un total de 70 horas de observaciones submarinas. Se registraron las actividades más representativas que sirvieron como base para establecer las categorías del comportamiento reproductivo de las especies objetivo (Cuadro I, II y III).

Cuadro I. Actividades más conspicuas en el comportamiento reproductivo de los Pomacéntridos cuyo resultado es la formación del nido, basadas en observaciones preliminares.

FORMACION DE NIDO	CORTEJO
<p>Inactivo (deriva) Movimiento estacionario Mordidas al sustrato Limpieza del sustrato con la aleta caudal Limpieza con las aletas pectorales Remoción de piedras pequeñas o conchas con la boca Defensa del territorio. Desplazamiento activo El macho se oculta como respuesta a intimidación por parte de otro pez más grande</p>	<p>FONDO Movimiento estacionario Desplazamientos directos hacia un congénere dentro del territorio. Defensa del territorio Desplazamiento activo Desove Fertilización de huevos</p> <p>COLUMNA DE AGUA Movimiento estacionario cerca de la superficie Nado hacia arriba y abajo combinado con movimientos circulares Nado hacia arriba Nado hacia abajo</p>

Cuadro II. Actividades más conspicuas en el comportamiento reproductivo de *T. lucasanum* que culminan con la liberación de los gametos, identificadas a partir de observaciones preliminares.

CORTEJO
Inactivo (deriva) Cuerpo estacionario con actividad de nado Desplazamiento sin rumbo fijo, posición del cuerpo vertical Desplazamiento hacia sus congéneres, posición del cuerpo vertical (forman grupos) Desplazamiento hacia arriba y abajo combinado con desplazamientos que rodean a un grupo de organismos Persecución de un congénere Contacto físico entre dos congéneres Desplazamiento lejos del grupo Desplazamiento hacia la superficie con el cuerpo en posición vertical Liberación de gametos Desplazamiento hacia el fondo

Cuadro III. Actividades más conspicuas del comportamiento reproductivo de *C. rivulatus* que culminan con la liberación de los gametos, identificadas a partir de observaciones preliminares.

CORTEJO – LIBERACIÓN DE GAMETOS
Inactivo (deriva) Cuerpo estacionario con actividad de nado Desplazamiento sin rumbo, posición del cuerpo vertical Desplazamiento hacia sus congéneres, posición del cuerpo vertical (defensa del territorio) Desplazamiento hacia delante, posición del cuerpo vertical fuera del territorio Desplazamiento hacia arriba y abajo combinado con movimientos circulares Persecución de un congénere Cambio de coloración Desplazamiento hacia la superficie con la posición del cuerpo vertical Liberación de gametos Desplazamiento hacia el fondo

Durante junio a octubre de 2005 se acumularon un total de 84 h de observaciones, de las cuales 6 horas y 38 minutos fueron de filmación submarina. En el caso de *C. rivulatus* se analizó un video acerca de su comportamiento reproductivo filmado en la Isla Cerralvo (Figura 1, círculos sólidos) el 27 de septiembre de 1999, el cual tiene una duración aproximada de 30 min.

7.2 Etogramas

Para las especies pertenecientes a la familia Pomacentridae, se establecieron 22 categorías que describen el comportamiento reproductivo (Tabla 8). El comportamiento reproductivo de *S. rectifraenum* y *M. dorsalis* se desglosó en 11 categorías o patrones de acción y el de *A. troschelii* en 16, de las cuales siete son comunes entre las tres especies (Tabla 9).

Tabla 8. Categorías que describen el comportamiento reproductivo (formación de nido, cortejo y liberación de gametos) en *S. rectifraenum*, *M. dorsalis* y *A. troschelii*.

CLAVE	CATEGORIA COMPORTAMIENTO	EJECUTANTE	DESCRIPCIÓN
NE	Nado estacionario en el territorio	Macho/Hembra	El pez realiza un nado estacionario sobre el territorio.
GT	Giros sobre el territorio	Macho/Hembra	Macho y hembra rondan el territorio. En ocasiones el macho muerde el cuerpo de la hembra.
MS	Mordidas al sustrato	Macho	Mordisquea el sustrato donde los huevos serán fijados.
LA	Limpieza de arena con aletas anal y caudal	Macho	Se coloca en posición ventral sobre la arena y moviendo vigorosamente de lado a lado las aletas anal y caudal, excava un hueco en el sustrato.
LO	Limpieza de objetos pequeños	Macho	Con la boca toma objetos pequeños como piedras o conchas y los saca del territorio.
RS	Raspado del sustrato	Macho	Raspa el sustrato con las aletas pectoral y anal, limpiando la superficie.
VT	Vigilancia del territorio	Macho	Ronda constantemente todo el territorio, vigilando que ningún pez se acerque.
DT	Defensa del territorio	Macho	Cuando un pez se acerca al territorio el individuo nada hacia el trasgresor, alejándolo y regresa al territorio.
CC	Agresividad	Macho	Cuando hay otro macho cerca del territorio, el individuo nada directamente hacia su encuentro; su coloración oscura se torna más clara, las aletas se observan completamente distendidas y el nado es muy rápido, en ocasiones con giros. Después de alejar al intruso, recobra su color original, pliega las aletas y nada de regreso al territorio.
MZA	Mordidas en zonas aledañas al territorio	Macho	Sale del territorio y muerde el sustrato. Nada de regreso.

Tabla 8. Continuación.

CLAVE	CATEGORIA COMPORTAMIENTO	EJECUTANTE	DESCRIPCIÓN
NS	Nado hacia la superficie. Incitación (movimiento vertical)	Macho	Nado hacia la superficie. Una vez ahí, realiza nado estacionario. Este nado puede ser cerca de una hembra, girando abruptamente frente a ella; pueden continuar los giros. Nada de regreso al territorio.
NMA	Nado hacia media agua o cerca del sustrato. Incitación	Macho	El individuo se desplaza a media agua o cerca del sustrato, donde hace un corto nado estacionario. Si hay una hembra presente el individuo gira sobre sí mismo; nada de regreso al territorio.
NFT	Nado cerca sustrato, incitación a una hembra (movimiento horizontal)	Macho	Nado fuera del territorio, cerca del fondo, realiza un nado estacionario cuando hay una hembra presente y en ocasiones nada girando. Regresa al territorio.
E	Eyaculación	Macho	Nada muy cerca de los huevos depositados sobre el sustrato. Se observa claramente el poro genital distendido.
LN	Limpieza nido	Macho	El individuo revisa y limpia dando mordidas al área donde están fijos los huevos.
NCA	Nado en la columna de agua	Hembra	Se observa un nado sin rumbo fijo en la columna de agua. En ocasiones el individuo forma parte de un cardumen.
NG	Nado con giros	Hembra	Nado en giros junto con un macho en la columna de agua.
NGS	Nado con giros sobre sustrato	Hembra	Nado en giros sobre el sustrato junto con un macho.
NHT	Nado hacia el territorio	Hembra	Nado con rumbo hacia el territorio.
D	Desove	Hembra	Posa el vientre sobre el suelo, el poro genital se observa distendido. Deja los huevos pegados sobre el sustrato (Figura 44).
RNG	Recorrido del nido	Hembra	Nado en giros sobre el territorio.
NLT	Nado sin rumbo lejos del territorio	Hembra	Después de la puesta, se aleja del territorio sin un rumbo fijo.

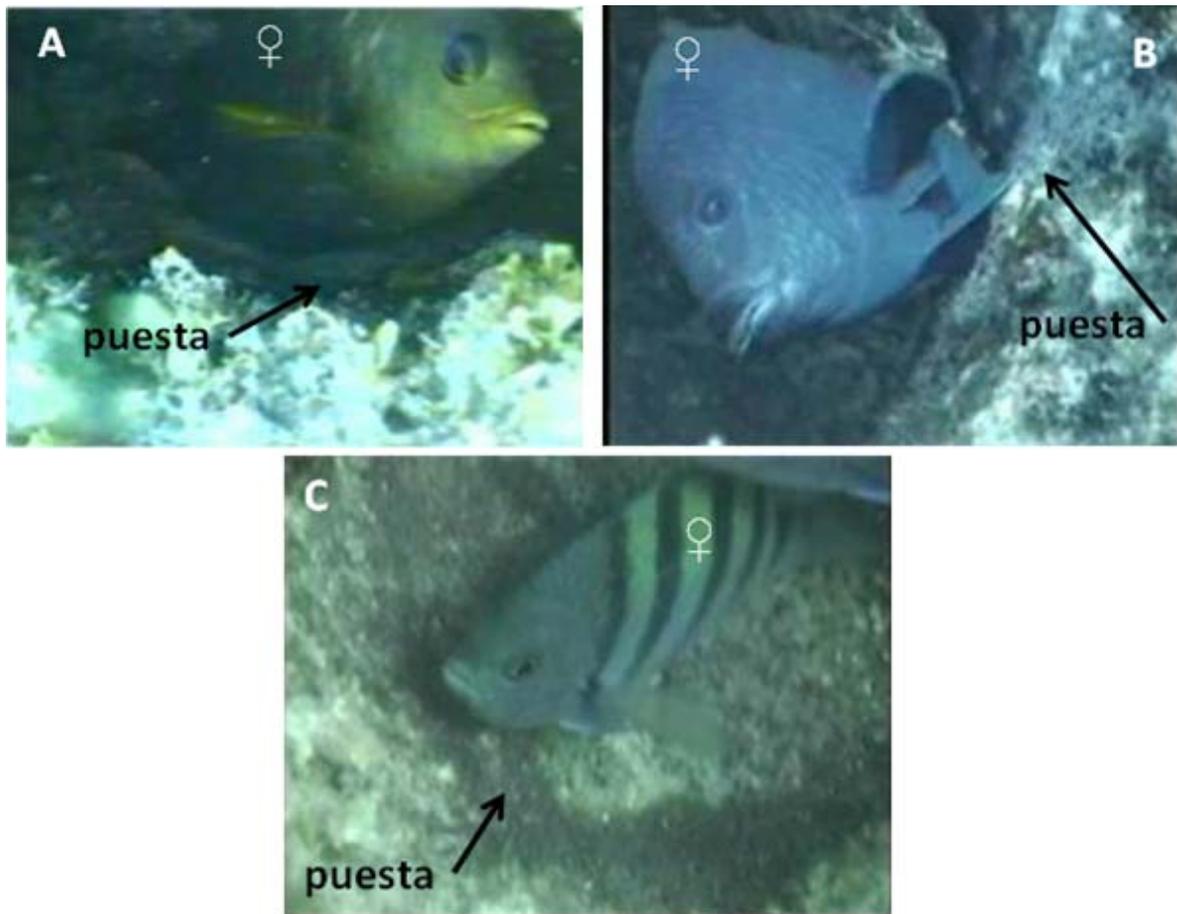


Figura 44. Hembras de pomacéntridos desovando (categoría **D**, ver Tabla 11). *S. rectifraenum* (A) *M. dorsalis* (B) y *A. troschelii* (C).

Tabla 9. Ocurrencia de las categorías del comportamiento reproductivo por especie y sexo en Pomacéntridos. Respuestas binarias: (0) no se observó la categoría, (1) se observó la categoría. Las siglas de las categorías se describen en la Tabla 8.

Categoría comportamiento	<i>S. rectifraenum</i>	<i>M. dorsalis</i>	<i>A. troschelii</i>
NGS	1 ♀	0	0
NHT	1 ♀	0	1 ♀
D	1 ♀	1 ♀	1 ♀
NLT	1 ♀	1 ♀	1 ♀
VT	1 ♂	1 ♂	1 ♂
E	1 ♂	1 ♂	1 ♂
NE	1 ♂	1 ♂	1 ♂/1 ♀
NFT	1 ♂	0	0
MS	1 ♂	1 ♂	1 ♂
DT	1 ♂	1 ♂	1 ♂
LN	1 ♂	0	1 ♂
RS	0	1 ♂	0
CC	0	1 ♂	0
NMA	0	1 ♂	0
MZA	0	1 ♂	0
LO	0	0	1 ♂
LA	0	0	1 ♂
NS	0	0	1 ♂
NG	0	0	1 ♀
GT	0	0	1 ♂/1 ♀
RNG	0	0	1 ♀
NCA	0	0	1 ♀

El comportamiento reproductivo de *T. lucasanum*, se desglosó en 15 categorías, las cuales se describen en la Tabla 10.

Tabla 10. Categorías que describen el comportamiento reproductivo de *T. lucasamun*.

CLAVE	CATEGORÍA COMPORTAMIENTO		DESCRIPCIÓN
DSR	Desplazamiento solitario sin rumbo fijo		Nado sin rumbo fijo en fondo o cerca de éste, con posición del cuerpo vertical.
NGR	Nado en grupo disperso		Cualquier individuo que nade en grupo cerca del fondo. Los organismos no muestran contacto físico entre ellos.
	Ejecutante	Categoría / Comportamiento	
I	Macho terminal	Inactivo	Cuerpo estacionario cerca del fondo.
FI		Flexión cuerpo	Flexión del cuerpo y aleteo rápido durante el nado, muy cerca del fondo.
RA		Rodear la agrupación	Nado rodeando al grupo sin entablar contacto físico con ningún organismo (Figura 45; A).
AT		Contacto físico con un organismo en fase inicial	Persecución de un individuo de fase inicial. Se establece contacto físico: el macho golpea con la cabeza el abdomen del otro individuo.
FE		Falsa eyaculación	Desplazamiento hacia la superficie con la posición del cuerpo vertical. No se produce eyaculación.
E		Eyaculación	Desplazamiento hacia la superficie, con la posición del cuerpo vertical. Se produce eyaculación (Figura 45; B).
DCR		Desplazamiento con rumbo fijo	Desplazamiento cerca del fondo, con rumbo hacia otros organismos que no forman parte del grupo.
AGR	Patrón de color inicial (hembras y machos primarios)	Formación de una agrupación	Desplazamiento con posición del cuerpo vertical, agrupándose en el fondo o a media agua (Figura 45; C).
CFT		Contacto con un macho en fase terminal	Un macho terminal establece contacto físico con uno en fase inicial; éste es golpeado en el abdomen por aquel.

Tabla 10. Continuación.

CLAVE	EJECUTANTE	CATEGORIA COMPORTAMIENTO	DESCRIPCIÓN
CO	Patrón de color inicial (hembras y machos primarios)	Contacto con otro organismo	Persecución de un organismo con patrón de color similar, entablando contacto físico: el perseguidor golpea con la cabeza el abdomen del otro individuo.
FSG		Formación de un subgrupo	Desplazamiento hacia la superficie de un subgrupo de nueve organismos, en promedio, con la posición del cuerpo vertical (Figura 45; D).
DE		Desove / Eyaculación	Ya formado el subgrupo cerca de la superficie, se liberan los gametos (Figura 45; B y E).
FDE		Falso desove / eyaculación	Ya formado el subgrupo cerca de la superficie, no se liberan los gametos.

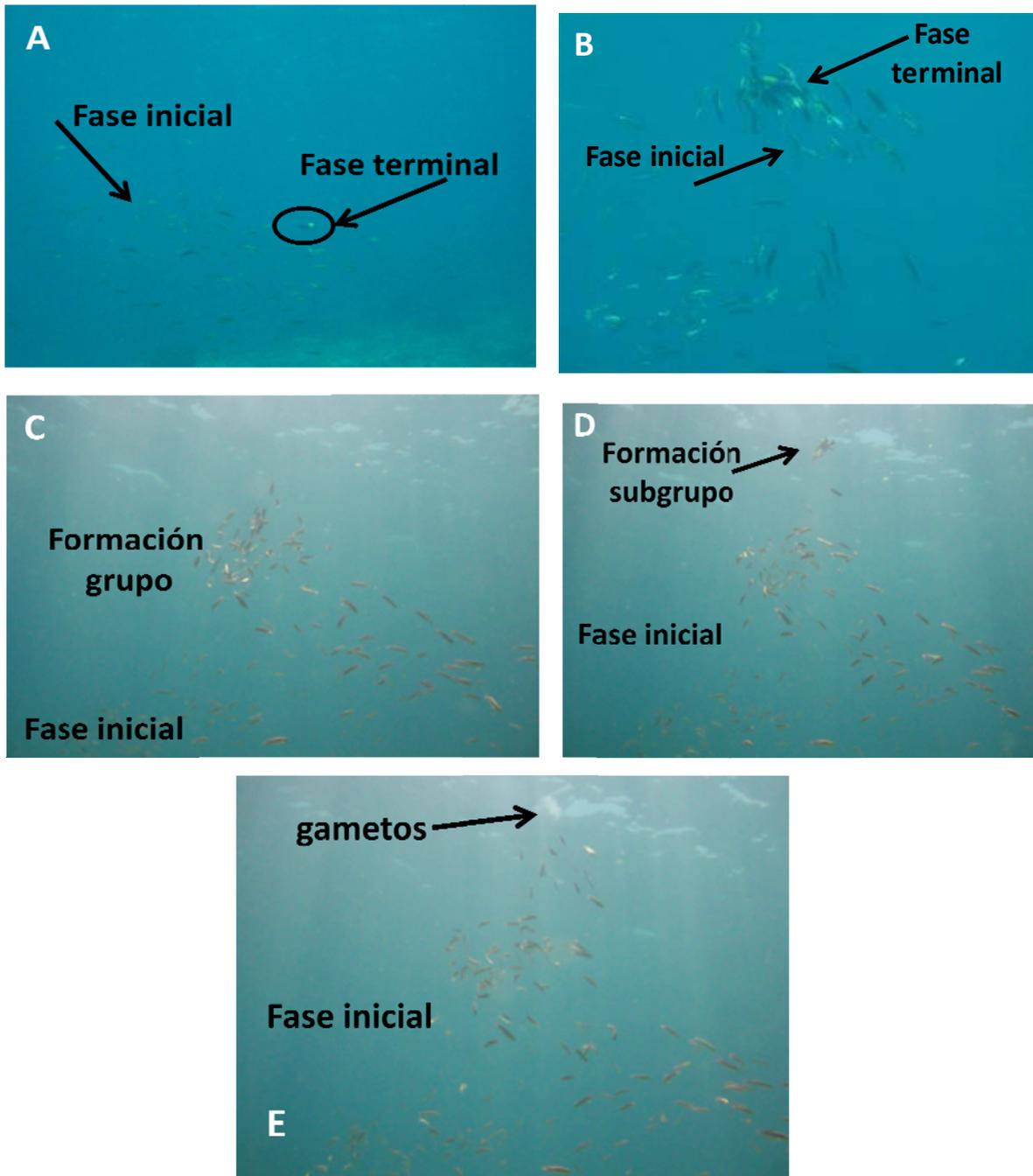


Figura 45. Categorías de comportamiento realizadas por *T. lucasanum* (ver tabla 10 para equivalencia de siglas). **A:** un macho en fase terminal rodea una agrupación (categoría RA); **B:** liberación de gametos por parte de organismos en fase inicial y por un macho en fase terminal (categorías DE y E); **C:** formación de un grupo a media agua (categoría AGR); **D:** formación de un subgrupo de aproximadamente de 11 organismos en fase inicial, cerca de la superficie (categoría **FSG**); **E:** liberación de gametos por parte de organismos en fase inicial (categoría **DE**).

El comportamiento reproductivo de *C. rivulatus*, se desglosó 12 categorías, las cuales se describen en la Tabla 11.

Tabla 11. Categorías que describen el comportamiento reproductivo de *C. rivulatus*.

CLAVE	CATEGORIA COMPORTAMIENTO	EJECUTANTE	DESCRIPCIÓN
VT	Vigilancia del territorio	Macho dominante (< 40 cm)	Recorridos sobre todo el territorio, vigilando que ningún pez se acerque. Se mantiene en nado constante o reposando unos segundos sobre éste.
PER	Persecución	Macho dominante (< 40 cm)	Nada directamente hacia un macho subordinado que se encuentre dentro de un radio de 2 m dentro de su territorio. Las aletas se observan completamente distendidas y el nado es rápido. Produce sonidos sacudiendo bruscamente la aleta caudal.
DCT	Desplazamiento	Macho dominante (< 40 cm)	Desplazamiento hacia el centro del territorio, que corresponde a la parte más elevada del sustrato.
IN	Incitación	Macho dominante (< 40 cm)	Cuando no hay machos subordinados cerca, establece contacto físico con alguna de las hembras que estén dentro del territorio.
E	Eyaculación	Macho dominante (< 40 cm)	Desplazamiento hacia la superficie con la posición del cuerpo vertical. Eyacula. Posteriormente regresa a la parte más elevada de su territorio (Figura 46; A y B).
IA	Inactivo	Macho subordinado. Coloración oscura (30 cm–40 cm)	Reposo sobre el sustrato en los límites del territorio del macho dominante (Figura 46; C).
DLT	Desplazamiento lejos del territorio	Macho subordinado. Coloración oscura (30 cm–40 cm)	Se aleja del territorio.
INMS	Incitación macho subordinado	Macho subordinado. Coloración oscura (30 cm–40 cm)	Toma ventaja de que el dominante está eyaculando con alguna hembra del harén para establecer contacto físico con una hembra del grupo y la conduce a la superficie (Figura 46; C).

Tabla 11. Continuación.

CLAVE	CATEGORIA COMPORTAMIENTO	EJECUTANTE	DESCRIPCIÓN
FE	Falsa Eyaculación	Macho subordinado. Coloración oscura (30 cm – 40 cm)	Desplazamiento hacia la superficie, con la posición del cuerpo vertical. No se produce eyaculación.
ES	Eyaculación	Macho subordinado Coloración oscura (30 cm–40 cm)	Desplazamiento hacia la superficie, con la posición del cuerpo vertical. Se produce eyaculación. El individuo se desplaza fuera del territorio del macho dominante.
IAH	Inactiva	Hembras (20 cm). Coloración oscura	La hembra reposa sobre el sustrato, a 50 cm aproximadamente del centro del territorio del macho dominante.
DE	Desove	Hembras (20 cm). Coloración oscura	Desplazamiento hacia la superficie con la posición del cuerpo vertical. Desova y luego se desplaza hacia lo más elevado de la roca (Figura 46; A, B y C).

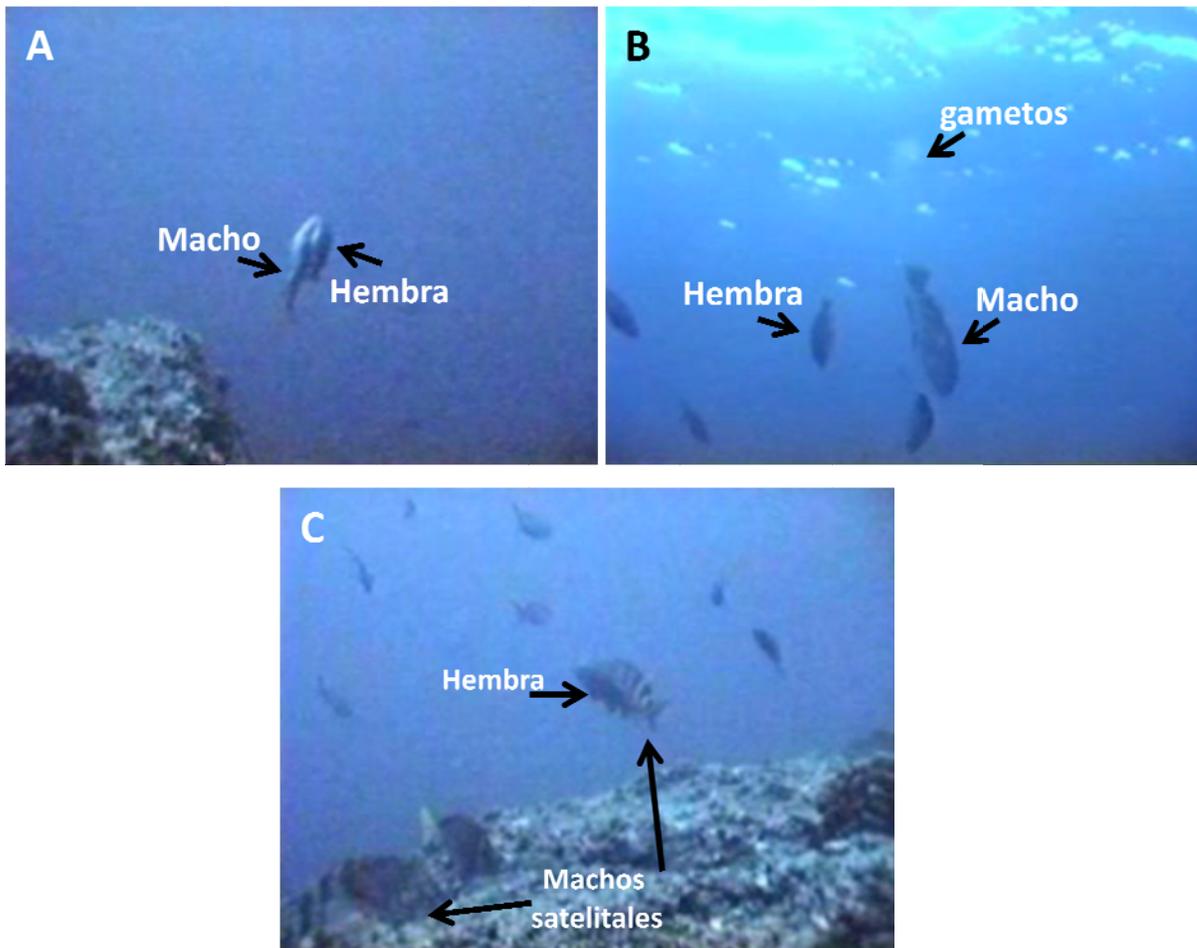


Figura 46. Categorías de comportamiento realizadas por *C. rivulatus* (ver Tabla 11 para equivalencias de siglas). **A:** eyaculación del macho dominante y desove de una hembra (categorías E y DE); **B:** el macho dominante y la hembra regresan al territorio (categorías E y DE); **C:** se muestra a dos machos subordinados o satelitales, uno de ellos reposando en el sustrato, el otro estableciendo contacto físico con una hembra del harén (categorías IA, INMS y DE respectivamente).

Las frecuencias de ocurrencia de cada categoría de comportamiento por especie se muestran en las Tablas 12, 13 y 14.

Tabla 12. Frecuencia de ocurrencia de las categorías de comportamiento observadas en tres especies de Pomacéntridos durante la preparación del sustrato, cortejo y formación de nido. Las siglas de las categorías se describen en la Tabla 8.

Categoría	Especie	<i>S. rectifraenum</i>	<i>M. dorsalis</i>	<i>A. troschelii</i>
	Número de eventos registrados	6	6	35
Frecuencia de aparición				
NGS		16.7	0	0
NHT		33.3	0	2.9
D		66.7	16.7	60
NLT		33.3	16.7	25.7
VT		100	100	60
E		66.7	16.7	60
NE		33.3	16.7	37.1
NFT		66.7	0	0
MS		100	83.3	71.4
DT		50	66.7	57.1
LN		66.7	0	31.4
RS		0	50	0
CC		0	50	0
NMA		0	50	0
MZA		0	0	0
LO		0	0	20
LA		0	0	34.3
NS		0	0	34.3
NG		0	0	2.9
GT		0	0	60
RNG		0	0	11.4
NCA		0	0	2.9

Tabla 13. Frecuencia de ocurrencia de las categorías observadas durante la preparación del sustrato cortejo y formación de nido de *T. lucasanum*. Las siglas de las categorías se describen en la Tabla 10.

Categoría	Número de eventos registrados
	Frecuencia de aparición
DSR	2.3
NGR	43.2
I	2.3
FI	2.3
RA	15.9
AT	4.5
FE	15.9
E	4.5
DCR	20.5
AGR	100
CFT	4.5
CO	65.9
FSG	100
DE	97.7
FDE	11.4

Tabla 14. Frecuencia de ocurrencia de las categorías observadas durante la preparación del sustrato cortejo y formación de nido de *C. rivulatus*. Las siglas de las categorías se describen en la Tabla 11.

Categoría	Número de eventos registrados
	Frecuencia de aparición
VT	100
PER	50
DCT	100
IN	100
E	100
IA	100
DLT	50
INMS	50
FE	50
ES	50
IAH	100
DS	100

7.2.1 Pomacéntridos

En *S. rectifraenum*, la preparación del territorio para la formación del nido es llevada a cabo por el macho. La actividad en la que invierte más tiempo es el nado estacionario. En cambio, durante la puesta del nido y mientras la hembra desova, se dedica mayormente a la vigilancia del territorio (Figura 47).

Durante la preparación del nido, el cortejo y la puesta el macho de *M. dorsalis* invierte casi todo su tiempo en vigilar. La hembra se dedica exclusivamente a desovar (Figura 48).

La principal actividad que realiza el macho de *A. troschellii* durante la preparación y mantenimiento del territorio es morder el sustrato, nadar de manera estacionaria dentro del territorio y hacia la superficie. La modificación y el mantenimiento del lugar de anidamiento pasan a segundo término (Figura 49; A). Durante el cortejo y puesta, el macho se dedica a cuidar el territorio y, en menor grado, a eyacular. La hembra se dedica casi exclusivamente a desovar (Figura 49; C).

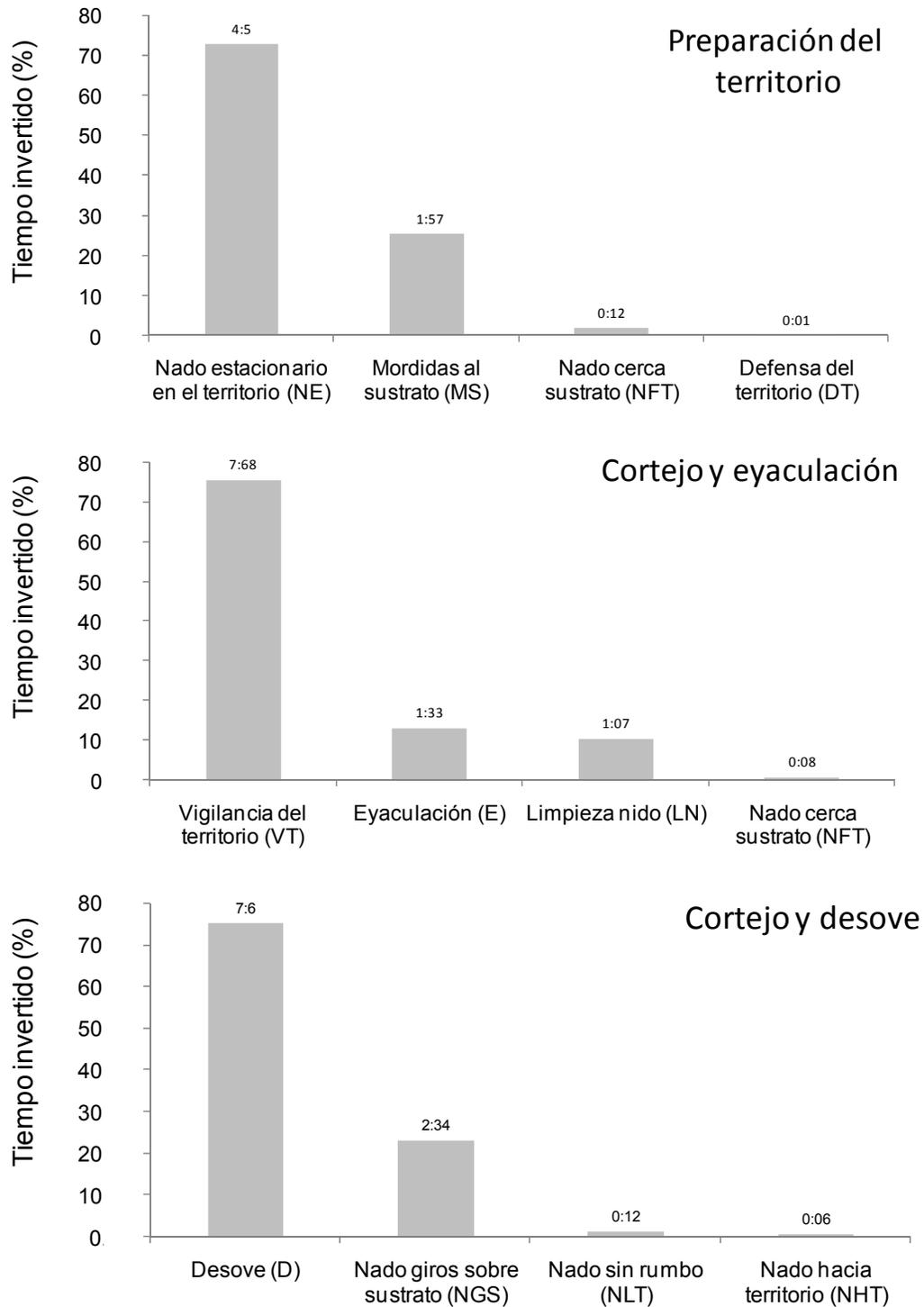


Figura 47. Tiempo invertido (%) en las categorías del comportamiento de *S. rectifraenum* con respecto al tiempo total del evento reproductivo (30 minutos aproximadamente). Preparación del territorio (A) cortejo y eyacuación (B) y cortejo y desove (C). Los números sobre las barras indican el tiempo de duración de cada categoría en minutos y segundos.

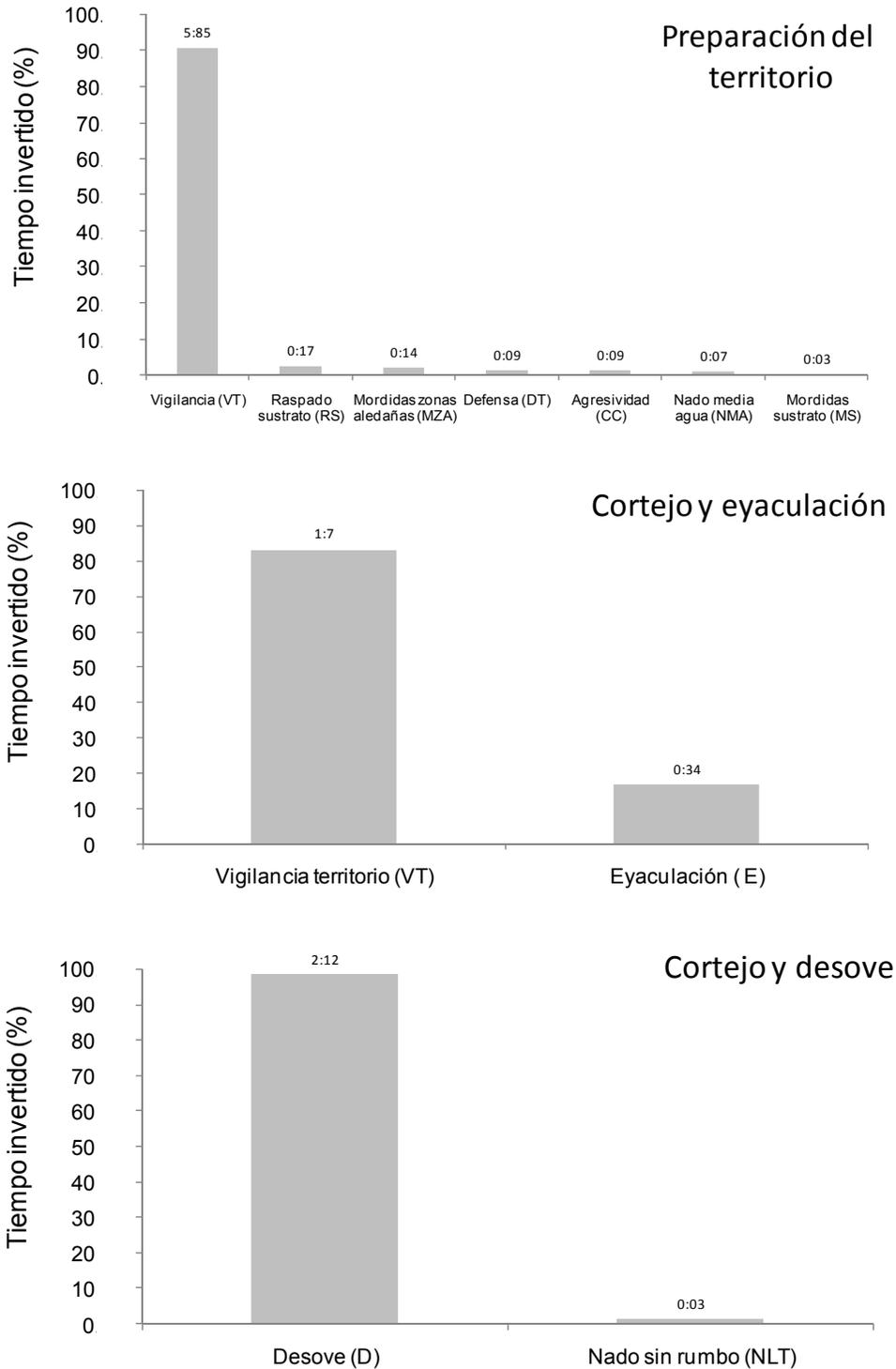


Figura 48. Tiempo invertido (%) en las categorías del comportamiento de *M. dorsalis* con respecto al tiempo evaluado del evento reproductivo (30 minutos aproximadamente). Preparación del nido (A) cortejo y eyaculación (B) el cortejo y desove (C). Los números sobre las barras indican el tiempo de duración de cada categoría en minutos y segundos.

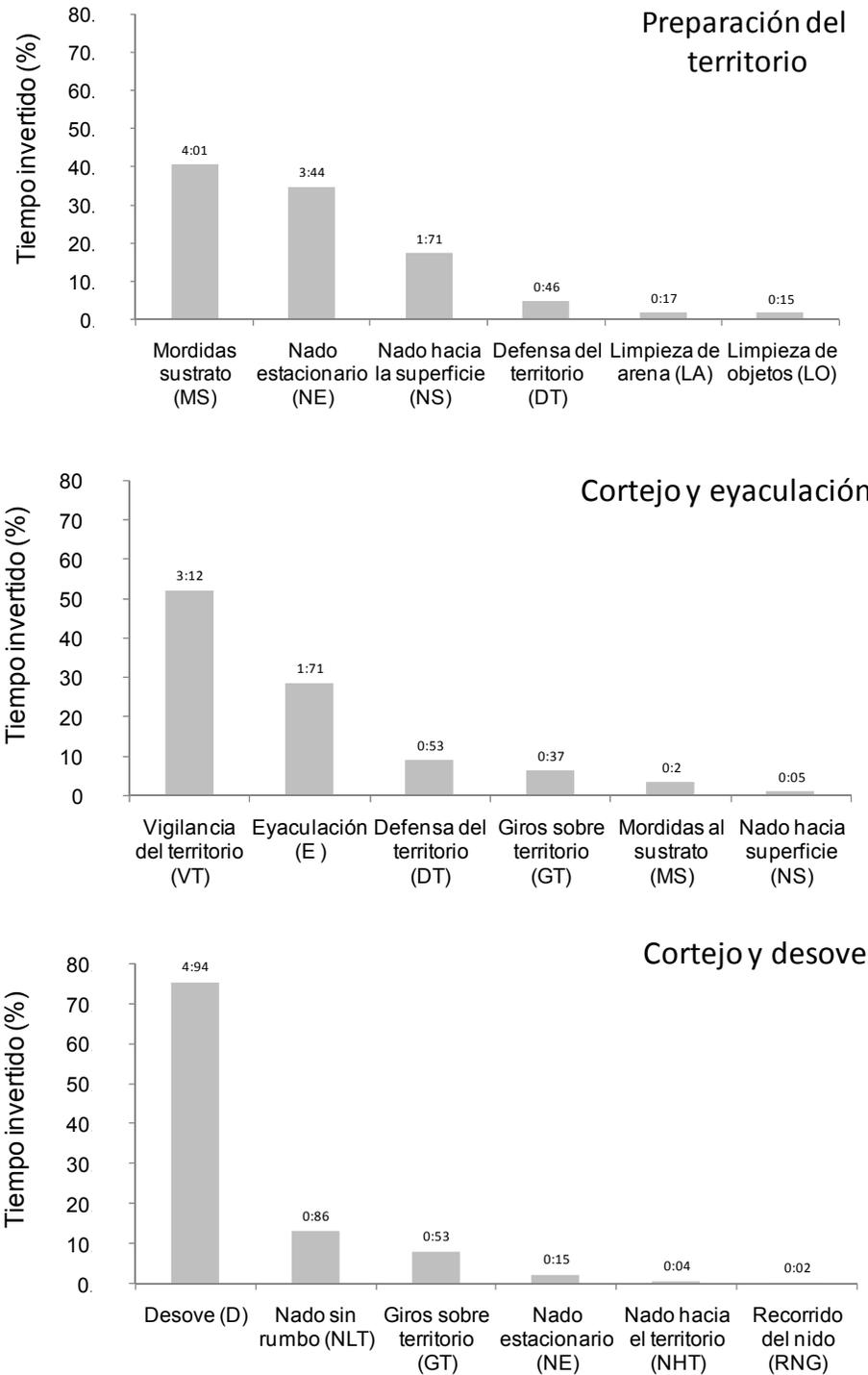


Figura 49. Tiempo invertido (%) en las categorías del comportamiento de *A. troschelii* con respecto al tiempo total evaluado del evento reproductivo (30 minutos aproximadamente). Preparación del nido (A) el cortejo y eyaculación (B) y el cortejo y desove (C). Los números sobre las barras indican el tiempo de duración de cada categoría en minutos y segundos.

7.2.2 Secuencias del comportamiento

El comportamiento reproductivo de la damisela Cortés, la damisela gigante y el mulegino se dividió en dos periodos, y el de la señorita arcoíris en tres. En el primer caso, el inicio del periodo se refiere a la formación del nido. Se observa que los patrones de comportamiento más frecuentes son el nado estacionario y las mordidas al sustrato. En el segundo periodo, se advierte la presencia de una hembra cuyas actividades más frecuentes son el desove y el recorrido en el nido; los machos vigilan el territorio y realizan eyaculaciones. Este periodo se conoce como cortejo y liberación de gametos (Figura 50).

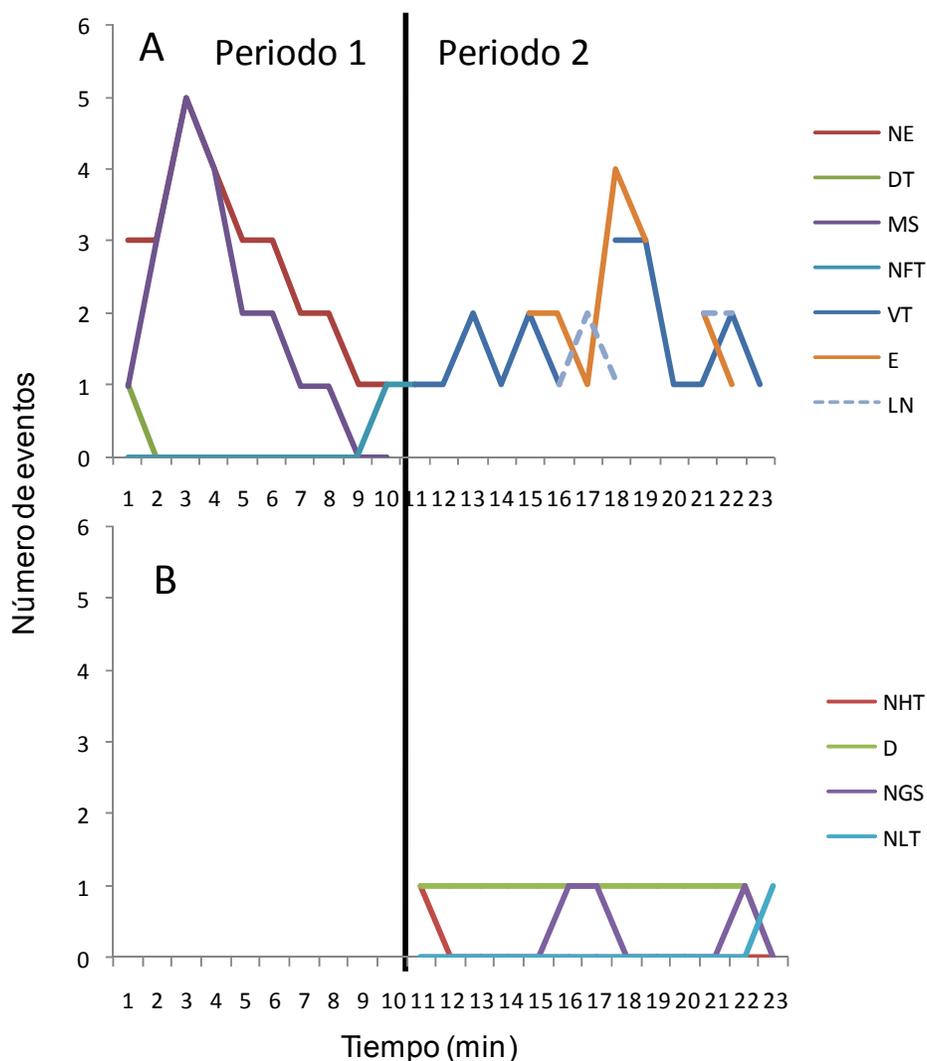


Figura 50. Ocurrencia de las categorías del comportamiento de *S. rectifraenum* a lo largo del tiempo de observación. (A) machos y (B) hembras. Ver Tabla 8 para el significado de las siglas.

En el caso de *M. dorsalis* los periodos consisten en la formación del nido, cortejo y la liberación de gametos. La formación del nido se caracteriza por la vigilancia, defensa del territorio y preparación del sustrato donde serán depositados los huevos. La preparación radica en morder y raspar el sustrato con las aletas pectoral y anal. En el cortejo y desove, el macho vigila el sustrato y lleva a cabo la fertilización de los huevos (Figura 51).

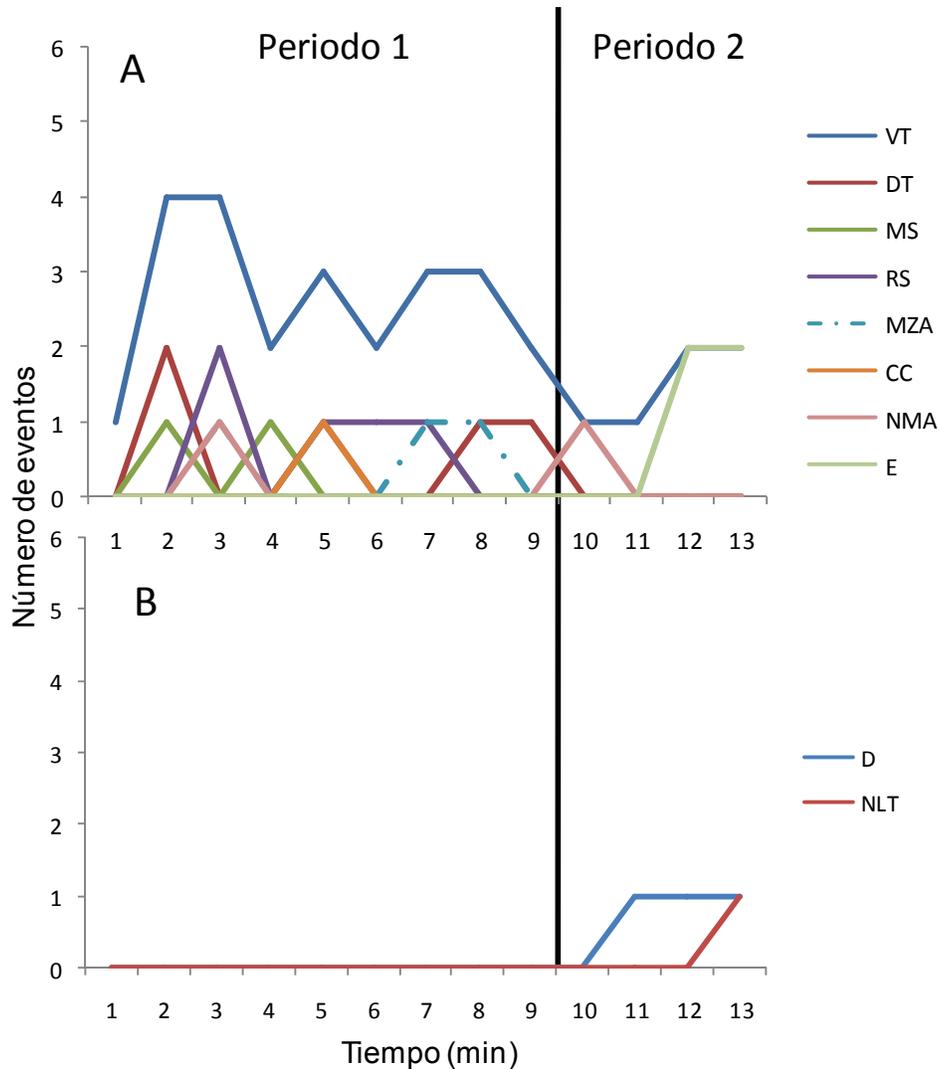


Figura 51. Ocurrencia de las categorías del comportamiento de *M. dorsalis* a lo largo del tiempo de observación. (A) machos y (B) hembras. Ver Tabla 8 para el significado de las siglas.

En *A. troschelii*, el primer periodo consiste en la formación del nido. El macho realiza mayormente un nado estacionario, vigilancia del territorio y preparación del sustrato. Excava un hueco en la arena, retira objetos pequeños del territorio y muerde el área donde serán depositados los huevos; se observa un nado hacia la superficie en busca de pareja. En el segundo periodo la pareja llega al territorio y da giros sobre éste junto con el macho; posteriormente suceden el desove y eyaculación. Al final la hembra se aleja de nido (Figura 52).

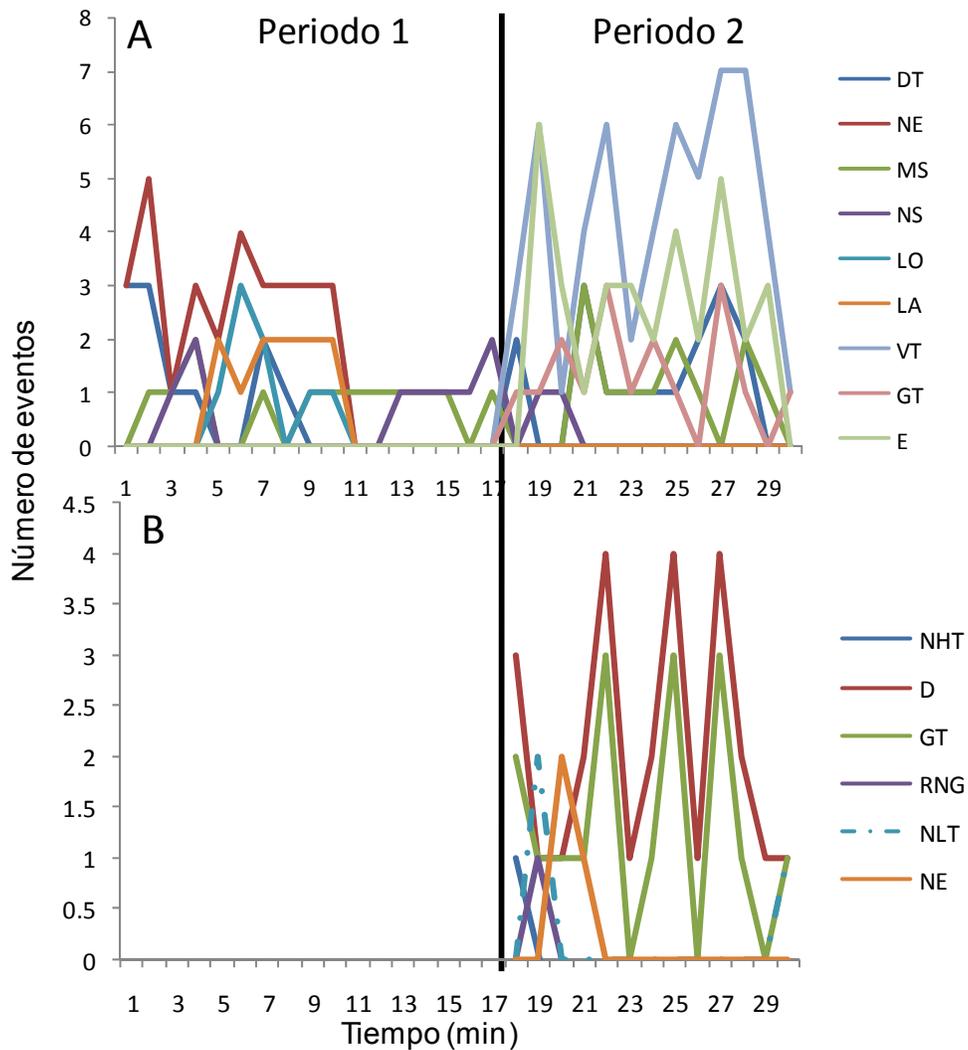


Figura 52. Ocurrencia de las categorías del comportamiento de *A. troschelii* a lo largo del tiempo de observación. (A) machos y (B) hembras. Ver Tabla 8 para el significado de las siglas.

En el caso de *T. lucasanum* durante el primero y segundo periodos se observa la mayor actividad del macho terminal. En el primero, el macho rodea un grupo y ocurren falsas eyaculaciones; los organismos de fase inicial forman grupos e interactúan con el macho terminal. En el segundo periodo continúan las falsas eyaculaciones y se presentan eyaculaciones verdaderas; continúan estos dos patrones de comportamiento y se advierten falsas eyaculaciones y desoves, cuya frecuencia aumenta hacia el final del evento (Figura 53). En el tercer periodo solo se presentan falsas eyaculaciones por parte del macho en fase terminal, así como su desplazamiento hacia otro grupo.

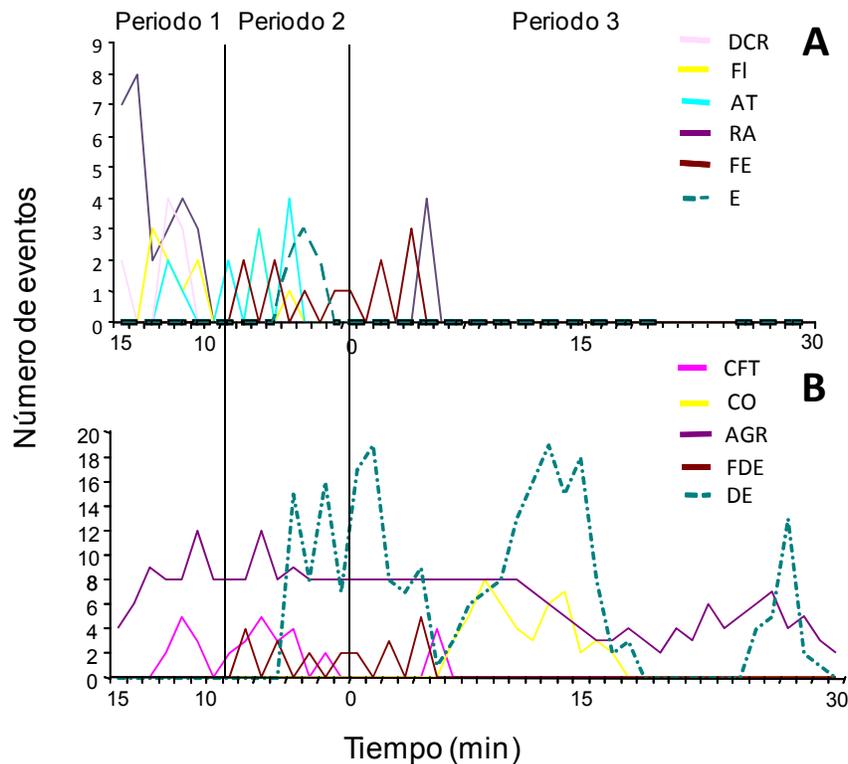


Figura 53. Ocurrencia de las categorías del comportamiento de *T. lucasanum* a lo largo del tiempo de observación. (A) machos en fase terminal y (B) machos y hembras en fase inicial. Ver Tabla 10 para el significado de las siglas.

7.2.3 Diagramas cinemáticos

7.2.3.1 *S. rectifraenum*

Durante la preparación del sustrato para construir el nido por parte del macho, el nado estacionario (NE) y las mordidas al sustrato (MS) son las actividades del macho que presentan mayor grado de reciprocidad (Figura 54). Al formar el nido, la mayor interacción se da entre la eyaculación (E) y la limpieza del mismo (LN; Figura 54; Anexos 6 a 11).

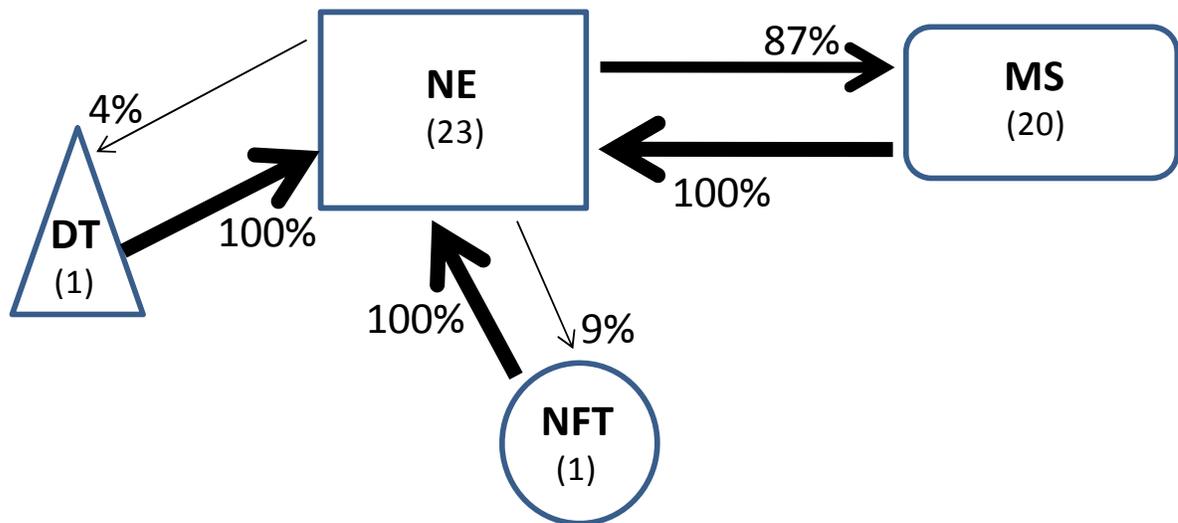


Figura 54. Diagrama cinemático correspondiente a la preparación del sustrato para la formación del nido en *S. rectifraenum*. Dentro de las cajas indica el número de transiciones para cada categoría de comportamiento. Ver Tabla 8 para el significado de las siglas.

Después de que el macho eyacula (E) más de la mitad de las veces se dedica a vigilar el territorio (VT) y ocasionalmente limpia el nido (LN). Sin embargo, tras de nadar fuera del territorio (NFT) invariablemente vigila y luego limpia el nido (LN) (Figura 55).

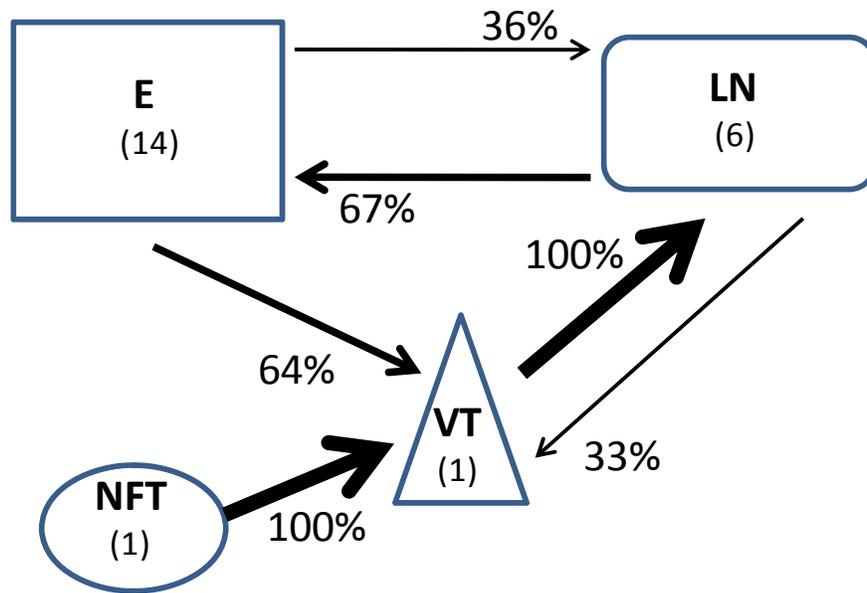


Figura 55. Diagrama cinemático correspondiente a la formación del nido por parte de machos de *S. rectifraenum*. Dentro de las cajas se indica el número de transiciones para cada categoría de comportamiento. Ver Tabla 8 para el significado de las siglas.

En lo que respecta a la hembra, mientras prepara el nido, ésta puede alternar de manera indistinta las actividades de desove (D) nada girando sobre el territorio (NGS). No obstante, toda vez que arriba al territorio (NHT) o recorre el nido, después desova (D) (Figura 56).

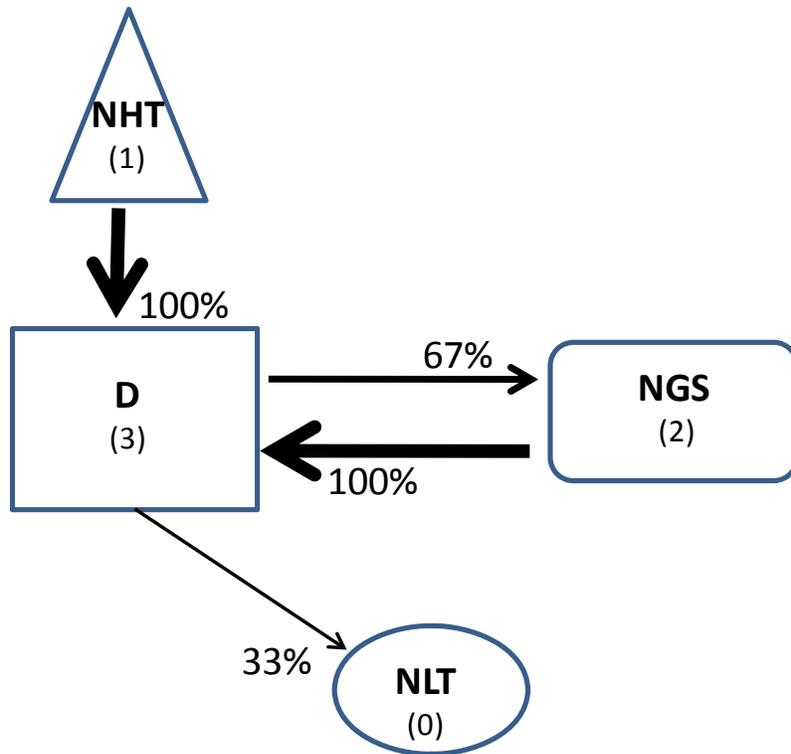


Figura 56. Diagrama cinemático correspondiente a la formación del nido por parte de hembras de *S. rectifraenum*. Dentro de las cajas se indica el número de transiciones para cada categoría de comportamiento. Ver Tabla 8 para el significado de las siglas.

7.2.3.2 *M. dorsalis*

Durante los preparativos para la anidación, los machos se dedican mayormente a vigilar su territorio (VT) alternando actividades menos frecuentes como mordisquear (MS) merodear (NMA) y raspar el sustrato (RS). También es notable que cuando desvían la atención del nido para defenderlo, siempre regresan a revisarlo (VT) y adecuarlo nuevamente (MZA; Figura 57; Anexos 12 a 17).

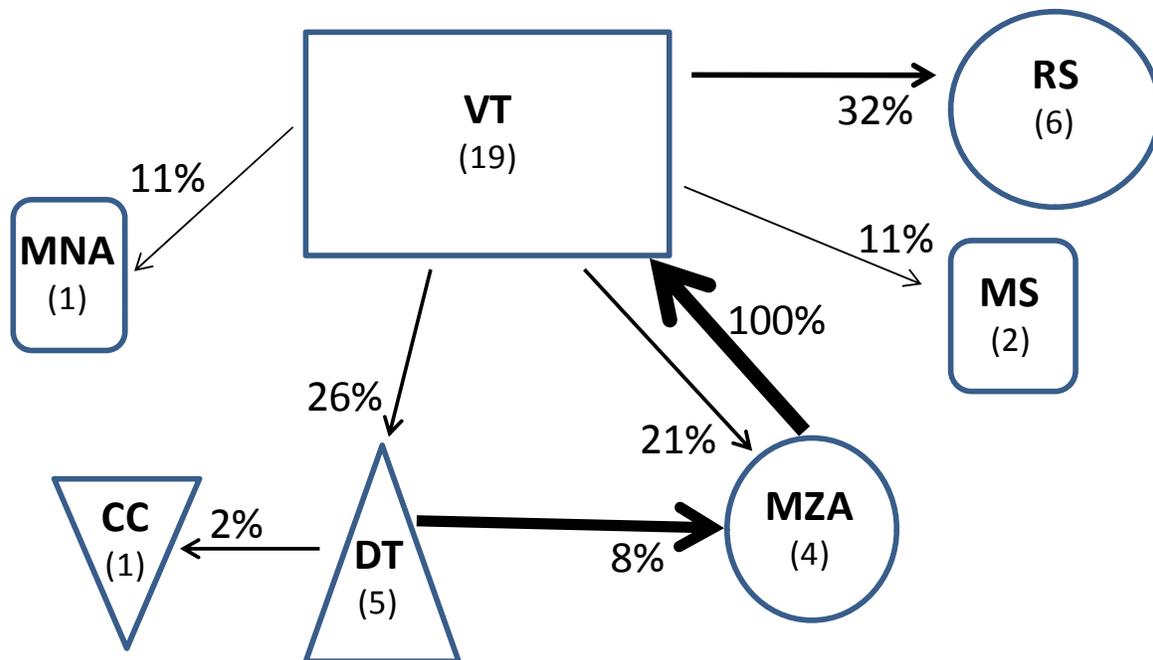


Figura 57. Diagrama cinemático correspondiente a la vigilancia y modificación del territorio por parte de un macho de *M. dorsalis*. Dentro de las cajas se indica el número de transiciones para cada categoría de comportamiento. Ver Tabla 8 para el significado de las siglas.

Los machos siempre vigilan el territorio (VT) después de eyacular (E) y viceversa. En el caso de la hembra el desove (D) siempre precede al nado sin rumbo lejos del territorio (NLT).

7.2.3.3 *A. troscheli*

Aunque el macho adopta una postura estacionaria (NE) la cual es la actividad más frecuente durante la preparación del territorio, la transición entre ésta y otras categorías de comportamiento es relativamente más dinámica. Por ejemplo, después de morder el sustrato (MS) el macho bien puede mantenerse quieto (NE) nadar hacia la superficie (NS) batir las aletas sobre el sustrato de anidación (LA) o salir a defender su territorio (DT). En general la alternancia entre estas actividades se centra en mantener preparado y limpio el sustrato (Figura 58; Anexos 18 a 23).

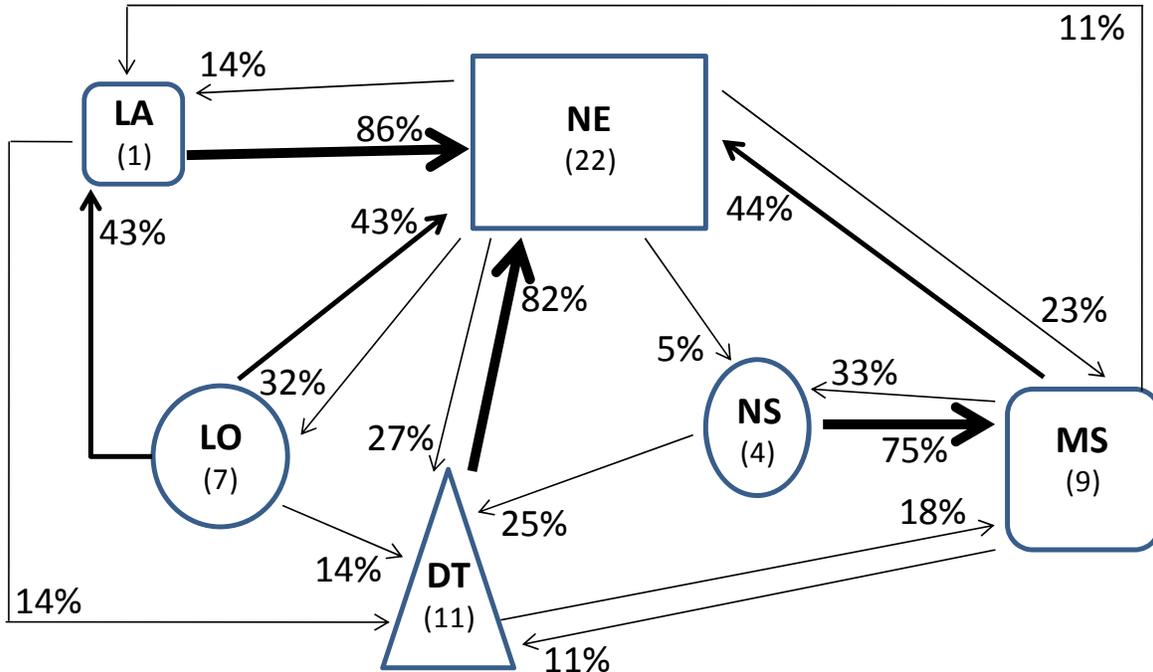


Figura 58. Diagrama cinemático correspondiente preparación del sustrato para la anidación por parte de un macho de *A. troschellii*. Dentro las cajas se indica el número de transiciones para cada categoría de comportamiento. Ver Tabla 8 para el significado de las siglas.

La formación del nido por parte del macho de *A. troschellii* es un comportamiento relativamente más complejo que los casos anteriores pero claramente centrado en la vigilancia del territorio. Por ejemplo, una vez que termina de eyacular (E) lo más probable es que continúe vigilando pasiva (VT) o activamente dando giros (GT) y mordiendo el sustrato (MS) y/o nadando hacia la superficie (NS); invariablemente el macho regresa a vigilar su territorio (Figura 59).

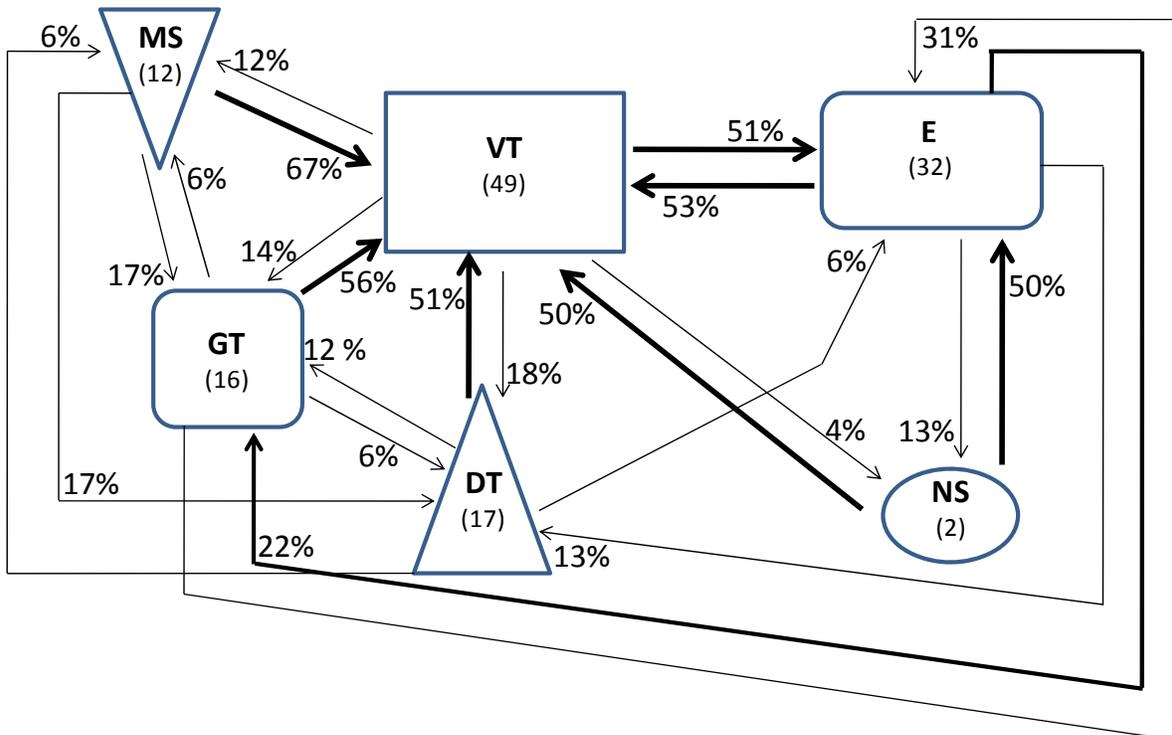


Figura 59. Diagrama cinemático correspondiente a la formación del nido por parte de un macho de *A. troschelii*. Dentro de las cajas se indica el número de transiciones para cada categoría de comportamiento. Ver Tabla 8 para el significado de las siglas.

Por otra parte, la hembra, adopta una actitud más pasiva que el macho, transitando desde fuera (NLT) hacia dentro del territorio (NHT) para desovar (D) y merodea alrededor de éste (NE, GT y RNG; Figura 60).

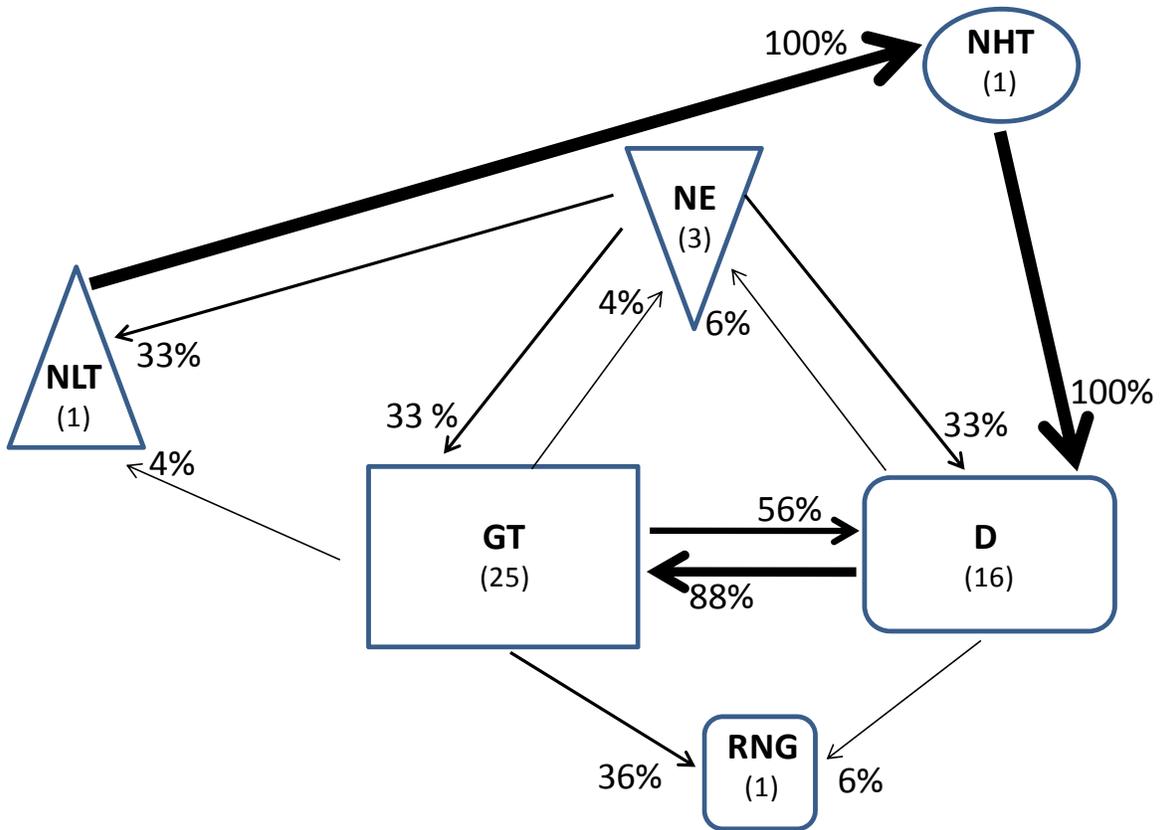


Figura 60. Diagrama cinemático correspondiente a la formación del nido por parte de una hembra de *A. troscheli*. Dentro de las cajas se indica el número de transiciones para cada categoría de comportamiento. Ver Tabla 8 para el significado de las siglas.

7.3 Uso del arrecife durante la reproducción

7.3.1 Pomacéntridos

Las especies formadoras de nidos (*S. rectifraenum*, *M. dorsalis*, y *A. troscheli*) como se describió anteriormente, presentan un traslape en la época reproductiva. Se registró la presencia de nidos de junio a septiembre, aunque los censos se extendieron hasta octubre.

En el caso de *S. rectifraenum*, se registraron 18 nidos. El mayor número de nidos se presentó a principios de agosto y septiembre, durante la luna nueva, cuando el nivel medio de marea fue bajo. Con respecto a la temperatura, en los meses de agosto y septiembre se registran los valores más altos (hasta 30 °C). En luna llena, se registraron 5 nidos en los meses de junio (25.5 °C) y agosto (29.2 °C). En ambos casos también se observó que el nivel medio de marea era bajo (Figura 61, A).

Para *M. dorsalis*, se observaron tres nidos a principios de agosto, en luna nueva, y nueve a mediados del mes, en luna llena. Los eventos concurren cuando el nivel medio de marea tendía a bajar (Figura 61, B).

A. troschellii, es la especie que mostró un mayor número de nidos (224). La mayor parte de ellos se registraron en junio y julio, cuando la temperatura fue más baja (25.5 °C; Figura 61, C).

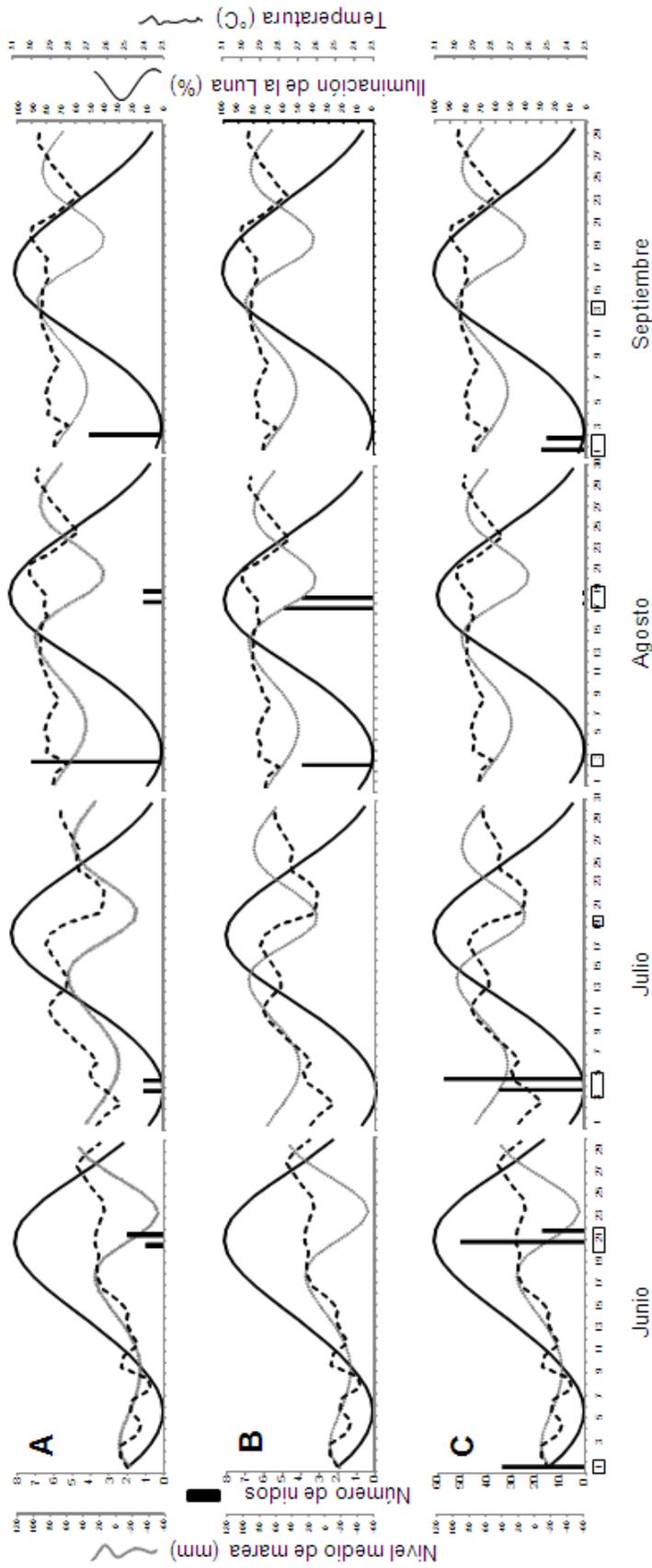


Figura 61. Variación diaria del nivel medio de marea (línea gris continua) porcentaje de iluminación de la luna (línea negra continua) y la temperatura superficial del mar (línea punteada) y número de nidos registrados (columnas) de *S. rectifraenum* (A) *M. dorsalis* (B) y *A. troscheffi* (C) durante la temporada reproductiva del 2005. Se muestra en cuadros los días cuando se realizaron los censos.

La especie que presentó una mayor abundancia y una menor distancia promedio entre nidos fue *A. troschelii* (270 nidos-1.9 m; Figura 62, C) a diferencia de *S. rectifraenum* (18 nidos-6.4 m; Figura 62, A) y *M. dorsalis* (13 nidos-10.8 m; Figura 62, B).

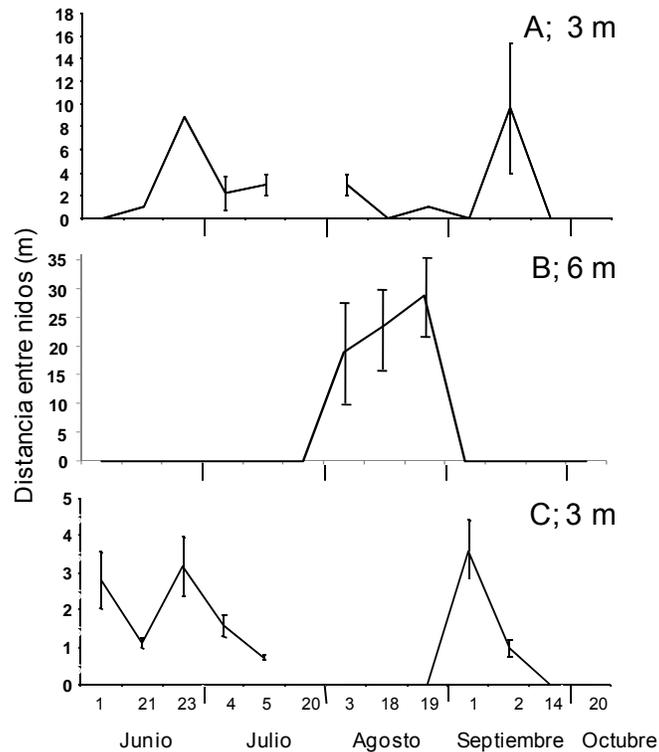


Figura 62. Distancia entre nidos (m) de *S. rectifraenum* (A) *M. dorsalis* (B) y *A. troschelii* (C). Las barras indican el error estándar. Se indica la profundidad a la cual se realizaron los censos.

En las tres especies la puesta ocurrió durante el día, participando solamente dos organismos por evento (macho y hembra). En *S. rectifraenum* se registró una sola puesta a las 11:00 h, cuando la temperatura y el nivel de marea comenzaron a incrementarse (Figura 63, A). En *A. troschelii* se registraron 35 puestas el 5 de julio de 2005 entre las 10:00 h-12:00 h. A las 10 de la mañana se presentaron la temperatura (25.6 °C) y pleamar más bajas del día. Entre las 17:00 h-17:30 h se registró una puesta, este evento correspondió con el valor más alto de temperatura en el día y con el inicio de la pleamar más alta (Figura 63, B).

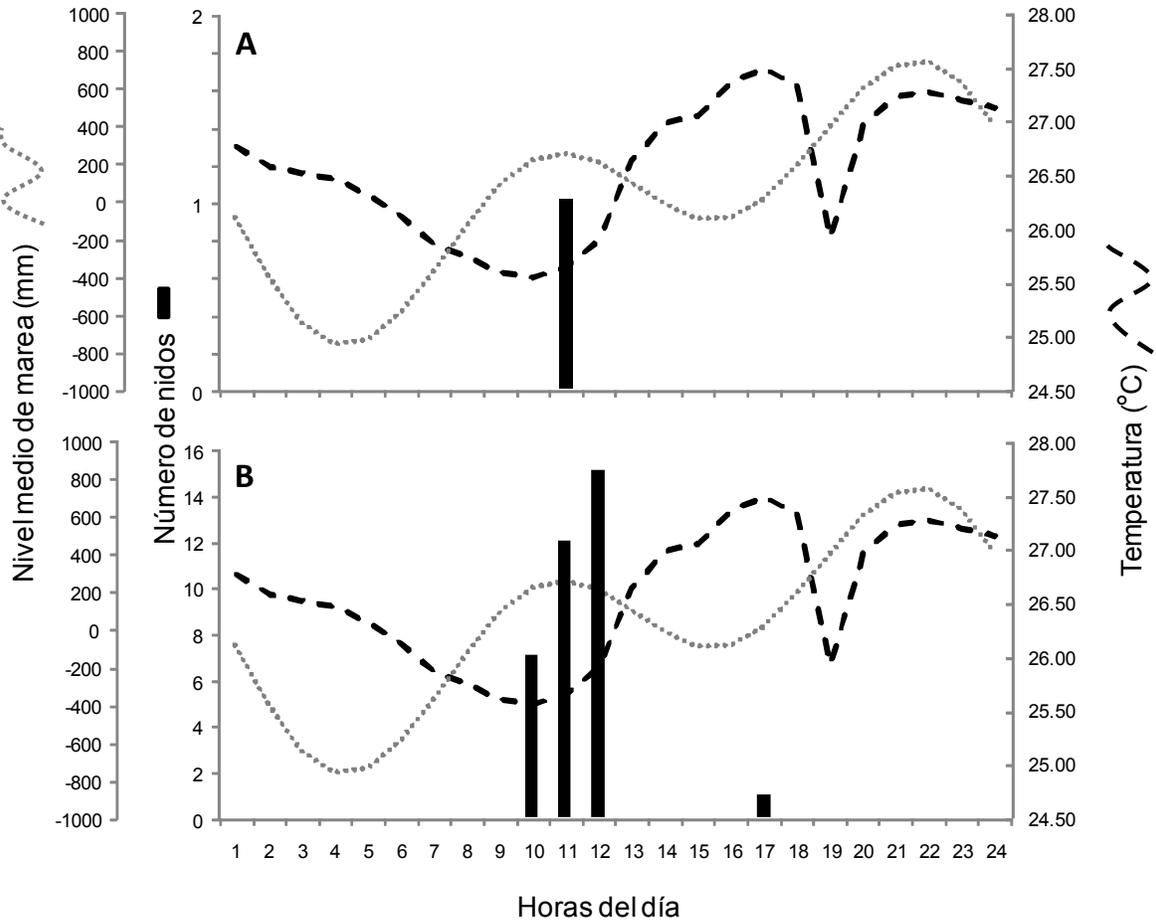


Figura 63. Variación del nivel medio de marea (línea gris punteada) temperatura superficial del mar (línea negra punteada) y su relación con el número de nidos de *S. rectifraenum* (A) y *A. troschellii* (B; columnas) registrados el 5 de julio de 2005.

El día 3 de agosto, se registraron dos puestas de *M. dorsalis* entre las 12:00 h y 14:00 h, justo después de la pleamar y la temperatura más baja (Figura 64).

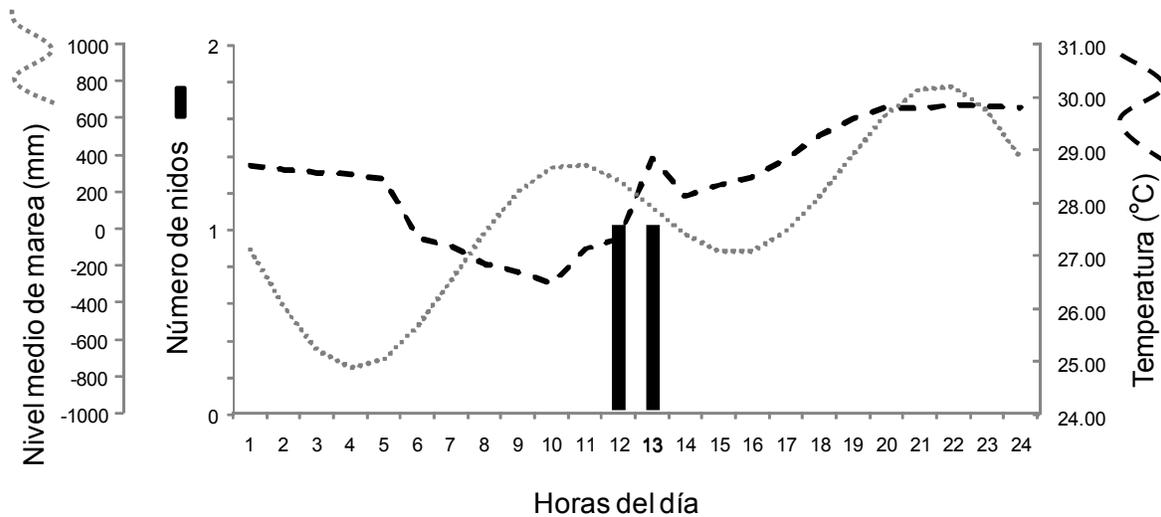


Figura 64. Variación del nivel medio de marea (línea gris punteada) temperatura superficial del mar (línea negra punteada) y número de nidos de *M. dorsalis* (columnas) registrados el día 3 de agosto de 2005.

Mediante análisis histológico se comprobó que los organismos que se encontraban anidando eran machos. La única especie que presentó un patrón de color diferente al momento de la anidación fue *A. troschellii*; en este caso el macho presentó una coloración azul oscuro.

Se determinó que existe una segregación espacial en el arrecife para el establecimiento de sus nidos, la cual está dada por la preferencia del sustrato para la anidación y/o por la profundidad. *A. troschellii* tiende a anidar en un sustrato de roca con arena (71% de los nidos expuestos) y *S. rectifraenum* en rocas: la mayoría de nidos estaban protegidos (78%; Figura 65). Ambas especies presentan una alta frecuencia de aparición a 3 m de profundidad, mientras que *M. dorsalis*, también anida sobre rocas (100% de los nidos expuestos) pero lo hace a 6 m de profundidad (Tabla 15).

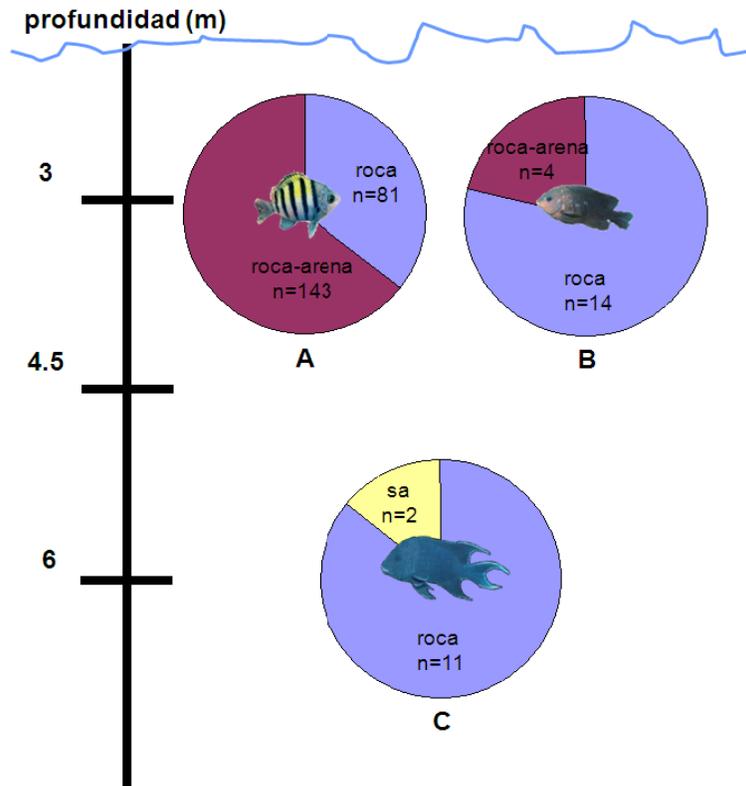


Figura 65. Segregación por profundidad y tipo de sustrato del anidamiento de de *A. troschelii* (A) *S. rectifraenum* (B) y *M. dorsalis* (C). sa= sustrato artificial. n=número de nidos.

Tabla 15. Sustrato de desove, profundidad de anidación, sexo encargado de la limpieza y cuidado del nido en las especies de Pomacéntridos analizadas en el presente trabajo.

Especie	Localización de los nidos y sustrato de preferencia	Sexo encargado de la limpieza y método usado para su limpieza
<i>S. rectifraenum</i>	Roca y grietas; 3 m de profundidad	♂ Mordidas
<i>A. troschelii</i>	Roca- Arena; 3 m de profundidad	♂ Mordidas, barrido de arena, conchas y piedras con aletas y boca.
<i>M. dorsalis</i>	Roca; 6 m de profundidad	♂ Mordidas

7.3.2 *T. lucasanum*

Durante la temporada reproductiva de *T. lucasanum* (junio a octubre) se registraron 47 eventos de desove entre las 10:30 h y 16:15 h. Estos eventos se presentaron tanto en luna nueva como en luna llena, en la mayoría de los casos cuando el nivel medio de marea era bajo. A mediados de septiembre, cuando la temperatura promedio del mar es la más alta del año, la actividad reproductiva se intensificó (Figura 66). La liberación de los gametos se realiza en rocas salientes entre los 2 m y 5 m de profundidad, donde la corriente de agua es comparativamente fuerte.

En septiembre se registraron 29 eventos reproductivos, 10 el día primero y 19 el día 12, entre las 10 y 15 h. De manera general, el número máximo de eventos coincide tanto con niveles altos de marea como con bajas temperaturas (Figura 67).

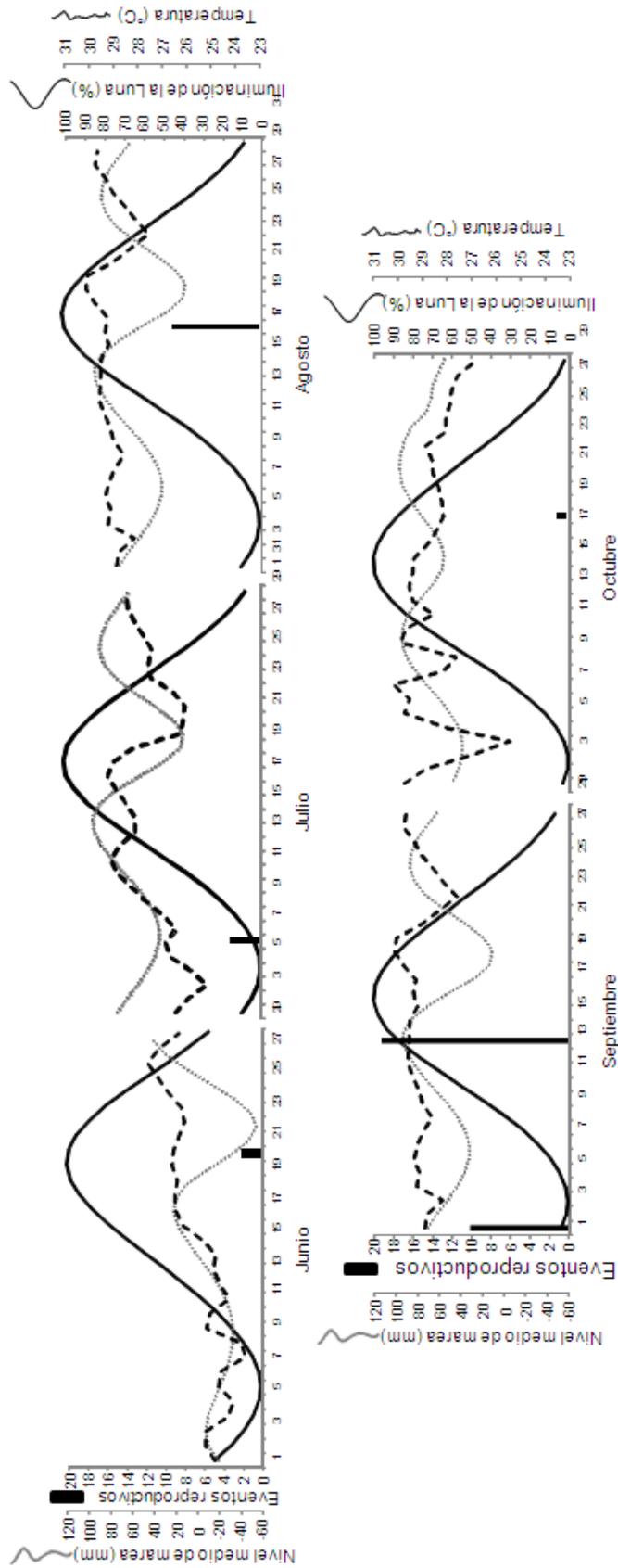


Figura 66. Variación diaria del nivel medio de marea (línea gris) porcentaje de iluminación de la luna (línea negra) y la temperatura superficial del mar (línea punteada) con respecto al número de eventos reproductivos de *T. lucasanum* (columnas) registrados durante la temporada reproductiva del 2005.

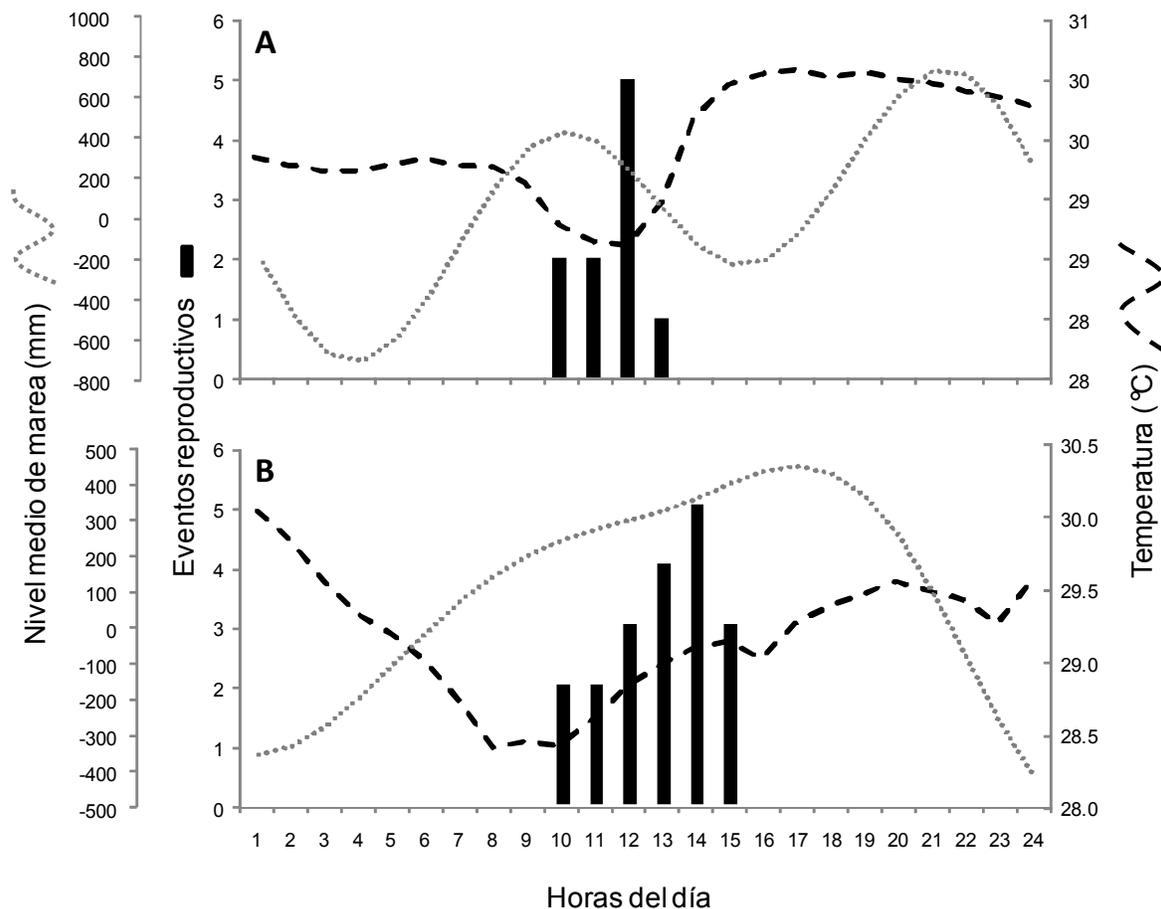


Figura 67. Variación del nivel medio de marea (línea gris punteada) temperatura superficial del mar (línea negra punteada) y número de eventos reproductivos (columnas) de *T. lucasanum*, registrados durante el primero (A) y 12 de septiembre (B) de 2005.

7.3.3 *C. rivulatus*

El comportamiento reproductivo de *C. rivulatus* se observó a finales de septiembre de 1999, media hora antes del ocaso, concordando con la luna llena y un incremento en el nivel medio de marea. La temperatura promedio en este mes fue de las más altas del año (29°C; Figura 68). Los organismos participantes se ubicaron en zonas someras de aproximadamente 2 m de profundidad, donde la corriente es comparativamente fuerte.

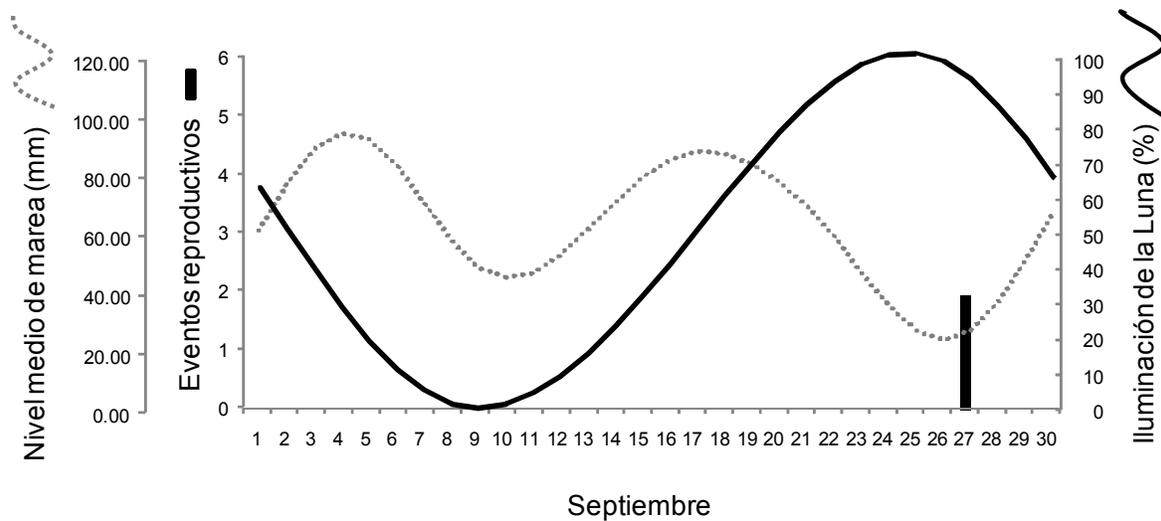


Figura 68. Variación diaria del nivel medio de marea, del porcentaje de iluminación de la luna (línea continua) y el nivel medio de marea (línea discontinua) con respecto al número de eventos reproductivos registrados de *C. rivulatus*.

El 20 de septiembre de 1999, se registraron dos eventos reproductivos minutos antes del ocaso, que coincidieron con el segundo incremento del nivel medio de marea (Figura 69).

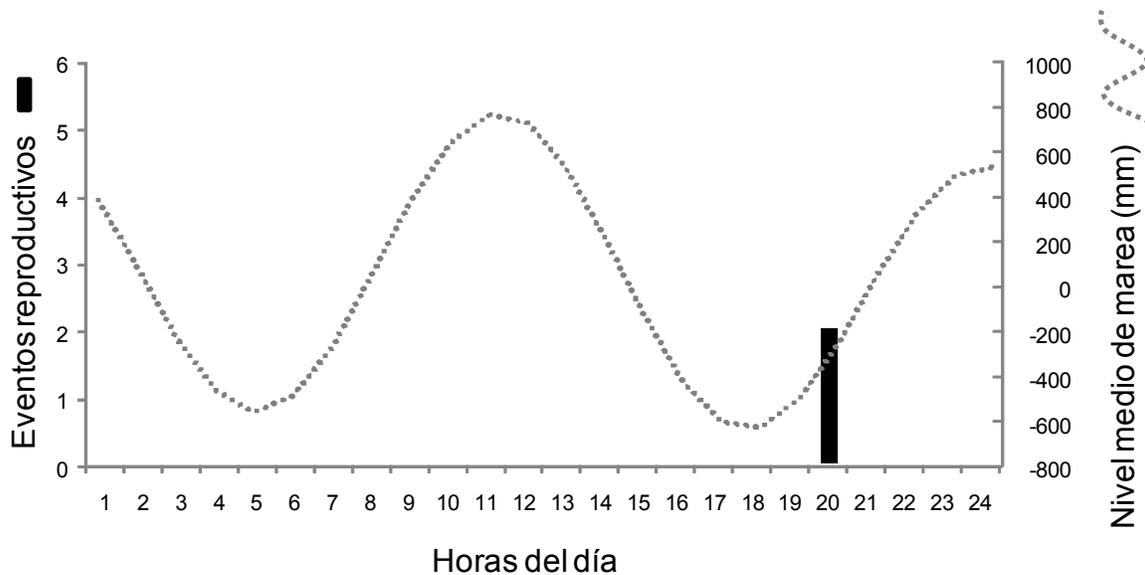


Figura 69. Variación del nivel medio de marea (línea punteada) y número de eventos reproductivos (columnas) registrados el 20 de septiembre de 1999 en *C. rivulatus*.

7.4 Descripción del comportamiento reproductivo

7.4.1 *S. rectifraenum*

El macho monopoliza un territorio somero (3 m aproximadamente) y protegido, normalmente entre piedras o grietas. Limpia el sustrato donde serán depositados los huevos, retirando invertebrados y algas por medio de mordidas. Después de preparar el sustrato para el nido, trata de llamar la atención de alguna hembra nadando cerca del fondo y dando giros. Una vez que la hembra es atraída al territorio, ésta comienza a depositar los huevos sobre el sustrato mientras el macho vigila y eyacula sobre la freza. Este evento dura alrededor de 1 h. Posteriormente, la hembra se aleja y el macho continúa con la vigilancia (Figura 70).

7.4.2 *M. dorsalis*

El macho elige un territorio sobre un sustrato firme, como rocas u objetos artificiales (restos de una embarcación) a una profundidad de aproximadamente 6 m. El macho limpia de epibiontes la superficie donde serán depositados los huevos mordiéndola o raspándola con las aletas dorsales y anales. En este caso, las actividades de defensa del territorio dependen del tipo de agresor. Si el agresor es de otra especie, el macho nada hacia él y lo aleja del territorio. Si el agresor es de la misma especie, el macho nada hacia él, cambia su coloración a una más pálida y yergue las espinas de las aletas adoptando una actitud notablemente agresiva.

Durante el cortejo, el macho sale del territorio y nada hacia media agua dando giros para captar la atención de la hembra. Si es atraída, ésta nada hacia el territorio y desova durante todo el tiempo que permanece ahí. Al igual que en *S. rectifraenum*, el desove dura aproximadamente 1 h. Mientras la hembra desova, el macho vigila el territorio y eyacula sobre los huevos depositados. Al terminar, la hembra se aleja y el macho permanece cuidando del nido (Figura 71).

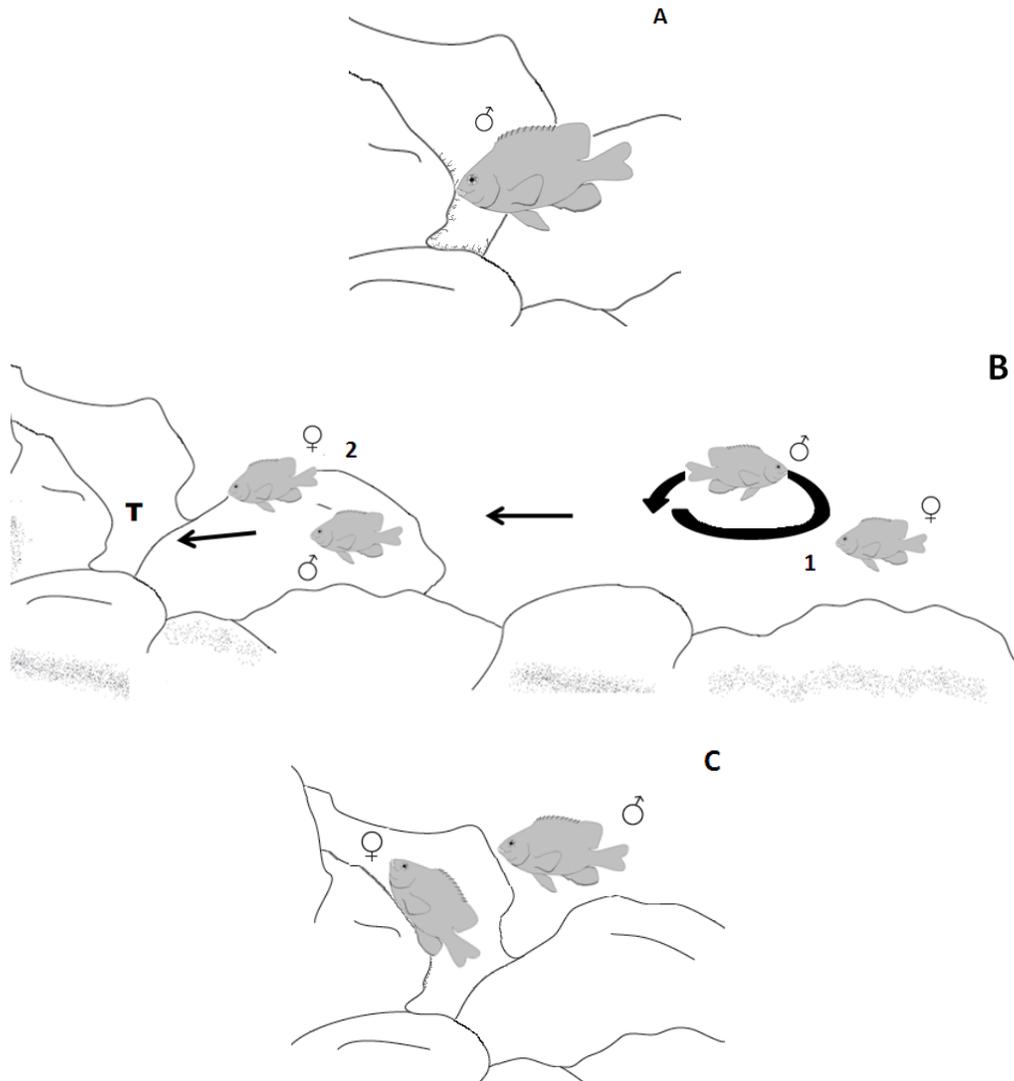


Figura 70. Esquema del comportamiento reproductivo de *S. rectifraenum*. **A**, preparación de sustrato para el asentamiento del nido por parte de un macho; **B**, 1: como parte del cortejo, el macho gira frente a una hembra, 2: ambos peces nadan con rumbo hacia el territorio del macho; **C**: formación del nido, en el cual la hembra fija los huevos en el sustrato previamente preparado por el macho, este ultimo vigila el territorio (T).

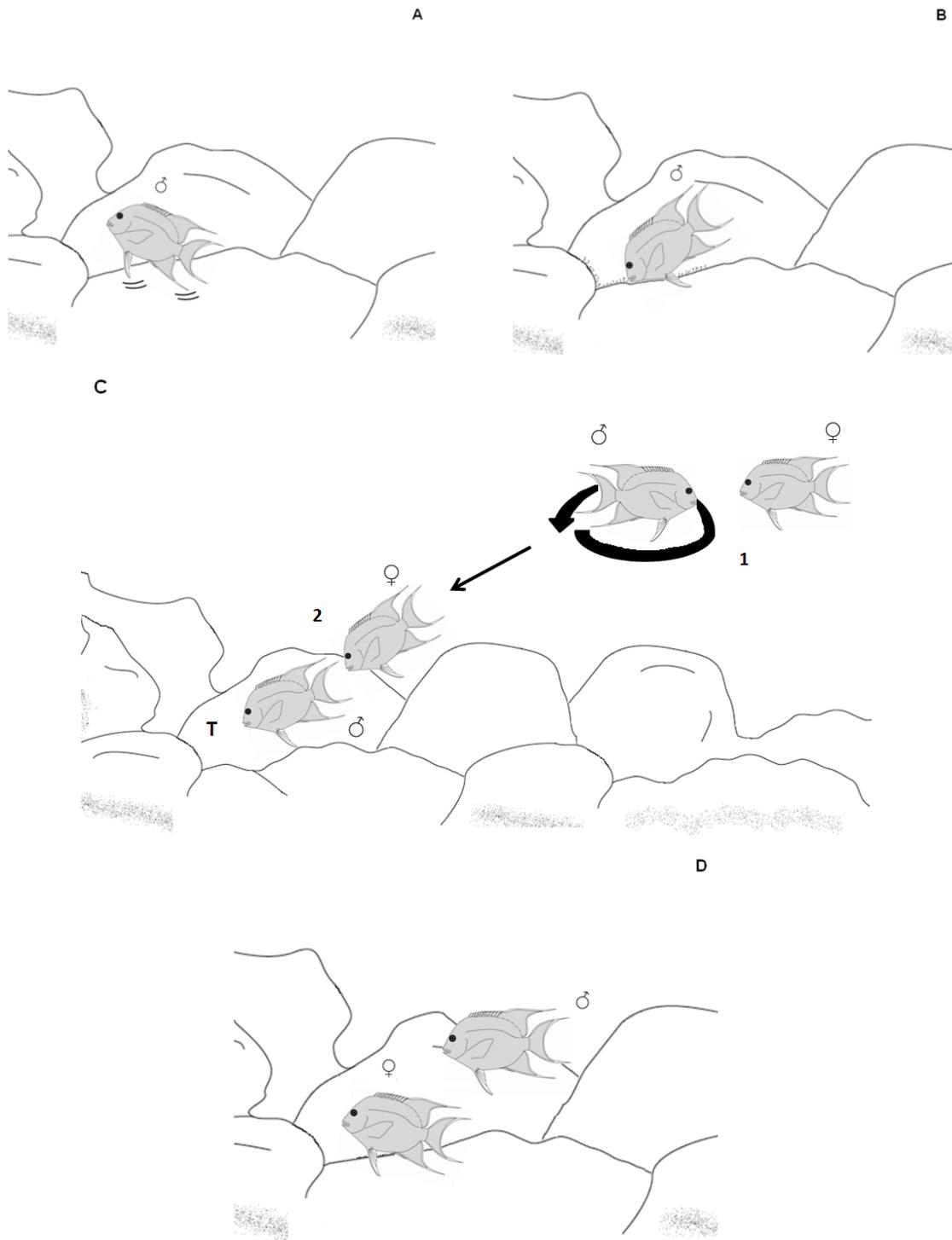


Figura 71. Esquema del comportamiento reproductivo de *M. dorsalis*. Preparación de sustrato para el asentamiento del nido por parte de un macho por medio del raspado del sustrato con las aletas (**A**) y mordidas al sustrato (**B**); **C**, 1: como parte del cortejo, el macho a media agua, gira frente a una hembra, 2: ambos peces nadan con rumbo hacia el territorio (**T**) del macho; **D**: formación del nido, en el cual la hembra fija los huevos en el sustrato previamente preparado por el macho, este ultimo vigila el territorio.

7.4.3 *A. troschellii*

En *A. troschellii* el macho establece un territorio temporal al descubierto, sobre rocas con arena, a una profundidad de aproximadamente 3 m. El macho prepara el nido mordiendo el sustrato para eliminar los epibiontes; excava un hueco en la arena moviendo la aleta caudal; retira piedras y conchas pequeñas con la boca para aumentar la superficie expuesta de la piedra.

Durante el cortejo, el macho sale del territorio y nada hasta la superficie dando una serie de giros cerca del cardumen de las hembras y regresa en espera de que una de ellas lo siga. Al llegar, la hembra inicia el desove girando sobre el territorio junto con el macho, éste eyacula sobre los huevos depositados y vigila el territorio. Cuando la hembra termina de desovar, se aleja del lugar, aunque en ocasiones puede regresar. Finalmente el macho se queda al cuidado del nido (Figura 72).

7.4.4 *T. lucasanum*

En siete de los 47 eventos reproductivos registrados se observó la presencia de un solo individuo que presentó el típico patrón de color de los machos. La actividad que realizó fue agrupar a los organismos de fase inicial.

En seis de esos siete eventos, no se observaron machos terminales eyaculando; en ocasiones se desplazaban verticalmente hacia la superficie realizando falsas eyaculaciones junto con el resto del grupo, los cuales tampoco liberaron gametos (Figura 73; A). Todo el grupo regresa al fondo y nuevamente se desplazan verticalmente hacia la superficie y todos liberan gametos (Figura 73; B). Una vez en el fondo, el grupo se mantiene y justo antes de nadar hacia la superficie, el macho terminal se aleja y los organismos en fase inicial continúan reproduciéndose (Figura 73; C).

A



B

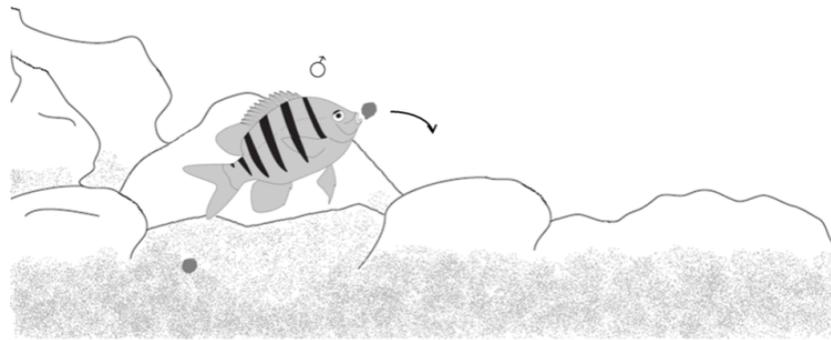


Figura 72. Esquema del comportamiento reproductivo de *A. troschellii*. Preparación de sustrato para el asentamiento del nido por parte de un macho por medio de la excavación de un hueco en la arena (**A**) y la remoción de piedras o conchas con la boca (**B**).

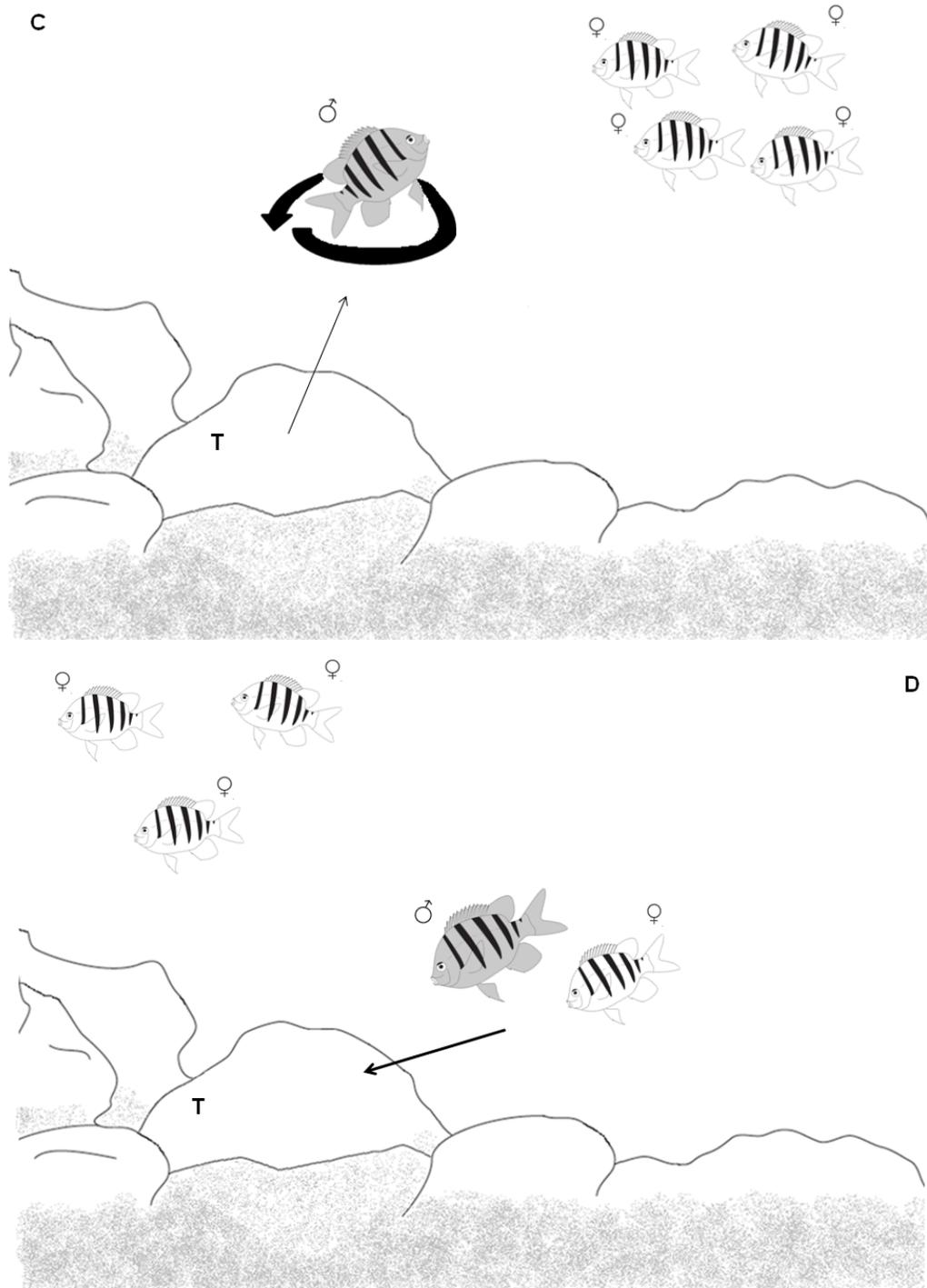
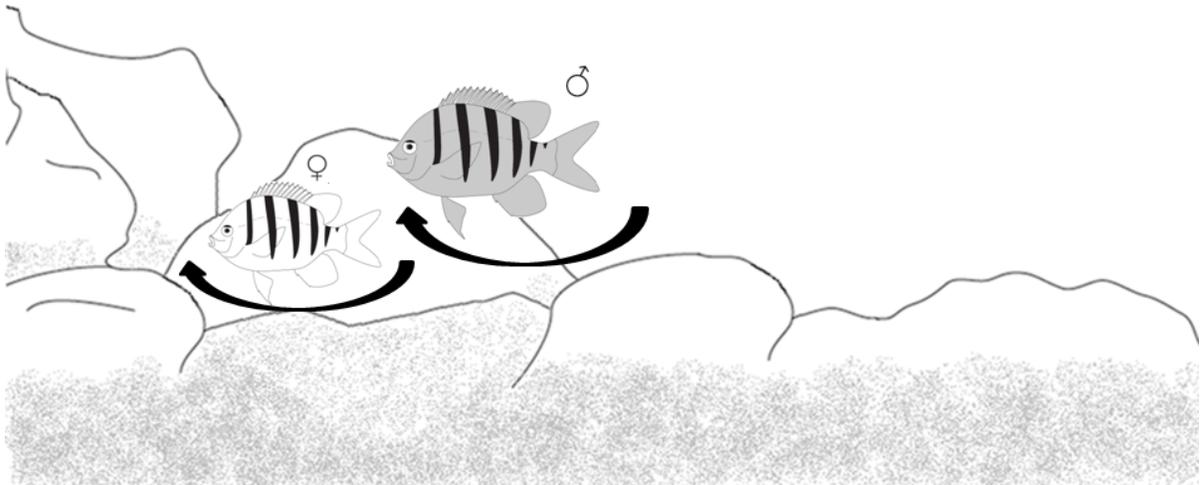


Figura 72. Continuación. Esquema del comportamiento reproductivo de *A. troschellii*. **C**, como parte del cortejo, el macho nada hacia la superficie y da giros para atraer a una hembra del cardumen; **D**, ambos peces nadan con rumbo hacia el territorio (T) del macho.

E



F

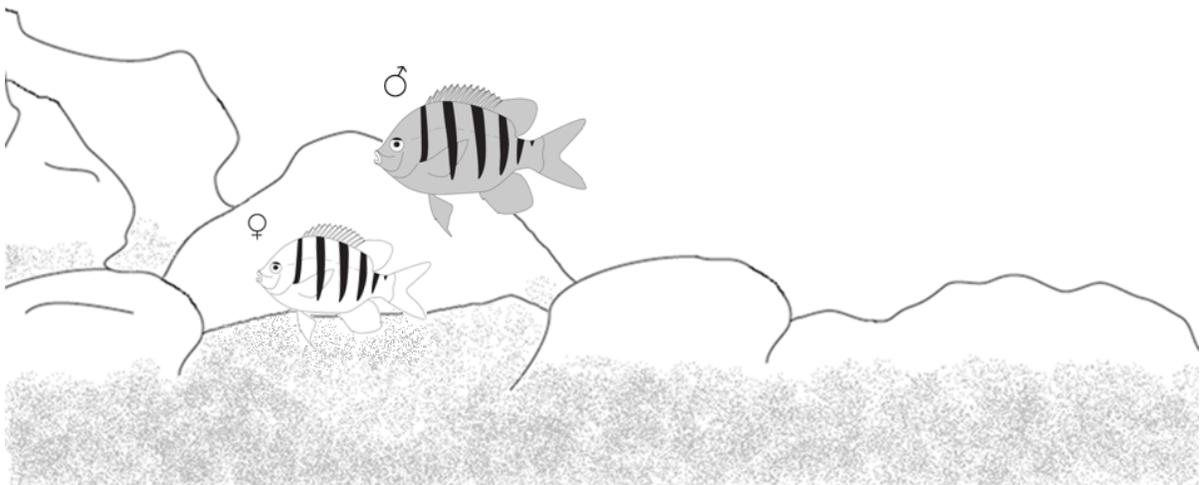


Figura 72. Continuación. Esquema del comportamiento reproductivo de *A. troscheli*. **E**, durante la formación del nido, la pareja da giros; **F**, la hembra fija los huevos en el sustrato previamente preparado por el macho, este último vigila el territorio.

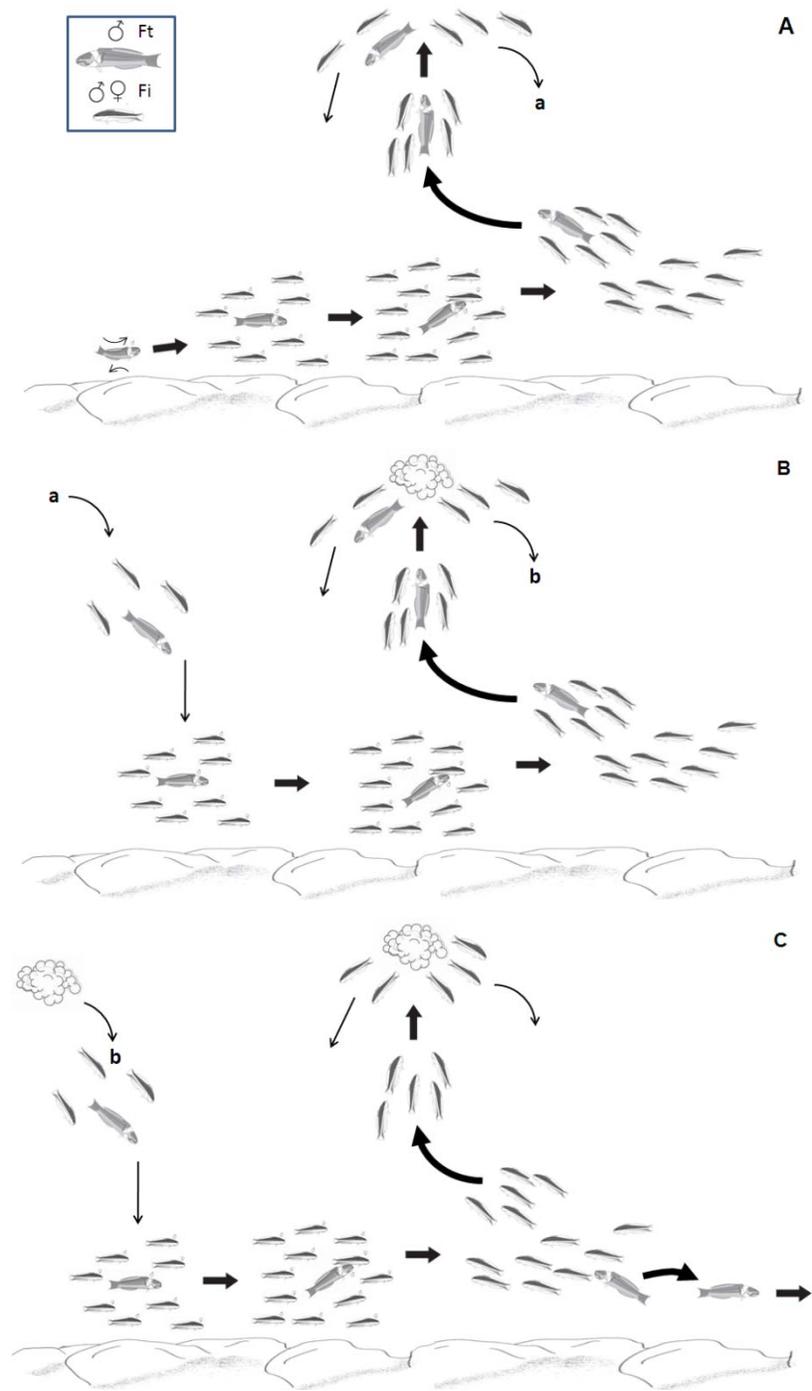


Figura 73. Esquema del comportamiento de una agregación reproductiva en *T. lucasanum*, protagonizado por el macho en fase terminal (Mt) y por hembras y machos en fase inicial (Fi). **A**, antes de que se forme el grupo, el Mt realiza flexiones del cuerpo cerca del fondo. Una vez formado, el macho golpea el vientre de algunos organismos en Fi; se forma un subgrupo que nada hacia la superficie, no hay liberación de gametos. **B**, se observa al Mt liberando gametos con el resto del subgrupo. **C**, el Mt no forma parte del subgrupo que nada hacia la superficie y libera gametos, por el contrario se aleja del grupo.

7.4.5 *C. rivulatus*

El cortejo y desove del mero chino fue observado en el mes de septiembre, dos días antes de la luna llena. Este evento ocurrió 30 min antes y 30 min después del ocaso. El sistema reproductivo consiste en un pequeño harén formado por un macho dominante (> 40 cm) y tres hembras de menor tamaño (25 cm) dispuestas a 50 cm una de otra. El evento inicia cuando el macho se mueve a la punta de una roca en una zona somera y establece un territorio de aproximadamente 2 m de diámetro, al cual llegan las hembras. El macho y una de las hembras realizan desplazamientos verticales repentinos hacia la superficie, donde liberan los gametos. Este proceso ocurre repetidas veces alternándose las tres hembras. También se observaron otros machos (30 cm - 40 cm) que fueron expulsados del territorio por el macho dominante. Los machos subordinados cambian su patrón de color a uno más oscuro. Debido a que no hay dimorfismo sexual en esta especie, el análisis histológico fue indispensable para corroborar el sexo de los organismos. Se observó que hembras de 20 cm a 34 cm (el intervalo de talla de primera madurez es 16.5 cm a 20.4 cm; Figura 42) participan en la formación del harén (Tabla 16; Figura 74).

Tabla 16. Comparación cualitativa de las estrategias del cortejo de los machos territorialista y machos satelitales de *Cirrihus rivulatus*.

Categoría	Territorialista ♂	Satelital o furtivo ♂
Tamaño del cuerpo	Grande	Pequeño
Competitividad	Agresivo	Sumiso
Color del cuerpo	Brillante	Opaco
Cortejo	Sonidos, desplazamiento hacia la superficie	Desplazamiento hacia la superficie

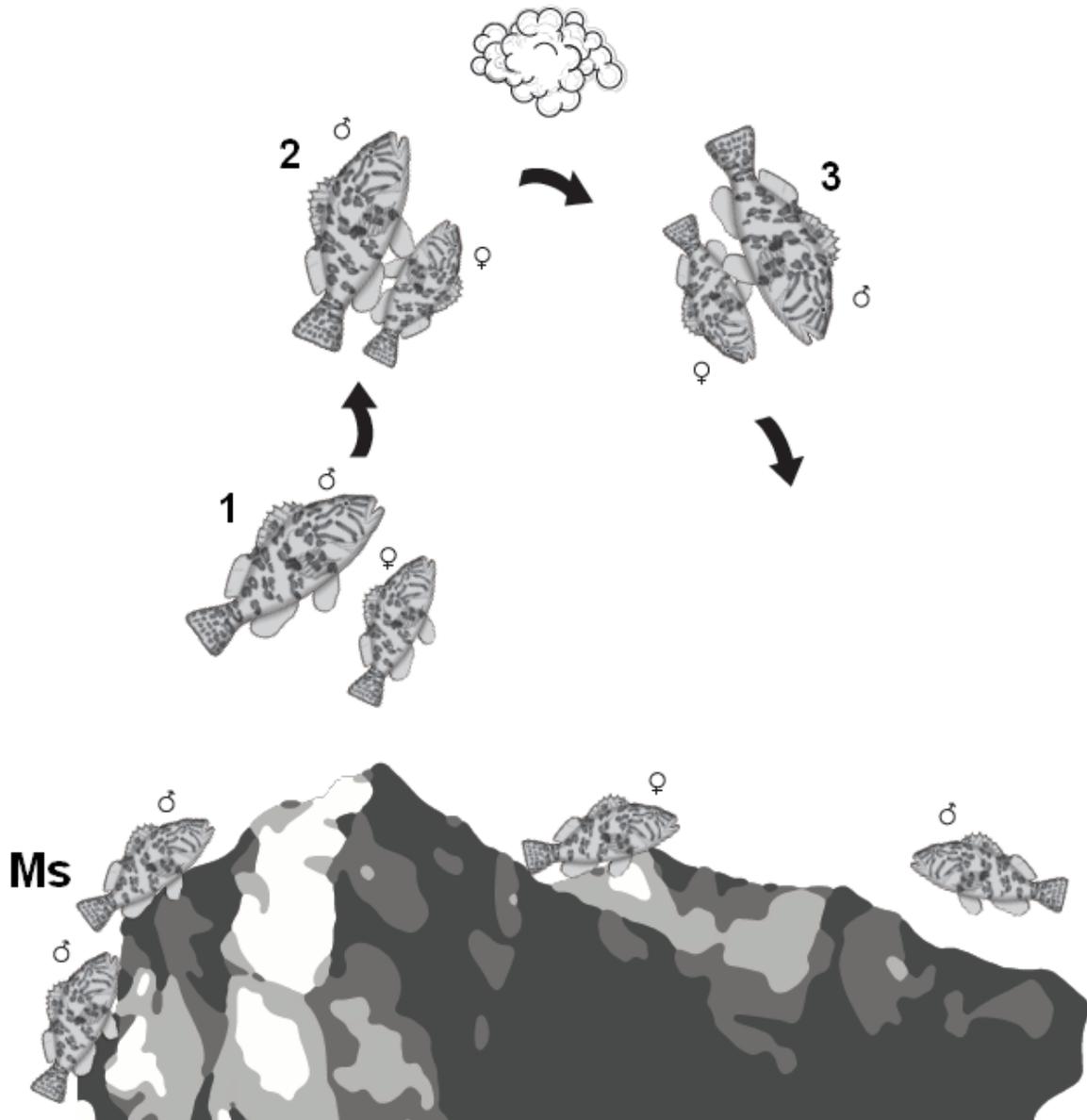


Figura 74. Esquema del comportamiento reproductivo de *C. rivulatus*. Se muestra a dos machos satelitales (Ms) en la periferia del territorio, a dos hembras dentro del territorio y al macho dominante; éste se desplaza verticalmente en la columna de agua junto con una hembra y ambos liberan los gametos cerca de la superficie, posteriormente ambos regresan al territorio.

De manera general, durante la temporada reproductiva, los pomacéntridos utilizan diferentes sustratos a diferentes profundidades para el asentamiento de sus nidos. Por otro lado *T. lucasanum*, a mediados del día, forma agregaciones reproductivas en zonas someras y antes del ocaso se resguarda entre piedras, grietas y arena para pasar la noche. *C rivulatus* durante el día se mantienen resguardado entre grietas y piedras y antes del ocaso nada hacia zonas someras con el fin de reproducirse (Figura 75).

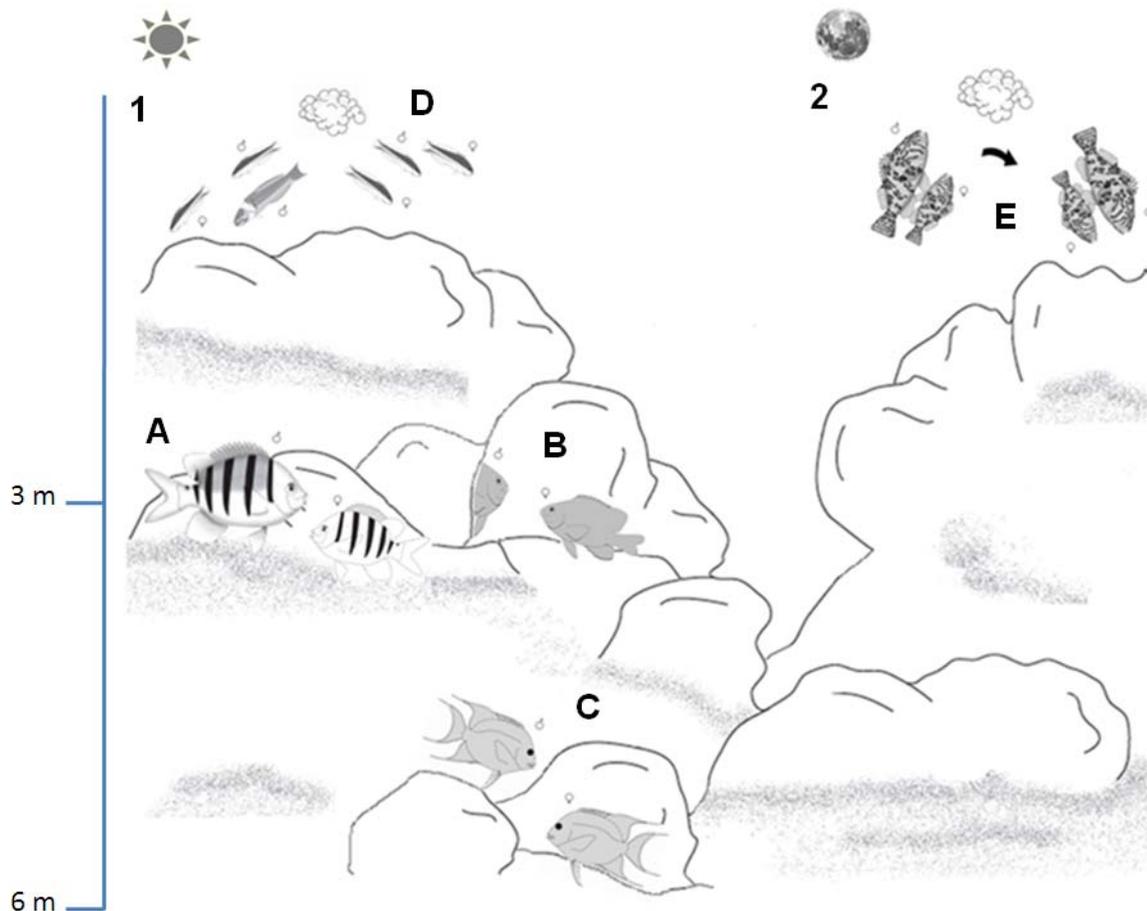


Figura 75. Posición en el arrecife de las especies objetivo durante el día (1) y el ocaso (2; A. *A. troscheli*; B, *S. rectifraenum*; C, *M. dorsalis*; D, *T. lucasanum* y E, *C. rivulatus*).

8. DISCUSIÓN

En la parte técnica, a pesar de que la recolección de datos para estudios de comportamiento consiste de procedimientos relativamente fáciles de realizar, son pocos los trabajos que se enfocan a ecología reproductiva en peces marinos (Amundsen, 2003). En su mayoría, estos métodos se basan en grabaciones de video y observaciones visuales (Jauhiainen y Korhonen, 2005; Watson *et al.*, 2005). En el presente trabajo el uso del video fue indispensable para evaluar la conducta reproductiva específica, dividiéndola en compartimientos discretos en función del tiempo. Otra ventaja de la filmación submarina es que es comparativamente menos intrusiva sobre las especies que un observador (Willis *et al.*, 2000). En este caso, los organismos bajo estudio no mostraron cambios de comportamiento reproductivo en presencia del buzo. Las desventajas de la filmación submarina fija es que el campo visual es limitado con respecto al del ojo humano y que el tiempo de filmación submarina es menor en relación con el que puede pasar un buzo en campo, debido a la capacidad de la batería y de almacenamiento de imagen (Tessier *et al.*, 2005).

En la parte conceptual, el análisis del comportamiento como parte de la estrategia reproductiva, da la pauta para comprender el desarrollo gonádico, el sistema sexual, la edad de primera madurez y los recursos necesarios que cada especie necesita para llevar a cabo la reproducción (Moyle y Cech, 1988). Sin embargo, en especies que presentan huevos pelagófilos como bentófilos, la selección de sitios específicos en el hábitat también resultó ser una actividad fundamental en el proceso reproductivo. En el presente trabajo, dado que las especies objetivo presentaron una temporada reproductiva similar, fue posible evaluar algunos aspectos acerca del reparto de recursos en el arrecife.

8.1 Familia Pomacentridae

El comportamiento reproductivo de los pomacéntridos analizados sigue el patrón general descrito para la familia. Así mismo, se mostró que el patrón de comportamiento entre machos y hembras durante la reproducción fue diferente. Estas diferencias radicaron en que los machos destinan la mayor parte del tiempo en la preparación, mantenimiento y defensa de sus territorios, condición

indispensable para atraer pareja. Las hembras se dedicaron básicamente a desovar.

El comportamiento reproductivo también difirió entre especies. Las discrepancias consistieron en el tipo de sustrato que cada especie seleccionó para el desove. *S. rectifraenum* y *M. dorsalis* mostraron una preferencia por sustratos rocosos. La principal actividad de los machos fue eliminar los epibiontes del territorio para facilitar la fijación de los huevos. En *A. troschellii*, se notó una clara predilección por sustratos arenoso-rocosos por lo que la modificación del fondo para lograr un nido cóncavo y aumentar la superficie de sujeción para los huevos, fue la actividad dominante.

En lo que respecta a las actividades de los machos durante el cortejo, tres categorías de comportamiento separan a *A. troschellii*, *M. dorsalis* y *S. rectifraenum* del resto de las especies: 1) el nado fuera del territorio (NS, NMA, NFT, respectivamente) 2) la dirección del nado (vertical, horizontal); y 3) la distancia de nado con respecto al nido. Adicionalmente, en *S. rectifraenum* no se observó dicromatismo, lo cual puede ser compensado con lo propuesto por Crapon de Caprona y Ryan (1990) y Pankhurst (1995) quienes mencionan que en algunas damiselas, al ser ambos sexos morfológicamente similares, la liberación de hormonas juega un papel muy importante en el reconocimiento de la pareja.

Keenleyside (1979) y Wootton (1991) mencionan que una de las funciones del cortejo, en términos de cambio sucesivo de señales entre la pareja, dicromatismo sexual y diferenciación de tallas, es reforzar los mecanismos etológicos de aislamiento entre especies. Deloach y Humann (2003) concurren en que el dicromatismo observado en otras damiselas, juega un papel fundamental en la selección sexual. El punto crítico a este respecto sería comparar la producción hormonal en las parejas de cada especie durante el cortejo para determinar si este intercambio contrarresta la falta de dicromatismo en *S. rectifraenum*, sin embargo este análisis se escapa de los objetivos del presente trabajo.

Durante la puesta del nido, la principal actividad que realizan las hembras de las tres especies es el desove. Meticulosamente procuran que los huevos no se sobrepongan, extendiéndolos en hileras sobre el sustrato preparado por el macho.

Por otra parte, como la eyaculación es rápida, el macho deriva el resto del tiempo a defender el territorio de depredadores, y de machos furtivos, como en el caso de *A. troschelii*. Neff (2001) considera que la participación de machos furtivos en la reproducción (táctica reproductiva alterna) son comunes en especies formadoras de nidos o especies en las que la selección sexual es muy marcada. Esta modificación les brinda la oportunidad de adquirir recursos para la reproducción como territorio y pareja (Lee, 2005). La especie cuyo macho dedica el menor tiempo a defender su territorio es *S. rectifraenum*. En este caso el macho aprovecha la protección que ofrecen las cuevas rocosas, en comparación a *M. dorsalis* y *A. troschelii* que presentan nidos más expuestos. Se puede concluir que el comportamiento reproductivo de los Pomacéntridos a nivel especie es diferente, a pesar de seguir un patrón generalizado para la familia, esto es que en todas ellas el macho maduro establece y defiende un territorio para el anidamiento.

8.2 Familia Labridae

El comportamiento reproductivo observado en *T. lucasanum* corresponde al de una especie hermafrodita protogínica con variante diándrica simultánea. El evento reproductivo inicia con la participación de un macho dominante (terminal), que en presencia de un grupo poco numeroso (>60 org.) mostró un comportamiento propio de los machos dominantes: formar una agregación reproductiva, acarreando hacia éste organismos en fase inicial (probablemente hembras) mediante aleteos rápidos a manera de colibrí y golpeteos con la boca sobre el abdomen de algunos de ellos, presumiblemente para estimularlos a liberar gametos.

En los eventos reproductivos con una mayor densidad de organismos (< 60) no se observaron machos dominantes, y sólo participaron machos y hembras en fase inicial de manera activa en todos los eventos registrados. El comportamiento consistió de los mismos golpeteos abdominales entre individuos. Estas actividades denotan entonces dos tipos de cortejo de la especie, una realizada por los machos

dominantes y otra por organismos en fase inicial. Un patrón similar se observó en su congénere *T. bifasciatum*, presente en los arrecifes de coral del Atlántico oeste (Warner y Swearer, 1991; Keenleyside, 1979; Deloach y Humann, 2003). De hecho, Deloach y Humann (2003) indican que cortejo en *T. bifasciatum* está basado en el contacto físico o señales químicas (liberación de hormonas) y que algunas hembras tienen una preferencia para desovar junto con los machos terminales, al ser conspicuos, son fáciles de identificar.

Durante la formación de la agregación reproductiva, el macho terminal persiguió a algunos organismos en fase inicial y en ocasiones estableció contacto físico con ellos, fuera de la región abdominal (probablemente machos iniciales). Este comportamiento puede indicar que la tendencia del macho es asegurar la fertilización de cada hembra acaparando un territorio, conformando un harén, y ahuyentando a los machos iniciales del pequeño grupo. Esto concuerda con lo mencionado por Warner *et al.* (1975) quien señala que cuando el número de individuos que conforma la agregación es bajo, el macho secundario tiene la posibilidad y capacidad de identificar a los machos iniciales, perseguirlos y sacarlos del territorio; pero conforme la agregación se incrementa, el mimetismo de los machos iniciales resulta ser una gran ventaja para contrarrestar la defensa del macho dominante (Warner y Robertson, 1978; Deloach y Humann, 2003).

En el caso de *T. lucasanum*, se observó que cuando el número de organismos que conformaban una agregación reproductiva era superior a 60, el macho dominante se alejaba del territorio. En una población de *T. lucasanum* en Panamá y en poblaciones pequeñas de peces perico, también se ha determinado un patrón similar (Warner, 1982; Thresher, 1984; Wootton, 1991; Deloach y Humann, 2003). Cuando el macho dominante se aleja, el resto de la agregación prosigue con el proceso reproductivo formando subgrupos cuyos integrantes ocasionalmente hacen contacto físico entre ellos en la región del abdomen. Sobre esta base se sugiere que el cortejo y liberación de gametos continúa entre organismos en fase inicial.

Como se mencionó anteriormente, los testículos de los machos iniciales son más grandes con respecto a su cuerpo y portan mayor cantidad de gametos que

los de los machos terminales. Warner *et al.* (1975) y Thresher (1984) sugieren que esto ocurre con el fin de poder competir contra los espermatozoides de los machos dominantes e incrementar su potencial reproductivo con el fin de fertilizar la mayor cantidad posible de huevos. Este tipo de diferencias han sido documentadas en el lábrido *T. bisfaciatum* y el pez perico *Sparisoma radians* (Warner, 1990; Deloach y Humann, 2003).

En el Golfo de California, *T. lucasanum* es de las especies más abundantes (Pérez-España *et al.*, 1996; Arreola-Robles y Elorduy-Garay 2002; Cálapiz-Segura, 2004;) esto puede explicar la representatividad de los machos iniciales en la población, además de que los pocos machos dominantes presentes serían insuficientes para la cantidad de hembras maduras observadas.

Se puede concluir que la función del macho dominante es fundamental para iniciar el evento reproductivo, toda vez que es quien estimula la formación de la agregación reproductiva y controla el inicio del cortejo; posteriormente éste es sucedido por los demás individuos que se van sumando. En segundo término, la densidad poblacional en esta especie también influye en el comportamiento reproductivo de machos primarios y secundarios, ya que cuando la cantidad de machos iniciales se incrementa en la agregación reproductiva, el dominante no puede mantener el harén y se aleja, dejando que los machos primarios continúen estimulando a las hembras por medio de golpes en el abdomen y formando subgrupos para liberar gametos.

8.3 Familia Cirrithidae

C. rivulatus se consideró como hermafrodita protogínica monándrica, por la presencia de un solo tipo de macho (secundario) en las tallas superiores y su comportamiento reproductivo. Este sistema sexual sugiere la formación de un harén.

Se distinguieron dos tipos de macho: un dominante territorialista y varios subordinados o furtivos. Los primeros presentan las mayores tallas (36 cm a 44 cm) al contrario de los subordinados (28 cm a 35 cm). Cuando los machos furtivos son perseguidos por el dominante al trasgredir su territorio, oscurecen el color de su cuerpo lo que se interpreta como un acto de sumisión dentro de una jerarquía

basada en el tamaño. En ocasiones, cuando el macho dominante está cortejando a una hembra del harén, el macho furtivo llega a reproducirse con otra hembra del mismo harén; lo que se considera una táctica reproductiva alterna (Lee, 2005).

8.4 Lugar y momento del desove en el arrecife

8.4.1 Especies con huevos bentófilos

El 20 de julio de 2005, ocurrió un evento meteorológico que provocó que la zona somera del arrecife con sustrato de roca-arena se cubriera casi en su totalidad de arena. Esto afectó notablemente a *A. troschellii*, quien anida en esa zona. Antes del meteoro se registraron 110 nidos y posterior a éste no se registró ninguno. Esta perturbación no influyó en los demás pomacéntridos. A pesar de que *S. rectifraenum* anida a la misma profundidad que *A. troschellii* (3 m), ya que lo hace en grietas o cuevas rocosas, sin arena en la cercanía. Después del evento, el número de nidos de esta especie aumentó de uno a siete. En el caso de *M. dorsalis* tampoco hubo cambios puesto que anidan a una mayor profundidad que las otras dos especies (6 m) y sobre sustrato rocoso.

La densidad de nidos observada en cada especie, puede explicarse en función de su comportamiento agresivo. En el caso de *A. troschellii* cuyos nidos están desprotegidos, la formación de grupos de anidación (menor distancia a mayor densidad) les proporciona una ventaja de defensiva y de protección contra peces oófagos como labridos, pomacéntridos y pomacántidos (Montgomery, 1981; Lott, 1995; Trujillo *et al.*, 2008). En *S. rectifraenum* y *M. dorsalis* la distancia promedio entre nidos fue mayor de 6.4 m y 10.8 m respectivamente. El hecho de que los nidos de estas dos especies estén más separados que los de *A. troschellii* se debe a que son organismos muy agresivos con sus congéneres cuando están cerca, impidiendo que asienten los propios. Por otro lado, *S. rectifraenum* ubica sus huevos en espacios protegidos entre rocas. Si bien *M. dorsalis* anida sobre sustrato rocoso pero suficientemente más expuesto como para extender la superficie de su territorio y desplegar un comportamiento agresivo ante los transgresores: nados rápidos, aletas completamente distendidas y cambios repentinos de color.

La maduración asincrónica de los ovocitos durante la temporada cálida, se refleja en la gran variación en el número de nidos a lo largo de la temporada reproductiva. Esta variación se correlacionó con el incremento en la temperatura y nivel de marea, pero no con el ciclo lunar. Una situación similar se observó en la damisela *Chromis notata* (Ochi, 1986; Pressley, 1980). Ambos factores pueden ser parte de los estímulos finales para que ocurra la ovulación.

8.4.2 Especies con huevos pelagófilos

En *T. lucasanum* sucede algo similar. En septiembre se presentó el mayor número de eventos reproductivos, coincidiendo con los valores más altos de temperatura, como se pudo constatar en el número de organismos en estadio de desove.

En *C. rivulatus*, se registraron dos eventos reproductivos en septiembre, pero durante la luna llena. Aunque existe la posibilidad de que la reproducción esté influenciada por el ciclo lunar, el número de observaciones es insuficiente como para confirmarlo.

Las especies con huevos pelagófilos, como *T. lucasanum* y *C. rivulatus*, no modifican el sitio donde depositan pero sí los liberan en zonas con características específicas, lo que también puede considerarse como el sitio de reproducción en el arrecife (Keenleyside, 1979; Wootton, 1991). Seleccionan zonas donde la corriente es comparativamente más fuerte y desovan a una hora específica del día, aprovechando el flujo de la marea para facilitar la dispersión de los gametos y reducir la depredación de los huevos (Balon, 1975; Keenleyside, 1979; Wootton, 1991; Deloach y Humann, 2003).

Las características del lugar del arrecife que seleccionaron los machos secundarios de *T. lucasanum* y *C. rivulatus* para conformar su harén fueron zonas someras, donde la corriente fue relativamente más fuerte. Esto se confirma con el incremento del nivel medio de marea, justo a la hora donde se observaron los eventos reproductivos. De hecho la variabilidad de la corriente con respecto a la marea es una de las señales principales (factor terminal) que estimula la hidratación y el desove (Sancho *et al.* 2000). La afinidad a sitios específicos del arrecife durante la época reproductiva puede ser tan marcada que después de tres

décadas los individuos siguen recurriendo exactamente a los mismos lugares. Esto solo sugiere que los recursos que ofrece el hábitat son cruciales durante el desove (Warner, 1990; Deloach y Humann, 2003).

En definitiva, la liberación de gametos lejos del sustrato en especies que forman harén, como *C. rivulatus*, también evita la competencia espermática con los machos furtivos (Sancho, 1998). Esta especie se reproduce en el ocaso aprovechando la protección que brinda la penumbra tanto a los adultos como a los gametos y huevos (Sancho *et al.*, 2000).

9. CONCLUSIONES

- El comportamiento reproductivo de *S. rectifraenum*, *M. dorsalis* y *A. troschellii*, sigue el patrón general descrito para la familia Pomacentridae. Los machos se enfocan en la adquisición, mantenimiento y defensa de un territorio donde los huevos bentófilos serán depositados, así como para la búsqueda de pareja; y las hembras se dedican básicamente a desovar.

- En los pomacéntridos analizados, puede diferenciarse un comportamiento reproductivo específico. La diferencia consistió en el tipo de sustrato que cada especie seleccionó para el desove. *S. rectifraenum* y *M. dorsalis* mostraron una preferencia por sustratos rocosos y la actividad principal de los machos fue eliminar epibiontes del territorio para facilitar la fijación de los huevos. *A. troschellii* anida sobre sustratos arenoso-rocosos. La actividad dominante de los machos fue la modificación del fondo para lograr un nido cóncavo y aumentar la superficie de sujeción para los huevos, fue la actividad dominante de los machos. Durante el cortejo, tres categorías de comportamiento separan a los machos de *A. troschellii*, *M. dorsalis* y *S. rectifraenum* del resto de las especies: 1) el nado fuera del territorio (NS, NMA, NFT, respectivamente); 2) la dirección del nado (vertical, horizontal); y 3) la distancia de nado con respecto al nido.

- La segregación espacial, además de la preferencia por el tipo de sustrato, se basó en la profundidad. *S. rectifraenum* y *A. troschellii* anidan a 3 m y *M. dorsalis* a 6 m aproximadamente.

- El comportamiento reproductivo en *T. lucasanum* corresponde al de una especie hermafrodita protogínica con variante diándrica simultánea. La función del macho dominante es fundamental para iniciar el evento reproductivo, ya que este es el que inicia el cortejo con la formación de un harén en áreas someras del arrecife, donde la corriente es intensa. Cuando este harén no puede ser mantenido por macho dominante, debido al aumento de organismos en fase inicial (hembras y machos iniciales; < 60) se aleja de la zona y el evento reproductivo continúa entre organismos en fase inicial.

- El comportamiento reproductivo de *C. rivulatus*, corresponde al de una especie protogínica monándrica. Se observó la formación de un harén por parte del macho dominante territorialista, en zonas someras con una mayor velocidad de la corriente y durante el ocaso. Se observó la presencia de machos furtivos. La jerarquía entre los machos, se basa en el tamaño. En ocasiones, cuando el macho dominante está cortejando una hembra del harén, el macho furtivo llega a reproducirse con otra hembra del mismo harén, lo que se considera una táctica reproductiva alterna.

- Se establece que la coexistencia de estas especies durante la temporada reproductiva está basada en una segregación espacial y temporal.

CAPÍTULO IV. DISCUSION GENERAL

1. Histología y etología

Para analizar la dinámica reproductiva de una especie es indispensable complementar estudios anatómicos (biometrías, histología) y etológicos. Por ejemplo, la histología provee información acerca de la inminencia de la liberación de gametos (fase de hidratación), pero es insuficiente para caracterizar íntegramente el proceso ya que éste puede interrumpirse a falta de un factor desencadenante (ambiental o endógeno) y ocurrir una atresia folicular masiva. Sobre la base de un muestreo mensual, dicha fase pudiera pasar desapercibida en el análisis histológico.

Asimismo, la presencia de la fase de hidratación, que dura varias horas, pudiera indicar que la liberación de gametos ocurre en el lugar de muestreo (Saborido, 2004; Finn *et al.*, 2002; McMillan, 2007; Sancho *et al.*, 2000a); durante ese lapso, los peces pueden recorrer grandes distancias latitudinales y verticales (Colin *et al.*, 2003). Sin embargo, mediante la observación *in situ* se corroboró el éxito de liberación de gametos. Con el complemento de estos dos métodos, se aseguró que todas las especies aquí analizadas llevaron a cabo su maduración gonádica y liberación de gametos dentro del arrecife rocoso de Punta Arenas.

La determinación del tipo de desove también se reafirma combinando los análisis histológico y etológico; en este sentido se encontró que las especies llevan a cabo desoves múltiples a lo largo de la temporada reproductiva. Sin embargo, para determinar el número de desoves que pueden tener las hembras y los machos de cada especie, es necesario llevar a cabo un marcaje y seguimiento de diversos organismos de ambos sexos durante toda la temporada reproductiva.

De igual manera, se estableció el fin de la temporada reproductiva por la presencia de atresias foliculares masivas como por la ausencia de eventos reproductivos en la zona de muestreo. En el caso de *A. troschellii*, la presencia de atresias posterior al evento meteorológico, brindó suficiente contraste de condiciones como para confirmar la influencia del ambiente y disponibilidad de sustrato sobre el éxito reproductivo de las especies formadoras de nidos. Este tipo de efecto ya ha sido reportado para el lábrido *Symphodus roissali* por Raventos

(2004) quien menciona que a mayor intensidad de oleaje existe un menor éxito de anidación y reproducción.

2. La reproducción durante la temporada cálida

La relación entre la madurez gonádica, la temperatura superficial del mar y el fotoperiodo en todas las especies, muestra que su reproducción es controlada parcialmente por dichos factores en cuanto a que predisponen a los individuos a la maduración. Dichas variables por sí solas no generan un cambio pero en conjunto con los factores endógenos, estimulan un cuadro de respuestas. Es decir que la estimulación física de los receptores sensoriales de los peces (termo- receptores y foto-receptores) representa la primera parte un proceso que inicia con la estimulación del hipotálamo para la liberación de hormonas gonadotrópicas, que a su vez estimulan otros órganos para que ocurra y continúe la maduración gonádica, mas no la liberación de gametos (Huntingford,1986; Moyle y Cech, 1988).

El incremento de la temperatura y de las horas de luz a lo largo del año afectan, además de la maduración sexual, las tasas de alimentación y de crecimiento, que a su vez están relacionadas con la estimulación del eje hipófisis - gónada, la cual incrementa la actividad, gonadotrópica, tirotrópica y somatotrópica. Como la temperatura también influye en la tasa metabólica (Jobling, 1994) la reproducción también es resultado de una mayor eficiencia de asimilación del alimento (Horn, 1989) y de la condición fisiológica que presenten los organismos durante la maduración gonádica, la cual incluso influye en la fecundidad. Dado que la productividad primaria en el Golfo de California es continua a lo largo del año, la disponibilidad potencial del alimento para diversas especies de peces de arrecife puede no ser limitante (Lluch-Cota *et al.*, 2007).

Una vez alcanzada la maduración gonádica, las especies necesitan de otros factores exógenos terminales para lograr la liberación de gametos. Las fases lunares, de marea y las corrientes afectan de manera conjunta el comportamiento reproductivo de una gran variedad de animales marinos de forma tal que éste se sincroniza con la cadencia de aquellas (Schwanck, 1987; Sponaugle y Pinkard,

2004). En este estudio, la influencia de la fase lunar parece no haber sido determinante. En cambio, sí se observó una tendencia positiva entre el incremento de las actividades reproductivas de las especies con la intensidad de la marea. Se observó que *T. lucasanum* desova preferentemente en lugares con corriente intensa y, en el caso de los pomacéntridos, los factores determinantes fueron la disponibilidad y tipo de sustrato.

En varias especies de peces e invertebrados se ha comprobado que los cambios en su comportamiento reproductivo se deben principalmente a la intensidad que presenta la marea y las corrientes (Schwassmann, 1971; Lam, 1983; Sancho *et al.*, 2000a) lo que favorecen la dispersión de los huevos fertilizados y la colonización de otros arrecifes, así como la disminución de la mortalidad por depredación por parte de los peces planctófagos del arrecife (e. g. *Paranthias colonus*, *Cromis atrilobata*, obs. per.; Hickford y Schiel, 2003; Cowen, 2006).

A pesar de no encontrar una relación de los eventos reproductivos de las especies analizadas con las fases lunares, se ha mencionado que luz de la luna también influye de manera visual en la regulación endógena de la maduración gonádica y como determinante del desove (Taylor y Di-Michele, 1980; Schwanck, 1987; Hsiao y Meier, 1988). En especies formadoras de nidos bentónicos (p. ej.; Pomacentridae) se ha sugerido que la luz de la luna llena contribuye a la efectividad del cuidado parental (Ross, 1978) además de favorecer, junto con el aumento del nivel de mar, el alejamiento de las larvas recién eclosionadas de los depredadores bentónicos al presentar un fototactismo positivo (Pressley, 1980; Nakai *et al.*, 1990; Robertson, 1991). Por lo anterior se concluye que en la zona de estudio, hace falta un análisis más fino sobre los efectos de las fases lunares y el comportamiento reproductivo de los peces de arrecife.

Diversos depredadores planctónicos (e. g. *P. colonus*, *C. atrilobata* obs. per.) aprovechan los desoves masivos para alimentarse frenéticamente; sin embargo, la sincronización del desove de los peces con la marea durante el día puede suponer diferentes ventajas (excepto *C. rivulatus*) por ejemplo, la disminución de la

mortalidad de los huevos al crear la distracción y saciedad de los depredadores intraespecíficos e interespecíficos; el incremento del éxito de apareamiento individual; y la disponibilidad de recursos alimenticios para las larvas recién nacidas. A este respecto se ha visto que varios invertebrados también presentan desoves en sincronía con las mareas (Foster, 1987; Nakai *et al.*, 1990; Robertson, 1991). Tal sincronía podría intensificar la competencia intraespecífica, facilitando tácticas reproductivas alternas, como en el caso de *A. troschellii* (machos furtivos) y *T. lucasanum* (Machos iniciales = travestidos).

En el caso de *C. rivulatus* el desove durante el ocaso también favorece la disminución por depredación, ya que durante este tiempo existe un cambio entre especies diurnas y nocturnas, quedando virtualmente vacío el arrecife (Hobson, 1965; Helfman, 1986; Ebeling y Hixon, 1991).

Las variaciones en el desarrollo de los gametos (asincronía) y su consecuente liberación pueden generar otra ventaja para la progenie. Se producen cohortes que se asientan en el arrecife a diferentes tiempos, reduciendo la competencia intraespecífica y facilitando el reclutamiento en estas zonas (Schmitt y Holbrook, 2000; Whiteman *et al.*, 2002).

Varios de estos supuestos quedan como interrogantes para ser evaluadas, particularmente los aspectos de depredación sobre los huevos y de competencia durante la temporada reproductiva de las especies para ver sus relaciones y efectos.

3. Manejo de las especies

La declinación de las pesquerías es un problema mundial, consecuencia de la alta presión de pesca y de la falta de datos biológicos que aporten información para establecer un manejo apropiado de las mismas. En el caso de la pesca de ornato del Golfo de California, los permisos se otorgan con la categoría de fomento y se procura que se lleven a la par investigación sobre las especies sujetas de captura. Sin embargo al momento sólo se realizan censos sobre su abundancia para establecer cuotas arbitrarias.

Un tipo de información biológica que puede ser útil para el manejo son los estudios reproductivos. Aproximadamente el 70% de los juveniles de las especies arrecifales son de interés para la pesca de ornato (Sala, 2000; Almenara-Roldán, 2000; Piña-Espallargas, 2000) y cerca del 20% de ellas, en su etapa adulta, son de interés para la pesca artesanal de consumo (Espino *et al.*, 2003). En este trabajo se generó información biológica importante para las especies arrecifales de importancia comercial de la región que pudiera ser tomada en cuenta por las instancias pertinentes para ser incorporada a un plan de ordenación y manejo pesquero (Morton, 2007).

Por ejemplo, la definición de la temporada reproductiva de estas especies puede facilitar su protección al no permitir su captura en este periodo, sobre todo en las áreas donde se agregan para reproducirse. Asimismo, el sistema sexual determinado para cada especie permite también considerar un manejo diferencial para cada una. La mayoría de los planes de manejo asumen que los stocks en cuestión son gonocóricos, como los pomacéntridos analizados; suposición muy cuestionable para especies hermafroditas como *C. rivulatus*. En este sentido, en el manejo de poblaciones hermafroditas se requiere conocer si son protándricas o protogínicas (monogínicas o digínicas; monándricas o diándricas; respectivamente); esta información se debe tomar en cuenta cuando se pretende establecer un tamaño máximo de captura con el fin de proteger a los organismos de un sexo en particular. Consideramos que *C. rivulatus* es una especie vulnerable a la explotación pesquera, ya que su extracción se realiza tanto en organismos grandes para su consumo, como de sus juveniles por parte de la pesca de ornato, lo que en conjunto tiene el potencial de reducir la talla de madurez sexual en ambos sexos y la fecundidad de las hembras (Shapiro y Lubbock, 1980; Darwall *et al.*, 1992; Alonzo y Mangel, 2004; Hawkins y Roberts, 2004).

La talla mínima de reproducción también es un dato que permite establecer la talla de captura. En el caso de la pesca de ornato, esta información puede ser utilizada para definir la talla de extracción de juveniles y dejar a los adultos jóvenes capaces de reproducirse.

En cuanto a la relevancia del hábitat como zona de reproducción, sobre esta base pueden servir para delimitar zonas de pesca, planeación de la modificación de las zonas costeras y el establecimiento de reservas marinas. Finalmente, conocer y definir los efectos de los factores ambientales sobre la biología reproductiva y la determinación del comportamiento reproductivo de las especies, proporcionan bases a considerar en el cultivo de las especies (Jobling, 1994; Bardakci *et al.*, 2000).

SUGERENCIAS PARA FUTUROS TRABAJOS

1. Para obtener evidencia de individuos hermafroditas de *T. lucasanum* y *C. rivulatus*, se debe ampliar el esfuerzo de muestreo en individuos mayores a 7.4 cm y 25 cm respectivamente.
2. Ampliar las observaciones en campo en una escala de tiempo de días o semanas, con el fin de conocer el papel del ciclo lunar como factor terminal o desencadenante del desove en todas las especies analizadas.
3. Analizar el comportamiento de las especies durante la temporada no reproductiva, para compararlo con el reproductivo y definir el continuo de la conducta a lo largo de todo el año.
4. Muestrear un mayor número de individuos al momento de que éstos realicen los diferentes comportamientos reproductivos y no reproductivos, y analizar histológicamente a los individuos con el fin de capturar las señales histológicas-fisiológicas específicas de la conducta.

BIBLIOGRAFÍA

- Aburto-Oropeza, O. & E. F. Balart. 2001. Community Structure of Reef Fish in Several Habitats of a Rocky Reef in the Gulf of California. *Mar. Ecol.*, 22 (4):283-305.
- Aceves-Medina, G., S.P.A. Jiménez-Rosenberg, A. Hinojosa-Medina, R. Funes-Rodríguez, R.J. Saldierna, D. Lluch-Belda, P.E. Smith & W. Watson. 2003. Fish larvae from the Gulf of California. *Sci. Mar. (Barc.)*, 67(1):1-11.
- Aceves-Medina, G., S.P.A. Jiménez-Rosenberg, A. Hinojosa-Medina, R. Funes-Rodríguez, R.J. Saldierna & P.E. Smith. 2004. Fish larvae assemblages in the Gulf of California. *J. Fish Biol.*, 65:832-847.
- Alonzo, S.H. & R. Warner. 1999. A trade-off generated by sexual conflict: Mediterranean wrasse males refuse present mates to increase future success. *Behav. Ecol.*, 10(1):105-111.
- Alonzo, S.H. & M. Mangel. 2004. The effects of size-selective fisheries on the stock dynamics of and sperm limitation in sex-changing fish. *Fish. Bull.*, 102(1):1-13.
- Almenara-Roldan, S.C. 2000. Demanda Internacional de Especies Marinas Ornamentales del Golfo de California, 39-47. En: Aburto-Oropeza, O. & C. Sánchez-Ortiz (Eds.) *Recursos Arrecifales del Golfo de California. Estrategias de Manejo para las Especies Marinas de Ornato*. U.A.B.C.S. 138 p.
- Álvarez-Filip, L., H. Reyes-Bonilla & L.E. Calderón-Aguilera. 2006. Community structure of fishes in Cabo Pulmo Reef, Gulf of California. *Mar. Ecol.*, 27:253-262.
- Allen, G.R. 1991. *Damselfishes of the world*. Mergus Publishers, Melle, Germany. 271 p.
- Allen, G.R. & R. Robertson. 1998. *Peces del Pacífico Tropical*. University of Hawaii Press. USA. 327 p.
- Amundsen, T. 2003. Fishes as models in studies of sexual selection and parental care. *J. Fish Biol.*, 63 (A):17-52.
- Anaya, G. 2001. *Las Islas del Golfo de California y su Zona Marina de Influencia*. Actas Sobre las I Jornadas Sobre Reservas Marinas y I Reunión de la Red Iberoamericana de Reservas Marinas (RIRM). Cabo de Gata, Almería, España. 17-23 septiembre.

- Andreani, M.S. & L.G. Allen. 2008. Mating system and reproductive biology of a temperate wrasse, *Halichoeres semicinctus*. *Copeia.*, 2:467-475.
- Andrew, T.G., C.D. Buxton & T. Hecht. 1996. Aspects of the reproductive biology of the concha wrasse, *Nelabrichthys ornatus*, at Tristan da Cunha. *Environ. Biol. Fishes.*, 46:139-149.
- Arellano-Martínez, M. 1997. *Biología Reproductiva del Ángel Rey Holacanthus passer Valenciennes, 1846 y del Ángel de Cortés Pomacanthus zonipectus (Gill, 1863) (Teleostei: Pomacanthidae), en la Costa Sur-Occidental del Golfo de California, México*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. 88 p.
- Arellano-Martínez, M., B. P. Ceballos-Vázquez, F. García-Domínguez & F. Galván-Magaña. 1999. Reproductive Biology of the Angelfish *Holacanthus passer Valenciennes 1846* in the Gulf of California, México. *Bull. Mar. Sci.*, 65(3):677-685.
- Arellano-Martínez, M. & P. Ceballos-Vázquez. 2001. Reproductive activity and condition index of *Holacanthus passer* (Teleostei: Pomacanthidae) in the Gulf of California, México. *Rev. Biol. Trop.*, 49(3):865-869.
- Arellano-Martínez, M., B.P. Ceballos-Vázquez, L. Hernández-Olalde & F. Galván-Magaña. 2006. Fecundidad del ángel rey *Holacanthus passer Valenciennes, 1846* y del ángel de Cortés *Pomacanthus zonipectus* (Gill, 1863) (Teleostei: Pomacanthidae). *Cienc. Mar.*, 32 (1A):65-71.
- Arellano-Martínez, M., B.P. Ceballos-Vázquez, & F. Galván-Magaña, 2007. Reproductive cycle of the Cortez angelfish *Pomacanthus zonipectus* (Gill, 1863) (Pomacanthidae) from the Gulf of California, México. *Hidrobiológica.*, 17(3):241-248.
- Armstrong, R. A. & R. McGehee. 1980. Competitive exclusion. *Am. Nat.*, 115(2):151-170.
- Arreola-Robles, J. L. & J. F. Elorduy-Garay. 2002. Reef Fish Diversity in the Region of La Paz, Baja California Sur, México. *Bull. Mar. Sci.*, 70(1):1-18.
- Arvedlund, M., I. Bundgaard & L.E. Nielsen. 2000. Host imprinting in anemonefishes (Pisces: Pomacentridae): does it dictate spawning site preferences? *Environ. Biol. Fishes.*, 58:203-213.

- Babin, P.J., O. Carnevali, E. Lubzens, & W.J. Schneider. 2007. Molecular aspects of oocyte vitellogenesis in fish, 39-76. En: Babin, P.J., J. Cerdà & E. Lubzens (Eds.) *The fish oocyte: from basic studies to biotechnological applications*. Ed. Springer. Netherlands. 508 p.
- Balon, 1975. Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32:821-864.
- Balon, E.K. 1981. About processes which cause the evolution of guilds and species. *Env. Biol. Fish.*, 6 (2):129-138.
- Barcellos, L.J.G., G.F. Wassermann, A.P. Scott, V.M. Woehl, R.M. Quevedo, I. Ittzés, M.H. Krieger & F. Lulhier. 2002. Plasma steroids concentrations in relation to the reproductive cycle of cultured male *Rhamdia quelen*. *J. Fish Biol.*, 61:751-763.
- Bardakci, F., U. Ozanosy & E. Koptage. 2000. A comparison of oogenesis under constant and fluctuating temperatures in Doctor fish, *Garra rufa* Heckel, 1843 (Teleostei: Cyprinidae). *The World Wide Web Journal of Biology* (<http://epress.com/w3jbio/vol5/bardakci/index.html>). 5:2-9.
- Barnett, C.W. & N.W. Pankhurst. 1996. Effect of density on the reproductive behaviour of the territorial male demoiselle *Chromis dispilus* (Pisces: Pomacentridae). *Environ. Biol. Fishes.*, 46:343-349.
- Barrientos-Villalobos, J., G.E. Leyte-Morales & A. Palma-Ruiz. 1999. *Diversidad y abundancia de la ictiofauna de los arrecifes coralinos del parque nacional Huatulco, Oaxaca, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Puebla, México. 54 p.
- Bean, K., B. D. Mapstone, C. R. Davies, C. D. Murchie & A. J. Williams. 2003. Gonad Development and Evidence of Protogyny in the Red-throat Emperor on the Great Barrier Reef. *J. Fish Biol.*, 62:299-310.
- Belanger, A.J., W.J. Arbuckle, L.D. Corkum, D.B. Gammon, W. Li, A.P. Scott & B.S. Zielinski. 2004. Behavioural and electrophysiological responses by reproductive female *Neogobius melanostomus* to odours released by conspecific males. *J. Fish Biol.*, 65:933-946.
- Bocanegra, N. 1995. *Aspectos biológicos del pez *Microspathodon dorsalis* (Gill, 1863) en la zona rocosa de Bahía de Navidad, Jalisco durante el periodo verano-otoño 1983*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. 74 p.

- Bolger, T. & P. L. Connolly. 1989. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *J. Fish Biol.*, 34:171-182.
- Caballero, A., L. Martínez & J. Bernárdez. 1989. *Tablas Matemáticas*. Ed. Esfinge. México. 63 p.
- Cahan, S.H., D.T. Blumstein, L. Sundström, L. Liebig & A. Griffin. 2002. Social Trajectories and the evolution of social behavior. *Oikos.*, 96:206-216.
- Cálapiz-Segura, A. 2004. *Composición y Estructura Comunitaria de peces de Arrecife Rocosos en Punta Perico e Isla Cerralvo, Baja California Sur, México*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. 58 p.
- Candi, G., L. Castriota, F. Andaloro, M. G. Finoia & G. Marino. 2004. Reproductive Cycle and Sex Inversion in Razor Fish, a Protogynous Labrid in the Southern Mediterranean Sea. *J. Fish Biol.*, 64:1498–1513.
- Caputo, V., M.L. Mesa, G. Candi & P.N. Cerioni. 2003. The reproductive biology of the crystal goby with a comparison to that of the transparent goby. *J. Fish Biol.*, 62:375- 385.
- Cárdenas-Sánchez, R. 2007. *Estrategia reproductiva de Sphoeroides annulatus (Jenyns, 1842) (Tetraodontidae) en la costa de Mazatlán, Sinaloa, México*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. 82 p.
- Carr, M.H., T.W. Anderson y M.A. Hixon. 2002. Biodiversity, population regulation, and the stability of coral-reef fish communities. *Ecology*, 99(17):11241-11245.
- Chesson, P. 1991. A Need for Niches? *Trends Ecol. Evol.*, 6(1):26-28.
- Chourrout, D. 1989. Revue sur le déterminisme génétique du sexe des poissons téléostéens. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 113(2):124-144.
- Choat, J.H. 1969. *Studies on the biology of labroid fishes (Labridae and Scaridae) at Heron Island, Great Barrier Reef*. PhD Thesis. University of Queensland. 294 p.
- Cole, K.S. & Y. Sadovy. 1995. Evaluating the use of spawning success to estimate reproductive success in a Caribbean reef fish. *J. Fish Biol.*, 47(2):181-191.

- Colin, P.L., Y.J. Sadovy & L. Domeier. 2003. Annual for the study and conservation of reef fish spawning aggregations. *Society for the Conservation of Reef Fish Aggregations*. Special Publication No. 1 (Version 1.0) 1-98 p.
- Cowen, R.K. 2006. Larval dispersal and retention and consequences for population connectivity, 149-170. En: Sale, P.F. (Ed.) *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Academic Press. USA. 549 p.
- Crapon de Caprona, M.D. & M.J. Ryan. 1990. Conspecific mate recognition in swordtails, *Xiphophorus nigrensis* and *X. pygmaeus* (Poeciliidae): olfactory and visual cues. *Anim. Behav.*, 39:290-296.
- Crews, D. 2000. Sexuality: The Environmental Organization of Phenotypic Plasticity, 473-499. En: Wallen, K. & J.E. Schneider (Eds.) *Reproduction in Context. Social and Environmental Influences on Reproductive Physiology and Behavior*. Ed. The MIT Press Cambridge, Massachusetts. England. 520 p.
- CRIP [Centro Regional de Investigación Pesquera]. 1996. *Estudio basal ambiental, rasgos biológicos*. Proyecto de Puerto Santiago, Manzanillo, Col. 2:90-107.
- Daniels, W. W. 1994. *Bioestadística. Base para el análisis de las ciencias de la salud*. Ed. Limusa. México. 667 p.
- Darwall, W.R., M.J. Costello., R. Donnelly y S. Lysaght. 1992. Implications of life-history strategies for a new wrasse fishery. *J. Fish Biol.*, 41B:111-123.
- Davis, J.L.D. 2000. Spatial and seasonal patterns of habitat partitioning in a guild of southern California tidepool fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 196:253-268.
- Deloach, N. & P. Humann. 2003. *Reef fish Behavior*. Florida Caribbean Bahamas. Star Standard LTD. USA. 359 p.
- Doherty, P.J. 1983. Diel, lunar and seasonal rhythms in the reproduction of two tropical damselfishes: *Pomacentrus flavicauda* y *P. wardi*. *Mar. Biol.*, 75:215-224.
- Ebeling, A.W. & M.A. Hixon. 1991. Tropical and temperate reef fishes: comparison of community structures, 509-563. En: Sale, P. F. (Ed.) *The ecology of fishes on coral reef*. Academic Press. San Diego. 754 p.

- Elorduy-Garay, J.F. & S. Ramírez-Luna. 1994. Gonadal development and spawning of female ocean whitefish, *Caulolatilus princeps* (Pisces: Branchiostegidae) in the Bay of La Paz, B.C.S., México. *J. Fish Biol.*, 44:553-566.
- Elorduy-Garay, J. F. & S. V. Jiménez-Gutiérrez. 2000. Metodologías para el estudio de los peces de arrecife, 72-82. En: Aburto-Oropeza O. y C. Sánchez-Ortiz (Eds.) *Recursos Arrecifales del Golfo de California. Estrategias de Manejo para las Especies Marinas de Ornato*. U.A.B.C.S. 138 p.
- Erismán, B.E. & L.G. Allen. 2006. Reproductive behaviour of a temperate serranid fish, *Paralabrax clathratus* (Girard), from Santa Catalina Island, California, U.S.A. *J. Fish Biol.*, 68:157–184.
- Espino, E., M. Cruz & A. García. 2003. *Peces marinos con valor comercial de la costa de Colima, México*. CONABIO. INP. México. 106 p.
- Fairclough, D. 2005. *The biology of four tuskfish (Choerodon: Labridae) in Western Australia*. PhD Thesis. Murdoch University. Australia. 204 p.
- Finn, R.N., M. Wamboldt & H.J. Fyhn. 2002. Differential processing of yolk proteins during oocyte hydration in marine fishes (Labridae) that spawn benthic and pelagic eggs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 237:217-226.
- Fisher, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter & V. H. Niem. 1995. *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental*. FAO Vol. II. Roma. 647-1200 p.
- Foster, S.A. 1985a. Group foraging by a coral reef fish: a mechanism for gaining access to defended resources. *Anim. Behav.*, 33:782-792.
- Foster, S.A. 1985b. Size-dependent territory defense by a damselfish. A determinant of resource use by group-foraging surgeonfishes. *Oecologia*, 67:499-505.
- Foster, S.A. 1987. Diel and lunar patterns in the Caribbean and Pacific sergeant major damselfishes *Abudefduf saxatilis* and *A. troschellii*. *Mar. Biol.*, 95:333-343.
- Foster, S.A. 1989. The implications of divergence in spatial nesting patterns in the geminate Caribbean and Pacific sergeant major damselfishes. *Anim. Behav.*, 37:465-476.

- Foster, S.J. & A.C.J. Vincent. 2004. Life history and ecology of seahorses: implications for conservation and management. *J. Fish Biol.*, 65:1-61.
- Froese, R. & D. Pauly. Editors. 2008. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (01/2008). Acceso: abril 2008.
- Gaudemar, B. & E. Beall. 1999. Reproductive behavioural sequences of single pairs of Atlantic salmon in an experimental stream. *Anim. Behav.*, 57:1207–1217.
- Giampietro, S., C. N. Bianchi & C. Morri. 2005. Mating behaviour of the newly-established ornate wrasse *Thalassoma pavo* (Osteichthyes: Labridae) in the Ligurian Sea (north-western Mediterranean). *J. Mar. Biol. Ass.*, 85:191-196.
- Gonçalves, D.M., T. Fagundes & R.F. Oliveira. 2003. Reproductive behaviour of sneaker males of the peacock blenny. *J. Fish Biol.*, 63:528-532.
- González, J.I. 2008. Predicción de mareas en México. <http://oceanografia.cicese.mx/predmar>. Acceso: mayo 2008
- Gotshall, D.W. 1987. *Marine animals of Baja California*. Sea Challengers. Japan. 112 p.
- Gotshall, D.W. 1998. *Sea of Cortez marine animals. A guide to the common fishes and invertebrates Baja California to Panama*. Sea Challengers. USA. 110 p.
- Gronell, A.M. 1989. Visiting behaviour by females of the sexually dichromatic damselfish, *Chrysiptera cyanea* (Teleostei: Pomacentridae): a probable method of assessing male quality. *Ethology*, 81:89-122.
- Harvey, P.H. & H.C.J. 1987. How species divide resources. *Am. Nat.* 129(2):318-320.
- Hata, H. & M. Kato. 2003. Demise of monocultural algal farms by exclusion of territorial damselfish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 263:159-167.
- Hawkins, J.P. & C.M. Roberts. 2004. Effects of artisanal fishing on Caribbean Coral Reefs. *Conserv. Biol.*, 18(1):215-226.
- Helfman, G.S. 1986. Fish behaviour by day, night, and twilight, 366-387. En: Pitcher, T. J. (Ed.) *The Behaviour of Teleost Fishes*. The Johns Hopkins University Press, Maryland. USA. 553 p.

- Henson, S.A. & R.R. Warner. 1997. Male and female alternative reproductive behaviors in fishes: A new approach using intersexual dynamics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 28:571–92.
- Hickford, M.J.H. & D.R. Schiel. 2003. Comparative dispersal of larvae from demersal versus pelagic spawning fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 252:255-271.
- Hobson, E. 1965. Diurnal-Nocturnal Activity of Some Inshore Fishes in the Gulf of California. *Copeia*, 3:291-302.
- Horn, M.H. 1989. Biology of marine herbivorous fishes. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 27:167-272.
- Hourigan, T. F. & C.D. Kelley. 1985. Histology of the gonads and observations on the social behavior of the Caribbean angelfish *Holacanthus tricolor*. *Mar. Biol.*, 88:311-322.
- Humason, G. 1979. *Animal Tissue Techniques*. 4^a Ed. W.H. Freeman & Co. USA. 692 p.
- Huntingford, F.A. 1986. Development of behaviour in Fishes, 47-68. En: Pitcher, T.J. (Ed.) *The Behavior of Fishes*. The Johns Hopkins University Press. Maryland. USA. 553 p.
- Hsiao, S. & A. H. Meier. 1988. Semilunar ovarian activity of the Gulf Killifish, *Fundulus grandis*, under controlled laboratory conditions. *Copeia*, (1):188-195.
- INP [Instituto Nacional de la Pesca]. 2006. *Especies Marinas de Ornato del Golfo de California*. INAP. México. 875-914.
- Itzkowitz, M., A. Ludlow & M. Haleyt. 2000. Territorial boundaries of the male beaugregory damselfish. *J. Fish Biol.*, 56:1138-1144.
- Jalabert, B. 2005. Particularities of reproduction and oogenesis in teleost fish compared to mammals. *Reprod. Nutr. Dev.*, 45:261–279.
- Jauhiainen, L. & H.T. Korhonen. 2005. Optimal behaviour sampling and autocorrelation curve: modelling data of farmed foxes. *Acta Ethol.*, 8:13-21.
- Jennings, S., S.P.R. Greenstreet & J.D. Reynolds. 1999. Structural change in an exploited fish community: a consequence of differential fishing effects on species with contrasting life histories. *J. Anim. Ecol.*, 68:617-627.

- Jiménez, S.V. 1999. *Abundancia y Estructura Comunitaria de Peces de Arrecife Rocoso en la Zona de Isla Cerralvo, B.C.S., México*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. 91 p.
- Jiménez, L.F. y H. Merchant. 2003. *Biología Celular y Molecular*. Ed. Prentice Hall. México. 853 p.
- Jobling, M. 1994. *Fish Bioenergetics*. Kluwer Academic Publishers/ Chapman y Hall. Londres. 309 p.
- Kaschner, K., J. S. Ready, E. Agbayani, J. Rius, K. Kesner-Reyes, P. D. Eastwood, A. B. South, S. O. Kullander, T. Rees, C. H. Close, R. Watson, D. Pauly & R. Froese. 2007 *AquaMaps: Predicted range maps for aquatic species*. *World wide web electronic publication*, www.aquamaps.org, Version 12/2007. Acceso: abril 2008.
- Keenleyside, M.H. 1972. The Behaviour of *Abudefduf zonatus* (Pisces, Pomacentridae) at Heron Island, Great Barrier Reef. *Anim. Behav.*, 20 (4):763-774.
- Keenleyside, M.H.A. 1979. *Diversity and Adaptation in Fish Behaviour*. Springer-Verlag. Alemania. 208 p.
- Kerr, L.M. 1996. Developmental Defects in Damselfish (*Abudefduf sordidus*: Pomacentridae) Embryos from Metal Artificial Reefs. *Biol. Bull.*, 191:306-307.
- Kerr, L.M. 1997. PCB Contamination Relative to Age for a Pacific Damselfish, *Abudefduf sordidus* (Pomacentridae). *Biol. Bull.*, 193:193-281.
- Kestemont, P. 1990. Dynamic aspects of oogenesis in an asynchronous fish, the gudgeon *Gobio gobio* L. (Teleostei, Cyprinidae), under controlled temperature and photoperiod conditions. *Aquat. Living. Resour.*, 3:61-74.
- Kuwamura, T. & Y. Nakashima. 1998. New aspects of sex change among reef fishes: recent studies in Japan. *Environ. Biol. Fishes.*, 52:125-135.
- Lam, T.J. 1983. Environmental influences on gonadal activity in fish, 65-116. En: Hoar W., Randall D. & E. Donaldson (Eds.) *Fish Physiology*. Academic Press. New York. 434 p.
- Larrosa, E. 2002. *El comportamiento en cautividad de Calliptamus barbarus (Orthoptera Acrididae)*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Murcia. Departamento de Zoología y Antropología Física. España. 168 p.

- Larrosa, E.; M.D. García; M.E. Clemente & J.J. Presa. 2004. El comportamiento en cautividad de *Calliptamus barbarus* (Orthoptera Acrididae). *Memorie Soc. entomol. ital.*, 82(2):615-630.
- Lee, J.S.F. 2005. Alternative reproductive tactics and status-dependent selection. *Behav. Ecol.*, 566-570.
- Lejeune, P. 1984. Etude ecoethologique des comportements reproducteurs et sociaux des Labridae mediterraneens des genres *Symphodus Rafinesque*, 1810 et *Coris Lacepede*, 1802. Thèse Doctorat es Sciences. Université de Liege. Francia. 231 p.
- Lluch-Cota, S.E., E. A. Aragón-Noriega, F. Arreguín-Sánchez, D. Auriol-Gamboa, J. Bautista-Romero, R. C. Brusca, R. Cervantes-Duarte, R. Cortés-Altamirano, P. Del-Monte-Luna, A. Esquivel-Herrera, G. Fernández, M.E. Hendrickx, S. Hernández-Vázquez, H. Herrera-Cervantes, M. Kahru, M. Lavín, D. Lluch-Belda, D. Lluch-Cota, J. López-Martínez, S. G. Marinone, M.O. Nevárez-Martínez, S. Ortega-García, E. Palacios-Castro, A. Parés-Sierra, G. Ponce-Díaz, M. Ramírez-Rodríguez, C.A. Salinas-Zavala, R. A. Schwartzlose & A.P. Sierra-Beltrán. 2007. The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. *Prog. Oceanogr.*, 73:1–26.
- Lobel, P. 1978. Diel, Lunar, and Seasonal Periodicity in the Reproductive Behavior of the Pomacanthid Fish, *Centropyge potteri*, and Some Other Reef Fishes in Hawaii. *Pac. Sci.*, 32 (2):193-207.
- Lott, J.L. 1995. Nesting patterns and nesting success of male panamic seargeant majors, *Abudefduf troschelii*, from the Gulf of California. *Bull. Mar. Sci.*, 57(3):705.
- Martin, P. & P. Bateson. 2004. *Measuring Behaviour. An introduction guide*. Cambridge University Press. Inglaterra. 222 p.
- McBride, R.S. & P.E. Thuerman. 2003. Reproductive Biology of *Hemiramphus brasiliensis* and *H. balao* (Hemiramphidae): Maturation, Spawning Frequency, and Fecundity. *Biol. Bull.*, 204:57–67.
- Mcllwain, J., G.V. Hermosa, M. Claereboudt, H. S. Al-Oufi & M. Al-Awi. 2006. Spawning and reproductive patterns of six exploited finfish species from the Arabian Sea, Sultanate of Oman. *J. Appl. Ichthyol.*, 22(2):167–176.

- McMillan, B.B. 2007. *Fish Histology. Female Reproductive Systems*. Ed. Springer. 598 p.
- Meekan, M.G., J.L. Ackerman & G.M. Wellington. 2001. Demography and age structures of coral reef damselfishes in the tropical eastern Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 212:223-232.
- Montgomery, W.; T. Gerrodette & I. Marshall. 1980. Effects of Grazing by the Yellowtail Surgeonfish, *Prionurus punctatus*, on Algal Communities in the Gulf of California, Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 30(4):901-908.
- Montgomery, W. 1981. Mixed-species schools and the significance of vertical territories of damselfishes. *Copeia*, 2:477-481.
- Montgomery, J.C.; N. Tolimieri & O.S. Haine. 2001. Active habitat selection by pre-settlement reef fishes. *Fish Fish.*, 2:261-277.
- Moyle, P. & J. Cech. 1988. *Fishes. An Introduction to Ichthyology*. Prentice Hall, Inc. USA. 559 p.
- Morgan, M.J. 2003. Variation with age in the timing and duration of spawning in American plaice. *J. Fish Biol.*, 62:464-473.
- Morton, J. 2007. *The Ecology of three species of wrasse (Pisces: Labridae) on temperate rocky reefs of New South Wales; Australia*. Thesis Doctor of Philosophy. The University of Newcastle, Australia. 233 p.
- Munro, A.D., A.P. Alexander & T.J. Lam. 1990. *Reproductive seasonality in teleosts: Environmental Influences*. CRC Press. USA. 254 p.
- Murua, H. & F. Saborido-Rey. 2003. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 33:23-31.
- Muñoz, M., M. Casadevall & S. Bonet. 2002. The Ovarian Morphology of *Scorpaena notata* shows a specialized mode of oviparity. *J. Fish Biol.*, 61:877-887.
- Nakai, K., Y. Yanagisawa, T. Sato, Y. Niimura & M. M. Gashagaza. 1990. Lunar synchronization of spawning in cichlid fishes of the tribe Lamprologini in Lake Tanganyika. *J. Fish Biol.*, 37:589-598.
- Neat, F. C.; L. Locatello & M. B. Rasotto. 2003. Reproductive Morphology in Relation to Alternative Male Reproductive Tactics in *Scartella cristata*. *J. Fish Biol.*, 62:1381–1391.
- Neff, B.D. 2001. Alternative reproductive tactics and sexual selection. *Trends Ecol. Evol.*, 16(12):669.

- Nyström, M., C. Folke & F. Moberg. 2000. Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends Ecol. Evol.*, 15(10):413-417.
- Ochi, H. 1986. Breeding synchrony and spawning intervals in the temperate damselfish *Chromis notata*. *Environ. Biol. Fishes.*, 17(2):117.
- Ojanguren A.F. & A.E. Magurran. 2004. Uncoupling the links between male mating tactics and female attractiveness. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 271:427-429.
- Oliver, S.J. & R. Watson. 1999. Threat-Sensitive Nest Defense in Domino Damselfish, *Dascyllus albisella*. *Biol. Bull.*, 197:244-246.
- Olivotto, I., Cardinali, M., Barbaresi, L., Maradonna, F. & O. Carnevali. 2003. Coral reef breeding: the secrets of each species. *Aquaculture*, 224:69-78.
- Ormond, R.F.G., J.M. Roberts & R.Q. Jan. 2006. Behavioural differences in microhabitat use by damselfishes (Pomacentridae): implications for reef fish biodiversity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 202:85-95.
- Osório, R., I.L. Rosa & H. Cabral. 2006. Territorial defence by the Brazilian damsel *Stegastes fuscus* (Teleostei: Pomacentridae). *J. Fish Biol.* 69:233-242.
- Owens, I.P.F. 2006. Where is behavioural ecology going? *Trends Ecol. Evol.*, 21(7):356-361.
- Pagel, M.D., P.H. Harvey & H.C.J. Godfray. 1991. Species-Abundance, Biomass, and Resource-Use Distributions. *Am. Nat.*, 138(4):836-850.
- Pankhurst, N.W. 1995. Hormones and reproductive behavior in male damselfish. *Bull. Mar. Sci.*, 57(3):569-581.
- Paredes, G. 2001. *Reclutamiento de peces de arrecife en los Islotes, B.C.S., México*. Tesis de Licenciatura. UABCS. México. 49 p.
- Pérez-España, H., F. Galván-Magaña & L. Abitia-Cárdenas. 1996. Variaciones Temporales y Espaciales en la Estructura de la Comunidad de Peces de Arrecifes Rocosos del Suroeste del Golfo de California, México. *Cienc. Mar.*, 22(3):273-294.
- Perrin, N. & J.F. Rubin. 1990. On dome-shaped reaction norms for size-to-age at maturity in fishes. *Func. Ecol.*, 4:53-57.
- Petersen, C.W. 1995. Male mating success and female choice in permanently territorial damselfishes. *Bull. Mar. Sci.*, 57(3):690-704.

- Petersen, C.W., R.R. Warner, D.Y. Shapiro & A. Marconato. 2001. Components of fertilization succes in the bluehead wrasse, *Thalassoma bifasciatum*. *Behav. Ecol.*, 12(2):237-245.
- Petersen, C.W & R.R Warner. 2006. The ecological context of reproductive behavior, 103-118. En: Sale, P.F. (Ed.) *Coral Reef Fishes. Dinamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Academic Press. USA. 549 p.
- Piña-Espallargas, R. 2000. Especies marinas de ornato del Golfo de California y su uso, 61-71. En: Aburto-Oropeza O. y C. Sánchez-Ortiz (Eds.) *Recursos Arrecifales del Golfo de California. Estrategias de Manejo para las Especies Marinas de Ornato*. U.A.B.C.S. 138 p.
- Piña-Espallargas, R. 2005. *La Pesquería de especies marinas con fines de ornato en México. El Parque Marino de Loreto, B.C.S., como estudio de caso*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. 86 p.
- Popper, D. & L. Fishelson. 1973. Ecology and Behavior of *Anthias squamipinnis* (Peters, 1855) (Anthiidae, Teleostei) in the Coral Habitat of Eilat (Red Sea). *J. Exp. Zool.*, 184:409-424.
- Potts, G.W. & R.J. Wootton. 1984. *Fish Reproduction. Strategies and Tactics*. Academic Press. USA. 410 p.
- Pressley, P.H. 1980. Lunar periodicity in the spawning of yellowtail damselfish, *Microspathodon chrysurus*. *Env. Biol. Fish.*, 5(2):153-159.
- Rahman, M. S., A. Takemura, S. Nakamura & K. Takano. 2003. Rhythmic Changes in Testicular Activity with Lunar Cycle in the Forktail Rabbitfish. *J. Fish Biol.*, 62:495-499.
- Ramírez-Rodríguez, M. & A. Hernández-Herrera. 2000. Pesca artesanal en la costa oriental de Baja California Sur, México (1996-1997), 18-29. En: Aburto-Oropeza O. y C. Sánchez-Ortiz (Eds.) *Recursos Arrecifales del Golfo de California. Estrategias de Manejo para las Especies Marinas de Ornato*. U.A.B.C.S. 138 p.
- Randall, J.E. 2001. Revision of the generic classification of the hawkfishes (Cirrhitidae), with descriptions of three new genera. *Zootaxa*, 12:1-12.
- Raventos, N. 2004. Effects of wave action on nesting activity in the littoral five-spotted wrasse, *Symphodus roissali* (Labridae), in the northwestern Mediterranean Sea. *Sci. Mar. (Barc.)*, 68(2):257-264.

- Reinboth, R. 1980. Can sex inversion be environmentally induced? *Biol. Reprod.*, 22:49-59.
- Robertson, D.R. 1972. Social control of sex reversal in a coral-reef fish. *Science (Wash.)*, 172:1007-1009.
- Robertson, D.R. 1983. On the spawning behavior and spawning cycles of eight surgeonfishes (Acanthuridae) from the Indo-Pacific. *Environ. Biol. Fishes.*, 9(3-4):193-223.
- Robertson, D.R. 1984. Cohabitation of competing territorial damselfishes on a Caribbean coral reef. *Ecology*, 65(4):1121-1135.
- Robertson, R. 1991. The role of adult biology in the timing of spawning of tropical reef fishes, 356-386. En: Sale, P.F. (Ed.) *The ecology of fishes on coral reefs*. USA. Academic Press. USA. 549 p.
- Robertson, D.R. & S.G. Hoffmman. 1977. The roles of female mate choice and predation in the mating systems of some tropical labroid fishes. *Z.Tierpsychol.*, 48:298-320.
- Robertson, D.R., & B. Lassing. 1980. Spatial distribution patterns and coexistence of a group of territorial damselfishes from the Great Barrier Reef. *Bull. Mar. Sci.*, 30:187-203.
- Robertson, D.R. & N.V.C. Polunin. 1981. Coexistence: symbiotic sharing of feeding territories and algal food by some coral reef fishes from the Western Indian Ocean. *Mar. Biol.*, 62:185-195.
- Robertson, D.R., C.W. Petersen & J.D. Brawn. 1990. Lunar reproductive cycles of benthic-brooding reef fishes: reflections of larval-biology or adult-biology? *Ecol. Monogr.*, 60:311-329.
- Robertson, D.R. & G.R. Allen. 2006. *Shorefishes of the tropical eastern Pacific: an information system*. Version 2.0. Smithsonian Tropical Research Institute. Balboa, Panama.
- Rogers, L. & R. Craig-Sargent. 2001. A Dynamic Model of Size-Dependent Reproductive Effort in a Sequential Hermaphrodite: A Counterexample to Williams's Conjecture. *Am. Nat.*, 158(5):543-552.
- Rong-Quen, J. 2000. Resource Limitation Underlying Reproductive Strategies of Coral Reef Fishes: A Hypotesis. *Zool. Stud.*, 39(3):266-274.

- Rong-Quen, J. & R.F.G. Ormond. 1992. Spawning of damselfishes on the Northern coast of Taiwan, with emphasis on spawning site distribution. *Bull. Inst. Zool.*, 31(4):231-245.
- Ross, R.M. 1978. Reproductive behavior of the anemonefish *Amphiprion melanopus* on Guam. *Copeia*, 1:103-107.
- Saborido, F. 2004. *Ecología de la Reproducción y Potencial Reproductivo en las Poblaciones de Peces Marinos*. Instituto de Investigaciones Marinas. 71 p.
- Sadovy, Y. & D.Y. Shapiro. 1987. Criteria for the Diagnosis of Hermafroditism in Fishes. *Copeia*, (1):136-156.
- Sadovy, Y. & M. Liu. 2008. Functional hermaphroditism in teleosts. *Fish Fish.*, 9:1-43.
- Sala, E. 2000. Manejo de Peces de Arrecife. Conceptos y Estrategias, 107-111. En: Aburto-Oropeza O. y C. Sánchez-Ortiz (Eds.) *Recursos Arrecifales del Golfo de California. Estrategias de Manejo para las Especies Marinas de Ornato*. U.A.B.C.S. 138 p.
- Sala, E., O. Aburto-Oropeza, G. Paredes & G. Thompson. 2003. Spawning aggregations and reproductive behavior of reef fishes in the Gulf of California. *Bull. Mar Sci.*, 72(1):103-121.
- Sale, P. 2006. *Coral Reef Fishes. Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Elsevier. USA. 549 p.
- Sánchez-Cárdenas, R. 2007. *Estrategia reproductiva de Sphoeroides annulatus (Jenyns, 1842) (Tetraodontidae) en la costa de Mazatlán, Sinaloa, México*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. 82 p.
- Sancho, G. 1998. Factors regulating the height of spawning ascents intrunkfishes (Ostraciidae). *J. Fish Biol.*, 53(A):94-103.
- Sancho, G., A.R. Solow & P.S. Lobel. 2000a. Environmental influences on the diel timing of spawning in coral reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 206:193-212.
- Sancho, G.; Petersen, C.W.; Lobel, P.S. 2000b. Predator-prey relations at a spawning aggregation site of coral reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser. Series.*, 203:275-288.
- Schmitt, R.J. & S.J. Holbrook. 2000. Habitat-limited recruitment of coral reef damselfish. *Ecology*, 81(12):3479-3494.

- Schwanck, E. 1987. Lunar periodicity in the spawning of *Tilapia mariae* in the Ethiop River, Nigeria. *J. Fish Biol.*, 30:533-537.
- Shapiro, D.Y. 1987. Differentiation and evolution of sex change in fishes. *BioScience*, 37(7):490-497.
- Shapiro, D. & R. Lubbock. 1980. Group sex ratio and sex reversal. *J. Theor. Biol.*, 82:411-426.
- Shapiro, D.Y. & M.B. Rassotto. 1993. Sex differentiation and gonadal development in the diandric, protogynous wrasse, *Thalassoma bifasciatum* (Pisces, Labridae). *J. Zool.*, 230:231-245.
- Shepherd, T.D. & M.K. Litvak. 2004. Density-dependent habitat selection and the ideal free distribution in marine fish spatial dynamics: considerations and cautions. *Fish Fish.*, 5:141-152.
- Shima, J.S. 2002. Mechanisms of density- and number-dependent population regulation of a coral-reef fish. *Mar. Freshw. Res.*, 53:175-179.
- Sokal, R. & F. Rohlf. 1979. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume Ediciones. España. 832 p.
- Solís-Bautista, J.C. 2003. *Estructura poblacional de Quayula madreporarum: (Sowerby, 1834) (Gasteropoda Coralliophyllidae) en Punta Arena de La Ventana, B. C.S. México*. Tesis Licenciatura. UABCS. México. 66 p.
- Sparre, P. & S. Venema. 1997. *Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte I: Manual*. FAO. Roma. 420 p.
- Sponaugle, S. & D. Pinkard. 2004. Lunar cyclic population replenishment of coral reef fish: shifting patterns following oceanic events. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 267:267-280.
- Suárez-González, I. 2002. *Estructura de las asociaciones de moluscos en corales del género Pocillopora (Lamarck, 1818); en Punta Arena de la Ventana, B.C.S. México*. Tesis Licenciatura. UABCS. México. 63 p.
- Sugihara, G. 1989. How do species divide resources? *Am. Natur.*, 133:458-463.

- Schwassmann, H. 1971. Biological Rhythms, 371-428. En: Hoar W. & D. Randall. (Eds.) *Fish Physiology*. Vol. VI. Academic Press. New York. 532 p.
- Takemura, A., M.S. Rahman, S. Nakamura, Y.J. Park & K. Takano. 2004. Lunar cycles and reproductive activity in reef fishes with particular attention to rabbitfishes. *Fish Fish.*, 5:317-328.
- Tessier, E., P. Chabanet, K. Pothin, M. Soria & G. Lasserre. 2005. Visual censuses of tropical fish aggregations on artificial reefs: slate versus video recording techniques. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 315:17-30.
- Thomson, D. A., L. T. Findley & A. N. Kerstitch. 2000. *Reef Fishes of the Sea of Cortez. The Rocky-Shore Fishes of the Gulf of California*. The University of Texas Press. USA. 353 p.
- Thomson D.A. & M.R. Guilligan. 2002. Rocky-Shore Fishes, 154-180. En: Case, T.J.; M.L. Cody & E. Ezcurra (Eds.) *A New Island Biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University Press. USA. 669 p.
- Thresher, R.E. 1976. Field Analysis of the Territoriality of the Threespot Damselfish, *Eupomacentrus planifrons* (Pomacentridae). *Copeia*, 2:266-276.
- Thresher, R.E. 1984. *Reproduction in Reef Fishes*. T.F.H. Publications, Inc. Ltd. USA. 399 p.
- Throrrold, S.R. & M.J. Milicich. 1990. Comparison of larval duration and pre- and post-settlement growth in two species of damselfish, *Chromis atripectoralis* and *Pomacentrus coelestis* (Pisces: Pomacentridae), from the Great Barrier Reef. *Mar. Biol.*, 105:375-384.
- Tilly, J.L., K.I. Kowalski, A.L. Johnson & A.J.W. Hsueh. 1991. Involvement of apoptosis in ovarian follicular atresia and postovulatory regression. *Endocrinology*, 129:2799–2801.
- Trippel, E.A. 2003. Estimation of male reproductive success of marine fishes. *J. North. Atl. Fish. Sci.*, 33:81-113.
- Trujillo, O. 2003. *Reclutamiento de Peces de Arrecife en Isla Cerralvo y Punta Perico, B.C.S., México*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. 84 p.

- Trujillo-Millán O., M.R. Fragoso-Ramírez & J.F. Elorduy-Garay. 2008. Interacciones entre el mulegino *Abudefduf troschelii* (Gill, 1862) y otras especies de peces conspicuas durante su temporada reproductiva. *XI Congreso Nacional de Ictiología*. La Paz, B.C.S. México. Octubre 28-31.
- Taylor, M. & L. Di-Michele. 1980. Ovarian changes during the lunar spawning cycle of *Fundulus heteroclitus*. *Copeia*, 1:118-125.
- Tzioumis, V & M.J. Kingsford. 1995. Periodicity of spawning of two temperate damselfishes: *Parma microlepis* and *Chromis dispilus*. *Bull. Mar. Sci.*, 57(3):596-609.
- Uglem, I., I. Mayer & G. Rosenqvist. 2002. Variation in Plasma Steroids and Reproductive Traits in Dimorphic Males of Corkwing Wrasse (*Symphodus melops* L.). *Horm. Behav.*, 41:396-404.
- Victor, B.C. & G.M. Wellington. 2000. Endemism and the pelagic larval duration of reef fishes in the eastern Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 205:241-248.
- Villareal-Cavazos, A. H. Reyes-Bonilla, B. Bermúdez-Almada & O. Arizpe-Covarrubias. 2000. Los peces del arrecife de Cabo Pulmo, Golfo de California, México: Lista sistemática y aspectos de abundancia y biogeografía. *Rev. Biol. Trop.*, 48(2/3):413-424.
- Vincent, A.C.J. & B.G. Giles. 2003. Correlates of reproductive success in a wild population of *Hippocampus whitei*. *J. Fish Biol.*, 63:344-355.
- Waldner, R.E. & R.R. Robertson. 1980. Patterns of habitat partitioning by eight species of territorial Caribbean damselfishes (Pisces: Pomacentridae). *Bull. Mar. Sci.*, 30:171-186.
- Wallace, R.A. & K. Selman. 1981. Cellular and Dynamic Aspects of Oocyte Growth in Teleosts. *Amer. Zool.*, 21:325-343.
- Warner, R.R. 1982. Mating systems, sex change and sexual demography in the rainbow wrasse, *Thalassoma lucasanum*. *Copeia*, 3:653-661.
- Warner, R.R. 1984. Mating Behaviour and hermaphroditism in coral reef fishes. *Am. Sci.*, 72:128-136.
- Warner, R.R. 1990. Resource assessment versus tradition in mating-site determination. *Am. Nat.*, 135:205-217.
- Warner, R. R.; D.R. Robertson & E.G. Leigh. 1975. Sex change and sexual selection. *Science (Wash.)*, 190:633-638.

- Warner, R.R. & R.R. Robertson. 1978. Sexual patterns in the labroid fishes of the western Caribbean, I: the wrasses (Labridae). *Smithsonian Contr. Zool.*, 254:1-27.
- Warner, R. & S. Swearer. 1991. Social Control of Sex Change in the Bluehead Wrasse, *Thalassoma bifasciatum* (Pisces: Labridae). *Biol. Bull.*, 181:199-204.
- Watson, D.L., E.S. Harvey, J.A. Anderson & G.A. Kendrick. 2005. A comparison of temperate reef fish assemblages recorded by three underwater stereo-video techniques. *Mar. Biol.*, 148:415-425.
- West, G. 1990. Methods of Assessing Ovarian Development in Fishes: A review. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 41:199-222.
- Whiteman, E.A., I.M. Côte & J.D. Reynolds. 2002. Do cleaning stations affect the distribution of territorial reef fishes? *Coral Reefs.*, 21:245-251.
- Willis, T.J., R.B. Millar & R.C. Babcock. 2000. Detection of spatial variability in relative density of fishes: comparison of visual census, angling, and baited underwater video. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 198:249-260.
- Wootton, R. J. 1991. *Ecology of teleost fishes*. Chapman & Hall. USA. 404 p.
- Zhang, D., K. Lin & I. Hanski. 2004. Coexistence of cryptic species. *Ecol. Lett.*, 7:165-169.

ANEXOS

Anexo 1. Frecuencia de machos y hembras y valores de χ^2 de *S. rectifraenum* por clase de talla. Los números en negritas indican una diferencia estadísticamente significativa entre la proporción 1:1 ($P \leq 0.05$).

INTERVALO LT cm	FRECUENCIA		TOTAL	χ^2	Proporción H:M	
	HEMBRAS	MACHOS				
5.2 - 6.4	1		1	1	0.00	0:1
6.5 - 7.7	3	1	4	1	3.00	3:1
7.8 - 9	1		1	1	0.00	1:0
9.1 - 10.3	13	10	23	0.39	1.30	1.3:1
10.4 - 11.6	42	48	90	0.4	0.88	0.88:1
11.7 - 12.9	52	49	101	0.08	1.06	1.06:1
13 - 14.2	34	24	58	1.72	1.42	1.42:1
14.3 - 15.5	3	2	5	0.2	1.50	1.5:1
15.6 - 16.8		1	1	1	0.00	0:1
TOTAL	149	135	284	0.69	1.10	1.1:1

Anexo 2. Frecuencia de machos y hembras y valores de χ^2 de *M. dorsalis* por clase de talla. Los números en negritas indican una diferencia estadísticamente significativa entre la proporción 1:1 ($P \leq 0.05$).

INTERVALO LT cm	FRECUENCIA		TOTAL	χ^2	Proporción H:M	
	HEMBRAS	MACHOS				
10 - 13	7	5	12	0.33	1.4	1.4:1
13.1 - 16.1	7	4	11	0.81	1.75	1.7:1
16.2 - 19.2	8	1	9	5.44	0.12	0.1:1
19.3 - 22.3	8	11	19	0.47	0.73	0.7:1
22.4 - 25.4	14	5	19	4.26	2.80	2.8:1
25.5 - 28.5	13	22	35	2.31	0.59	0.6:1
28.6 - 31.6	32	21	53	2.28	1.52	1.5:1
31.7 - 34.7	10	6	16	1	1.67	1.7:1
34.8 - 37.8	1	2	3	0.3	0.50	0.5:1
TOTAL	100	77	177	2.9	1.30	1.3:1

Anexo 3. Frecuencia de machos y hembras y valores de χ^2 de *A. troschelii* por clase de talla. Los números en negritas indican una diferencia estadísticamente significativa entre la proporción 1:1 ($P \leq 0.05$).

INTERVALO LT cm	FRECUENCIA		TOTAL	χ^2	Proporción H:M	
	HEMBRAS	MACHOS				
7.8 - 9.5		1	1	1	0.00	0:1
9.7 - 11.4	1	1	2	0	1.00	1:1
11.5 - 13.1		2	2	2	0.00	0:1
13.3 - 14.9	4	4	8	0	1.00	1:1
15 - 16.7	11	6	17	1.47	1.83	1.8:1
16.8 - 18.5	9	8	17	0.05	1.13	1.1:1
18.5 - 20.2	1	46	47	43.08	0.02	0.02:1
20.3 - 22	1	16	17	13.23	0.06	0.06:1
TOTAL	27	84	111	29.27	0.32	0.32:1

Anexo 4. Frecuencia de machos y hembras y valores de χ^2 de *T. lucasanum* por clase de talla. Los números en negritas indican una diferencia estadísticamente significativa entre la proporción 1:1 ($P \leq 0.05$).

INTERVALO LT cm	FRECUENCIA		TOTAL	χ^2	Proporción H:M	
	HEMBRAS	MACHOS				
2.5 - 4.2	8	2	10	3.6	4.00	4:1
4.3 - 6	38	20	58	5.58	1.90	1.9:1
6.1 - 7.8	98	51	149	14.82	1.92	1.92:1
7.9 - 9.6	71	36	107	11.44	1.97	1.97:1
9.7 - 11.4	20	16	36	0.44	1.25	1.25:1
11.5 - 13.2	7	7	14	0	1.00	1:1
13.3 - 15	4	7	11	0.81	0.57	0.6:1
15.1 - 16.8	1	3	4	1	0.33	0.3:1
16.9 - 18.6	1	2	3	0.33	0.50	0.5:1
18.7 - 20.4		1	1	1	0.00	0:1
TOTAL	248	145	393	26.99	1.71	1.7:1

Anexo 5. Frecuencia de machos y hembras y valores de χ^2 de *C. rivulatus* por clase de talla. Los números en negritas indican una diferencia estadísticamente significativa entre la proporción 1:1 ($P \leq 0.05$).

INTERVALO LT cm	FRECUENCIA		TOTAL	χ^2	Proporción H:M	
	HEMBRAS	MACHOS				
12.5 - 16.4	14	0	14	0	0.00	1:0
16.5 - 20.4	21	1	22	18.18	21.00	21:1
20.5 - 24.4	43	0	43	0	0.00	1:0
24.5 - 28.4	27	0	27	0	0.00	1:0
28.5 - 32.4	3	3	6	0	1.00	1:1
32.5 - 36.4	1	1	2	0	1.00	1:1
36.5 - 40.4	0	1	1	1	0.00	0:1
40.5 - 44.4	0	2	2	2	0.00	0:1
TOTAL	109	8	117	87.18	13.63	13.6:1

Anexo 6. Se muestra en la columna de la izquierda las categorías de comportamiento, así como el número de veces que precedían otra categoría, realizadas por un macho de *S. rectifraenum* durante el periodo 1.

	NE	MS	NFT	DT	Total
NE		20	2	1	23
MS	20		0	0	20
NFT	1	0		0	1
DT	1	0	0		1
Total					45

Anexo 7. Frecuencia de transición de cada secuencia del comportamiento para *S. rectifraenum*, durante el periodo 1.

	NE	MS	NFT	DT	Total
NE		0.87	0.09	0.04	1
MS	1		0	0	1
NFT	1	0		0	1
DT	1	0	0		1
Total					4

Anexo 8. Se muestra en la columna de la izquierda las categorías de comportamiento, así como el número de veces que precedían otra categoría, realizadas por un macho de *S. rectifraenum* durante la formación del nido.

	VT	E	LN	NFT	Total
VT		0	1	0	1
E	9		5	0	14
LN	2	4		0	6
NFT	1	0	0		0
Total					21

Anexo 9. Frecuencia de transición de cada secuencia del comportamiento para *S. rectifraenum*, durante la formación del nido.

	VT	E	LN	NFT	Total
VT		0	1	0	1
E	0.64		0.36	0	1
LN	0.33	0.67		0	1
NFT	1	0	0		0
Total					3

Anexo 10. Se muestra en la columna de la izquierda las categorías de comportamiento, así como el número de veces que precedían otra categoría, realizadas por una hembra de *S. rectifraenum* durante la formación del nido.

	D	RNG	NLT	NHT	Total
D		2	1	0	3
NGS	2		0	0	2
NLT	0	0		0	0
NHT	1	0	0		1
Total					6

Anexo 11. Frecuencia de transición de cada secuencia del comportamiento en una hembra de *S. rectifraenum*, durante la formación del nido.

	D	RNG	NLT	NHT	Total
D		0.67	0.33	0	1
NGS	1		0	0	1
NLT	0	0		0	0
NHT	1	0	0		1
Total					3

Anexo 12. Se muestra en la columna de la izquierda las categorías de comportamiento, así como el número de veces que precedían otra categoría, realizadas por un macho *M. dorsalis* durante la preparación del territorio.

	MZA	DT	MS	RS	NMA	CC	VT	Total
MZA		0	0	0	0	0	4	4
DT	4		0	0	0	1	0	5
MS	0	0		0	0	0	2	2
RS	0	0	0		0	0	6	6
NMA	0	0	0	0		0	1	1
CC	0	0	0	0	0		1	1
VT	4	5	2	6	2	0		19
Total								38

Anexo 13. Frecuencia de transición de cada secuencia del comportamiento en un macho *M. dorsalis*, durante la preparación del territorio.

	MZA	DT	MS	RS	NMA	CC	VT	Total
MZA		0	0	0	0	0	1	1
DT	0.8		0	0	0	0.2	0	1
MS	0	0		0	0	0	1	1
RS	0	0	0		0	0	1	1
NMA	0	0	0	0		0	1	1
CC	0	0	0	0	0		1	1
VT	0.21	0.26	0.11	0.32	0.11	0		1
Total								7

Anexo 14. Se muestra en la columna de la izquierda las categorías de comportamiento, así como el número de veces que precedían otra categoría, realizadas por un macho de *M. dorsalis* durante la formación del nido.

	VT	E	Total
VT		3	3
E	3		3
Total			6

Anexo 15. Frecuencia de transición de cada secuencia del comportamiento en un macho de *M. dorsalis*, durante la formación del nido.

	VT	E	Total
VT		1	1
E	1		1
Total			2

Anexo 16. Se muestra en la columna de la izquierda las categorías de comportamiento, así como el número de veces que precedían otra categoría, realizadas por una hembra de *M. dorsalis* durante la formación del nido.

	D	NLT	Total
D		1	1
NLT	0		0
Total			1

Anexo 17. Frecuencia de transición de cada secuencia del comportamiento en una hembra de *M. dorsalis*, durante la formación del nido.

	D	NLT	Total
D		1	1
NLT	0		0
Total			1

Anexo 18. Se muestra en la columna de la izquierda las categorías de comportamiento, así como el número de veces que precedían otra categoría, realizadas por un macho de *A. troschelii* durante la modificación del territorio.

	DT	NE	MS	LO	NS	LA	Total
DT		9	2	0	0	0	11
NE	6		5	7	1	3	22
MS	1	4		0	3	1	9
LO	1	3	0		0	3	7
NS	1	0	3	0		0	4
LA	1	6	0	0	0		7
Total							60

Anexo 19. Frecuencia de transición de cada secuencia del comportamiento en por un macho de *A. troschelii* durante la defensa y modificación del territorio.

	DT	NE	MS	LO	NS	LA	Total
DT		0.82	0.18	0.00	0.00	0.00	1
NE	0.27		0.23	0.32	0.05	0.14	1
MS	0.11	0.44		0.00	0.33	0.11	1
LO	0.14	0.43	0.00		0.00	0.43	1
NS	0.25	0.00	0.75	0.00		0.00	1
LA	0.14	0.86	0.00	0.00	0.00		1
Total							6

Anexo 20. Se muestra en la columna de la izquierda las categorías de comportamiento, así como el número de veces que precedían otra categoría, realizadas por un macho de *A. troschelii* durante la formación del nido.

	VT	NS	E	DT	GT	MS	Total
VT		2	25	9	7	6	49
NS	1		1	0	0	0	2
E	17	4		4	7	0	32
DT	13	0	1		2	1	17
GT	9	0	5	1		1	16
MS	8	0	0	2	2		12
Total							128

Anexo 21. Frecuencia de transición de cada secuencia del comportamiento en por un macho de *A. troschellii* durante la modificación del territorio.

	VT	NS	E	DT	GT	MS	Total
VT		0.04	0.51	0.18	0.14	0.12	1
NS	0.50		0.50	0.00	0.00	0.00	1
E	0.53	0.13		0.13	0.22	0.00	1
DT	0.76	0.00	0.06		0.12	0.06	1
GT	0.56	0.00	0.31	0.06		0.06	1
MS	0.67	0.00	0.00	0.17	0.17		1
Total							6

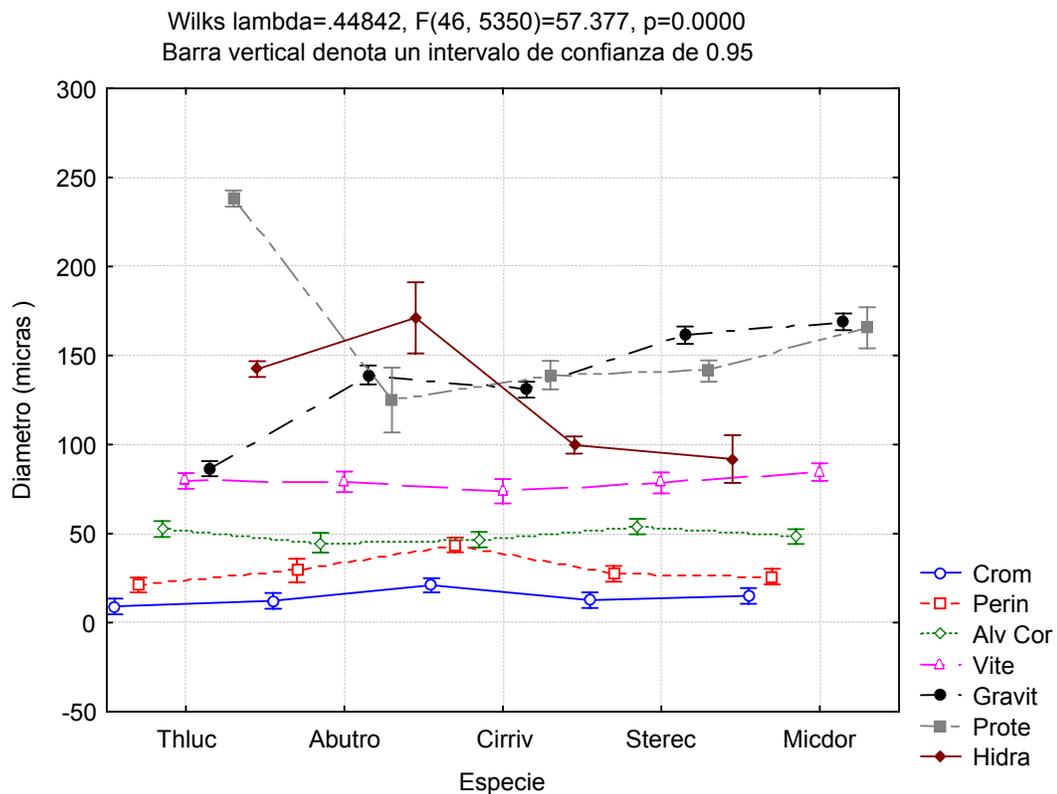
Anexo 22. Se muestra en la columna de la izquierda las categorías de comportamiento, así como el número de veces que precedían otra categoría, realizadas por una hembra de *A. troschellii* durante la formación del nido.

	NHT	D	GT	RNG	NE	NLT	Total
NHT		1	0	0	0	0	1
D	0		14	1	1	0	16
GT	0	14		9	1	1	25
RNG	0	0	0		0	1	1
NE	0	1	1	0		1	3
NLT	1	0	0	0	0		1
Total							49

Anexo 23. Frecuencia de transición de cada secuencia del comportamiento en por una hembra de *A. troschellii* durante la modificación del territorio.

	NHT	D	GT	RNG	NE	NLT	Total
NHT		1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
D	0.00		0.88	0.06	0.06	0.00	1
GT	0.00	0.56		0.36	0.04	0.04	1
RNG	0.00	0.00	0.00		0.00	1.00	1
NE	0.00	0.33	0.33	0.00		0.33	1
NLT	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00		1
Total							6

Anexo 24. Variación del diámetro de los ovocitos durante su desarrollo para cada especie. Especies: *T. lucasanum* (Thluc); *A. troschellii* (Abutro); *C. rivulatus* (Cirriv); *S. rectifraenum* (Sterec); *M. dorsalis* (Micdor). Fases de desarrollo: Cromatina (Crom); Perinuclear (Perin); Alveólo cortical (Alv Cor); Vitelogénesis (Vite); Gránulo de vitelo (Gravit); Proteólisis (Prote); Hidratado (Hidra).



Anexo 25. Variación del IGS entre los machos primarios (MI) y los machos secundarios (MT) de *T. lucasanum*. F(1, 76)=11.277, p=.00123.

