



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

“El efecto de la temperatura sobre la proporción sexual *Poecilia reticulata*
Peters, 1859 (Pisces: Poeciliidae)”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

M A E S T R O E N C I E N C I A S
(BIOLOGÍA DE SISTEMAS Y RECURSOS ACUÁTICOS)

P R E S E N T A :

BIÓL. EDUARDO MAYA PEÑA

DIRECTOR DE TESIS. DRA. EUNICE PÉREZ SÁNCHEZ

MÉXICO, D. F.

2009



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.

Efecto de la temperatura sobre la proporción sexual de *Poecilia reticulata* Peters, 1859 (Pisces: Poeciliidae)

Eduardo Maya Peña y Samuel Marañón Herrera

Laboratorio de Sistemas Acuícolas, Depto. El Hombre y su Ambiente. Universidad Autónoma Metropolitana - Xochimilco. Calz. del Hueso 1100, 04960. México. emaya@cueyatli.uam.mx

Maya Peña, E. y S. Marañón Herrera, 2001. Efecto de la temperatura sobre la proporción sexual de *Poecilia reticulata* Peters, 1859 (Pisces: Poeciliidae). Hidrobiológica 11 (2): 157-162.

RESUMEN

Se evaluó el efecto de la temperatura del agua sobre la proporción de sexos en dos poblaciones de *Poecilia reticulata*, una donde es común la endogamia (nativa) y otra resultado del cruzamiento entre una variedad importada y una local (Mestiza). El diseño experimental fue factorial (2×3), se consideraron las poblaciones y la temperatura ($21, 25$ y $31 \pm 1^\circ\text{C}$). Los juveniles de cada población de una edad de 2 ± 1 días fueron asignados aleatoriamente a una densidad de 15 peces por acuario y se realizó por triplicado, es decir 45 peces por tratamiento ($N = 270$ casos). Durante el periodo experimental la sobrevivencia fluctuó entre el 91 y 100%. Los resultados indicaron que la temperatura y el tipo de población influyeron en la masculinización; en la población nativa los machos alcanzan el 34.9% a $25 \pm 1^\circ\text{C}$ y 63.6% a $31 \pm 1^\circ\text{C}$, mientras que en la población mestiza los machos son el 3.5 y 2.3% a 25 y $31 \pm 1^\circ\text{C}$, respectivamente. En la temperatura más baja, de $21 \pm 1^\circ\text{C}$, no se observó variación en la proporción sexual en esta última población y en la primera sólo el 4.8% fueron machos. Se concluye que las temperaturas altas influyen en la proporción sexual, siendo la de $31 \pm 1^\circ\text{C}$ la que induce la mayor proporción de machos en la población nativa de *P. reticulata*.

Palabras clave: *Poecilia reticulata*, proporción de sexos, efecto de la temperatura en la determinación del sexo.

ABSTRACT

Was evaluated the effect of the water temperature on the sex ratio in two populations of *Poecilia reticulata*, a where it is common practice the inbreeding (native) and another result of a crosses of a imported variety mattered with a local (mestizo). The factorial experiment design (2×3) considered both, the populations and the water temperature ($21, 25$ and $31 \pm 1^\circ\text{C}$). Fifteen juveniles of 2 ± 1 days of age were randomly assigned to each trial with three repetitions, each treatment had 45 fishes ($N = 270$ cases). During the experimental period survival fluctuated between 91 and 100%. The results indicated that both, temperature and variety of fish species influenced masculinization. The fish male of mestizo population reaches 34.9% at $25 \pm 1^\circ\text{C}$ and 63.6% at $31 \pm 1^\circ\text{C}$, while in the native population males were only 3.5 and 2.3% at 25 and $31 \pm 1^\circ\text{C}$, respectively. At the lower temperature of $21 \pm 1^\circ\text{C}$ no variation in the sex ratio was observed in the later population and only 4.8% in the former. It was concluded that the highest temperature alters the proportion of sexes, being $31 \pm 1^\circ\text{C}$ the one that induced the highest proportion of males in the mestizo population of *P. reticulata*.

Key words: *Poecilia reticulata*, sex ratio, effect of the temperature on sex ratio.

INTRODUCCIÓN

La comercialización del guppy, *Poecilia reticulata*, en México coincide con una tendencia a nivel internacional, ya que se considera a Singapur el mayor exportador de peces de ornato en el mundo (Bassler, 1994) y éste tiene como sustento la producción de los poecílidos (Lim *et al.*, 1992). Fernando y Phang (1985) señalaron la importancia que tenían para la economía del citado país; a principios de la década de los ochenta se comercializaron al menos 200 especies ornamentales, siendo el guppy la especie más importante por su volumen de producción y la cantidad de divisas que generaba.

En *P. reticulata* las características morfológicas se encuentran ligadas al sexo y estas son las que determinan el valor del pez en el mercado, de tal manera que una estrategia de manejo sería la de inducir el sexo con mayores ventajas de comercialización, en esta especie, los machos desarrollan caracteres sexuales secundarios más llamativos y por lo tanto son mejor cotizados (Fernando y Phang, 1985).

En el Estado de Morelos se encuentran los principales productores de peces de ornato del País, la mayoría de las granjas comerciales tienen como base de producción los poecílidos. Sin embargo, Velazco (1997) al analizar la composición de la producción comercial de *P. reticulata* en una granja de Atlacomulco, durante un ciclo anual, observó que por cada macho existe la probabilidad de encontrar al menos dos hembras; la máxima proporción de hembras por macho fue de 7:1 en el otoño, es decir, el 88% de la producción; en invierno se registró la mayor proporción de machos con sólo 43.3%. De lo anterior se puede deducir que la producción está compuesta en su mayoría por hembras.

La predominancia de uno de los sexos es una respuesta adaptativa de la población y puede ser debido a regulación genética (Spotila *et al.*, 1994). Al respecto Farr (1981) señala que la proporción de sexos de *P. reticulata* puede ser modificada debida a la acumulación de alelos deletéreos en el cromosoma Y, frecuente en poblaciones donde no existe aporte de información genética nueva y predomina la endogamia.

No obstante que el sexo en los peces está determinado genéticamente (Price, 1984; Fitzpatrick *et al.*, 1993) la estimulación del sistema endocrino del organismo permite influir en el proceso de diferenciación sexual (Bardach, 1997); dicho proceso puede ser modificado por los factores ambientales, como la temperatura (Conover y Kynard, 1981; Francis, 1992; Schultz, 1993).

Aún cuando no se conoce el mecanismo de la acción fisiológica de la temperatura sobre la determinación del sexo de los peces se puede inferir que es un factor determinante en el proceso adaptativo de las especies y actuando en un in-

tervalo térmico apropiado puede inducir el sexo que se requiera. Al respecto, en el pez de flancos plateados, *Menidia menidia*, se obtuvo una mayor proporción de machos manteniendo alevines a una temperatura que fluctuó entre 17 y 25 °C (Conover y Kynard, 1981). Sullivan y Schultz (1986) citan para la molly, *P. sphenops*, un comportamiento similar en donde la proporción de machos aumento del 36.7% hasta el 90.3% al elevarse la temperatura desde 24 hasta 30°C.

En la presente investigación se evaluó el efecto de la temperatura sobre la proporción de sexos en dos poblaciones de *Poecilia reticulata*, una donde es común la endogamia (Mestiza) y otra, resultado del cruzamiento de una variedad importada con una local (Criolla).

MATERIALES Y MÉTODOS

La evaluación se realizó en dos fases, en la primera el objetivo fue sincronizar la reproducción para la obtención de juveniles y en la segunda, evaluar el efecto de la temperatura sobre el sexo de las dos poblaciones mencionadas, Mestiza y Criolla.

Material biológico. Se obtuvieron tres grupos (100 peces) de reproductores seleccionados de *P. reticulata*, variedad king cobra, una de hembras y otro de machos jóvenes, de 3 meses de edad, provenientes de una granja de Atlacomulco, Morelos y un tercer grupo de hembras importadas de Alemania. Los parentales se mantuvieron en cuarentena por un lapso de 60 días en acuarios de 100 L, a la temperatura de 25 ± 1 °C, concentración de oxígeno de 6.86 mg/L y pH de 8.5 ± 0.5 . Diariamente se les suministró a los peces alimento comercial en hojuelas a saciedad (Wardley®, 40% de proteína cruda). La dieta se complementó con alimento vivo, *Daphnia* sp y *Artemia* sp, que se proporcionaron cada tercer día en estado adulto.

Reproducción. Una vez concluida la cuarentena, se conformaron las poblaciones experimentales; en la primera se reforzó la endogamia al reproducir hembras con machos procedentes de la granja local (Mestiza); la segunda se obtuvo de la cruce entre hembras importadas con machos de la granja (Criolla). La reproducción se realizó en acuarios de 40 L donde se colocaron los reproductores en una proporción de 3 hembras: 1 macho.

Obtención de juveniles por tratamiento. Con el propósito de obtener organismos de la misma edad se seleccionaron hembras con un estado grávido similar (evaluado por reconocimiento visual), éstas se trasladaron a acuarios de 80 L en grupos de 20 y para evitar el canibalismo se colocaron en el interior de una "maternidad" o caja de malla, hasta la obtención de los juveniles.

Tratamientos. El experimento consistió en un diseño factorial completamente aleatorizado con dos factores: población (Mestiza y Criolla) y temperatura del agua (21, 25 y 31 ± 1°C), durante 60 días. Se colocaron 45 juveniles de 2 ± 1 días de edad por tratamiento, a una densidad de 15 peces por acuario de 40 L, es decir, en cada tratamiento se efectuaron tres repeticiones (N = 270). En los tratamientos térmicos los peces se aclimataron en forma gradual, 1°C por día, hasta alcanzar la temperatura experimental.

Condiciones experimentales. La temperatura se mantuvo por medio de calentadores, el oxígeno disuelto y el pH fue similar a los de la etapa de mantenimiento de los parentales. Los peces se alimentaron como anteriormente se mencionó, pero sin proporcionarles alimento vivo. El volumen de agua perdido por evaporación se repuso con agua previamente reposada y mantenida a la temperatura experimental. El alimento remanente y las heces se retiraron del fondo de los acuarios utilizando redes (luz de malla de 0.3 mm) y mediante un sifón, cada tercer día. Mensualmente se aplicaron tratamientos profilácticos con el producto comercial Cyprix® (etanol anhidro, ácido fénico y 1,3 dihidroxibenzol), en dosis de 0.05 ml por cada 4 L de agua.

Evaluación de la proporción sexual. Se determinó el sexo de los peces al finalizar el experimento por el reconocimiento de la aleta anal modificada como gonopodio en los machos (Constantz, 1989). La proporción de sexos se estimó de acuerdo a la relación propuesta por Strüssmann y Patiño (1995):

$$\text{Proporción de sexos} = \frac{\text{no. de machos}}{(\text{no. de machos} + \text{no. de hembras})}$$

Análisis estadístico. Se realizó una transformación arcoseno para datos binomiales expresados como fracciones para estimar la diferencia entre la sobrevivencia. Posteriormente, se aplicó el análisis de varianza con dos factores (población y temperatura), según Montgomery (1984). Para estimar el efecto de la temperatura sobre la proporción de sexos, se utilizó el análisis de regresión logística (Hosmer y Lemeshow, 1989) con ajuste de probabilidad de Bonferroni (Carmer y Swanson, 1973), utilizando como variable de respuesta el sexo masculino.

RESULTADOS

Durante el transcurso de la fase experimental, la temperatura del agua se mantuvo en el intervalo seleccionado; el oxígeno entre 6.86 ± 0.14 mg/L y el pH en 8.5 ± 0.5.

Sobrevivencia

La temperatura del agua no afectó la sobrevivencia de los peces, sin importar el tratamiento, los porcentajes oscila-

Tabla 1. Efecto de la temperatura en la sobrevivencia de *Poecilia reticulata*.

Temperatura (°C)	Población	
	Mestiza (%)	Criolla (%)
20 - 22	100	91.0
24 - 26	96.0	95.5
30 - 32	97.7	97.7

Número de casos por tratamiento: n = 45; total de casos: N = 270

ron entre el 91.0 y 100%, como se muestra en la Tabla 1. La sobrevivencia promedio para la población Mestiza fue de 97.3, mientras que para la Criolla fue de 94.7%. El análisis de varianza indicó que no existían diferencias significativas (P > 0.05) debido al origen de la población, al intervalo térmico ni a la interacción población - temperatura.

Masculinización

El único tratamiento en el cual la temperatura indujo la masculinización fue en la población mestizo, ya que en la población nativa el porcentaje de machos no superó el 4%, en cambio, el porcentaje de masculinización en el tratamiento de los peces mestizos, fluctuó entre 4.8 y 63.9%, dependiendo de la temperatura (Tabla 2).

En la Figura 1 se observa que las hembras predominaron en la población nativa, independientemente de la temperatura del agua. En contraste, en la población de los peces mestizos se observó que a mayor temperatura mayor proporción de machos. En el intervalo térmico entre 24 y 26°C se incrementó el porcentaje de machos, pero fue mayor la probabilidad de encontrar una hembra (1♂: 1.87♀); en tanto que en las temperaturas de 30 y 32°C por cada hembra hubo una probabilidad de encontrar 1.75 machos, como se destaca en la Figura 2.

Tabla 2. Masculinización de *Poecilia reticulata* inducida por la temperatura.

Temperatura (°C)	Población	
	Nativa (%)	Mestiza (%)
20 - 22	0	4.8
24 - 26	3.5	34.9
30 - 32	2.3	63.6

Número de casos por tratamiento: n = 45; total de casos: N = 270

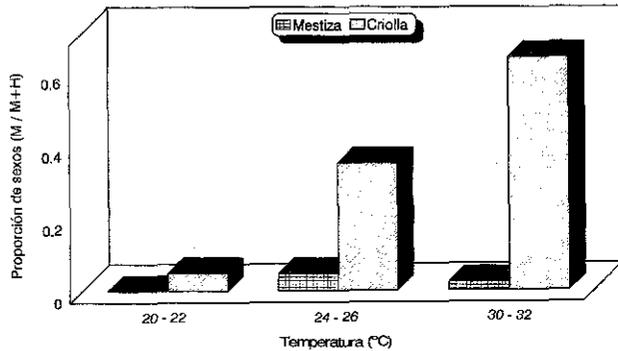


Figura 1. Relación entre la proporción de machos del total de peces y la temperatura en dos poblaciones de *Poecilia reticulata*.

Mediante el análisis de regresión logística se estimó que no hubo diferencias significativas ($P > 0.05$) entre los tratamientos de la población nativa, por lo que fueron agrupadas en un bloque. Posteriormente, el análisis permitió reconocer diferencias significativas entre el citado bloque y los tratamientos de la población mestiza, cuyos peces se encontraban sometidos a temperaturas entre 24 y 26°C y 30 y 32°C ($P < 0.001$) y entre estos dos últimos tratamientos también se obtuvieron diferencias significativas ($P < 0.05$).

Los resultados obtenidos en condiciones de laboratorio demostraron que el desarrollo del gonopodio, como indicador de la diferenciación sexual, en la población mestiza se inició en la 3ª semana de edad en los juveniles mantenidos en el intervalo térmico de 30 a 32°C, en tanto que los mantenidos a temperaturas entre 24 y 26°C se inició el desarrollo entre la 4ª y 5ª semana de edad. Con respecto a la población nativa no es posible inferir el desarrollo del gonopodio debido a la temperatura, considerando el escaso número de machos.

Al margen de los resultados presentados y finalizado el experimento, los peces se conservaron en sus respectivos

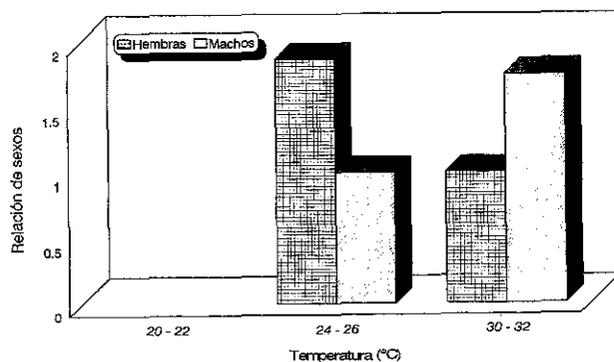


Figura 2. Relación entre la proporción de sexual y la temperatura en la población mestiza de *Poecilia reticulata*.

acuarios, observándose que la totalidad de las hembras sobrevivientes fueron capaces de reproducirse.

DISCUSIÓN

El origen de los juveniles y la temperatura de agua no afectó de manera significativa la sobrevivencia de los peces, sin embargo, la proporción de sexos fue influida por la temperatura una vez que se disminuyó la probabilidad de inducir la endogamia en la población mestiza.

Las proporciones sexuales obtenidas en la población nativa coinciden con lo mencionado por Velazco (1997), quien obtuvo proporciones de hembras hasta del 88% en *P. reticulata*, en estanques comerciales. Por el contrario, al disminuir la probabilidad de aparición de la endogamia en la población mestiza y al incrementarse la temperatura se registró una mayor proporción de machos; lo cual coincide con el planteamiento de Farr (1981), quien obtuvo un cambio en la proporción de sexos 1:1 en distintas razas de *Poecilia reticulata*. El autor supone que al no existir aporte de información genética nueva debido a las frecuentes retrocruzas se restaría capacidad competitiva al factor "M" (macho), caracterizado por las bajas proporciones de machos en cada cohorte.

La situación anterior es común en las granjas de producción de peces de ornato en el estado de Morelos, en donde los piscicultores no renuevan sus lotes de reproductores con el cuidado o la celeridad que se requiere, por lo que utilizan organismos de la misma cohorte como parentales o bien emplean machos jóvenes, con características morfológicas vistosas, para aparearlos con sus progenitoras; estas circunstancias se presentan en la granja que analizó Velazco (1977).

La determinación del sexo en los peces no sólo implica aspectos genéticos sino además puede ser inducida por estímulos ambientales, que pueden determinar temporal o permanentemente la proporción del sexo en los peces, induciendo cambios en el sistema endocrino del organismo; este proceso se le denomina "determinación ambiental del sexo" (DAS). La ocurrencia de varias formas de DAS en los peces inducidas por temperatura, salinidad, pH, fotoperíodo y nutrición han sido referido por varios autores (Chan y Yeung, 1983; Adkins-Reagan, 1987; Korpelainen, 1990; Shapiro, 1990; Francis, 1992; Maya y Marañón, 1998).

Uno de los factores más importantes del DAS es la "determinación termolábil del sexo" (DTS), que parece ser la forma más frecuente de regular el sexo en los peces (Conover, 1984; Adkins-Reagan, 1987; Korpelainen, 1990; Conover, 1992; Francis, 1992; Schultz, 1993). El DTS ha sido principalmente estudiado en los aterínidos (Conover y Fleisher, 1986; Strüss-

mann y Patiño, 1995), como en *Menidia menidia* (Conover y Kynard, 1981; Conover y Fleisher, 1986); en otros aterinidos como *Patagonina hatcheri*, *M. peninsulae*, *Odontesthes bonaerensis* y *Odontesthes argentinensis*, también se ha demostrado que la DTS se lleva a cabo (Strüssmann y Patiño, 1995; Middaugh y Hemmer, 1987).

En los peces el efecto de la temperatura no siempre produce poblaciones unisexuales, sino que de acuerdo al gradiente térmico de incubación la proporción de sexos varía y en algunos casos los porcentajes de hembras y machos pueden ser similares, como es el caso de *Apistogramma* sp. y en *P. melanogaster* (Römer y Beisenherz, 1996), así como en *M. menidia* (Conover y Heins, 1987 a y b).

Generalmente, en los peces, las bajas temperaturas favorecen la producción de hembras incluyendo a los aterinidos ya mencionados, pero existen casos en que ocurre lo opuesto como se ha observado en *Oreochromis mossambicus* y *O. aureus* (Mair et al., 1990) y *Gasterosteus aculeatus* (Lindsey, 1962), en los cuales las temperaturas cercanas a los 30 °C favorecieron la proporción de hembras. En contraste, en el presente trabajo se obtuvo una mayor proporción de machos al incrementarse la temperatura ($31 \pm 1^\circ\text{C}$) en la población Criolla.

En la granja citada por Velazco (*op cit.*), se observó para el ciclo anual una temperatura promedio de 21.3°C, con una mínima en invierno de 17.1°C y una máxima en el otoño de 26.6°C. Andrews y Carrington (1988) mencionan que los requerimientos óptimos de temperatura en condiciones controladas para *P. reticulata* fluctúan entre 24 y 28°C. De lo anterior se deduce que la temperatura del agua en la granja comercial no es la adecuada, por lo que se plantea si las bajas temperaturas repercuten en la proporción del sexo.

Römer y Beisenherz (1996) suponen que en las poblaciones de peces que se encuentran localizadas en latitudes donde las estaciones están bien diferenciadas, el DTS actúa como un mecanismo regulador que puede influir la proporción de sexual acorde al gradiente de temperatura, regulando los niveles de control ambiental sobre los genéticos.

La hipótesis de la determinación ambiental del sexo ocurre cuando la vitalidad de hembras y machos es diferencialmente afectada (Römer y Beisenherz, 1996) o bien cuando la cohorte no es capaz de seleccionar las condiciones ambientales favorables (Charnov y Bull, 1977). Además, el ajuste en la proporción de sexos de los parentales durante el periodo de cuidado de los juveniles, puede afectar el proceso reproductivo de los nuevos descendientes (Trivers y Willard, 1973). De acuerdo con esta hipótesis Conover y Heins (1987a y b) demostraron en *Menidia menidia* que la determinación genética del sexo es un proceso adaptativo y se manifiesta

como una respuesta a las variaciones del ambiente. El presente trabajo coincide con el planteamiento anterior, ya que los resultados indicaron que la consanguinidad de generaciones entre individuos emparentados de la población nativa determinó su capacidad adaptativa, siendo irrelevante el estímulo de la temperatura para inducir la masculinización. Por el contrario, al disminuirse la consanguinidad en la población mestiza el estímulo de la temperatura fue determinante para incrementar el número de machos en *P. reticulata*.

Se sugiere que la estrategia de producción de *P. reticulata*, en sistemas de cultivo comercial es disminuir la endogamia y mantener la temperatura del agua al menos a 27 °C con el fin de aumentar la proporción de machos con la máxima sobrevivencia.

Se concluye que la temperatura del agua altera la proporción de sexos, siendo $31 \pm 1^\circ\text{C}$ la que induce una mayor proporción de machos en la población Criolla de *Poecilia reticulata*.

LITERATURA CITADA

- ADKINS-REGAN, E., 1987. Hormones and sexual differentiation. pp. 1-29. En: NORRIS, D. O. y R. E. JONES (Eds.). *Hormones and Reproduction in Fishes, Amphibians and Reptiles*. Plennuem Press, New York.
- ANDREWS, C. y N. CARRINGTON, 1988. *The interpret manual of fish health*. Salamander books. 208 p.
- BARDACH, E., 1997. The role of biotechnology in sustainable aquaculture. pp. 101-126. En: BARDACH, E. (Ed). *Sustainable aquaculture*. John Wiley and Sons. E.U.
- BASSLEER, G. 1994. The international trade in aquarium/ornamental fish. *Infofish International* 5:15-17.
- CARMER G. y R. SWANSON, 1973. An evaluation of their pairwise multiple comparison procedures by montecarlo methods. *Journal of American Statistical Association* 68: 66-74.
- CHAN H. y B. YEUNG, 1983. Sex control and sex reversal in fish under natural conditions. pp. 171-222. En: HOAR, W. S., RANDALL, D. J. y E. M. DONALDSON (Eds). Vol. 9b. *Fish Physiology, Reproduction: behavior and fertility control*. Academic Press. New York.
- CHARNOV, L. y J. BULL, 1977. When is the sex environmentally determined? *Nature* 266: 828-830.
- CONOVER, O., 1984. Adaptative significance of temperature-dependent sex determination in a fish. *American Naturalist* 123: 297-313.
- CONOVER, O., 1992. Seasonality and the scheduling of life history at different latitudes. *Journal of Fish Biology* 41 (suplemento B): 161-178.
- CONOVER, O. y W. HEINS, 1987a. Adaptative variation in environmental and genetic components of sex determination in a fish. *Nature* 326: 496-498.

- CONOVER, O. y W. HEINS, 1987b. The environmental and genetic components of sex ratio in *Menidia menidia* (Pisces: Aterinidae). *Copeia* 1987: 732-743.
- CONOVER, O. y H. FLEISHER, 1986. Temperature-sensitive period of sex determination in the atlantic silverside, *Menidia menidia*. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences* 43: 514-520.
- CONOVER, O. y E. KYNARD, 1981. Environmental sex determination: interaction between temperature and genotype in a fish. *Science* 213: 577-579.
- CONSTANZ, G., 1989. Reproductive biology of poeciliid fishes. pp. 33-50. En: MEFFE, G.; SNELSON F. JR.; PARENTI, L.; RAUCHENBERGER, M.; CONSTANTZ, D.; ANGUS, R.; SCHULTZ, J.; FARR, J.; REZNICK, D.; MILES D.; KALLMAN, K.; TRAVIS, J.; TREXLER, J.; ECHELL A.; WILDRICK D.; ECHELLE F.; SMITH, M.; SCRIBER K.; HERNÁNDEZ, D.; WOOTEN, M.; WETHERINGTON, J.; SCHENCK, R.; VRIJENHOEK, R.; BALSANO, J.; RASCH, E.; MONACO, P.; JOHNSON, J.; HUBBS, C.; COURTNEY, W. JR.; ARTHINGTON, A. and L. LLOYD (Comps). *Ecology and evolution of livebearing fishes*. Simon and Schuster (Eds.) E.U.
- FARR, J., 1981. Biased sex ratios in laboratory strains of guppies, *Poecilia reticulata*. *Heredity* 47: 237-248.
- FERNANDO, A. y V. PHANG, 1985. Culture of the guppy, *Poecilia reticulata* in Singapore. *Aquaculture* 51: 49-63.
- FITZPATRICK, S., PEREIRA, B. y C. SCHRECK, 1993. *In vitro* steroid secretion during early development of mono-sex rainbow trout: sex differences, onset of pituitary control and effects of dietary steroid treatment. *General Compend of Endocrinology* 91: 199-215.
- FRANCIS, C., 1992. Sexual lability in teleost: developmental factors. *Quarter Review Biology* 67: 1-17.
- HOSMER, W. y S. LEMESHOW, 1989. *Applied logistic regression*. John Wiley and Sons (Eds). New York. 81 p.
- KORPELAINEN, H., 1990. Sex ratios and conditions required for environmental sex determination in animals. *Biological Review* 65: 147-184.
- LIM, B., PHANG, V. y P. REDDY, 1992. The effects of short-term treatment of 17 α methyltestosterone and 17 β oestradiol on growth and sex ratio in the red variety of swordtail, *Xiphophorus helleri*. *Journal of Aquaculture Tropical* 7: 267-274.
- LINDSEY, C., 1962. Experimental study of meristic variation in a population of threespine Stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Canadian Journal Zoology* 40: 271-312.
- MAIR, C., BEARDMORE, A. y F. SKIBINSKI, 1990. Experimental evidence for environmental sex determination in *Oreochromis* species. pp. 555-558. En: HIRANO y HANYU (Eds). *Proceedings of the Second Asian Fisheries Forum*. Tokyo.
- MAYA, E. y S. MARAÑÓN, 1998. Efecto del pH sobre la proporción de sexos, el crecimiento y la sobrevivencia del guppy *Poecilia reticulata* Peters, 1859. *Hidrobiológica* 8 (2): 125-132.
- MIDDAUGH, P. y J. HEMMER, 1987. Influence of environmental temperature on sex-ratio in tidewater silverside, *Menidia peninsulae* (Pisces: Aterinidae). *Copeia* 1987: 958-964.
- MONTGOMERY, D., 1984. *Design and analysis of experimental*. 2nd. ed. William and Sons. Inc. New York. 538 p.
- PRICE, J., 1984. Genetics of sex determination in fishes- a brief review. En: *Fish Reproduction: Strategies and Tactics* (POTTS y WOOTTON, Ed), London, 77 - 89 pp.
- RÖMER, U. y W. BEISENHERZ, 1996. Environmental determination of sex in *Apistogramma* (Cichlidae) and two other freshwater fishes (Teleostei). *Journal of Fish Biology* 48: 714-725.
- SCHULTZ, J., 1993. Genetic regulation of temperature-mediated sex ratios in the livebearing fish *Poeciliopsis lucida*. *Copeia* 4: 1148 - 1151.
- SHAPIRO, Y., 1990. Sex-changing fish as manipulable system for the study of the determination, differentiation and stability of sex in vertebrates. *Journal of Experimental Zoology* (Suplemento 4S): 132-136.
- SPOTILA, R., SPOTILA, D. y N. KAUFER, 1994. Molecular mechanism of TSD temperature sex determination in reptiles: A search for the magic bullet. *Journal of Experimental Zoology* 270: 117-127.
- STRÜSSMANN, A y R. PATIÑO, 1995. Temperature manipulation of sex differentiation in fish. pp. 153-157. En: GOETZ y THOMAS (Eds). *Proceedings of the Fifth International Symposium on the reproductive Physiology of Fish*. Fish Symposium, Texas.
- SULLIVAN, J. y R. SCHULTZ, 1986. Genetic and environmental basin of variable sex ratios in laboratory strains of *Poeciliopsis lucida*. *Evolution* 40: 152-158.
- TRIVERS, R. y D. WILLARD, 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-92.
- VELAZCO, E., 1997. Evaluación bioeconómica de un policultivo de peces de ornato: *Lebistes reticulata*, *Xiphophorus helleri* y *Plecostomus punctatus* en la granja edjidal "Avalon" en el Municipio de Jiutepec, Morelos. Servicio Social, UAM-Xochimilco, México. 47 p.

Recibido: 23 de enero de 2001.

Aceptado: 27 de julio de 2001.

“El efecto de la temperatura sobre la proporción sexual
Poecilia reticulata Peters, 1859 (Pisces: Poeciliidae)”

BIÓL. EDUARDO MAYA PEÑA

RESUMEN

En el presente estudio se evaluó el efecto de la temperatura del agua sobre la proporción de sexos en dos poblaciones de *Poecilia reticulata*, una en donde es común la endogamia (en lo sucesivo denominada “nativa”) y otra resultado del entrecruzamiento entre una variedad importada y una local (denominada “mestiza”).

El diseño experimental fue factorial (2x3) y por triplicado, es decir, se consideraron las poblaciones y diferentes valores de temperatura (21, 25 y 31 ± 1°C). Los juveniles de cada población con edad de 2 ± 1 días fueron designados aleatoriamente a una densidad de 15 organismos por unidad experimental (acuario). El experimento se realizó por triplicado, es decir fueron 45 peces por tratamiento (N= 270 casos).

Durante el período experimental la sobrevivencia fluctuó entre 91 y 100%. Los resultados indicaron que la temperatura y el tipo de población influyeron en la masculinización; es decir en la población mestiza la proporción de organismos masculinos alcanzó el 34.9% a 25 ± 1°C y 63.6% a 31 ± 1°C, mientras que en la población nativa fluctuó entre el 3.5 y 2.3 % a 25 y 31 ± 1°C, respectivamente. En la temperatura 21 ± 1°C, no se observó variación en la proporción sexual en esta última población y en la primera solo el 4.8% fueron machos.

Se concluye que la temperatura y la población influyen en la proporción sexual. La temperatura de 31 ± 1°C indujo la mayor proporción de machos en la población mestiza de *P. reticulata*.

INTRODUCCIÓN

La acuicultura en México se ha visto perjudicada por el fracaso de las estrategias acuícolas impulsadas por el Estado y antes de la crisis financiera de 1994 presentaba ya signos de agotamiento, dado que pocas unidades de producción alcanzaron la meta de ser financieramente autosuficientes. La situación anterior se agudizó por la devaluación del peso en diciembre de 1994. Sin embargo, no todos los sectores de la acuicultura se vieron perjudicados. El sector acuícola de los peces de ornato en México ha presentado un repunte paulatino en la demanda de sus mercancías, aún cuando la demanda real disminuyó, dado que hasta antes de la devaluación del peso en 1994, el 80% de los peces se importaba.

La situación actual de la producción de peces de ornato en el país es desconocida en términos de registros oficiales, a pesar de que la piscicultura ornamental, como actividad comercial, tiene un amplio mercado. La ausencia de registros confiables sobre la cantidad de peces de ornato comercializados, el capital que representa, la contribución tributaria, el número de unidades de producción y el número de personas dependientes de la actividad hacen complejo su análisis. Sin embargo, un indicador significativo de la magnitud de transferencias mercantiles se encuentra en el hecho de que existen dos mercados: "Emilio Carranza" y "Nuevo San Lázaro", en el Distrito Federal, en donde de forma exclusiva se venden peces de ornato y aditamentos para la acuariofilia, convirtiéndose en los principales centros de distribución nacional. En estos mercados, que reúnen aproximadamente 120 puestos, la mayoría de los animales que se expenden son nacionales y distribuidos por las granjas productoras de Morelos; además en la ciudad de México existen productores clandestinos que utilizan la casa-habitación como un centro de producción con volúmenes de venta considerables. Lo anterior es un indicador de la existencia de una industria subterránea con un alto potencial económico.

Para las situaciones previamente descritas, los únicos antecedentes cuantitativos con los que se cuenta son los datos aportados por una encuesta de mercado aplicada anualmente a

los comerciantes de los mercados antes mencionados, durante tres años (1995 – 1997) por alumnos dirigidos por los profesores David Martínez y Samuel Marañón, investigadores de la carrera de Biología en la Universidad Autónoma Metropolitana - Xochimilco (datos no publicados).

El análisis de las encuestas, considerando las preferencias de los acuariófilos, evidenció cambios en la demanda de peces de ornato. Los resultados señalaron que antes de la devaluación se cotizaban mejor los peces ovíparos, principalmente de las familias Ciprinidae y Cichlidae. En orden de importancia, el siguiente lugar lo ocupaban integrantes de la familia Poeciliidae, siendo los más cotizados: el guppy (*Poecilia reticulata*), el molly (*Poecilia latipinna*), los platy (*Xiphophorus maculatus* y *Xiphophorus variatus*) y el pez espada (*Xiphophorus helleri*). Actualmente en el mercado se conservan las mismas preferencias, pero la venta de poecílicos se ha incrementado, por la sencilla razón de ser más baratos que los organismos ovíparos. Aún cuando predomina la venta de peces nacionales, también se expenden ejemplares importados, en su mayoría proveniente de los países orientales, donde los altos niveles de producción son mantenidos mediante el empleo de hormonas.

Para el año de 1993, México importó más de nueve millones de peces de ornato con un valor de 6,430 millones de pesos. En plena crisis de 1994 las importaciones ascendieron a más de diez millones de peces cuyo valor representó 9,478 millones de pesos (INEGI, 1994). De acuerdo a los registros del Banco de México, para 1996 se importó un volumen de más de un millón de peces, durante los meses de Enero - Abril. En los últimos cuatro años la tendencia de las importaciones se ha mantenido en valores que ascienden a casi \$11 millones de pesos (Asociación Nacional de Acuariofília, comunicación personal).

Considerando el potencial económico de la acuicultura con peces de ornato en México, es necesario, para que los productores nacionales puedan incrementar o sostener la producción, plantear estrategias que les permitan mantenerse flexibles y capaces de adaptar la producción a los rápidos cambios del mercado, así como sostener las altas tasas

de rentabilidad con el fin de proteger la posesión de la tierra de las presiones de los capitales nacionales y extranjeros, ya que a partir de las modificaciones al artículo 27 constitucional esta puede ser vendida o enajenada. Además de las exigencias de protección ambiental, la creación y el manejo adecuado de empresas dedicadas al cultivo de peces de ornato, contribuiría de manera concreta a crear empleos, evitar la fuga de divisas y a la recuperación de las poblaciones de especies silvestres.

Como consecuencia, el manejo racional de los recursos naturales renovables y su conservación, desarrollo sustentable, exige un conocimiento de la biología y ecología de las especies bajo cultivo, de tal forma que permita identificar las respuestas de los organismos hacia condiciones ambientales particulares y con esto proponer estrategias de manejo para optimizar su producción.

Las condiciones climáticas que predominan en los centros de producción pueden ser determinantes para el buen funcionamiento de un cultivo tropical de este tipo, sin embargo, no existe información confiable que muestre como influyen las condiciones del medio sobre la productividad del cultivo.

Si se considera que en los peces de ornato el tamaño, la forma y el color son las características que determinan el valor del pez en el mercado y éstas se encuentran ligadas al sexo, entonces una estrategia de producción será la de inducir el sexo con mayores ventajas en el mercado, siendo los machos quienes desarrollan caracteres sexuales secundarios más llamativos; es decir, son mejor cotizados (Fernando y Phang, 1985; Pandian y Sheela, 1995). Por ejemplo, *Poecilia reticulata* es uno de los peces de mayor manejo en el país, debido a que es muy apreciado por sus características morfológicas, por presentar un ciclo de vida corto, por no requerir grandes extensiones de terreno y debido a que su costo de producción es relativamente barato.

Identificar los efectos de factores como la temperatura del agua en la proporción de sexos en *Poecilia reticulata*, permitiría por una parte particularizar más sobre la biología de la especie y por otro implementar técnicas adecuadas de manejo para la producción de poblaciones monosexuales de machos, lo cual podría marcar un cambio radical en el manejo comercial de esta especie y por lo tanto, un impacto económico directo en su cultivo.

DISCUSIÓN

La determinación del sexo está controlada por la acción de una amplia variedad de reacciones bioquímicas incluyendo diferentes proteínas (por ejemplo: factores de transcripción, enzimas esteroidogénicas, sistemas de receptores y segundos mensajeros, etc.). La temperatura al tener influencia en la estructura y función de las proteínas y otras macromoléculas, las fluctuaciones de temperatura pueden influir en la determinación del sexo funcional. Estos efectos termodependientes parecen ser regulados en parte por la influencia de la actividad de síntesis de la aromatasa y estradiol en las hembras y por los receptores esteroidales en ambos sexos (Crews y Bergeron, 1994; Crews, 1996). Tales efectos también pueden ocurrir en los peces: la secreción del estradiol ha sido estimada hasta en 20 µg a temperatura de 5°C en la carpa común (Manning y Kime, 1984) y la temperatura también afecta la producción de esteroides en los testículos de la trucha, carpa y tilapia (Kime y Hyder, 1983; Manning y Kime, 1985; Kime and Manning, 1986). En la tilapia nilótica (*O. Niloticus*) y en el pez plano japonés (*P. olivaceus*) la temperatura elevada (las cuales inducen masculinización) están asociadas con la reducción de los niveles de aromatasa y mRNA y bajos niveles de estradiol (Kitano *et al.*, 1999; D'Cotta *et al.*, 2001) y entonces los tratamientos con inhibidores de la aromatasa puede ser posibles para inducir los efectos masculinizantes de las temperaturas elevadas.

Así, las variaciones en la proporción de sexos han recibido diversas explicaciones, que van desde las genéticas hasta las sociales. La determinación genotípica del sexo ha sido demostrada de manera fehaciente en varias especies de peces (Price, 1984); sin embargo, el impacto del ambiente en la determinación del sexo funcional también ha sido demostrada aunque sólo en algunos trabajos (Conover y Kynard, 1981; Rubin, 1985; Sullivan y Schultz, 1986; Middaugh y Hemmer, 1987; Schultz, 1993; Römer y Beisenherz, 1996).

Diversas hipótesis han tratado de explicar en poblaciones silvestres la variación de los porcentajes de sexos, sin embargo, la controversia se inició desde que Fisher (1930) manifestó que en la naturaleza resultaba igualmente "costoso" para una población producir hembras o machos, por lo que la proporción de sexos debería estar alrededor de 1:1. Por su parte, Hamilton (1967) demostró que tal proporción se desvía bajo ciertas condiciones ambientales, genéticas y de comportamiento.

La predominancia de uno de los sexos también puede ser una respuesta adaptativa a la presión del ambiente (Trivers y Willard, 1973). Snelson y Wetherington (1980) reportaron poblaciones silvestres de poecílicos adultos, en donde el número de hembras predominaba como probable consecuencia de la depredación sobre los machos, debido a que por su colorido resultan ser más llamativos.

En el año de 1977 Charnov y Bull señalaron que la proporción de sexos puede ser ajustada de acuerdo al ambiente más óptimo y ocurrir principalmente en organismos que no pueden adecuar su medio o bien en ambientes "parche", en donde si uno de estos habitats confiere mayores ventajas a las hembras o a los machos (de acuerdo a las condiciones locales), la selección natural promoverá la diferenciación sexual de la cohorte en favor del sexo con mayor posibilidades de sobrevivir. Lo anterior parece sugerir un hermafroditismo secuencial o facultativo frecuente en invertebrados, pero también presente en los peces. Por ejemplo, se han reportado algunos casos en los cuales el beneficio de pertenecer a uno u otro sexo

están de acuerdo a la talla corporal y a la estructura social, como en algunos peces de arrecife de coral (Fricke y Fricke, 1977).

Los factores ambientales no solo pueden ser determinantes para que las estrategias reproductivas de los organismos puedan ser definidas a partir de “programar” la cantidad necesaria destinada a la reproducción (Lam, 1983). En varias especies, también pueden influir, de manera temporal o permanente, la distribución de sexos e inducir cambios funcionales de sexo, proceso denominado Determinación Ambiental del Sexo “DAS”. La presencia de varias formas de DAS en los peces, inducidas por temperatura, salinidad, pH, calidad del agua, fotoperíodo, comportamiento y nutrición han sido reportadas por Chan y Yeung (1983), Adkins-Reagan (1987), Korpelainen (1990), Shapiro (1990) y Francis (1992).

La determinación termolábil del sexo (DTS) parece ser la forma predominante en los peces y en otros animales en general (Korpelainen, 1990) y en los peces teleósteos también está representada (Conover, 1984, 1992; Schultz, 1993; Adkins-Reagan, 1987; Korpelainen, 1990; Francis, 1992); sin embargo, los reportes son escasos (Schultz, 1993).

Tal vez el caso más estudiado de DTS ha sido realizado en uno de los miembros de la familia Aterinidae, el pez de flancos plateados *Menidia menidia*, en donde individuos de esta especie han sido macho y hembra en un periodo corto (Conover y Kynard, 1981; Conover y Fleisher, 1986). En otras especies de aterínidos como *Patagonia hatcheri*, *Menidia peninsulae*, *Odontesthes bonaerensis* y *Odontesthes argentinensis*, también se ha demostrado que la DTS puede ocurrir aún cuando no se tenga clara la significancia adaptativa del proceso o bien permanezca sometida a grandes conjeturas, como en el caso de *Patagonina hatcheri* (Middaugh y Hemmer, 1987). En todas las especies de aterínidos citados, la temperatura modificó el sexo de la gónada cuando actuó en estadios ontogenéticos tempranos, simultáneos al proceso de la metamorfosis y culminando con el período de diferenciación histológica de las gónadas (Conover y Fleisher, 1986).

Algunos otros estudios también han sugerido la posible relación entre la proporción de sexos y la temperatura en otras especies. Por ejemplo, Winge (1934) y Aida (1936) notaron la presencia de grandes proporciones de machos de *Poecilia reticulata* y *Oryzias latipes*, respectivamente, durante los meses calurosos.

En contraste con la termodependencia del sexo en los reptiles, los cuales típicamente exhiben poblaciones unisexuales de machos o hembras de acuerdo a la temperatura de incubación (Ferguson y Joanen, 1982 y Viets, *et al.*, 1993), los peces en algunos casos como en el género *Apistogramma* y en *Poecilia melanogaster* reportados por Römer y Beisenherz (1996) así como en *Menidia menidia* (Conover y Heins, 1987 a, b), el efecto del ambiente en la proporción de sexos no necesariamente produce poblaciones unisexuales, sino que de acuerdo al gradiente térmico de incubación la proporción de sexos varía y en algunos casos los porcentajes de hembras y machos pueden ser similares, tal y como lo cita Fisher (1930).

Trabajos diseñados para demostrar la DTS han sido desarrollados considerando que la determinación genética del sexo es evidente y la temperatura puede ser un factor cuya acción puede conjuntamente alterar la proporción de sexos como en el caso de *Poecilopsis lucida* reportado por Sullivan y Schultz (1986), Schultz (1993) y recientemente por Römer y Beisenherz (1996) para peces del género *Apistogramma* y para *Poecilia melanogaster* y por Luckenbach *et al.* (2003) para *Paralichthys lethostigma*. De tal forma, los mayores porcentajes en la proporción de organismos masculinos identificadas en la población “mestiza” en el presente estudio son consecuencia de la DTS tal y como lo reportado para *Paralichthys lethostigma* (Luckenbach *et al.*, 2003).

La tendencia general es que las bajas temperaturas favorecen los porcentajes de hembras, pero existen casos en donde el efecto es el opuesto, como los reportados para *Oreochromis mossambicus*, *Oreochromis aureus* (Mair *et al.*, 1990) y *Gasterosteus aculeatus* (Lindsey, 1962), en donde las temperaturas cercanas a los 30°C favorecieron la proporción de hembras.

Demostrar la termodependencia del sexo en los peces, se ha dificultado por varios motivos; el principal de ellos es la baja sobrevivencia a temperaturas elevadas (Schultz, 1993). Sin embargo, las proporciones de sobrevivencia superiores al 80% registradas en el presente estudio y en el trabajo de Luckenbach *et al.* (2003) permiten demostrar que la temperatura puede no ser un factor limitante en los bioensayos para esta especie.

Las diferencias significativas ($P < 0.001$) identificadas por el análisis de varianza y la prueba de Tukey, durante el presente estudio, en donde se consideró como variable dependiente la cantidad de organismos masculinos, permitieron reconocer en la temperatura cálida (30–32°C) el factor ambiental, que junto con el esteroide, incidió de manera directa en la proporción de machos entre los diferentes tratamientos pero sólo en la población “mestiza”. Baroiller y D’Cotta (2001), establecieron que en las especies gonocorísticas de peces en donde las hembras producen estrógenos y los machos andrógenos 11-oxigenados, es probablemente la clave fisiológica del sexo funcional. Es decir, la enzima aromatasa - P450 cataliza la conversión de andrógenos a estrógenos y por lo tanto parece ser la clave de la diferenciación ovárica y a su vez es sensible a temperaturas mayores a 28°C.

Las diferencias no significativas ($P > 0.1$) entre la frecuencia de organismos masculinos de la población “nativa”, pueden estar explicados debido a que la termodependencia del sexo fisiológico está controlada genéticamente (Conover y Kynard, 1981; Conover y Heins, 1987 a, b). De tal manera, las variaciones en las cantidades de organismos masculinos registradas en los tratamientos testigo para ambas poblaciones del presente estudio, significa que las poblaciones de *Poecilia reticulata* pueden responder de diferente manera al mismo estímulo ambiental como lo citan Sullivan y Shchultz (1986), Schultz (1993) para *Poecilopsis lucida* y Römer y Beisenherz (1996) con *Poecilia melanogaster*, dando como resultado variaciones en las proporciones de sexos. En el caso particular del presente estudio, es la población “mestiza” la que responde al estímulo térmico, toda vez que los porcentajes de

machos alcanzaron valores mayores en los organismos control conforme la temperatura se incrementó.

Por otra parte, si se considera lo expuesto por Farr (1981), quien explicó con distintas razas de *Poecilia reticulata* que un cambio en la proporción de sexos 1:1, caracterizado por las bajas proporciones de machos en cada cohorte fue consecuencia de la acumulación de alelos deletéreos en el cromosoma Y, frecuente en poblaciones donde no existe aporte de información genética nueva y las retrocruzas son frecuentes, lo que resta capacidad competitiva al factor macho (M), las bajas proporciones de organismos masculinos de poecílicos en condiciones de cultivo se deben a las retrocruzas sin control a las que son expuestas las poblaciones comerciales de *Poecilia reticulata* por los piscicultores del estado de Morelos, de donde fueron obtenidas las progenitoras de la población "nativa", al utilizar organismos de la misma cohorte como parentales o bien emplear machos jóvenes para aparearlos con sus progenitoras. La situación anterior ocasiona homocigocidad de genes desfavorables como resultado de una depresión endogámica, disminuyendo la capacidad adaptativa de la población y alterando en gran medida la respuesta en la proporción de sexos (FAO, 1980), más que una compensación adaptativa a los cambios térmicos de temperatura como lo expuesto por Conover (1992) y Conover y Heins (1987 a, b), dando como resultado la nula respuesta al efecto térmico evaluado por las bajas proporciones de organismos de sexo masculino.

CONCLUSIONES

La temperatura del agua altera la proporción de sexos; es decir conforme la temperatura aumenta hasta valores cercanos a 32°C la proporción de organismos masculinos es mayor en la población con menor grado de endogamia, como consecuencia probable de la sensibilidad térmica de la enzima aromatasa P450 de acuerdo con lo expuesto por Baroiiler y D'Cotta (2001).

LITERATURA CITADA

Adkins-Regan, E., 1987. Hormones and sexual differentiation. *In: Hormones and Reproduction in Fishes, Amphibians and Reptiles.* (Eds) D.O. Norris y R.E.). Plenum Press, New York, 1-29 p.

Aida, T., 1936. Sex reversal in *Aplocheilus latipes* and a new explanation of sex differentiation. *Genetics*, 21: 136 – 153.

Chan, H. y B. Yeung, 1983. Sex control and sex reversal in fish under natural conditions. *In Fish Physiology*, vol. 9b, Reproduction: behavior and fertility control. W. Hoar, D. Randall and E. Donaldson (Eds). Academic Press. New York, 171-222 p.

Baroiller. F. y H. D’Cotta, 2001. Environmental and sex determination in farmed fish. *Comparative and Physiology part C*, 130: 399 – 409.

Charnov, L. y J. Bull, 1977. When is the sex environmentally determined?. *Nature* 266:828-830.

Conover, O. y E. Kynard, 1981. Environmental sex determination: interaction between temperature and genotype in a fish. *Science* 213:577-579.

Conover, O., 1984. Adaptive significance of temperature-dependent sex determination in a fish. *American Naturalist* 123: 297-313.

Conover, O., 1992. Seasonality and the scheduling of life history at different latitudes. *J. Fish Biol.* 41 (suplemento B): 161-178.

Conover, O. y M. Fleisher, 1986. Temperature-sensitive period of sex determination in the Atlantic silverside. *Menidia menidia*. J. Fish. Aquat. Sci. 43:514-520.

Conover, O. y W. Heins, 1987a. Adaptive variation in environmental and genetic components of sex determination in a fish. Nature 326:496-498.

Conover, O. y W. Heins, 1987b. The environmental and genetic components of sex ratio in *Menidia menidia* (Pisces: Atherinidae). Copeia 1987:732-743.

Crews, D., 1996. Temperature-dependent sex determination: the interplay of steroid hormones and temperature. Zool. Sci. 13, 1 – 13.

Crews, D. y J.M. Bergeron, 1994. Role of reductase and aromatase in sex determination in the red-eared slider (*Trachemys scripta*), a turtle with temperature-dependent sex determination. J. Endocrinol. 143, 279–289.

Farr, J., 1981. Biased sex ratios in laboratory strains of guppies, *Poecilia reticulata*. Heredity 47:237-248.

D’Cotta, H., Fostier, A., Guiguen, Y., Govoroun, M. y J_F Baroiller, 2001. Aromatase plays a key role during normal and temperature-induced sex differentiation of tilapia *Oreochromis niloticus*. Mol. Reprod. Dev. 59, 265– 276.

Ferguson, M. y T. Joanen, 1982. Temperature of egg incubation determines sex in *Alligator mississippiensis*. Nature 296: 850-853.

Fernando, A. y V. Phang, 1985. Culture of the guppy, *Poecilia reticulata* in Singapore. Aquaculture 51: 49-63.

Francis, C., 1992. Sexual lability in teleost: developmental factors. *Quart. Rev. Biol.*, 67:1-17.

Fisher, R., 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press., Oxford, U.K. 54 pp.

Fricke, H. y S. Fricke, 1977. Monogamy and sex change by aggressive dominance in coral reef fish. *Nature*, 266: 830-832.

Hamilton, W., 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-488.

INEGI, 1994. Base de datos para el registro de importaciones, primer trimestre.

Kime, E. y M. Hyder, 1983. The effect of temperature and gonadotropin on testicular steroidogenesis in *Sarotherodon (tilapia) mossambicus* in vitro. *Gen. Comp. Endocrinol.* 50, 105– 115.

Kime, E. y J. Manning, J., 1986. Maturational and temperature effects on steroid hormone production by testes of the carp, *Cyprinus carpio*. *Aquaculture* 54, 44– 55

Kitano, T., Takamune, K., Kobayashi, T., Nagahama, Y. y I Abe, 1999. Suppression of P450 aromatase gene expression in sex-reversed males produced by rearing genetically female larvae at a high water temperature during a period of sex differentiation in the Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *J. Mol. Endocrinol.* 23, 167–176.

Korpelainen, H., 1990. Sex ratios and conditions required for environmental sex determination in animals. *Biological Review* 65: 147-184.

Lam, T., 1983. Environmental influences on gonadal activity in fish. *In*: Fish Physiology. Reproduction: behaviour and fertility control. Hoar, Randall y Donaldson (Eds). Vol. 9B. Academic Press. New York. 65-116 pp.

Lindsey, C., 1962. Experimental study of threespine Stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. Canadian Journal Zoology 40: 271-312.

Luckenbach, A.; Godwin, J.; Daniels, H. y R. Borski, 2003. Gonadal differentiation and effects of temperature on sex determination in southern flounder (*Paralichthys lethostigma*). Aquaculture 216: 315 – 327.

Mair, C., Beardmore, A. y F. Skibinski, 1990. Experimental evidence for environmental sex determination in *Oreochromis* species. *In*: Proceedings of the Second Asian Fisheries Forum. Hirano. Y Hanyu (Eds). Tokyo, 555 - 558 p.

Manning, J. y E. Kime, 1984. Temperature regulation of ovarian steroid production in the common carp, *Cyprinus carpio* L., in vivo and in vitro. Gen. Comp. Endocrinol. 56, 376–388.

Manning, J. y E. Kime, 1985. The effect of temperature on testicular steroid production in the rainbow trout, *Salmo gairdneri*, in vitro and in vivo. Gen. Comp. Endocrinol. 57, 377–382.

Middaugh, P. y J. Hemmer, 1987. Influence of environmental temperature on sex-ratio in tidewater silverside, *Menidia peninsulae* (Pisces: Atherinidae). Copeia 1987. 958 -964.

Pandian, T. y S. Sheela, 1995. Hormonal induction of sex reversal in fish. Aquaculture 38: 1-22.

Römer, U. y W. Beisenherz, 1996. Environmental determination of sex in *Apistogramma* (Cichlidae) and two other freshwater fishes (Teleostei). *Journal of Fish Biology* 48: 714-725.

Rubin, D., 1985. Effect of pH on sex ratio in cichlids and poeciliid (teleostei). *Copeia* 1: 233-235.

Schultz, J., 1993. Genetic regulation of temperature-mediated sex ratios in the livebearing fish *Poecilopsis lucida*. *Copeia* 4: 1148-1151.

Shapiro, D., 1990. Sex-changing fish as a manipulable system for the study of the determination, differentiation and stability of sex in vertebrates. *J. exp. Zool. (sup)* 4S: 132-136.

Snelson, R. y J. Wetherington. 1980. Sex ratio in the sailfin molly. *Poecilia latipinna*. *Evolution* 34: 308-319.

Sullivan, J. y R., Schultz, 1986. Genetic and environmental basis of variable sex ratios in laboratory strains of *Poecilopsis lucida*. *Evolution* 40: 152-158.

Trivers, R. y D. Willard, 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-92.

Viets, B.; Tousignant, A.; Ewert, M.; Nelson, C. y D Crews, 1993. Temperature – dependent sex determination in the leopard gecko *Eublepharis macularis*. *Journal of Experimental Zoology*. 265: 679 – 683.

Winge, O., 1934. The experimental alteration of sex chromosomes into autosomes and vice versa, as illustrated by *lebistes*. *C.R. Trav. Lab. Carlsberg Ser. Physiol.* 21: 1 – 49.