



9

00344

3
2ej

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

División de Estudios de Posgrado

ESTRATEGIA REPRODUCTIVA DE
***Cichlasoma istlanum* (OSTEICHTHYES:CICHLIDAE),**
EN LA SUBCUENCA DEL RIO AMACUZAC,
MORELOS, MEXICO

TESIS

Para Obtener el Grado Académico de:

MAESTRO EN CIENCIAS

(BIOLOGIA DE SISTEMAS Y RECURSOS ACUATICOS)

Presenta:

Einar Topiltzin Contreras MacBeath

Director de la tesis: Dr. Edmundo Díaz Pardo

México, D. F.

1998

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

No sé porqué, pero siempre que me siento a escribir los agradecimientos de un trabajo me entra la melancolía. Me pongo a pensar en la familia, los cuates, los momentos y situaciones que tuvimos que pasar para llegar a esta última cuartilla, que por lo regular resulta ser la más difícil de redactar. Por eso, para evitarme la pena de dejar fuera a quienes no recuerdo en este momento, y evitarles la molestia de leer una lista interminable de personas, me limitaré a darles las

Gracias a todos.



La presente investigación se realizó en el Laboratorio de Ictiología del Departamento de Biología Animal del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, bajo la asesoría del Dr. Edmundo Díaz Pardo.

CONTENIDO

Resumen	
Introducción	1
Antecedentes	4
Descripción de la especie en estudio	6
Objetivos	7
Metodología	8
Resultados	13
Discusión	30
Conclusiones	41
Referencias bibliográficas	42

RELACION DE FIGURAS Y TABLAS

- Fig 1. Ejemplar de *C. istlanum*.
- Fig 2. Características de la localidad.
- Fig 3. Morfología gonádica de *C. istlanum*, basada en la descripción de Sánchez (1994).
- Fig 4. Morfología de las papilas genitales de *C. istlanum*.
- Fig 5. Proporción sexual mensual de *C. istlanum*.
- Fig 6. Proporción sexual mensual operacional de *C. istlanum*.
- Fig 7. Proporción sexual estacional de *C. istlanum*.
- Fig 8. Proporción sexual estacional operacional de *C. istlanum*.
- Fig 9. Proporción sexual ontogénica de *C. istlanum*.
- Fig 10. Proporción sexual ontogénica operacional de *C. istlanum*.
- Fig 11. Ciclo reproductivo de *C. istlanum* en el río Amacuzac.
- Fig 12. Índice gonosomático de *C. istlanum*.
- Fig 13. Fecundidad relativa de *C. istlanum*.
- Fig 14. Patrones ontogénicos en la coloración de *C. istlanum*.
- Fig 15. Secuencia de eventos relacionados con la reproducción de *C. istlanum*.
- Fig 16. Mordisquear el sustrato.
- Fig 17. Guiar.
- Fig 18. Coletear.
- Fig 19. Etograma resultante del cortejo.
- Fig 20. Desove.
- Fig 21. Fertilización.
- Fig 22. Manejo de huevos.
- Fig 23. Ventilar.
- Fig 24. Manipulación con la boca
- Tabla I. Fecundidad absoluta de *C. istlanum*. Se muestran los resultados de otros autores.
- Tabla II. Esfuerzo reproductivo ontogénico de *C. istlanum*.
- Tabla III. Esfuerzo reproductivo sexual de *C. istlanum*.

RESUMEN

La reproducción es sin lugar a dudas uno de los aspectos más importantes que se relacionan con la biología de cualquier especie, por ello, en el presente trabajo se describe la estrategia reproductiva de *Cichlasoma istlanum*, buscando sentar las bases teóricas para su manejo y conservación.

Se utilizaron un total de 528 ejemplares de *C. istlanum* colectados en el río Amacuzac, entre las localidades de Chisco y la Toma, dentro del Municipio de Jojutla, en el Estado de Morelos. Se evaluaron diversos parámetros reproductivos empleando métodos convencionales y se encontró que el primer reclutamiento reproductivo para la especie ocurre a los 66 mm. La fecundidad va de 348-1293 huevos (\bar{X} = 586). La temporada de reproducción es de cuatro meses (febrero-mayo). Se describió el comportamiento reproductivo de la especie, mediante observaciones de campo y de laboratorio, encontrando que este se distingue por presentar cuatro aspectos generales: formación de pareja, preparación del nido, desove y cuidado de las crías. La especie se caracteriza por ser un desovador de sustrato, preferentemente en superficies rocosas horizontales.

Los resultados obtenidos son discutidos y analizados a la luz de teorías y conceptos modernos relacionados con la reproducción de peces.

INTRODUCCION

En México, el estudio de los peces se ha centrado en aquellas especies que se explotan comercialmente, limitándose por ello a algunos grupos marinos y, lamentablemente, a especies dulceacuícolas introducidas, mientras que se tienen muy pocos conocimientos de las cerca de 500 especies registradas por Espinosa *et al.* (1993) para las aguas continentales mexicanas, sobre todo desde los puntos de vista autoecológico y sinecológico.

De esta manera, descartando los aspectos puramente taxonómicos y distribucionales, no se sabe de un solo intento sistematizado por profundizar en el conocimiento de la ictiofauna de una región determinada, a pesar de que una característica del país es la presencia de complejos de especies bien definidos, asociados a las diversas cuencas hidrológicas (Miller, 1986). Todo esto, sustentado en la idea de que se debe dar prioridad al estudio de aquellas especies con potencial económico, tesis que no reconoce el inmenso valor que tiene la pesca artesanal, aún de las especies más pequeñas, para las comunidades marginadas del país, sobre todo para aquellas asociadas a las aguas interiores.

En el estado de Morelos, por ejemplo, la pesca es una de las más importantes fuentes de obtención de alimento rico en proteínas por parte de las comunidades rurales de la entidad. A pesar de no existir estadísticas pesqueras, lo anterior se hace evidente por el amplio conocimiento que de los peces tienen los pescadores de la región, así como por la destreza que muestran en la confección y utilización de artes de pesca, entre los que se cuentan arpones, trasmallos, chinchorros, atarrayas, nasas y encierros, con los cuales son capturados bagres, mojarra, carpas e inclusive platillas y pecílidos, que son consumidos y comercializados en mercados regionales.

Pero además del sentido antropocéntrico utilitario con el que generalmente tratamos a la fauna, debemos de considerar el valor que tiene cada especie desde el punto de vista de sus relaciones ecológicas, historia evolutiva y destino histórico, es decir, la importancia del mantenimiento de la biodiversidad natural de una región.

En este orden de ideas, por su amplitud (112,000 Km²), la cuenca del Balsas cobra un especial interés, ya que por sus características fisiográficas posibilita la existencia en las partes altas, por arriba de los 1000 msnm, de ambientes típicos de zonas montañosas templadas, donde predominan lagos, manantiales y arroyos de aguas frías y cristalinas; mientras que hacia las partes bajas dominan biotopos característicos de climas subtropicales, en los que la temperatura del agua oscila entre los 22 y 30 °C y disminuye considerablemente la transparencia.

Desde el punto de vista ictiofaunístico, la cuenca reviste importancia por su ubicación en la llamada «región transicional mexicana» (Moyle y Cech, 1988), que se piensa fue la ruta histórica de dispersión para peces provenientes tanto del norte como del sur del continente, situación que se hace evidente por la presencia de especies autóctonas pertenecientes a grupos típicamente neárticos (CIPRINIDOS e ICTALURIDOS) y neotropicales (CICLIDOS y PECILIDOS)

Actualmente se vive una época de transformación en la que retos como globalización y competitividad están estrechamente vinculados con otros como protección de la biodiversidad y desarrollo sustentable, situación que compromete a quienes destinan sus esfuerzos hacia los dos últimos puntos para generar con prontitud y eficacia tanto los conocimientos de base como las posibles estrategias a implementar.

Estamos convencidos de que el manejo y aprovechamiento de los recursos acuáticos de la cuenca no debe basarse en la importación de tecnologías, sino en un profundo conocimiento de las especies que los habitan, de las relaciones entre las mismas especies y las de estas con su entorno.

De tal forma que la presente investigación forma parte de un proyecto global del Laboratorio de Ictiología de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, intitulado «Una estrategia para el manejo de los recursos ícticos de la cuenca del río Balsas», con el cual, a través del conocimiento de aspectos distribucionales, autoecológicos y sinecológicos de la ictiofauna, sin perjuicio de su valor comercial o estético, se espera sentar las bases científicas para el establecimiento de planes sustentables para su manejo, considerando como sustentable a aquella que por definición incluye la conservación de los ecosistemas al grado de permitir a las futuras generaciones conocerlos en el estado de conservación en que nosotros los conocemos. En este sentido, por su valor adaptativo e

influencia determinante en la manera como las especies responden a la explotación pesquera, el conocimiento de los patrones reproductivos y de los procesos de morfogénesis que sufren los peces en sus estadios tempranos del desarrollo, así como de las condiciones en las que ocurren, son fundamentales para el establecimiento de prácticas para su manejo y conservación.

DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE EN ESTUDIO

Cichlasoma istlanum son peces que pueden alcanzar hasta 170 mm de longitud patrón, siendo los machos de mayor talla que las hembras, quienes a su vez ocasionalmente alcanzan los 150 mm (Figura 1).

De acuerdo con Alvarez (1970) los caracteres diagnósticos de *C. istlanum* son:

La mandíbula inferior sobresale ligeramente de la superior. Los dientes son caninos moderados, siendo el par central de la serie externa del premaxilar abruptamente mayor que los demás. La espina del premaxilar (proceso ascendente), medido desde el borde anterior del premaxilar, hasta el ápice del proceso, abarca cuando más la mitad de la longitud cefálica. Presentan de 7 a 11 branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial y un máximo de 30 escamas en una serie longitudinal. El ápice de las aletas pectorales no llega al origen de la anal, su longitud abarca de 3/4 a 3/5 partes de la longitud cefálica. La base de las aletas dorsal y anal presentan vaina escamosa, con XVI a XVIII espinas y 10 a 11 radios la primera y de IV a V espinas y 7 a 9 radios la segunda. La coloración del cuerpo es verde hacia la parte dorsal y blanquecina hacia el vientre, con débiles trazos oscuros verticales en los costados. Las aletas son oscuras y presentan manchas Interradiales de color azul cielo. Cuando se acerca la reproducción, las hembras se tornan de color verde oscuro en el dorso y rojo en el vientre.

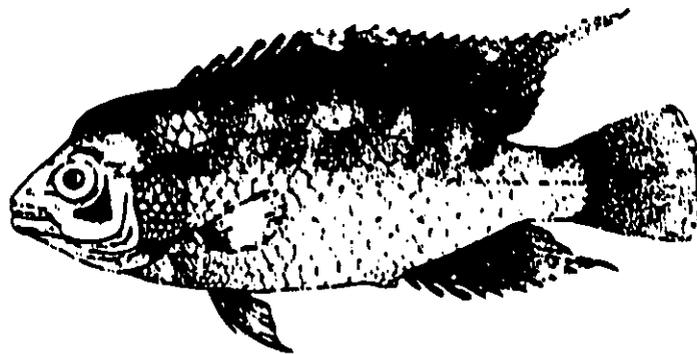


Figura 1. Dibujo de un ejemplar macho adulto de *Cichlasoma istlanum*.

El estudio de la reproducción se ha convertido en una de las áreas más dinámicas de la biología, precisamente por su importancia para la preservación y manejo de las especies. Nikolsky (1976) lo define como uno de los eslabones fundamentales en el ciclo de vida de los peces, que junto con otros eslabones aseguran su continuidad. Los trabajos sobre el tema se han desarrollado en dos vertientes: La primera tiene que ver con la descripción de aspectos morfológicos y fisiológicos básicos de los órganos que intervienen en la reproducción, a partir de lo que han resultado obras clásicas como la de Hoar (1969); la segunda se relaciona más con aspectos prácticos asociados a prácticas acuaculturales y manejo de pesquerías (Crim y Clebe, 1990). Cabe señalar que existe una fuerte interdependencia entre ambas. Ha ocurrido además una evolución muy importante en cuanto la concepción de los estudios, ya que anteriormente se describía la reproducción de una especie, mientras que en la actualidad se habla de estilos, estrategias y tácticas (Balon, 1985), conceptos que consideran de manera muy importante la relación del organismo con el medio en el cual habita, e incorporan los aspectos evolutivos que los han originado.

Por todo lo anterior, el presente estudio pretende sentar las bases teóricas para el manejo de *Cichlasoma istlanum*, considerando tanto aspectos de dinámica y comportamiento reproductivo, desarrollo ontogénico y la relación de estos con el hábitat acuático, es decir su estrategia reproductiva, que de acuerdo con Potts y Wootton (1984) se define como la serie de rasgos que un pez intentará manifestar para dejar descendencia. Tales rasgos incluyen sistema de apareamiento, proporción sexual, edad de primera reproducción, fecundidad, características y número de gametos, ciclo reproductivo y comportamiento, que a su vez considera cortejo, selección y/o construcción de nido, desove y cuidado de las crías.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Conocer la estrategia reproductiva de *Cichlasoma istlanum* con el fin de sentar las bases científicas para su manejo en cautiverio.

Objetivos específicos

- 1) Describir el sistema de apareamiento, dimorfismo y proporción sexual, así como el gasto reproductivo.
- 2) Investigar el comportamiento reproductivo de la especie.

METODOLOGÍA

Área de estudio.

El río Balsas es uno de los más importantes de México, estando su cuenca ubicada entre los 17° 00' y 20° 00' de latitud norte y los 97° 27' y 103° 15' de longitud oeste. La cuenca drena una superficie de 112,320 km² y se subdivide en las regiones del alto, medio y bajo Balsas.

El Alto Balsas se subdivide a su vez en las subcuencas de los ríos Atoyac, Mixteco y Amacuzac. Esta última se caracteriza por ser de tipo dendrítica (Gordon et al, 1992) y drena una superficie total de 9470.1 km², de los cuales 2712.3 km², corresponden al estado de México, 190.2 km² al Distrito Federal, 4105.1 km² al estado de Morelos, 326.5 km² al estado de Puebla y 2136 km² al estado de Guerrero, para aportar al río Balsas un volumen medio anual del orden de los 1993 millones de metros cúbicos.

El río Amacuzac, considerado como el principal colector de la zona, se origina a una altitud de 2600 metros sobre el nivel del mar, a partir de escurrimientos del Nevado de Toluca y se interna en el estado de Morelos a través de las Grutas de Cacahuamilpa.

A partir de Cacahuamilpa recorre cerca de 62 Km en dirección este-sureste hasta la confluencia del río Cuautla, recibiendo en este tramo las aportaciones de los ríos Chalma, Tembembe, Tetlama, Apatlaco y Yautepec. En el sitio en que ocurre la confluencia con el río Cuautla, el Amacuzac cambia la dirección de su curso para dirigirse hacia el sur, recorriendo unos 104 Km antes de confluir con el Balsas (Anónimo, 1970).

El sitio de las colectas y muestreos visuales fue en el río Amacuzac, frente al poblado de Chisco, dentro del municipio de Jojutla de Juárez en el estado de Morelos, cuyas coordenadas geográficas son 18° 33' y 99° 14' (GPS) a una altitud de 835 metros sobre el nivel del mar. De acuerdo con el criterio de Strahler (Welcomme, 1985) se trata de un río de tercer orden. En lo referente a los parámetros ambientales, la temperatura es relativamente constante, manteniéndose en el rango de los 25 +/- 3°C, el pH es ligeramente alcalino 7.5-9.7 y la concentración de oxígeno disuelto entre los 6 y 8 mg/l. Por su parte, la transparencia va de cinco centímetros durante la temporada de lluvias, a una profundidad total de 1.5 m durante el estiaje.

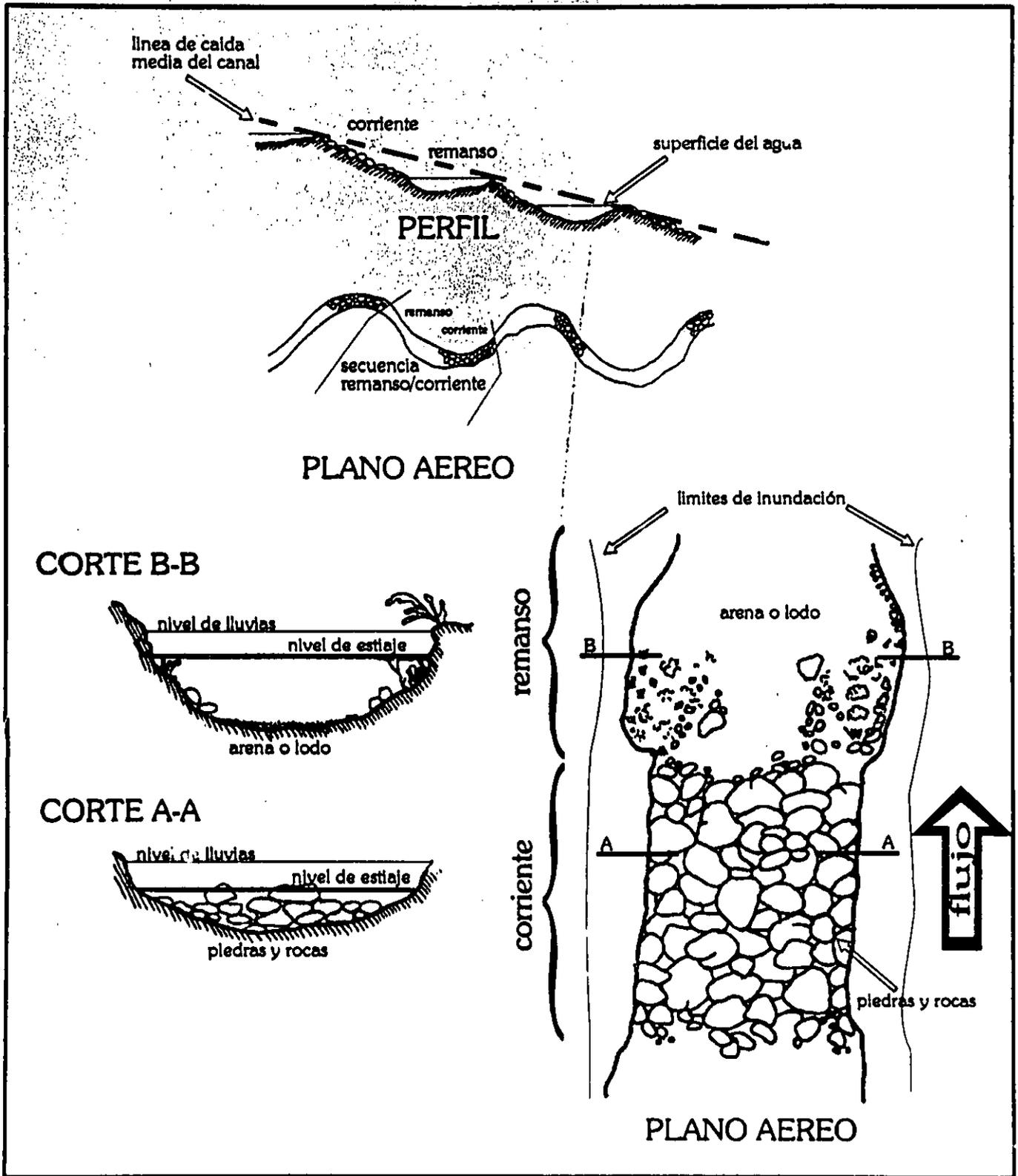


Figura 2. Esquema del río mostrando sus características sobresalientes.

La morfología del río se caracteriza por una secuencia alternante corriente/remanso (Welcomme, 1985) que son originadas por cambios en el gradiente (Figura 2). Las corrientes presentan el fondo dominado por canto rodado y grava, mientras que en los remansos existe arena y lodo. Durante la temporada de mayor escurrimiento ambos componentes quedan completamente sumergidos y desde la superficie aparentan perder su identidad. A descargas intermedias la corriente presenta flujo turbulento, mientras que el remanso presenta flujo laminar a menudo con zonas estáticas en las orillas. De acuerdo con datos de la estación hidrológica más cercana (Xicatlacotla) se sabe que tiene un escurrimiento medio anual de 52.3 m³/s, siendo los extremos máximo en verano y mínimo en invierno de 928 m³/s y 12.9 m³/s respectivamente (Anónimo, 1970), valores que muestran la gran variación que existe en el flujo de agua entre las temporadas de lluvias y estiaje. Cabe hacer notar que en la estación Xicatlacotla ya ha confluído el río Cuautla (de segundo orden), por lo que los datos deben estar sobrestimados con respecto al área de estudio.

Con base en el sistema de Köppen, modificado por García (1973) el clima para la región se clasifica como cálido subhúmedo con lluvias en verano, temperatura media anual mayor a 22°C y la del mes más frío de 18°C, con una oscilación de las temperaturas medias anuales entre 5°C y 7°C, un porcentaje de lluvia invernal menor al 5% y una marcha de la temperatura tipo Ganges (Awo (w) (i) g).

Colecta de ejemplares.

Se colectaron 528 ejemplares de *C. istlanum* a lo largo de un ciclo anual (1989-1990) de muestreos a intervalos de un mes (de 30 a 60 ejemplares mensualmente, con la excepción de junio en que solo se colectaron 3). En la captura del material se utilizaron atarrayas, redes de arrastre y de cuchara, buscando capturar ejemplares de todas las tallas y ambos sexos. Al momento de la colecta los organismos de tallas mayores fueron inyectados con formol al 10% en la región abdominal y todos fueron fijados en la misma solución.

Evaluación de parámetros reproductivos.

Los organismos capturados fueron empleados en la determinación de algunos parámetros poblacionales y reproductivos para este trabajo y otros que sirvieron en la elaboración de una tesis de licenciatura (Sánchez, 1994), así como para la realización de investigaciones sobre hábitos alimentarios (Caspeta, 1991; Caspeta y Contreras-MacBeath, en prensa). Para ello se emplearon las técnicas convencionales descritas por Lagler (1975), Bagenal (1978) y Gregor et. al (1986), mismas que se describen para cada caso en particular.

Observaciones de campo.

Como resultado de 20 visitas a la localidad durante la época de estiaje, que es cuando el río tiene una visibilidad aceptable, se realizaron cerca de 30hr (1800 minutos) de observaciones efectivas de campo relacionadas con aspectos reproductivos de *C. istlanum*. Estas se hicieron mediante buceo libre, desde la orilla y empleando una cámara de vídeo, de acuerdo con lo planteado por Noakes y Bayliss (1990). La técnica empleada para la descripción de la conducta fue el muestreo *Ad libitum* descrito por Altman (1974).

Con estas observaciones se hizo una descripción de los eventos conductuales relacionados con la reproducción y de esta manera se describieron patrones de actividades tales como cortejo y formación de parejas, nidificación, desove y cuidado de las crías (Grier y Burk, 1992), así como las características del hábitat reproductivo.

Captura de ejemplares y su transportación.

Inicialmente, para la reproducción en cautiverio, se intentó trabajar con ejemplares adultos; sin embargo, estos difícilmente se adaptaron al confinamiento y los machos normalmente agredían a las hembras. Para evitar esto, se siguieron las recomendaciones de Loiselle (1985), por lo que se decidió trabajar con crías y esperar a que se formaran parejas dentro de un estanque comunitario. Para ello, mediante el empleo de un chinchorro de tres metros de longitud con luz de malla de 1/4 de pulgada se capturaron 15 ejemplares de entre 3 y 5 centímetros de longitud patrón en el Manantial Ahuehuetzingo del municipio de Mazatepec y otros 15 en la presa Los Carros del

municipio de Axochiapan, ambos en el estado de Morelos.

Los organismos capturados fueron transportados al laboratorio en bolsas de plástico, que se introdujeron en recipientes termoaislantes para minimizar cambios bruscos en la temperatura del agua. Estos fueron trasladados a la Unidad experimental del Laboratorio de Ictiología del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, que consiste en un túnel de fibra de vidrio de 14x4.5m, localizado en la unidad Chamilpa, al norte de la ciudad de Cuernavaca, Morelos.

Mantenimiento de ejemplares.

Los peces fueron introducidos a dos acuarios de fibra de vidrio de 350 litros de capacidad, provistos de una ventana de observación. En estos, la temperatura del agua se mantuvo a 26 ± 1 °C, el pH fue ligeramente alcalino (8-8.5) debido a que se utilizó sustrato de la localidad. La iluminación estuvo suministrada por dos lámparas fluorescentes Biolux de 40w con un fotoperíodo de 12hr; la filtración se llevó a cabo mediante un sistema biodegradable como el descrito por Sorin (1989); además, semanalmente se utilizó un filtro externo de diatomeas y se cambió el 10% del volumen del agua. Los organismos fueron alimentados tanto con alimento vivo (principalmente *Artemia* spp.), como con un suplemento comercial para peces de ornato. En cada acuario se introdujo una piedra plana para que sirviera como sustrato reproductivo.

Descripción del comportamiento reproductivo.

Para esta descripción se tomaron en cuenta las observaciones de campo, así como aquellas de los acuarios. Dichas observaciones se realizaron mediante la técnica de muestreo focal descrita por Altman (1974) para seguir a la pareja durante todo el evento reproductivo, las cuales fueron filmadas para su posterior análisis detallado en la computadora con equipo multimedia.

Se identificaron unidades conductuales (actividades) tomando como referencia lo descrito por Niel (1964) y Nellison (1991), pero ajustándolas a nuestras observaciones.

RESULTADOS

DIMORFISMO SEXUAL.

Además de las diferencias en la morfología gonádica, que fueron ampliamente descritas por Sánchez (1994) y que se refieren a características sexuales primarias (Figura, 3), se encontró un marcado dimorfismo sexual en las características secundarias obligadas y en las accesorias de *C. istlanum*.

El análisis macroscópico de las papilas genitales mostró que existen diferencias marcadas entre machos y hembras (Figura, 4). En los primeros es una estructura ovoide en la que el extremo posterior es agudo y termina en dos puntas cuyo borde interno se extiende hasta la mitad de la papila de manera longitudinal; el ano, situado en el extremo anterior, es poco distinguible y aparenta estar integrado a la papila. En el caso de las hembras es una estructura en forma de gota de agua, que presenta en la parte media el poro urogenital, mismo que se observa como una abertura transversal cuyo borde anterior es liso y el posterior presenta una serie de pliegues; el ano se observa claramente separado de la papila.

No obstante que los machos aparentan alcanzar mayores tallas que las hembras, al aplicar al total del muestreo (366 ejemplares) una

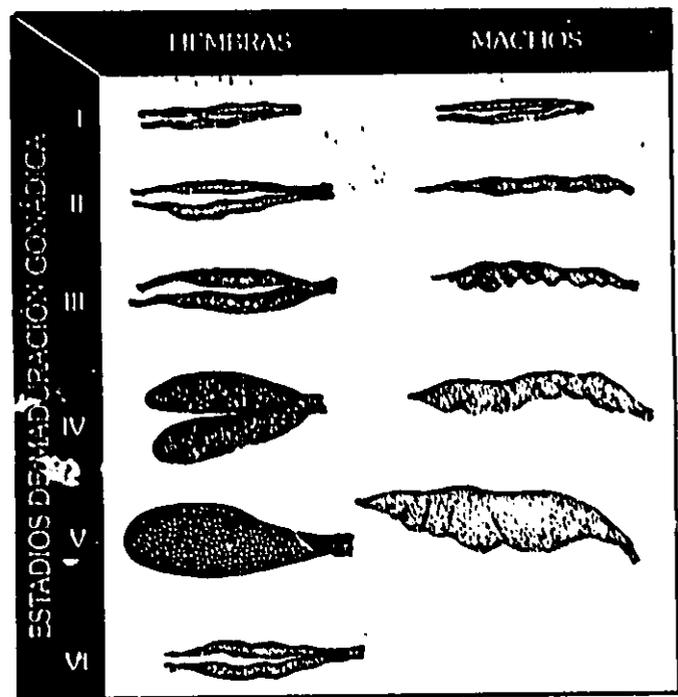


Figura 3. Morfología gonádica de *C. istlanum*, basada en la descripción de Sánchez (1994).

prueba de T para dos muestras con varianzas desiguales, se encontró que no existen diferencias estadísticamente significativas en la longitud patrón de los sexos ($t = -6.67016$, $gl = 312$, $P > 0.05$).

A pesar de lo anterior, en todas las parejas observadas en el río, así como en el laboratorio, el macho fue de mayor talla que la hembra, lo cual sugiere que la talla sí es un factor importante en la selección de pareja.



Figura 4. Morfología de las papilas genitales de *C. istlanum*, en la parte superior se presenta el poro anal.

Cabe hacer notar también, la presencia de caracteres secundarios temporales (Purdom, 1993), asociados con la época de reproducción y que permiten distinguir los sexos, como son la presencia de una jiba nupcial que a pesar de estar presente en las hembras, es mucho más aparente en los machos.

Existe, además, coloración diferencial; la hembra presenta siete franjas transversales negras en los costados, la primera situada por detrás de la aleta pectoral y la última en el pedúnculo caudal, que corren del dorso a la parte media del cuerpo, donde se fusionan. Entre estas franjas se presentan escamas verdes que hacen que el tono general del dorso sea oscuro respecto al vientre, que es de color rojizo; el borde de las aletas pélvicas y anal es verde azulado con la porción externa oscura.

El macho por su parte tiene tonalidad verdosa en los costados, misma que es mucho menos intensa en la porción cefálica y en la parte superior del dorso, donde se insinúan las mismas franjas

que se presentan en las hembras, de las cuales sólo tres adquieren un tono intenso en la parte media del costado para formar tres manchas negras laterales. Distribuidas por todo el cuerpo se presentan además escamas de color azul cielo.

Otra característica que resalta, cuando menos unas horas antes y durante el desove, es la papila genital de la hembra, que se extiende para formar un ovopositor.

PROPORCIÓN SEXUAL

No se intentó conocer las proporciones sexuales primaria, secundaria, ni terciaria (al momento de la fecundación, en la eclosión y de inmaduros, respectivamente), ya que esto va más allá de los alcances del presente estudio; sin embargo, al analizar la proporción sexual cuaternaria, es decir, aquella de todos los organismos sexualmente distinguibles capturados ($N=369$) se obtuvo un valor de 1:1.2 para machos y hembras respectivamente.

Krebs y Davies (1982), han enfatizado la importancia de analizar a las poblaciones desde el punto de vista de la proporción sexual operacional, que se define como aquella de los organismos próximos a reproducirse (en este caso los estadios IV y V de madurez gonádica), que para *C. istlanum* fue de 1:1, lo cual refuerza el resultado anterior.

En la figura 5 se muestra la proporción sexual mensual de *C. istlanum*, se aprecia que a lo largo del año esta oscila alrededor del punto medio, pero con una ligera dominancia por parte de las hembras, misma que es más acentuada en el mes de agosto, con un valor de 1:2.3. Cabe destacar que en los meses de marzo y abril se invierte el patrón general, con una ligera dominancia por los machos, pero que no se aparta de la unidad.

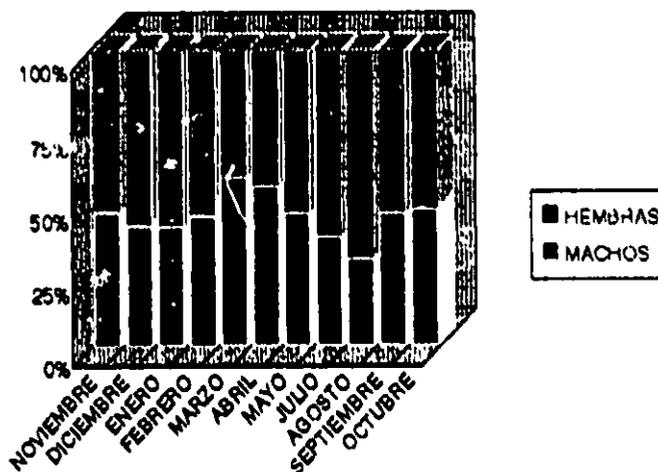


Figura 5. Proporción sexual mensual de *C. istlanum*. Se aprecian las oscilaciones mensuales alrededor del punto medio.

Se hizo un análisis mensual similar, pero considerando la proporción sexual operacional (Figura 6) en el que se observa que de noviembre a marzo hay una ligera dominancia por parte de las hembras, pero de abril a octubre dominan claramente los machos. Destacan los primeros meses de lluvias (mayo y julio) en los que la población reproductiva está representada únicamente por machos.

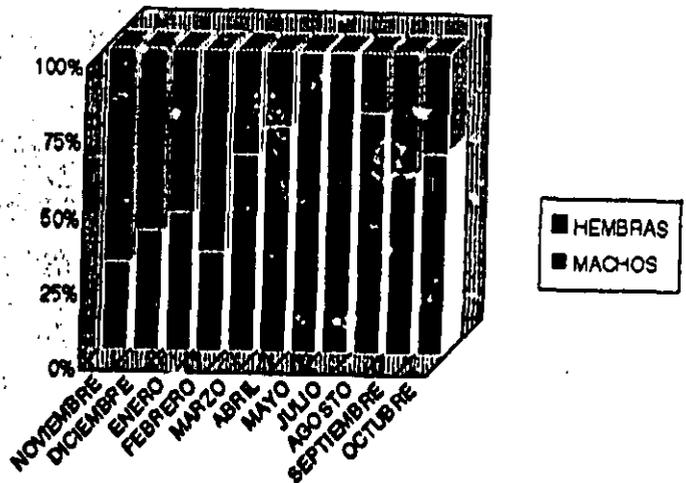


Figura 6. Proporción sexual mensual operacional de *C. istlanum*. Destacan mayo y julio en los que no hay hembras reproductivas.

Tomando en consideración las dos temporadas evidentes en el río y de acuerdo

con el patrón general encontrado en la Figura 6, se buscó profundizar en el análisis, para ello los datos se agruparon en las estaciones de estiaje (noviembre-abril) y de lluvias (mayo-octubre). En la Figura 7 se presentan los resultados y se observa que no existen diferencias en la proporción sexual general. Al hacer lo mismo pero considerando la proporción sexual operacional (Figura 8), se observa un fuerte sesgo hacia los machos durante las lluvias, lo cual respalda el resultado del

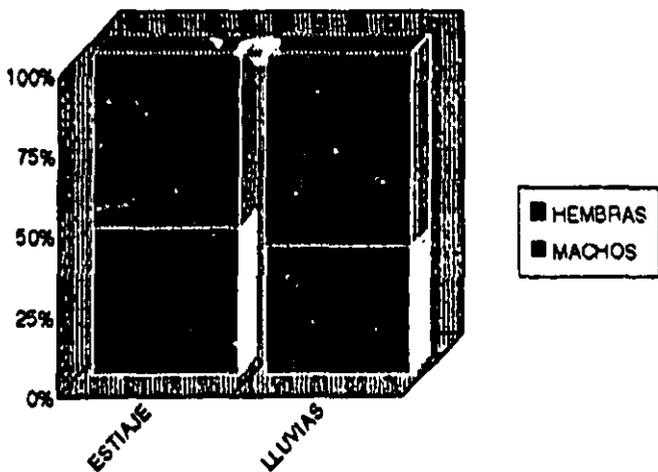


Figura 7. Proporción sexual estacional de *C. istlanum*. No se observan diferencias significativas entre ambas temporadas.

análisis mensual en el sentido de que durante las lluvias un mayor número de machos están listos para la reproducción

Debido a diferencias en la forma de vida entre los sexos es común que existan en los peces variaciones en la proporción sexual desde un punto de vista ontogénico (Purdom, 1993). Buscando investigar lo anterior, se estimó la proporción sexual ontogénica de *C. istlanum* (Figura 9), considerando las clases de edad descritas por Sánchez (1994). En la gráfica se puede observar que durante los dos

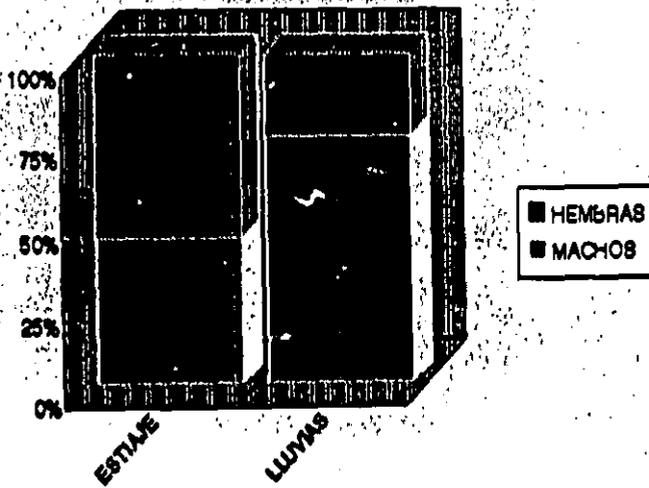


Figura 8. Proporción sexual estacional operacional de *C. istlanum*. Se observan más machos reproductivos durante las lluvias.

se hizo una nueva descripción del ciclo reproductivo de *C. istlanum*, escogiendo como indicador de actividad reproductiva la presencia del estadio VI en hembras y principalmente su relación con los estadios V y I. Lo anterior en función de lo mencionado por Welcomme (1985), en el sentido de que algunas especies habitantes de ríos tropicales a pesar de estar listas para la reproducción (estadio V), pueden retrasarla hasta que existan condiciones ambientales propicias, lo cual puede llevar varios meses.

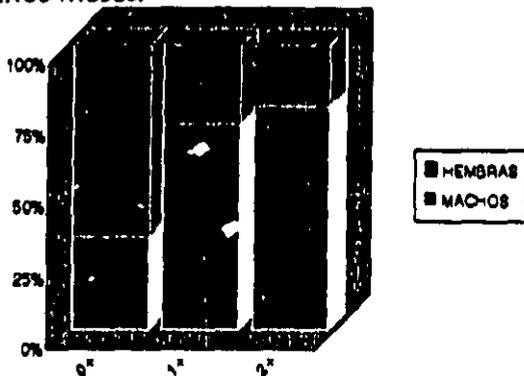


Figura 10. Proporción sexual ontogénica operacional de *C. istlanum*. El sesgo hacia los machos se inicia a partir del grupo 1+.

primeros años de vida la proporción sexual es de 1:1, sin embargo, en la clase de edad 2+ esta tiene una fuerte inclinación hacia los machos (3.7:1), por su parte en el análisis de la proporción sexual operacional (Figura 10), la desviación ocurre a partir del primer año de vida.

CICLO REPRODUCTIVO

Tomando como referencia los estadios de madurez gonádica descritos por Sánchez (1994),

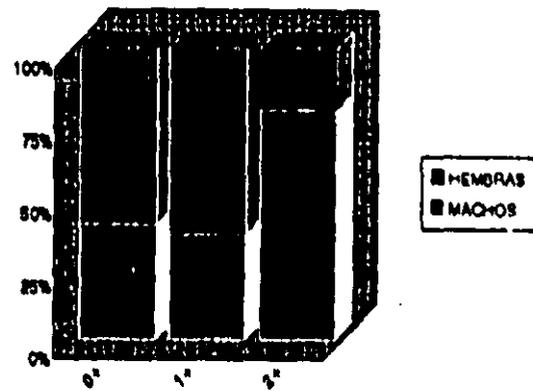


Figura 9. Proporción sexual ontogénica de *C. istlanum*. Se aprecia un incremento sustancial en los machos de la población a partir del segundo año.

En la figura 11 se muestra el ciclo reproductivo de *C. istlanum* en función de la variación de los estadios de madurez gonádica. Se observa que en las hembras existen dos periodos bien definidos en los que se presenta el estadio VI, el primero de ellos ocurre de febrero a mayo y el segundo de julio a octubre. La ausencia del estadio V de mayo a octubre

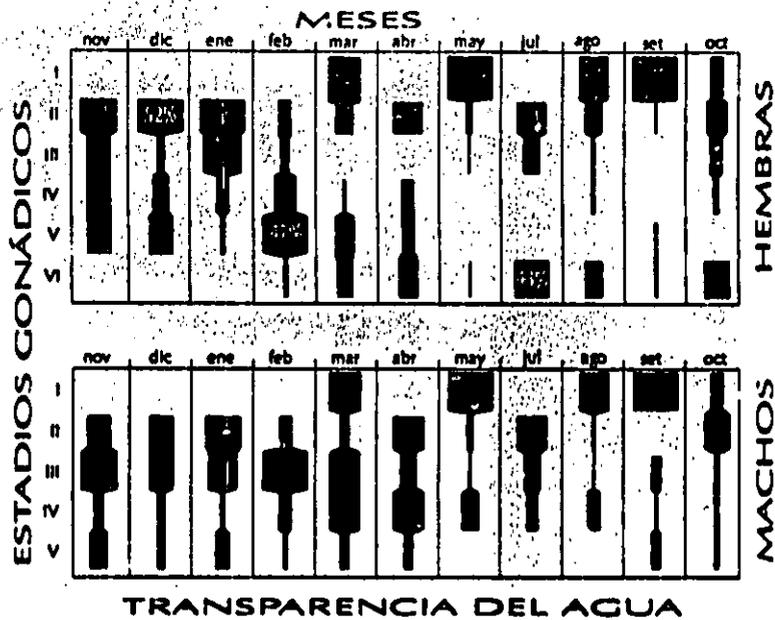


Figura 11. Diagrama que muestra el ciclo reproductivo de *C. istlanum*. Es evidente un aumento en la actividad reproductiva durante los meses en los que es más intenso el estiaje, que son los que se muestran en blanco (enero-mayo).

(aunque incipientemente representado en septiembre con un 3%) sugiere que los organismos gastados (VI) presentes en este segundo período son aquellos que se encuentran en reposo. Por otra parte, el hecho de que el estadio V ocurra de noviembre a abril, con un máximo en febrero (47% del muestreo), sugiere que la reproducción principalmente ocurre de febrero a mayo (estiaje), de tal forma que a pesar de que las hembras están listas para la reproducción (V) desde el mes de noviembre, no es sino hasta febrero en que se inicia el desove. La aparición de crías (I) en marzo, corrobora lo antes expuesto.

Al observar la gráfica para machos, se aprecia que existen organismos listos para la reproducción prácticamente durante todo el año; sin embargo, la ausencia de reproductores de mayo a agosto, refuerza lo encontrado para las hembras. Un hecho interesante es la ausencia del estadio VI durante todo el muestreo, que sugiere la ausencia de un período de reposo en los machos, o bien que éste tiene una duración menor a un mes.

Cabe señalar que el mes de junio fue eliminado del análisis, ya que solo se lograron coleccionar tres ejemplares debido a las condiciones torrenciales del río.

Las observaciones de colecta y las de campo permitieron corroborar lo encontrado mediante el análisis gonádico, ya que fue evidente que cuando el agua empezó a volverse más transparente, entre noviembre y enero, los organismos adultos eran observados en grupos de hasta cerca de 40

ejemplares que se ubicaban en zonas muy localizadas del río y entre los cuales habían encuentros agonísticos, por lo que era común encontrar laceraciones en el cuerpo y aletas truncadas, lo cual sugiere que se encontraban compitiendo por parejas o sitios preferenciales de reproducción. Las primeras parejas cuidando nidos fueron observadas durante el mes de marzo y a partir de entonces en mayor número hasta abril. Para mayo ya no se logró observar parejas protegiendo nidos, pero sí numerosas crías hallando refugio entre la vegetación acuática.

ÍNDICE GONOSOMÁTICO

Los valores medios mensuales del índice gonosomático para ejemplares de *C. istlanum* en estadio de reproducción (V), muestran una clara correspondencia con lo encontrado en el análisis del ciclo reproductivo (Figura 12), ya que se observan valores más altos en los meses de estiaje (noviembre-abril), con un primer pico en noviembre y otro más amplio entre marzo y abril. Existe otro aparente pico en septiembre, pero que corresponde sólo a dos ejemplares, es decir, al 3% del muestreo para ese mes, por lo que consideramos que se trata de una sobreestimación.

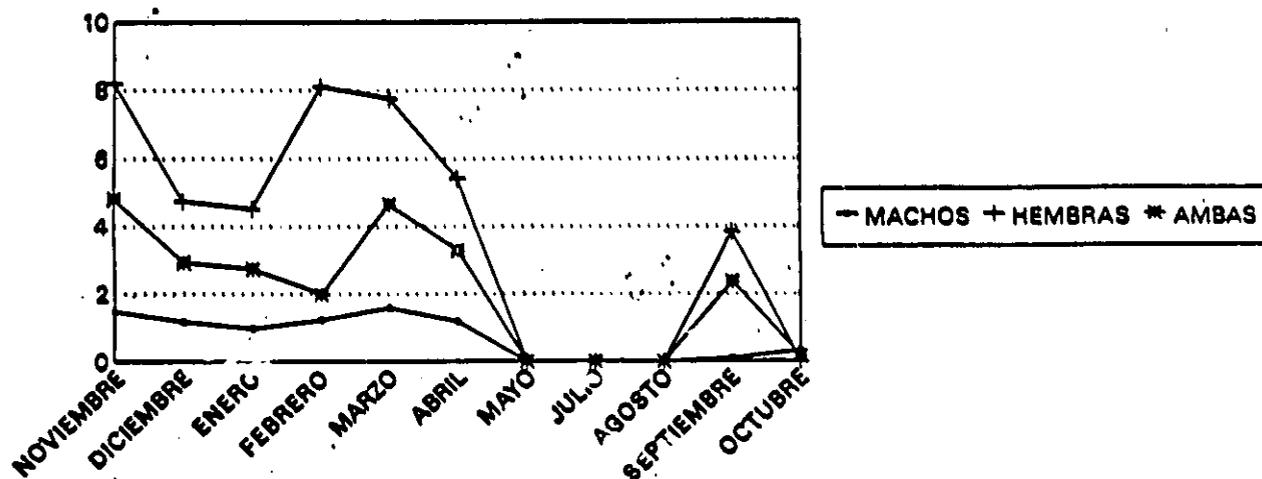


Figura 12. Gráfica que muestra los valores del índice gonosomático para machos, hembras y el total de la muestra de *C. istlanum*. Nuevamente se aprecia mayor actividad durante el estiaje.

Al analizar el comportamiento del índice gonosomático por sexos, se observa un patrón similar entre machos y hembras, lo cual sugiere que la reproducción es de tipo sincrónica, es decir, ambos madurando de manera simultánea.

FECUNDIDAD

Absoluta

El número mayor de óvulos encontrados fue de 1293 para una hembra de 107 mm de longitud patrón y el menor de 348 para una de 68 mm, teniendo como promedio 586 óvulos (Tabla I).

Relativa

ESPECIE	INTERVALO DE LONGITUD (mm)	TALA DE PRIMERA REPRODUCCION (mm)	INTERVALO DE FECUNDIDAD	FECUNDIDAD MEDIA	r ²
<i>Petenia splendida</i> (Chávez et. al, 1982) ^a	250-274	205	837-4888	2360	0.31
<i>Cichlasoma urophthalmus</i> (Chávez et. al, 1982) ^a	122-198	102	896-3791	2574	0.481
<i>Cichlasoma rectangulare</i> (Chávez et. al, 1982) ^a	153-180	146	647-2662	1678	0.569
<i>Cichlasoma fenestratum</i> (Chávez et. al, 1982) ^a	158-201	91	510-4005	2382	0.696
<i>Cichlasoma steindachneri</i> (Cruz, 1983)	131-177	131	714-3617	3165	--
<i>Cichlasoma istlanum</i> (Bojar, 1983)	85-235	85	386-2399	--	--
<i>Cichlasoma dovii</i> (Cabrera y Mora, 1992)	200-320	200	734-3876	2307	0.85
<i>Cichlasoma istlanum</i> (este trabajo)	68-107	66	348-1293	586	0.493

Tabla I. Fecundidad absoluta de *C. istlanum*. Se muestran los resultados obtenidos por diferentes autores para otros Ciclidos.

Utilizando los datos de longitud patrón y número de óvulos de 35 hembras en estadio V (reproducción), se calculó la fecundidad relativa de *C. istlanum* aplicando un análisis de regresión exponencial de acuerdo a la fórmula

$$F = aL^b$$

Se obtuvieron valores de -584 y 14.6 para las constantes *a* y *b* respectivamente, por lo que la ecuación resultante fue:

$$F = -584 L^{14.6}$$

El coeficiente de correlación (r^2) fue de 0.493, este valor indica que el modelo

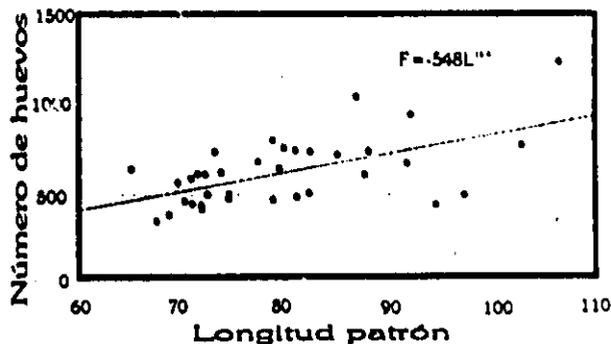


Figura 13. Fecundidad relativa de *C. istlanum*. Es evidente que los puntos no se ajustan a la regresión.

no explica la relación entre ambas variables, como se observa en la figura 13, en la cual se aprecian los puntos ampliamente dispersos y no siguiendo un patrón definido. Cabe señalar que se realizó también una regresión de tipo lineal, transformando los datos a logaritmos (Little y Hills, 1981), en la que se obtuvieron resultados similares.

Todo lo anterior nos conduce a pensar que no existe una relación directa entre el tamaño de las hembras y el número de óvulos producidos.

PRIMER RECLUTAMIENTO REPRODUCTIVO

Debido a que se trabajó con crías (8) en estanques comunitarios, para llevar a los organismos a la madurez sexual y después a la reproducción, fue posible describir en detalle las características del primer reclutamiento reproductivo.

El inicio de la actividad reproductiva se hace evidente por el paulatino cambio en el patrón de coloración de los peces, que sustituyen las tres manchas oscuras en los costados que caracterizan a las crías, por el de franjas propio de los adultos, descrito en la sección de dimorfismo sexual (Figura 14).



Figura 14. Patrones ontogénicos en la coloración de *C. istlanum*.

Existe también un evidente cambio en el comportamiento de estos peces, ya que los juveniles nadan y se alimentan en pequeños grupos, salvo en ciertas ocasiones cuando los de mayor talla persiguen brevemente y alejan a los pequeños. Mientras que al alcanzar la madurez, los machos dominantes tienden a defender áreas específicas del estanque y perseguir a todos los demás

residentes.

De acuerdo con los datos de Sánchez (1994), la primera reproducción en *C. istlanum* se puede expresar de dos formas; una, que corresponde a la talla promedio, cuando los organismos llegan por primera vez al estadio II de madurez gonadal, y que es de 56 mm para las hembras y de 66 mm para los machos; la segunda se relaciona con la longitud promedio en la que alcanzan el estadio de reproducción (V), que es de 66 y 69 mm para hembras y machos respectivamente.

ESFUERZO REPRODUCTIVO

A partir de los trabajos de Trivers (en Grier y Burk, 1992) ha sido discutida de forma amplia la influencia que tiene el esfuerzo reproductivo (la cantidad de recursos que cada sexo invierte en la reproducción) en el modelado de los sistemas de apareamiento. Por tal motivo, dicho parámetro fue evaluado en *C. istlanum* desde los puntos de vista ontogénico y sexual, tomando como referencia el índice gonosomático, es decir, considerando como gasto, la suma de recursos que conducen hacia la formación de tejido gonádico, que en este caso fue evaluado pesando las gónadas.

Ontogénico

La tabla II muestra los cambios ontogénicos en los valores medios del peso del ovario e índice gonosomático de las hembras reproductivas (estadio V), tomando como base los grupos de edad descritos por Sánchez (1994). Se puede apreciar que los valores más altos se presentan en los grupos de edad 0+ y 1+, con valores del índice de 7.186 y 7.423 respectivamente, para tener una

CLASE DE EDAD	n	PESO DEL OVARIO		INDICE GONOSOMATICO	
		MEDIA ± DS	INTERVALO	MEDIA ± DS	INTERVALO
0+	19	1.523 ± 0.567	0.68-2.33	7.186 ± 3.28	3.4-16.49
1+	22	1.742 ± 0.426	0.85-2.65	7.423 ± 2.82	3.0-14.23
2+	4	1.230 ± 0.57	0.48-1.88	4.866 ± 2.2	1.7-6.47

Tabla II. Esfuerzo reproductivo ontogénico de *C. istlanum*. Se hace evidente que el mayor gasto reproductivo se realiza en los dos primeros años de vida.

EXTRA
SALIN
BIBLIOTECA

notable reducción a partir del segundo año de vida (2+), que presenta un valor de 4.866.

Sexual

Al analizar las variaciones intersexuales en el esfuerzo reproductivo (Tabla III), se observa una amplia diferencia en los gastos mínimo, medio y máximo que hacen machos y hembras. Siendo para estas últimas cerca de seis veces mayor en los tres casos.

	HEMBRAS	MACHOS
MINIMO	17	3.1
MEDIO	64	11
MAXIMO	164	27

Tabla III. Esfuerzo reproductivo sexual de *C. istlanum*. Se observa que las hembras invierten seis veces más recursos en todos los casos.

COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO

Como resultado de las observaciones de campo y cuatro desoves en el laboratorio, fue posible describir el comportamiento reproductivo de *C. istlanum*, mismo que puede ser dividido en cuatro eventos claramente definibles; (1) formación de pareja, (2) cortejo, (3) desove y (4) cuidado parental, mismos que a su vez se subdividen como se muestra en la Figura 15 y que se describen a continuación:

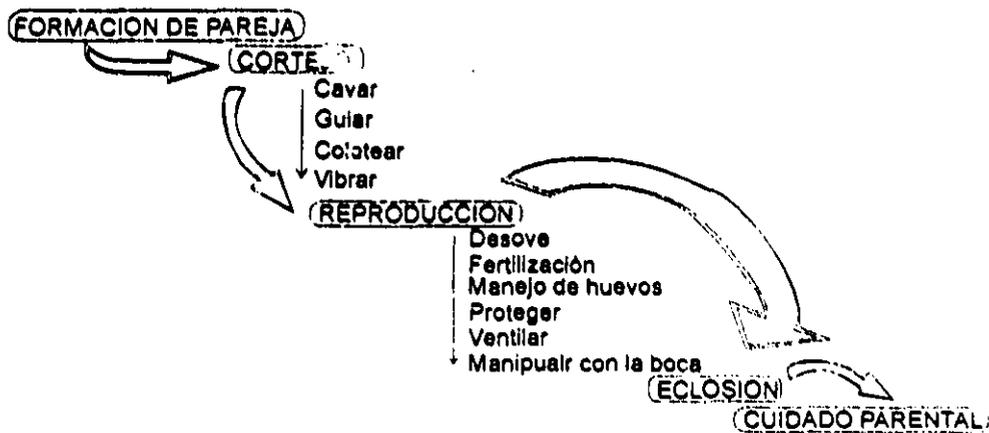


Figura 15. Secuencia de eventos relacionados con el comportamiento reproductivo de *C. istlanum*.

1.- Formación de pareja.

La formación de pareja es un evento pocas veces descrito, sin embargo, el trabajo en estanques comunitarios permitió su observación para una pareja en particular.

Inicialmente el macho dominante se encuentra defendiendo una zona específica del estanque cercana al sustrato, persiguiendo a todos aquellos peces que se acercan, pero de manera consistente a una hembra, en este caso la más grande del estanque, que insistía en invadir el territorio de ese macho. Conforme transcurrieron los días, la persecución se transformó en un despliegue frontal ritualizado, en el que el macho nadaba bruscamente hacia la hembra, para frenarse justo frente a ella, mientras abría los opérculos y adquiría tonalidad oscura; la hembra a su vez lo recibía lateralmente. Una vez que fue aceptada en el territorio, la hembra mordisqueaba el sustrato junto con el macho e inició la defensa territorial, persiguiendo intrusos.

Cabe hacer notar que a pesar de que existieron otras hembras receptivas en el acuario, un macho nunca tomó dos hembras a la vez, aunque sí secuencialmente. De igual forma en las observaciones de campo nunca se encontró un macho cuidando varios nidos, o en su caso una hembra con varios machos.

2.- Cortejo

La formación de pareja conduce al cortejo, que puede ser corto o relativamente largo; en el laboratorio una pareja cortejó durante 51 días y otra únicamente cuatro. El cortejo consistió de cuatro unidades conductuales o actividades claramente distinguibles:

2.1. Mordisquear el sustrato.

El pez asume una posición perpendicular con respecto al sustrato y lo mordisquea ayudado por fuertes movimientos de la aleta caudal y las pectorales, que lo impulsan hacia abajo (Figura 16). Esta actividad se realiza tanto en el sustrato seleccionado para desovar como en la grava, donde



Figura 16. Mordisquear el sustrato. Actividad realizada principalmente por la hembra.

acercarse hasta casi tocarla sin que ésta se aparte, a diferencia del macho que huye de inmediato.

5.2. Embriones y larvas

El cuidado de los embriones adheridos sucede de manera muy parecida al de huevos, con la diferencia de que estos son cambiados con mayor frecuencia de lugar por la hembra. Una vez que las larvas se despegan del sustrato, ambos progenitores las protegen mientras que lentamente remontan el río. Se observó que las parejas con larvas poco desarrolladas por lo regular se mantienen en un sólo sitio, mientras que las que tienen progenie con un mayor grado de desarrollo avanzan con más velocidad, pero en ambos casos siempre cerca del sustrato debido a que es ahí donde las larvas encuentran alimento, sin embargo a una vibración de la hembra se refugian entre las algas filamentosas o pegadas a la grava, donde es difícil observarlas.

No se logró encontrar un sustrato característico para parejas con embriones y larvas, ya que fueron observadas entre la vegetación, sobre lechos rocosos y arenosos, cercanas y alejadas de las orillas, en los remansos y corrientes, pero siempre cerca del fondo.

Se pudo observar también una relación entre el celo con el cual los progenitores (especialmente la hembra) protegen a su progenie y la edad de esta última, así la hembra jamás la abandona durante la fase de huevo o embrión, en cambio larvas y crías fácilmente son abandonadas. Es importante resaltar que se observó cómo las hembras, con la boca, voltean hojas del fondo para exponer material del cual las larvas se alimentan, en un comportamiento que ha sido descrito para otras especies de cíclidos (Barlow, 1991).



Figura 24. Manipulación con la boca. Cuando se acerca la eclosión, la hembra libera a los embriones del corion tomándolos y manipulándolos con la boca.

reacciona persiguiéndola.

En una secuencia típica de cortejo (Figura 19) la hembra mordisquea el sustrato y el macho la guía hacia el nido, ésta mordisquea la piedra mientras que él la persigue. Este regresa y coletea a la hembra, quien después vibra y vuelve a mordisquear el sustrato.

Las actividades conductuales anteriores se hacen cada vez más frecuentes conforme se acerca el desove. Además, estas de preferencia se realizan en la piedra que es cuidadosamente limpiada mordisqueando su superficie.

3.- Reproducción

Comprende cinco actividades que tienen que ver con la relación de los progenitores con su progenie durante sus primeras fases del desarrollo y que culmina con la eclosión.

3.1. Desove

La hembra pasa nadando en posición paralela a la superficie preparada, con el ovopositor (papila genital alargada) rozando dicha superficie (Figura 20). A medida que avanza vibra el cuerpo mediante repetidas ondulaciones de las aletas dorsal, anal y caudal, esta última es ligeramente doblada hacia el frente. Estos movimientos provocan que vaya depositando hileras de entre dos y 16 huevos. Al finalizar el desove la puesta forma una masa irregular y no muy.

3.2. Fertilización

Entre cada dos a cuatro pases de la hembra, el macho hace lo mismo para fertilizarlos (Figura

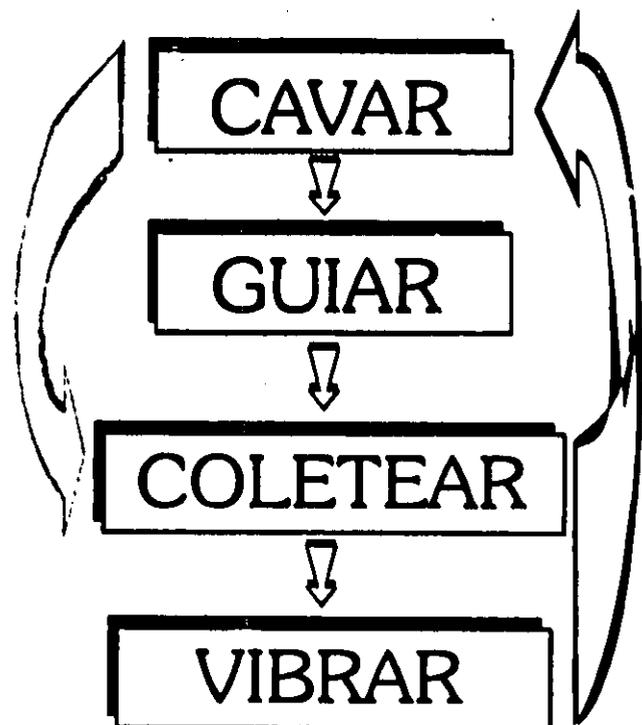


Figura 19. Etograma resultante del cortejo. Las actividades se repiten varias veces.

21). Los pases del macho suceden de la misma manera que los de la primera, con la diferencia de que éste no vibra y además inclina ligeramente el cuerpo hacia cualquiera de sus costados.

3.3. Manejo de huevos

Ocasionalmente alguno de los progenitores (con mayor frecuencia el macho) succiona sobre la puesta para cerciorarse si los huevos han quedado bien adheridos, de no ser así, los maneja cuidadosamente en la boca y los lanza nuevamente hacia el nido hasta que se adhieren.

Los desoves logrados en el laboratorio duraron entre 50 minutos y una hora. Algo que debe ser señalado es que en una ocasión una pareja desovó sobre una de las paredes laterales del estanque de fibra de vidrio y no en una superficie horizontal como normalmente sucede en la naturaleza.



Figura 20. Desove. La hembra deposita los óvulos en la superficie de la roca seleccionada.



Figura 21. Fertilización. El macho fertiliza los óvulos mientras que la hembra protege.

3.4. Proteger

Desde el momento en que los primeros huevos son depositados, ambos progenitores inician el cuidado parental, lo que a su vez involucra varias actividades, la primera de las cuales es proteger, esto es que mientras la hembra ovoposita o el macho fertiliza, el otro progenitor vigila que no se acerquen los otros moradores del estanque. Si se acercan los persigue.

3.5. Ventilar

Es una actividad que se realiza para oxigenar los huevos y consiste en que uno de los progenitores, con mayor frecuencia la hembra, se posiciona muy cercano y en paralelo a la puesta,

para desplazar agua mediante amplios y fuertes movimientos de las aletas pectorales (Figura 22).

3.6. Manipular con la boca

Se trata de un patrón de limpieza en el cual el progenitor acerca cuidadosamente su hocico hacia los huevos para succionar partículas sueltas; también involucra la remoción de los huevos muertos, aquellos no fertilizados o succionar partículas de arena o alimento. Mediante esta actividad puede, además, ser cambiado de lugar el nido, actividad que sólo una pareja realizó en una ocasión (Figura 23).



Figura 22. Manejo de huevos. Conforme se van depositando los huevos la hembra se asegura que queden bien adheridos.

4.- Eclósión

Alrededor de tres días después del desove los huevos son succionados uno a uno por la hembra y manipulados en la boca para librarlos del corión y lanzarlos hacia una superficie preparada,



Figura 23. Ventilar. Una vez fecundados los huevos son ventilados constantemente por la hembra.

que consiste en un hueco en el sustrato, al que se adhieren los embriones.

5.- Cuidado Parental

5.1. Huevos

La hembra se mantiene por lo regular más cercana al nido, mientras que el macho patrulla alrededor de éste; sin embargo, ocasionalmente se invierten los papeles y es el macho quien protege mientras que la hembra vigila. El cambio es precedido

por las vibraciones descritas en la sección de cortejo. Cabe hacer notar que la hembra protege con mucho mayor celo el nido, hasta el punto de que en condiciones de campo una persona puede

DISCUSIÓN

Las diferencias encontradas en la morfología de las papilas genitales de machos y hembras de *C. istlanum* se asemeja mucho al patrón encontrado para otras especies de cíclidos, como *C. citrinellum* (Barlow, 1976) o en el caso de diferentes especies de tilapia (Bardach, et. al, 1990). Es poco lo que se puede discutir en relación con este rasgo morfológico, sin embargo, en su momento se describió pues resulta ser de mucha utilidad al manejar a los especímenes en cautiverio.

Un resultado interesante es el hecho de que el análisis estadístico mostró la inexistencia de diferencias significativas en la talla de los machos y hembras, lo cual seguramente es un artificio del análisis al incluir todos los datos de la población, ya que es notoria la diferencia en tallas de todas las parejas observadas tanto en el río como en los acuarios, siendo siempre los machos más grandes que las hembras.

En peces desovadores pelágicos normalmente no existe dimorfismo sexual en cuanto a la talla, sin embargo, en aquellos grupos que proporcionan cuidado parental, como los cíclidos, este rasgo se hace más evidente (Potts, 1985). Ahora bien, no siempre es el macho el que será de mayor talla, ya que esta característica dependerá de si la selección sexual hacia machos mayores es más fuerte hacia hembras más grandes (Grier y Burk, 1992), lo cual a su vez se relaciona con la función que cada uno de los sexos juega en la reproducción. En el primer caso, cuando los machos construyen el nido y participan en la protección de la progenie tenderán a ser de mayores tallas (Potts, 1985) mientras que en el segundo, hembras de mayores tallas tendrán fecundidades más altas, algo que es muy evidente en especies vivíparas, como el caso de los pecílidos.

Se proponen dos hipótesis que pudieran plantearse para explicar las diferencias encontradas en la talla de los machos y hembras dentro de las parejas de *C. istlanum*. La primera de ellas se basa en que este dimorfismo sexual posibilita a machos y hembras a explotar diferentes nichos tróficos y de esta manera reducir la competencia por el alimento (Selander en Krebs y Davies, 1982), algo que ha sido observado en góbidos (Miller, 1985). Sin embargo, un estudio sobre la dinámica trófica de *C. istlanum* realizado con los mismos ejemplares de este trabajo (Caspeta, 1991), demostró que no existen diferencias sexuales significativas en cuanto a la ingesta de componentes alimenticios, ni

a las cantidades ingeridas. Lo cual descarta la hipótesis de separación de nicho trófico.

Alternativamente, se podría pensar que las diferencias en talla evolucionaron por el proceso de selección sexual al ser los machos de mayor talla favorecidos, ya que este rasgo incrementa su éxito en la competencia por las hembras y subsecuentemente en el cuidado parental, como lo sugiere Alcock (1984). Basándonos en el patrón de comportamiento mostrado por machos de *C. istlanum*, que desde el inicio de la madurez defienden territorios y contribuyen de manera importante en el cuidado parental, sobre todo alejando del nido a intrusos, podríamos pensar que esta es la explicación más viable de las diferencias encontradas en la talla. Aún más, la ausencia de diferencias estadísticamente significativas en las tallas de la población, apoya la idea de que es mediante selección como se forman las parejas.

Aunado a la diferencia en talla, se presenta dicromatismo sexual, aunque no muy conspicuo, algo que con seguridad obedece también a la selección sexual y que tiene que ver con la serie de rasgos que buscan las hembras al seleccionar pareja (Alcock, 1984). Asimismo, seguramente tiene una importante función en la estrategia reproductiva de la especie al servir como un indicador del estado fisiológico y motivacional del organismo. En este sentido, en un estudio detallado de los cambios en la coloración y el comportamiento social de *Tilapia mossambica*, Niel (1964) menciona que su coloración de cortejo interviene en el reconocimiento interespecífico y además es un indicador del estado reproductivo del macho. En relación con lo anterior, McKaye (1985) señala que las nueve especies del género *Cichlasoma* del lago Xiloá en Nicaragua, antes de establecer un territorio adquieren la coloración reproductiva que las distingue, lo cual a su vez aumenta los ataques por otros cíclidos, es decir, sirve tanto para atraer hembras reproductivas como para amenazar a posibles rivales. De acuerdo a nuestras observaciones lo mismo sucede en *C. istlanum*, ya que se encontró que el inicio de la actividad reproductiva es precedido por el cambio en la coloración de machos y hembras.

En contraposición con lo encontrado para *C. istlanum*, McKaye (op. cit) señala que en especies de cuidado biparental como *C. bimaculatum*, *C. severum* y *C. meeki* no existe dicromatismo sexual. Sin embargo, en un estudio más amplio, en el que se analizó este dicromatismo y el comportamiento reproductivo de 450 especies de cíclidos, comparando especies monógamas y

polígamas, considerando incubadores bucales, desovadores en hoquedades y desovadores en sustrato abierto, Turner (1986) encuentra que el 35.7% de las especies monógamas de sustrato abierto, como *C. istlanum*, son dicromáticas, por lo que si bien este rasgo no es el más común dentro del grupo, sí está bien representado.

La proporción sexual, o sea, la abundancia relativa de hembras y machos en la población es un parámetro importante dada su función como indicador de patrones reproductivos y su relación con aspectos como el sistema de apareamiento y algunos otros como la natalidad y mortalidad, que a su vez tienen que ver con la eficacia "fitness" de la población, razón por la cual se realizó un análisis detallado de dicho parámetro. El haber encontrado en la población estudiada valores de 1:1.2 y 1:1 en las proporciones sexuales general y operacional, respectivamente, sugiere que *C. istlanum* es una especie monógama, ya que como lo menciona Pianka (1974), en especies monógamas la proporción sexual 1:1 es el valor teórico ideal, ya que funciona como un mecanismo para disminuir la competencia intersexual por pareja, resultado que directamente se relaciona con lo que se discute después sobre el análisis mensual del índice gonosomático.

Las variaciones mensuales en la proporción de los sexos probablemente solo reflejan la dinámica natural de la población. Pero, dado que se trata de una especie monogámica, difícilmente se puede explicar lo encontrado para los meses de mayo y julio en el análisis de la proporción sexual operacional, ya que la población reproductiva está representada sólo por machos; no obstante, haciendo referencia al esfuerzo reproductivo de ambos sexos, que es seis veces menor para los machos (entre 0.3 y 2.7% del peso total), se podría pensar que estos tienen la capacidad de recuperar con rapidez su condición reproductiva, dado el bajo costo energético que esto representa en comparación con las hembras. Sin embargo, en este caso tendríamos que explicar cuales serían las ventajas de recuperar la condición reproductiva en ausencia de hembras y en los meses en los que el río presenta condiciones adversas para la reproducción, como se discute más adelante. Otra posible explicación y que nos parece la más viable, tiene que ver con lo que se muestra en la figura 6 en relación con la proporción sexual operacional, en la que se observa un sesgo de 2:1 y 3:1 en favor de los machos durante marzo y abril, es decir, existe un déficit de hembras reproductivas en la población, por lo que estos machos maduros encontrados durante mayo y julio pudieran ser aquellos que no logran encontrar pareja.

En lo referente a la proporción sexual ontogénica, difícilmente se puede pensar que un sesgo de 3.7:1 en favor de los machos resulta de procesos naturales. En todo caso, si existiera mortandad diferencial se podría pensar que una estrategia más eficaz o estable sería la dominancia femenina, como ocurre por ejemplo en los pecílidos (Snelson, 1989), ya que este es el patrón general mostrado por los peces (Bennett, 1985).

Asumiendo entonces que la dominancia de los machos es producto de algún tipo de perturbación, antes de analizar en detalle las posibles consecuencias de este resultado, es importante encontrar porque existe mayor mortandad de hembras. De acuerdo a lo que se encontró referente al sistema de apareamiento, sabemos que se trata de una especie monógama, en la que tanto el macho como la hembra cuidan su progenie, y de acuerdo a las observaciones de campo sabemos que la hembra es más protectora que el macho, al grado de que es posible tocarla sin que abandone el nido. De tal forma que, si consideramos el hecho de que en el área de estudio existe una fuerte presión pesquera mediante la utilización de atarrayas y arpones, dos métodos que requieren de que el pescador se acerque a su presa, en función del comportamiento parental antes descrito, las hembras son más propensas a este tipo de depredación y en consecuencia están menos representadas como parte de la población más longeva. En este sentido, Robinson y Bolen (1989) describen cómo en especies de fauna silvestre la proporción sexual cuaternaria llega a estar fuertemente sesgada hacia uno u otro sexo como producto de la cacería selectiva. Podríamos pensar que el hecho de que en algunas especies exista proporción sexual ontogénica sesgada hacia las hembras es una estrategia que asegura una mayor producción de progenie y que esta preponderancia femenina permite que siempre existan suficientes hembras para lograr un equilibrio poblacional a pesar de la presencia de restricciones ambientales estocásticas. Robinson y Bolen (op. cit.) por su parte hacen notar como disminuye el reclutamiento de crías en especies de aves monógamas cuando hay sesgos en la proporción sexual, si se aplica el mismo principio a los resultados de este trabajo, podríamos esperar una reducción de por lo menos el 40% en la producción de crías.

A pesar de que los ciclos reproductivos en los peces son más marcados para especies de latitudes altas, se ha visto que en especies tropicales e inclusive ecuatoriales, se presentan periodos reproductivos bien definidos (Bye, 1984). En este sentido, la duración de la temporada reproductiva

de *C. istlanum* (cuatro meses) se puede considerar como estacional y moderadamente larga, si la ubicamos dentro de los parámetros del trabajo de Kramer (1978) para una comunidad de peces tropicales del río Frijolito en la porción central de Panamá, en el que encuentra especies de temporada corta (uno o dos días), moderadamente larga (dos a cuatro meses) y continua (durante todo el año).

Tras haber encontrado que existe estacionalidad en la reproducción de *C. istlanum*, es necesario, entonces, analizar cuales son los posibles factores que la propician. En este sentido, debido a que la mayoría de los parámetros ambientales se mantienen relativamente constantes durante todo el año, pensamos que la relación turbulencia-transparencia es el principal factor que propicia la estacionalidad, el cual a su vez se relaciona de manera directa con el régimen de lluvias. De hecho, la relación de estos dos parámetros provocan en el río una serie de cambios que lo hacen altamente estacional (Contreras-MacBeath, 1995). En relación con lo anterior, diversos autores han coincidido al aseverar que en los peces tropicales de sistemas lóticos, la temporada de reproducción se asocia con la temporada de lluvias (Wellcome, 1985; McKaye, 1977, 1984; Niel, 1984) y esta a su vez con el aporte de materiales exógenos y la apertura de espacios en la planicie de inundación. Sin embargo, de acuerdo a lo encontrado en el presente trabajo, lo antes mencionado resulta una sobresimplificación, ya que en *C. istlanum*, así como en otras especies estudiadas en el río Amacuzac (Díaz-Rojas y Díaz-Pardo, 1991; Mejía, 1991 y Contreras-MacBeath, 1991), el pico reproductivo ocurre durante el estiaje. En el trabajo de Kramer (1978) se confirma este hecho.

Existe una serie de factores que dan como resultado esta diferencia, el primero de los cuales se relaciona con las características topográficas de la región donde habita *C. istlanum*, en la que no se forman planicies de inundación como tales, ya que el río se encuentra inmerso en barrancas, por lo que solo hay una estrecha franja (no mayor a diez metros) de vegetación terrestre que se inunda en algunas partes, pero por una muy delgada película de agua que es aprovechada principalmente por crías de poecílidos (Anzures-Vázquez y Contreras-MacBeath, 1994). Un segundo factor tiene que ver con la productividad; oportunamente se mencionó que en algunos ríos de la cuenca Amazónica, durante la época de lluvias aparecen nuevos espacios en la planicie de inundación y el arrastre de materiales aumenta en forma considerable la productividad y/o el acceso a recursos alimentarios (Wellcome, 1985). En el río Amacuzac sucede totalmente lo contrario,

ya que debido al gradiente altitudinal, durante la estación lluviosa aumenta de manera considerable la turbulencia y el flujo de agua ($928 \text{ m}^3/\text{seg}$, a diferencia de los $12.9 \text{ m}^3/\text{seg}$ en estiaje), lo cual crea condiciones poco propicias para la reproducción y sobre todo para la sobrevivencia de huevos y crías, mientras que en el estiaje disminuye el flujo, se sedimentan las partículas en suspensión y debido a la transparencia total en el agua, existe la proliferación de perifiton, algas filamentosas como *Ulothrix zonata* y *Cladophora fracta*, así como macrofitas enraizadas como *Potamogeton crispus*, *P. illinoensis* y *Zannichellia palustris*, también aumenta la diversidad de invertebrados acuáticos, como lo demuestra el hecho de que es durante este periodo cuando existe en *C. istlanum* la ingestión de mayor diversidad de componentes alimenticios (Caspeta, 1991).

Desde septiembre algunos ejemplares se encuentran listos para la reproducción, sin embargo, no es sino hasta febrero en que hay evidencia de que esta ha ocurrido (Fig 11, estadio VI para hembras). Bye (1984) menciona que con frecuencia el inicio de la maduración tiene que adelantarse a la temporada reproductiva, por lo que ocurre cuando aún no existen las condiciones propicias para la sobrevivencia de las crías, este es precisamente el caso de la población estudiada. Para explicar este resultado, es necesario hacer otra vez referencia al comportamiento del río, en el que septiembre corresponde a la parte final de la temporada de lluvias, que es cuando existe mayor turbulencia. A pesar de que en febrero ya ha concluido el temporal, aún es considerable el flujo, mientras que en febrero el escurrimiento es mínimo, existe transparencia total y en el lecho del río aparece un manto verdoso de algas filamentosas y algunos manchones aislados de macrofitas, que es donde las parejas con nidos encuentran refugio. Más tarde, cuando las larvas y crías nadan libremente (abril y mayo) existe en el río una densa comunidad de vegetación sumergida (Contreras-MacBeath, 1989).

Los resultados del análisis mensual del índice gonosomático apoyan lo discutido con relación al ciclo reproductivo, en el sentido de que la reproducción ocurre durante los meses de estiaje. Desde el punto de vista del análisis sexual de dicho parámetro, resaltan las semejanzas del patrón existente entre machos y hembras, lo que sugiere que la maduración es sincrónica, lo cual a su vez refuerza el resultado de monogamia, ya que como lo mencionan Krebs y Davies (1982), salvo en casos excepcionales, cuando ambos sexos maduran de manera simultánea, resulta difícil que un

macho controle muchas hembras a la vez, a menos que exista un excedente de estas en la población, lo que no sucede con *C. istlanum* en el río Amacuzac. De hecho, ocurre totalmente lo contrario.

Una vez establecida la estacionalidad de la reproducción en la población estudiada de *C. istlanum*, es necesario explicar los factores que disparan la maduración.

Debido a que la mayoría de los parámetros ambientales se mantienen relativamente constantes durante todo el año y que la maduración ocurre durante los meses otoñales e invernales, cuando el fotoperíodo es corto, difícilmente se podría pensar en este último como fundamental en la maduración, por lo que nuevamente se tiene que hacer referencia a la turbulencia del agua. Stacey (1984), hace un análisis detallado de los factores endógenos y exógenos que controlan la ovulación y dentro de estos últimos discute la influencia de los sociales, argumentando la experiencia de Kramer con el gurami azul *Trichogaster trichopterus* y la de Eaton y Farley con *Brachidanio rerio*, en los que se encontró que la ovulación era inducida cuando una hembra entraba en contacto con un macho construyendo un nido, lo cual podía ocurrir inclusive de un día para otro. En este sentido, una característica de los cíclidos son sus elaboradas pautas conductuales, tanto sociales como reproductivas y a la vez sus estados motivacionales asociados a cambios en la coloración (Niel, 1964; Baylis, 1974; Barlow, 1991), aspectos que para ser funcionales requieren de una adecuada visibilidad. De hecho, difícilmente podríamos pensar en la evolución de estas características en ambientes de aguas totalmente turbias u oscuras. Asimismo, Wootton (1990) menciona la necesidad de aguas con poca corriente y transparentes para la reproducción de los cíclidos, debido a que solo bajo estas condiciones es posible la comunicación entre los progenitores y su prole. Tomando todo lo anterior como antecedente y apoyados en las observaciones de campo, se puede pensar que en la población estudiada el estímulo más importante es de tipo social y a la vez visual, de tal forma que después del temporal, cuando se empieza a transparentar el agua, los peces interactúan en los grupos observados, seguramente en la selección de pareja buscando las mejores áreas para la reproducción. Si esta hipótesis fuera cierta, se podría esperar que si la especie viviera en un ambiente con agua transparente durante todo el año, tendría reproducciones continuas. Observaciones personales realizadas con una población de *C. istlanum* que habita en el manantial Santa Teresa en el Estado de Guerrero, en la que existe reproducción continua, así como las observaciones en los acuarios apoyan con solidez lo antes dicho.

Los valores de fecundidad absoluta encontrados en *C. istlanum* son ligeramente menores a los obtenidos por otros autores como Chávez et. al (1982) para *Petenia splendida*, *Cichlasoma urophthalmus*, *C. rectangulare* y *C. fenestratum* del río San Pedro en Tabasco; Cruz (1983) para *C. steindachneri* de la laguna de Atezca en Hidalgo; Cabrera y Mora (1992) para *C. dovii* del embalse El Arenal en Guanacaste Costa Rica; e inclusive los de Bejar (1983) para una población de *C. istlanum* de la presa Zicuirán en Michoacán (Tabla III). Sin embargo, se puede considerar que quedan dentro de los límites para la familia, cuyos representantes se caracterizan por una marcada protección hacia la progenie, que tiene un número de óvulos reducido si lo comparamos con peces no-protectores (Balon, 1985), como pudieran ser los ciprínidos, entre los que se encuentra *Barbus sharpeyi* de los ríos Tigris y Eufrates, que dentro del intervalo de longitud de 330 a 560 mm puede tener de 24,000 hasta 158,000 huevos, cuando *Cichlasoma dovii* a los 320 mm tiene una fecundidad de apenas 3876 óvulos.

La explicación de lo antes citado debe estar relacionada con lo que menciona Pianka (1974) en el sentido de que la fecundidad óptima de una especie tiene que ver con el resultado del balance entre la cantidad de energía que ésta debe destinar hacia tejido somático y reproductivo, así como con las limitantes impuestas por el ambiente. De tal forma que en una especie protectora como *C. istlanum*, la fecundidad estará relacionada con la disponibilidad de alimento y el número máximo de huevos que la pareja puede proteger. En este sentido, Riklefs (1982) menciona que existe una relación inversa entre la fecundidad y el cuidado parental, por lo que aquellas especies que lo ofrecen (como *C. istlanum* y en general los cíclidos) tenderán a tener fecundidades relativamente bajas, mientras que en las que no lo ofrecen la fecundidad es alta.

Ahora bien, a pesar de que lo anterior puede explicar el número máximo de óvulos producidos por *C. istlanum*, no esclarece el por qué de la inexistencia de una relación entre la talla y el número de óvulos, resultado también semejante a los de Chávez, et. al (1982), para las cuatro especies de cíclidos citados en la tabla III. Una posible explicación se halla en los estudios de Townsend y Wootton (en Barlow, 1991), quienes experimentalmente analizaron la influencia de la dieta en la fecundidad de *Cichlasoma nigrofasciatum*, encontrando que una mejor dieta se tradujo en un mayor número de óvulos, independientemente de la talla de los ejemplares, logrando inclusive

producciones mayores de los ejemplares más pequeños que de los grandes. Si este fenómeno está generalizado en las especies del grupo, explicaría acertadamente la ausencia de relación en la fecundidad relativa de los taxa estudiados. Si hacemos referencia a lo expuesto por Pianka (1974) en relación con las estrategias k y r , sería natural que en un estratega k como *C. istlanum*, que basa su éxito reproductivo en asegurar la supervivencia de un número relativamente reducido de crías mediante cuidado parental, representa una táctica evolutivamente más estable el producir un número óptimo, que uno máximo de huevos, por lo que podríamos decir que para este tipo de especies, la fecundidad relativa resulta irrelevante como un parámetro poblacional.

Resulta interesante señalar que las pautas conductuales de *C. istlanum* son muy similares a las que han sido descritas por diversos autores para la familia, sobre todo para desovadores de sustrato, mismas que fueron resumidas por Keenleyside (1991) y Noakes (1991). Mediante el análisis del comportamiento es evidente la importancia que tienen los estímulos visuales, tanto a través de patrones de coloración, como posturas y movimientos corporales, en la comunicación intraespecífica (Nelissen, 1991) y esto a su vez en el modelado de la estrategia reproductiva de *C. istlanum*, sobre todo en relación con la estacionalidad de la reproducción.

A pesar de que las amplias diferencias encontradas en la duración (4-51 días) del cortejo de *C. istlanum* podrían atribuirse a un error de observación, al parecer es una característica común en los cíclidos, ya que esto ha sido descrito desde 1950 (Baerends y Baerends-van Roon). Parece ser que dicha diferencia tiene que ver con la experiencia reproductiva previa de los organismos.

Como se describe en los resultados, al finalizar el desove la puesta queda formando una masa irregular de huevos no muy compacta, este resultado pudiera tener relevancia ya que en la actualidad se ha propuesto una hipótesis de logónia (Kullander, en Stiassny, 1991), quien menciona que la forma en la cual son depositados los huevos en el sustrato es un carácter importante en la definición de grupos. Siguiendo dicho criterio, *C. istlanum* quedaría ubicado dentro de los Cichlasomines Gp. A, mencionado por Kullander (op. cit.).

Los patrones del cuidado parental en los cíclidos han sido clasificados con base en dos criterios (Keenleyside, 1991): el primero de los cuales tiene que ver con la relación física entre los progenitores y sus crías, existiendo desovadores de sustrato e incubadores bucales; en segunda instancia, con

referencia al sexo del progenitor que lleva a cabo el cuidado, esto es que puede ser biparental y uniparental, y/o dentro de este último puede ser masculino o femenino. En lo particular, *C. istlanum* se caracteriza por ser un desovador de sustrato con cuidado biparental, lo cual a su vez concuerda con las demás especies del género (Barlow, 1991).

Como se menciona en los resultados, la hembra está más apegada a la camada, mientras que en el macho existe una predisposición al abandono, algo que ha sido encontrado por diferentes autores (Barlow, 1976; McKaye y Barlow, 1976; Niel, 1984), en otros taxa del grupo. Sin duda, esto tiene que ver con la cantidad de recursos que cada sexo invierte en la reproducción, es decir del esfuerzo reproductivo, ya que como lo mencionan Grier y Burk (1992); debido a la cantidad de energía invertida y al escaso número de gametos que las hembras pueden producir en su vida, en comparación con los machos, estas tienden a proteger más cada reproducción. Si asumimos esto como verdadero, no se trata de que el macho esté menos apegado a la camada, sino más bien se relaciona con cuanto está dispuesto a arriesgar en función de su inversión inicial, que para los machos de *C. istlanum* es seis veces menor que en las hembras.

En relación con lo anterior, diversos autores (Barlow, 1991; Grier y Burk, 1992) mencionan que debido a la escasa energía invertida por el macho, este podría aumentar su éxito reproductivo al controlar más de una hembra, dando origen a una relación poligámica, algo que ha sido descrito para algunos cíclidos centroamericanos como *Herotilapia multispinosa* y *Cichlasoma nigrofasciatum* (Keenleyside, 1981). Sin embargo, para que esto ocurra debe de haber un excedente de hembras reproductivas en la población, o estas deben de madurar en diferentes épocas, de tal manera que un macho pueda controlarlas (Krebs y Davies, 1982), algo que no ocurre con la población de *C. istlanum* de este estudio.

En 1991 Barlow realizó una revisión de los sistemas de apareamiento (estrategia reproductiva) de los cíclidos, tomando en consideración los dos grupos existentes: incubadores bucales y desovadores de sustrato. Las características de estos últimos son: (1) principalmente monógamos, (2) el desove dura cerca de una hora, (3) el cortejo es corto, aunque en ocasiones puede ser muy largo, (4) el macho es más grande que la hembra, (5) el macho forma un territorio y la hembra llega, aunque en ocasiones ambos lo forman, (6) el cuidado parental es más intenso por parte de la

hembra, (7) el territorio mide aproximadamente un metro cuadrado y, (8) comúnmente las parejas se reproducen de manera aislada y remontan los ríos con las crías. Es interesante señalar lo bien que se ajusta *C. istlanum* a todos estos rubros; de hecho, el mismo autor, tomando en consideración que las diferencias en los sistemas de apareamiento a menudo se derivan de aquellas de los hábitos alimentarios, hace un análisis de lo poco variables que son estos en cíclidos centroamericanos y africanos, con respecto a la impresionante diversidad de hábitos alimentarios que los mismos han adoptado en ambas regiones. No plantea una hipótesis para explicar éste fenómeno para los cíclidos en general, sin embargo, haciendo referencia a lo propuesto por Gross (1984), podemos pensar que la escasa variación se debe a que se trata de una estrategia evolutivamente estable, que maximiza la relación entre el esfuerzo invertido en la reproducción y la viabilidad de crías.

Un resultado interesante es que si consideramos su sistema de apareamiento, es decir, que se trata de una especie monógama y con una proporción sexual sesgada hacia los machos, se pudiera pensar que se trata de una población "estresada", que sería vulnerable a una perturbación mayor. Desafortunadamente esto ha sido comprobado con la introducción accidental de *Cichlasoma nigrofasciatum* (Contreras-MacBeath, 1991) que la sustituyó en el medio.

CONCLUSIONES

Con el presente estudio se ha contribuido al conocimiento biológico de *Cichlasoma istlanum*, ya que se describen los principales rasgos relacionados con su reproducción y además, se ha puesto de manifiesto la importancia que han tenido tanto las características del medio, como las etológicas y poblacionales en el modelado de la estrategia reproductiva de la población de *C. istlanum* del río Amacuzac. Estos rasgos se enumeran a continuación:

- 1.- Se encontró un marcado dimorfismo sexual en la población estudiada, sobre todo en las papilas genitales, en la coloración de los organismos, así como la presencia de una giba sexual en los machos.
- 2.- La proporción sexual global de la población fue de 1:1.2 y un análisis más detallado mostró que se trata de un parámetro importante como indicador de patrones reproductivos.
- 3.- Es una especie con reproducción estacional (estiaje) y moderadamente larga (cuatro meses). Se encontró además que la relación turbulencia-transparencia del agua, asociada con la temporadas de lluvias-estiaje, es la que marca la estacionalidad.
- 4.- Se encontró un rango de fecundidad de 348 a 1293 ($X=586$) y que no existe relación entre la talla de las hembras y el número de huevos producidos, lo que se explica en función del sistema de apareamiento de la especie.
- 5.- Tomando como referencia el peso de las gónadas, se encontró que el gasto reproductivo en las hembras es seis veces mayor que en los machos.
- 6.- Las pautas conductuales realizadas por *C. istlanum* durante la reproducción, son muy similares a las que han sido descritas por otros autores para ciclidos desovadores de sustrato.

Los conocimientos generados, tanto de los parámetros reproductivos, como de los aspectos ecológicos relacionados, serán fundamentales en el establecimiento de estrategias para la propagación en cautiverio y repoblación de ambientes naturales. Sin embargo, queda implícito que será necesario profundizar en algunos aspectos de la biología de esta especie, para poder asegurar que estamos en condiciones de manejarla de manera adecuada.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alcock, J. 1984. Animal behavior. An evolutionary approach. Sinauer Associates Inc. USA. 596p.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49:227-267.
- Alvarez, J. 1970. Peces mexicanos (claves). *Ser. Inv. Pesq. Inst. Inv. Biol. Pesq.* México. D. F.
- Anónimo. 1970. Region hidrológica num. 18 (parcial) cuenca del río Amacuzac. Relación de bordos y presas de almacenamiento en el estado de Morelos. SARH. *Boletín hidrológico*. No. 47. Tomo I.
- Anzures-Vázquez, E. y T. Contreras-MacBeath. 1994. Uso de hábitat por estadios ontogénicos tempranos de peces del río Amacuzac, Morelos. Resúmenes del V Encuentro Regional de Investigadores en Flora y Fauna de la Region Centro-Sur de la República Mexicana. Toluca, Edo. de México. s/n pp.
- Bagenal, T. 1978. Methods for assessment of fish production in fresh waters. Blackwell Scientific Publications. Third edition. 365 pp.
- Balon E. K. 1984. Patterns in the evolution of reproductive styles in fishes. *en*: Potts, G.W. y R.J. Wootton (eds.). *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press.
- Balon, E.K. 1985. Early life histories of fishes: new developmental, ecological and evolutionary perspectives. Dr W. Junk Publishers.
- Bardach, J. E.; J. H. Ryther y W. O. Mclearny. 1990. Acuicultura. Crianza y cultivo de organismos marinos y de agua dulce. AGT Editor S.A. México. D. F. (p. 298).
- Barlow, G.W. 1974. Contrasts in social behavior between Central American cichlid fishes and coral-reef surgeon fishes. *A. Zool.*, 14:9-34.
- Barlow, G.W. 1976. The midas cichlid in Nicaragua. *en*: Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan lakes T. B. Thorson (de.) University of Nebraska, Lincoln, Nebraska. pp: 332-358.
- Barlow, G.W. 1991. Mating systems among cichlid fishes: *en* Cichlid fishes. *behaviour Ecology and Evolution*. Editada por Keenleyside, M.H.A. Chapman y Hall. Fish and fisheries series 2. p.p. 173-190.
- Baylis, J. R. 1974. The behaviour and ecology of *Herotilapia multispinosa* (Teleostei, Cichlidae). *Z. Tierpsychol.* 34:115-146.

- Bejar, L. C. 1983. Contribución al conocimiento de la biología de la mojarra criolla *Cichlasoma istlanum* (Jordan y Snyder) de la presa Zicuirán, Michoacán. Tesis Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia Michoacán. 53 pp.
- Bennett, G.W. 1985. Management of lakes and ponds. Robert E. Krieger Publishing Company Inc. Malabar Florida, USA.
- Bye, V. J. 1984. The role of environmental factors in the timing of reproductive cycles. *en*: Potts, G.W. y R.J. Wootton (eds.). Fish Reproduction: Strategies and Tactics. Academic Press.
- Cabrera, P.M. y M. Mora, J. 1992. Fecundidad de *Cichlasoma dovii* (Pisces:Cichlidae) en el embalse Arenal, Guanacaste, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 40(3)345-346.
- Carrillo, W. R. 1994. Variación de los ensambles de peces a lo largo de un gradiente altitudinal en el río Amacuzac, Morelos, México. Resúmenes del V Encuentro Regional de Investigadores en Flora y Fauna de la Region Centro-Sur de la República Mexicana. Toluca, Edo. de México. 5/n pp.
- Caspeta Mandujano, J.M. 1991. Hábitos alimentarios de *Cichlasoma istlanum* (Pisces:Cichlidae), del río Amacuzac, Morelos. Tesis Profesional Biólogo. Facultad de Ciencias Biológicas. UAEM.
- Chávez, L. M. O., A. E. Mattheeuws y M. H. Pérez, V. 1982. Etude de la biologie des especes de poissons du flueve San Pedro, Tabasco (México) en vue de determiner leur potentialite pour la piscuculture. FUCID-INIREB.
- Contreras-MacBeath, T., A. Díaz-Rojas, H. Mejía M. y M. Villaseñor S. 1985. Colección Ictiológica: en investigaciones en proceso II. Editada por la U.A.E.M.
- Contreras-MacBeath, T. 1988. Desarrollo embrionario y larval de *Cichlasoma istlanum*. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Mor. 59 pp.
- Contreras-MacBeath, T. 1989. Early development and the environment of *Cichlasoma istlanum* (Jordan & Snyder) in a Mexican riverine system. *Bounbarsche Bulletin.* 13:14-17.
- Contreras-MacBeath, T. y E. Díaz-Pardo, 1990. Primeros estadios ontogénicos de *Cichlasoma istlanum* (Pisces:Cichlidae). *An. Esc. nac. Cien. biol. Mex.* 33:85-101.
- Contreras-MacBeath, T. 1990a. Algunos aspectos reproductivos de *Notropis boucardi*

- (PISCES:CYPRINIDAE). *Univ. Cienc. Tecnol. Morelos Mx.* 1(1):33-36.
- Contreras-MacBeath, T. 1991. Zebras in Mexico. *Datz*. Vol.44(5):305-307.
- Contreras-MacBeath, T. 1991a. Una explicación ecológica de las características ontogénicas tempranas de *Cichlasoma istlanum* (Pisces:Cichlidae) del río Amacuzac, Morelos. Resúmenes del Segundo Encuentro Regional de Investigadores en Flora y Fauna de la Zona V de ANUIES. Pachuca, Hgo. (p. 31).
- Contreras-MacBeath, T. 1995. Ecosistemas acuático del estado de Morelos: con énfasis en los peces. *Ciencia y Desarrollo*. XXI (122):42-51.
- Contreras-MacBeath, T. y E. Díaz-Pardo. 1990. Primeros estadios ontogénicos de *Cichlasoma istlanum* (Pisces:Cichlidae). *An. Esc. nac. Cienc. biól.* 33:85-101.
- Contreras-MacBeath, T. y E. Soto G. 1991. Peces dulceacuícolas mexicanos VI. *Ictalurus balsanus* (Pisces:Ictaluridae). *Zoología Informa*. 23:14-18.
- Crim, L. W. y B. D. Glebe. Reproducción. en: *Methods for fish biology*. Schreck, B. y P. B. Moyle editores. p.p. 529-553.
- Cruz, O. R. 1983. Crecimiento y reproducción de *Cichlasoma labridens* (Pisces:Cichlidae) de la laguna de Atezca, Hidalgo. Tesis Licenciatura, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. México, D. F.
- Díaz-rojas, A. 1988. Aspectos reproductivos del Bagre del Balsas *Ictalurus balsanus* (Pisces:Ictaluridae) del río Amacuzac, Morelos. Tesis Profesional Biólogo. Escuela de Ciencias Biológicas. U.A.E.M.
- Díaz-rojas, A. y E. Díaz-Pardo. 1991. Biología reproductiva del bagre del Balsas *Ictalurus balsanus* (Pisces:Ictaluridae) del río Amacuzac, Morelos. *An Esc. nac. Cienc. biól., Mex.* 34:173-189.
- Espinosa, P.H., M.T. Gaspar D. y P. Fuentes M. 1993. Listados faunísticos de México. Los peces dulceacuícolas mexicanos. Instituto de Biología. U.N.A.M.
- García, E. 1973. Modificación al sistema de clasificación climática de Koppen. Offset Larios. México, D.F. 153 pp.
- Godínez R. M.A. 1991. Peces dulceacuícolas mexicanos IV: *Ilyodon whitei* (Cyprinodontiformes:Goodeidae). *Zoología Informa* 21:18-25.
- Gordon, N. D. , T. A. McMahon y B. L. Fimlayson. 1992. *Stream Hydrology*. John Wiley and Sons. Inglaterra.

- Gregor, M. C., Milton, S. y Love, E. 1986. Fishes, a field and laboratory manual on their structure, identification and natural history. Wads Worth Publishing Company.
- Grier J.W. y T. Burk. 1992. Biology of animal behavior. Mosby-Year Book, Inc. Second Edition.
- Gross M. R. 1984. Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproductive strategies in fishes. *en*: Potts, G.W. y R.J. Wooton (eds.). Fish Reproduction: Strategies and Tactics. Academic Press.
- Hoar, W. S. 1969. Reproduction. *en*: Fish physiology, 3: 1-72. Academic Press, New York.
- Keenleyside M. H. A. 1991. Parental care. *en*: Cichlid fishes. behaviour Ecology and Evolution. Editada por Keenleyside, M.H.A. Chapman y Hall. Fish and fisheries series 2. p.p. 191.208.
- Kramer, L. D. 1978. Reproductive seasonality in the fishes of a tropical stream. *Ecology*, 59(5)976-985.
- Krebs, J. R. y N. B. Davies. 1982. An introduction to behavioural ecology. Sinauer Associates, Inc. Publishers. U. S. A.
- Little, T. M. y F. J. Hills. 1981. Métodos estadísticos para la Investigación en la agricultura. Editorial Trillas. Tercera reimpresión. 270 pp.
- Loiselle, P.V. 1985. The cichlid aquarium. Tetra press. West Germany.
- McKaye, K. R. 1985. Behavioural aspects of cichlid reproductive strategies. Patterns of territoriality and brood defence in Central American Substratum spawners and African mouth brooders. *en*: Potts, G.W. y R.J. Wooton (eds.). Fish Reproduction: Strategies and Tactics. Academic Press.
- Mejia, M.H. 1988. Descripción del cráneo de *Astyanax fasciatus* (Cuvier) (Pisces:Characidae). Tesis Profesional Biólogo. Facultad de Ciencias biológicas. U.A.E.M.
- Mejia, M.H. 1988a. Espínulas de las aletas pélvicas y anal de *Astyanax fasciatus*: un carácter sexual secundario en machos. Resúmenes del I congreso Nacional de Ictiología. La Paz, BCS.
- Mejia, M.H. 1990. Colección ictiológica de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos: situación actual y perspectivas. Resúmenes del I Encuentro Regional de Investigadores en flora y Fauna de la Zona V de Anuies. Tlaxcala, México.
- Mejia, M.H. y E. Díaz-Pardo. 1991. Descripción del cráneo de *Astyanax fasciatus* (Pisces:Characidae). *An. Esc. nac. Cienc. biol., Mex.* 34:191-214.

- Mejia, M.H. 1991. Distribucion ictiofaunistica en los principales rios de la subcuenca del Amacuzac (Cuenca del Balsas). Resumenes del XI Congreso Nacional de Zoologia. Merida, Yucatan.
- Mejia, M.H. 1991a. Biología reproductiva de *Astyanax fasciatus* (Pisces:Characidae) del río Amacuzac, Morelos. **Univ. Cienc. Tecnol. Morelos Mex.** 1(4):45-52.
- Mejia, M.H. 1992. Nuevo registro de *Poeciliopsis gracilis* (Heckel, 1848) (Pisces:Poeciliidae), para la Cuenca del Río Balsas.. **Univ. Cienc. Tecnol. Morelos Mex.** 2(2):131-136.
- Miller, P. J. 1985. The tokology of gobioid fishes. en: Potts, G.W. y R.J. Wooton (eds.). *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press.
- Miller, R.R. 1986. Composition and derivation of the freshwater fish fauna of Mexico. **An. Esc. nac. Cienc. biol., Mex** 30:121-153.
- McKaye, K. R. y G. W. Barlow. 1976. Competition between color morphs of the midas cichlid, *Cichlasoma citrinellum* in lake Jiloá, Nicaragua. en: *Investigations of the ichthyofauna of Nicaraguan lakes* T. B. Thorson (de.) University of Nebraska, Lincoln, Nebraska. pp: 332-358.
- Moyle, B. P. y J. J. Cech, 1988. *Fishes: An Introduction to ichthyology*. Prentice-Hall, Inc. 593 pp.
- Nelissen, M. H. 1991. Communication: en: *Cichlid fishes. behaviour Ecology and Evolution*. Editada por Keenleyside, M.H.A. Chapman y Hall. *Fish and fisheries series 2*. pp: 225-240.
- Niel, E.H. 1964. An analisis of color changes and social behaviour of *Tilapia mossambica*. **Univ. Calif. Publ. Zool.** 75, 1-58.
- Noakes D. L. G. y J. R. Baylis. 1990. Reproduction. en: *Methods for fish biology*. Schreck C. B. y P. B. Moyle editores. American Fisheries Society. p.p. 555-577.
- Noakes D. L. G. 1991. Ontogeny of behaviour in cichlids. en *Cichlid fishes. behaviour Ecology and Evolution*. Editada por Keenleyside, M.H.A. Chapman y Hall. *Fish and fisheries series 2*. p.p. 209-224.
- Paulo-Maya, J. y H. Mejia M. 1991. Peces dulceacuícolas mexicanos V. *Astyanax fasciatus* (Pisces:Characidae). **Zoología Informa.** 22:10-15.
- Pianka, R. E. 1974. *Evolutionary ecology*. Harper and Row, Publishers. 356 pp.
- Potts, G. W. 1985. Parental behaviour in temperate marine teleosts with petial reference to the

development of nest structures. *en*: Potts, G.W. y R.J. Wooton (eds.). Fish Reproduction: Strategies and Tactics. Academic Press.

Potts, G.W. y R.J. Wooton. 1985. Fish Reproduction: Strategies and Tactics. Academic Press.

Purdon, C.E. 1993. Genetics and fish breeding. Chapman and Hall. Fish and fisheries series 8.

Ramírez, E. H. 1993. Biología reproductiva de *Poeciliopsis gracilis* (Heckel:1848) del río Cuautla, Morelos. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Mor.

Ricklefs, R. E. 1982. Ecology. Chiron Press. Seventh edition. 963 pp.

Robinson, W.L. y E.G. Bolen. 1989. Wildlife ecology and management. Macmillan Publishing Company. Second Edition. USA.

Sánchez, V.C. 1994. Aspectos del crecimiento y reproducción de *Cichlasoma istlanum* (Pisces:Cichlidae) del río Amacuzac, Morelos. Tesis profesional biólogo. Facultad de Ciencias Biológicas, UAEM. Cuernavaca, Morelos.

Snelson, F.F. Jr. 1989. Social and environmental control of life history traits in poeciliid fishes. *en*: Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae). editado por Meffe, G.K. y F.F. Jr. Snelson. Prentice Hall. New Jersey. USA.

Sorin, S. 1989. Instalacion y mantenimiento de acuarios. TOMOS I y II. Editorial Albatros. Argentina.

Stacey, N. E. 1984. Control of the timing of ovulation by exogenous and endogenous factors. *en*: Potts, G.W. y R.J. Wooton (eds.). Fish Reproduction: Strategies and Tactics. Academic Press.

Stassny M. L. J. 1991. Phylogenetic intrarelationships of the family cichlidae: an overview. *en*: Cichlid fishes. behaviour Ecology and Evolution. Editada por Keenleyside, M.H.A. Chapman y Hall. Fish and fisheries series 2. p.p. 1-35.

Turner, G, F. 1986. Sexual dichromatism and breeding behaviour in cichlids: preliminary notes. *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Sc. Zool.* 251:31-34.

Trujillo, J. P. 1991. Variación de la dieta y hábitos alimentarios de *Ilyodon whitei* (Pisces: Goodeidae) del río del muerto, Morelos. Tesis profesional biólogo. Facultad de Ciencias Biológicas. U.A.E.M.

Trujillo, J.P. 1992. Hábitos alimentarios del Bagre del balsas *Ictalurus balsanus*, del río Amacuzac, Morelos. Resúmenes III Encuentro Regional De Investigadores En Flora Y Fauna De La Región Central De La República Mexicana. Cuernavaca, Morelos.

Trujillo, J.P. y E. Díaz-Pardo, 1996. Espectro trófico de *Ilyodon whitei* en el río del Muerto, Morelos, México. **Rev. Biol. Trop.**, 44(2): 795-801.

Welcomme, R. L. 1985. River fisheries. FAO Fisheries technical paper 262. Roma Italia.

Wootton, R. J. 1990. Ecology of teleost fishes (fish and fisheries series: 1). Second Edition.