



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA  
BIOLOGÍA MARINA**

**BIOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN DE *Strongylura notata* Y  
*Sphoeroides testudineus*, DE LA LAGUNA “LA CARBONERA” EN  
SISAL YUCATÁN.**

**T E S I S**

Que para optar por el grado de  
Maestro en Ciencias del Mar y Limnología  
Presenta

**BIOL. JUANI GUADALUPE TZEK TUZ**

Director de Tesis: DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA

Facultad de Ciencias, UNAM, Unidad Académica Sisal

Comité Tutorial: DRA. MARÍA DEL CARMEN URIBE ARANZABAL

Facultad de Ciencias, UNAM.

**DRA. MARÍA EUGENIA VEGA CENDEJAS**

POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

**DR. MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ**

POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

**DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA**

POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

México, DF, Octubre 2013



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

El presente trabajo de investigación se realizó en el laboratorio de Ecología de la Unidad Académica Sisal de la UNAM gracias al financiamiento de los proyectos CONACyT (FÓMIX 103229), PAPIIT (IN207609, IN213012), PAPIME (PE204012) y PROMEP (103.5/12/2122) dirigidos hacia el conocimiento de las “Variaciones espacio-temporales de la comunidad de peces de la Boca de la Carbonera en la costa Norte de Yucatán” a cargo del Dr. Xavier Chiappa Carrara.

*Dedicado a la estrella que me guía, Prof. Ruperto Tzeek Collí (mi padre)  
y al sol de todos mis días, mi hijo MATIAS.*

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a...

Dios por haberme dado el libre albedrío para decidir que este es el camino que quiero seguir en mi vida, por sostenerme cada vez que me siento desfallecer y por abrirme paso ante cada uno de los obstáculos que se me presentan.

Al programa de becas nacionales del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico otorgado para la realización del posgrado y el presente trabajo de tesis.

A la UNAM, la Facultad de Ciencias, la Unidad Académica Sisal y al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología por confiar en mí, abrir sus puertas y permitirme crecer formando parte de su casa de estudios.

Al Laboratorio de Ecología de la UAS por el apoyo y atención proporcionado durante mi estadía.

A mi tutor, el Dr. Xavier Chiappa Carrara, por haber creído en mí y darme la oportunidad de formar parte de su equipo de trabajo en la UAS, por todo su tiempo, paciencia, apoyo, conocimientos, correcciones, consejos y amistad brindada durante la realización de este proyecto de investigación y de todo el posgrado.

A la M. en C. Maribel Badillo Alemán por su valioso tiempo, conocimientos transmitidos y orientación técnica brindada en la realización del presente estudio, pero sobre todo por su sincera amistad, sus largas pláticas cargadas de consejos, ánimos y jalones de orejas y su enorme paciencia para sacarme de los atolladeros en los que constantemente me metía. Con profundo afecto, mil gracias por ayudarme a crecer como persona y como profesional.

A la Dra. Patricia Guadarrama Chávez por su sincera amistad, su tiempo y todo el apoyo brindado en el laboratorio durante mi estancia en la unidad académica de sisal. Por cada uno de sus valiosos consejos, sugerencias, recomendaciones, tips, jalones de orejas y presión ejercida que me ha permitido crecer en todos los ámbitos. Mi más sincero agradecimiento y cariño.

Al Dr. Daniel Arceo Carranza y al M. en C. Alfredo Gallardo Torres por sus valiosos conocimientos, guía técnica, apoyo, atenciones, amistad y consejos brindados durante toda mi estancia en la UAS.

A la M. en C. Carmen Galindo de Santiago, por su amistad, apoyo técnico durante los muestreos mensuales y su invaluable ayuda en el análisis estadístico de los datos.

A todo el equipo técnico y de estudio del proyecto la Bocana:

La M. en C. Lluvia Korynthia López Aguiar, Dr. Gilberto Jerónimo Moreno†, al M. en C. Joel Loera, M. en C. José Luis Bonilla Gómez, M. en C. Héctor Gutiérrez, M. en C. Iván Domínguez Tec, Lic. Jessie Hernández Canseco y Herick Hiram Ortiz Manuel por su amistad, colaboración, esfuerzo y apoyo durante las salidas de campo.

Al Sr. Fernando Esteban Mex, Oficial de Transporte de la UAS, por su colaboración durante las salidas de campo, al Sr. Enrique Mex y a su equipo de pescadores por su valiosa ayuda durante los muestreos.

A mi comité tutorial, Dra. María del Carmen Uribe Aranzábal, Dra. María Eugenia Vega Cendejas, Dr. Felipe Galván Magaña y Dr. Marcial Arellano Martínez por su tiempo, apoyo, guía y aportaciones brindados para que este proyecto pudiera llevarse a cabo.

A mis amigos y compañeros de desvelos, angustias y preocupaciones que me acompañaron a lo largo de este camino llamado posgrado: Ana Kiel, Jorge Lira, José Luis Bonilla, Alejandra Arbeláez, Cristina Pérez, Daniel Santana, Héctor Gutiérrez, Jacob Rubio, Verónica Rivera y Melissa Silva por todas las experiencias vividas y compartidas, por su apoyo, ánimo, consejos y conocimientos transmitidos. Fue un placer haberme cruzado en sus vidas... ¡¡Buenos mares y mejores vientos!!

Finalmente, a mi más grande ejemplo a seguir: mi MADRE, por su compañía, consejos y todo el invaluable apoyo brindado durante la realización de esta meta, pero sobre todo, por el constante ejemplo de lucha y superación que me ha regalado a lo largo de toda mi vida. ¡¡¡USTED ha hecho la diferencia!!!

Mir, Rodri, Fide y Evy como hermanos son insuperables, en las buenas y las no tan buenas. Manuela, Felipe y Miguel gracias por elegir ser mis hermanos. Mil gracias por su apoyo, por creer en mí y estar siempre conmigo.

## CONTENIDO

RESUMEN .....	8
1. INTRODUCCIÓN.....	10
2. ANTECEDENTES.....	12
2.1 Lagunas costeras.....	12
2.2 Reproducción.....	15
2.2.1 Tácticas y estrategias reproductoras de los peces teleósteos. ....	15
2.2.2 Parámetros reproductores .....	17
2.2.2.1 Proporción sexual.....	17
2.2.2.2 Desarrollo gonádico.....	18
2.2.2.3 Índices morfofisiológicos.....	24
2.2.2.4 Talla de primera madurez.....	26
2.2.2.5 Fecundidad.....	27
2.2.2.6 Variabilidad ambiental .....	29
2.3 Descripción de las especies estudiadas .....	31
2.3.1 <i>Sphoeroides testudineus</i> .....	31
2.3.2 <i>Strongylura notata</i> .....	32
3. JUSTIFICACIÓN.....	33
4. HIPÓTESIS.....	34
5. OBJETIVOS: GENERAL Y ESPECÍFICOS .....	35
5.1 Objetivo general:.....	35
5.2 Objetivos específicos: .....	35
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	36
6.1 Área de estudio.....	36
6.2 Metodología en campo.....	39
6.3 Métodos de laboratorio .....	40
6.3.1 Biometrías .....	41
6.3.2 Proporción sexual.....	41
6.3.3 Época de reproducción.....	42
6.3.3.1 Escala de madurez gonadal .....	42
6.3.3.2 Índices.....	46
6.3.4 Primera madurez .....	47
6.3.5 Fecundidad.....	49
6.3.6 Variables ambientales .....	50
7. RESULTADOS .....	51
7.1 Biometrías.....	51
7.1.1 <i>Sphoeroides testudineus</i> .....	51
7.1.2 <i>Strongylura notata</i> .....	52
7.2 Proporción de sexos .....	53
7.2.1 <i>Sphoeroides testudineus</i> .....	53

7.2.1.1	Proporción mensual.....	53
7.2.1.2	Proporción por clases de talla.....	54
7.2.1.3	Proporción por fases de desarrollo .....	55
7.2.2	<i>Strongylura notata</i> .....	56
7.2.2.1	Proporción mensual.....	56
7.2.2.2	Proporción por clases de talla.....	56
7.2.2.3	Proporción por fases de desarrollo .....	58
7.3	Época de reproducción .....	59
7.3.1	<i>Sphoeroides testudineus</i> .....	59
7.3.1.1	Escala de madurez gonadal .....	59
7.3.1.1.1	Descripción macroscópica de gónadas .....	59
7.3.1.1.2	Descripción microscópica de las gónadas.....	62
7.3.1.2	Índices.....	71
7.3.2	<i>Strongylura notata</i> .....	76
7.3.2.1	Escala de madurez gonadal .....	76
7.3.2.1.1	Descripción macroscópica de las gónadas. ....	76
7.3.2.1.2	Descripción microscópica de las gónadas.....	78
7.3.2.2	Índices.....	86
7.4	Primera madurez.....	89
7.4.1	<i>Sphoeroides testudineus</i> .....	89
7.4.2	<i>Strongylura notata</i> .....	90
7.5	Fecundidad .....	91
7.5.1	<i>Sphoeroides testudineus</i> .....	91
7.5.2	<i>Strongylura notata</i> .....	92
7.6	Variables ambientales.....	95
7.6.1	<i>Sphoeroides testudineus</i> .....	95
7.6.2	<i>Strongylura notata</i> .....	96
8.	DISCUSIÓN.....	97
8.1	Biometrías.....	97
8.2	Proporción de sexos .....	97
8.3	Época de reproducción .....	99
8.4	Índices.....	111
8.5	Talla de primera madurez .....	114
8.6	Fecundidad .....	115
8.7	Variables ambientales.....	117
9.	CONCLUSIONES .....	120
10.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	122
11.	ANEXOS.....	132

## RESUMEN

Los estudios sobre las estrategias reproductoras de los peces han resultado de gran ayuda para entender cómo responden las especies a los cambios ambientales y así conducir estudios ecológicos a nivel de comunidad y ecosistema e incluso para el manejo de pesquerías. En la presente investigación se estudiaron diferentes aspectos de la biología reproductiva del pez globo (*Sphoeroides testudineus*) y del pez aguja (*Strongylura notata*), especies residentes de la laguna La Carbonera, ubicada en la costa norte de Yucatán, México. Se realizaron recolectas mensuales de abril de 2009 a marzo de 2010 en 12 sitios distribuidos en el interior de la laguna. Se obtuvieron un total de 445 organismos de *S. testudineus* y 227 de *S. notata*. De cada espécimen se obtuvo la longitud total, el peso del organismo eviscerado y el peso de la gónada para calcular el índice gonadosomático (IGS). Asimismo, se realizó la inspección macroscópica de las gónadas, se determinó el sexo y el estado de madurez mediante una escala empírica para cada sexo, que fue corroborada microscópicamente por medio de la técnica histológica. Se determinó la proporción sexual mensual, por clases de talla y fases de desarrollo gonadal, se estableció la temporada de desove de cada especie, se estimó la talla de primera madurez y la fecundidad parcial y total. Finalmente se relacionó la distribución de las especies en la laguna La Carbonera con los niveles de salinidad, temperatura y profundidad. Los resultados muestran que hay una segregación espacial de los individuos de cada sexo con fines reproductores. La proporción sexual total de *S. testudineus* es de 1:2.7, favoreciendo significativamente a las hembras en todos los meses de muestreo. En cambio, la proporción de sexos de *S. notata* fue 1:1.08, y no fue significativamente diferente. Con base en la variación del IGS y en la presencia de gónadas en las fases de *desove capaz* y *en regresión*, se determinó que la temporada de desove de las hembras del pez globo ocurre durante los meses de julio a enero. Las hembras del pez aguja y los machos de ambas especies

muestran que pueden reproducirse a lo largo de todo el año. Los ovocitos se desarrollan sincrónicamente en las gónadas de las hembras de *S. testudineus* que desovan totalmente huevos demersales en la franja costera. El desarrollo de los ovocitos de *S. notata* es asincrónico por lo que existen múltiples desoves parciales al interior de la laguna. Los huevos son también demersales y presentan estructuras de fijación. La talla de primera madurez ( $L_{50}$ ) de las hembras del pez globo fue de 13 cm de longitud total (LT), con una fecundidad relativa promedio de 9,704 ovocitos  $g^{-1}$  de pez. La talla de primera madurez de los machos fue de 13.9 cm LT. Para las hembras del pez aguja, el valor de  $L_{50}$  fue de 22.6 cm LT y se producen, en promedio 639 ovocitos  $g^{-1}$  de pez. Los resultados indican que *S. testudineus* utiliza tanto el ambiente costero como el lagunar para completar su ciclo de vida. Se desplaza hacia el mar en la época de nortes para realizar el desove y una vez eclosionadas, las larvas ingresan a la laguna. Por su parte, *S. notata* se mantiene dentro de la laguna costera durante todas las etapas de su ciclo de vida aunque su distribución dentro del sistema lagunar se restringe a los sitios que presentan condiciones típicamente marinas debido al influjo de agua que ingresa por la acción de las mareas. En cambio, el pez globo tiene una distribución espacial muy extensa, prefiriendo los sitios más someros. A pesar de las distintas estrategias de reproducción que muestra cada una de las especies estudiadas, la dinámica ambiental del sistema lagunar favorece la manifestación de tácticas reproductoras acordes con las condiciones particulares y con la disponibilidad de recursos que ofrece el ambiente para asegurar la permanencia de las especies que residen en la laguna la Carbonera.

## 1. INTRODUCCIÓN

Una laguna costera se define como una depresión somera de origen geológico, paralela a la costa, que se encuentra separada del mar por algún tipo de barrera (temporal o permanente) que permite el flujo de entrada y salida de agua salada por el efecto conjunto de las mareas, oleaje y corrientes marinas (Lankford, 1976; Álvarez y Moran, 1994; Farreras, 2004). Estos son sitios dinámicos y altamente productivos influenciados por la geomorfología, clima, hidrología y características fisicoquímicas locales (Álvarez y Moran, 1994), que sirven como refugio ante condiciones adversas del ambiente marino y ejercen una fuerte influencia en las estrategias reproductoras que despliegan muchas especies de peces que habitan en áreas de arrecifes de coral, manglar o de pastos en alguna etapa de su ciclo de vida y que buscan las mejores condiciones para asegurar la supervivencia de su descendencia (Lamberth *et al.*, 2010).

En los ambientes tropicales marinos se pueden observar estrategias reproductoras determinadas principalmente por el patrón de vientos, precipitación y corrientes marinas (Johannes, 1978). Específicamente, las especies de peces de los sistemas costeros estuarinos pueden desovar en aguas marinas o dulces e ingresar, posteriormente, las larvas al interior de los estuarios o desovar directamente dentro del sistema estuarino. Sin embargo, algunas especies presentan estrategias intermedias o una combinación de estos patrones básicos (Day *et al.*, 1989).

El conocimiento acerca de las estrategias reproductoras de las especies que comparten un determinado hábitat permite entender la manera en la que coexisten y llevan a cabo sus actividades reproductoras, de tal manera que la descendencia de cada una de ellas puedan aprovechar los recursos disponibles en cada momento (Hernández, 2008; Hernández, 2012). En este sentido, los aspectos de la reproducción tales como la fecundidad, tallas de madurez sexual, estados de condición y temporalidad de la reproducción juegan un papel

determinante en las fluctuaciones de la abundancia de las poblaciones puesto que inciden directamente en los procesos de reclutamiento y en el potencial reproductor de cada especie (Saborido y Junquera, 2004; Hernández, 2012) .

Por tales motivos, el alcance de los estudios sobre las estrategias reproductoras no sólo se limita al contexto ecológico, sino que también aporta importantes aplicaciones en la acuicultura y en las ciencias pesqueras.

Las especies *Sphoeroides testudineus* (Tetraodontidae) y *Strogylura notata* (Belonidae), además de que tienen importancia comercial debido a que son consumidas localmente o utilizadas como carnada, son peces residentes y abundantes en los ecosistemas costeros por lo que juegan un papel importante en la estructura de las cadenas tróficas. Por ende, los estudios enfocados en estos aspectos son numerosos (Porter y Motta, 2004; Palacios-Sánchez y Vegas-Cendejas, 2010; Arceo-Carranza y Vega-Cendejas, 2009, Arceo-Carranza *et al.*, 2012), aunque sus estrategias reproductoras han sido menos estudiadas (Pauly, 1991; Froese y Pauly, 2010).

Al igual que en otros sistemas costeros, en la laguna de “La Carbonera” estas especies se consideran residentes puesto que están presentes la mayor parte del año y contribuyen de forma importante a la biomasa del lugar (Gallardo-Torres *et al.*, 2012). Un factor que podría explicar los altos niveles de abundancia en este sitio es que ahí encuentran las condiciones que aseguran su éxito reproductor. Así, las estrategias que usan para la reproducción les permiten aprovechar los recursos y las condiciones ambientales que dominan en este hábitat.

En el presente trabajo se aporta información sobre los aspectos reproductores de estas dos especies con el objetivo de entender la dinámica de sus poblaciones en el sistema lagunar costero de la Carbonera y aportar elementos para considerar estrategias de manejo dirigidas a la conservación, protección y aprovechamiento de los recursos en la costa norte de Yucatán.

## **2. ANTECEDENTES**

### **2.1 Lagunas costeras**

Las lagunas costeras son rasgos comunes en las costas y están presentes a lo largo del ~13% de los litorales de todo el mundo (Kjerfve, 1986). En México hay cerca de 1'567,000 ha de superficies estuarinas de las cuales 674,500 ha se encuentran en el litoral del golfo de México y en ellas se encuentran diversas lagunas costeras (Contreras y Castañeda, 2004).

Lankford (1976) define como laguna costera a una depresión somera de origen geológico, paralela a la costa, que se encuentra separada del mar por algún tipo de barrera (temporal o permanente) que permite el flujo de entrada y salida de agua salada por el efecto conjunto de las mareas, oleaje y corrientes marinas (Álvarez y Morán, 1994; Farreras, 2004). Según la distribución de los valores de densidad, Pritchard (1959) las divide en estuarinas y no estuarinas dependiendo del aporte de agua dulce y del gradiente medible de salinidad que se origina de esa mezcla (Farreras, 2004). Yáñez-Arancibia y Day (1982) proponen el concepto ecológico de “ambiente estuarino-lagunar” para referirse a cuerpos de agua superficiales, semi-encerrados, de volumen variable, conectados al mar ya sea de manera efímera o permanente, con temperatura y salinidad variables, con fondos permanentemente fangosos, alta turbiedad del agua y características topográficas irregulares que permiten la existencia de una variada biota.

Kjerfve (1994), usando una combinación de procesos físicos y geológicos, propuso una clasificación para los sistemas de aguas continentales conectados al mar para diferenciar a los estuarios, lagunas costeras, fiordos, bahías, ríos mareales y estrechos. En este esquema, por lo tanto, se consideran a las lagunas costeras como zonas que comparten varias características ambientales con los estuarios.

De manera general, estos son sitios muy dinámicos dado que son sistemas abiertos y se ven influenciados por la estructura geomorfológica y las

características climáticas, hidrológicas y fisicoquímicas locales (Álvarez y Morán, 1994). Desde el punto de vista biológico son ambientes altamente productivos que juegan un papel clave en el ciclo de vida de muchas especies de peces, crustáceos, moluscos y otros grupos de organismos. En los trópicos, suelen presentar camas de pastos, canales submareales, marismas y bosques de manglar (Álvarez y Moran, 1994; Farreras, 2004) que albergan una gran diversidad de organismos y ensamblajes de peces, incluyendo a muchos de importancia comercial (Ribeiro *et al.*, 2006).

Una gran parte de la ictiofauna de las lagunas costeras está formada por especies marinas y dulceacuícolas y sólo una pequeña parte corresponde a las especies estuarinas, es decir, el componente nativo o permanente que cumple todo su ciclo de vida en las lagunas costeras (McHugh, 1985).

Las especies de peces presentes en los ambientes costeros tropicales y subtropicales suelen clasificarse en residentes cuando habitan permanentemente en los estuarios o lagunas costeras; especies que transitan hacia o desde aguas marinas o dulces y especies que son simplemente visitantes ocasionales (Blaber, 1997).

Las poblaciones ícticas pueden ingresar a las lagunas costeras desde la cuenca oceánica con fines de alimentación, reproducción, crecimiento e incluso protección ante las condiciones adversas del medio ambiente, principalmente cuando son juveniles (Castro-Aguirre *et al.*, 1999). Las características particulares de estos sitios influyen las estrategias reproductoras de los peces que los utilizan en alguna etapa de su ciclo de vida para que su descendencia encuentre las mejores condiciones para sobrevivir (Lamberth *et al.*, 2010).

Johannes (1978) sugiere que en los ambientes tropicales marinos se pueden observar estrategias reproductoras muy particulares debido a las características ambientales distintivas de estas regiones como son la presencia de dos estaciones climáticas determinadas principalmente por el patrón de vientos, precipitación y corrientes marinas. Además, en la franja tropical las concentraciones de nutrientes son generalmente bajas en comparación con las

zonas estuarinas (a excepción de las zonas de surgencia) y pueden presentar una mayor abundancia de especies depredadoras (Johannes, 1978).

Así, además de ser sitios generalmente más productivos que el océano adyacente, las lagunas costeras presentan marcados gradientes en las variables físicas y químicas por lo que los organismos que ahí habitan tienen grandes demandas energéticas para adecuar el metabolismo a los cambios ambientales de corto plazo o para asumir el costo de los desplazamientos poblacionales hacia y desde estos ambientes, proceso que trae aparejado un intenso intercambio de energía entre ecosistemas vecinos a través de la trama trófica (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1994).

Las especies que habitan en estos sistemas (ya sea en parte o en su ciclo de vida completo) siguen tres estrategias reproductoras generales: la primera se caracteriza por el desove en aguas marinas con la subsecuente migración de las larvas al interior de los estuarios; la segunda, involucra el desove y el desarrollo de la descendencia en el sistema lagunar; y, en la tercera, el desove se realiza en aguas dulces con el posterior regreso de las larvas o juveniles a la laguna. Sin embargo, algunas especies presentan estrategias intermedias o una combinación de estos patrones básicos (Day *et al.*, 1989; Yáñez-Arancibia, 1994). Yáñez-Arancibia (1994) menciona dos estrategias más relacionadas con las especies marinas; las que ingresan a las lagunas a desovar y las que habitan permanentemente en aguas oceánicas.

Se ha relacionado el desplazamiento migratorio de las poblaciones con el crecimiento de los organismos (McHugh, 1985) de tal manera que los individuos más grandes desarrollan mecanismos osmorreguladores que les permiten invadir aguas mixohalinas (Castro-Aguirre *et al.*, 1999). Una vez en el interior de la laguna, la distribución y movimiento de los peces está regulado principalmente por procesos que ocurren en distintas escalas temporales (ciclos diarios, mareales, lunares y estacionales), por los gradientes de salinidad dados por la fluctuación de las mareas y los aportes de agua dulce, por las variaciones de la temperatura, las características del sustrato del fondo, la turbidez y la presencia de vegetación

costera como manglares y pastos marinos (Blaber, 1997; Ortiz, 2005; Ribeiro *et al.*, 2006).

## **2.2 Reproducción**

Las investigaciones que se han realizado para describir las características básicas de la historia de vida de diversos peces han resultado de gran ayuda para determinar sus estrategias reproductoras. Así, se ha podido mostrar cómo responden a los cambios ambientales y a la explotación pesquera y para conducir estudios ecológicos al nivel de comunidad y ecosistema (Casadevall *et al.*, 1987; Rinchar y Kestemont, 1996; Brouwer y Griffiths, 2005; Rampa *et al.*, 2005; Acevedo *et al.*, 2007).

### **2.2.1 Tácticas y estrategias reproductoras de los peces teleósteos.**

En los peces, durante su inmadurez, toda la energía adquirida se reparte entre el crecimiento y la supervivencia pero, al crecer, gran parte de esta energía debe ser destinada a los diversos procesos de maduración sexual. El éxito reproductor de una especie dependerá enormemente de dónde y cuándo se reproduce y de cómo administra sus recursos energéticos, dando como resultado una amplia gama de estrategias y tácticas reproductoras (Blaber, 1997; Saborido y Junquera, 2004; Hernández, 2012).

Por estrategia de reproducción se suele entender la conducta inflexible determinada filogenéticamente cuyo propósito es maximizar el número de descendientes reproductivamente activos (Wootton, 1990) como resultado de la asignación diferencial de energía al esfuerzo reproductor y al crecimiento somático. Los fenotipos alternativos se denominan tácticas (Wootton, 1990; Gross, 1996) y, a diferencia de las estrategias, son flexibles y están relacionados con la plasticidad fenotípica de los organismos. En ellas operan componentes a nivel genético, gonádico, morfológico, fisiológico, neuronal y conductual, de tal manera que su expresión depende de las presiones ocasionadas por las distintas variaciones ambientales con el fin de incrementar el éxito de la reproducción

(Wootton, 1990; Saborido y Junquera, 2004; Sánchez, 2007; Hernández, 2008; Hernández, 2012).

Entre los peces teleósteos se puede encontrar una amplia gama de estrategias de reproducción. La mayor parte de las especies presenta sexos separados, aunque existen algunos hermafroditas, ya sea secuenciales o sincrónicos. Otras, muestran especializaciones morfofisiológicas como órganos copuladores o caracteres sexuales secundarios (monomorfismo, dimorfismo o polimorfismo sexual). Respecto al tipo de desarrollo embrionario pueden encontrarse especies ovíparas, vivíparas u ovovivíparas, cuya descendencia se desarrolla en el interior de la hembra y nacen en el estadio juvenil eliminando así la depredación sobre los huevos.

También hay variantes relacionadas con el comportamiento reproductor o con los patrones sociales. Por ejemplo, existen organismos, generalmente de gran tamaño, que realizan movimientos migratorios hacia aguas profundas para liberar, de manera colectiva, huevos pelágicos puesto que este ambiente ofrece un riesgo menor de depredación sobre los huevos y larvas. Otras especies de talla pequeña desovan huevos demersales en algún hábitat de resguardo o realizan algún tipo de cuidado parental para minimizar el riesgo de depredación. Otras estrategias incluyen la migración hacia aguas interiores, o zonas de pastos o raíces de los manglares, debido a que éstas representan áreas que incrementan las probabilidades de sobrevivencia de la progenie. En todas ellas se reconoce la sincronía entre la reproducción y los ciclos que presenta el ambiente (Balon, 1975, 1981; Johannes, 1978; Blaber, 1997; Saborido y Junquera, 2004; Sánchez, 2007).

Dado que las tácticas reproductoras dependen de los factores ambientales, en los peces tropicales se han observado picos de desove estacional como respuesta a las condiciones locales como son los flujos inducidos por las corrientes o al régimen del viento (Johannes, 1978; Blaber, 1997; Sánchez-Gil *et al.*, 2008). Por supuesto que, en el control de la reproducción, también influyen las variaciones en la temperatura, salinidad, el patrón de precipitación, el fotoperiodo, la turbidez, el oxígeno disuelto y la magnitud de la producción primaria (Akin *et al.*,

2005; Johannes, 1978; Sánchez, 2007; Hernández, 2008; Hernández, 2012; Walsh *et al.*, 2013).

Algunas especies responden a la periodicidad del día, de la marea o del ciclo lunar por lo que llevan a cabo el desove en presencia de luna llena; en cambio otras prefieren la seguridad de las noches sin luna para liberar los ovocitos. Algunas especies han encontrado que mantener el esfuerzo del desove a lo largo de extensos periodos de tiempo asegura la supervivencia de la descendencia puesto que esta estrategia maximiza las probabilidades de encontrar condiciones favorables de alimento y temperatura a lo largo del año (Johannes, 1978; Blaber, 1997; Sánchez, 2007; Hernández, 2008; Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011).

## **2.2.2 Parámetros reproductores**

Conocer los diversos parámetros reproductores de una especie permite estimar el reclutamiento de sus poblaciones (Saborido y Junquera, 2004; Kjesbu y Witthames, 2007). Hay estudios en los que se describen las estrategias reproductoras y las épocas de desove, las estructuras por sexos, tallas y edades a las que ocurre la primera madurez, los cálculos del índice gonadosomático y las estimaciones de la fecundidad (Casadevall *et al.*, 1987; Rinchar y Kestemont, 1996; Brouwer y Griffiths, 2005; Rampa *et al.*, 2005; Acevedo *et al.*, 2007; Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011b).

### **2.2.2.1 Proporción sexual**

La proporción sexual se refiere a la proporción de hembras y de machos en una población y se ve afectada por una serie de factores como la época de reproducción, la talla/edad de los organismos, la mortalidad diferencial, el hábitat específico de machos y hembras y la selectividad de las artes de pesca utilizadas para su captura (Acevedo *et al.*, 2007; Sánchez, 2007). Acevedo *et al.* (2007) encontraron que la proporción de sexos de *Brotula clarkae* depende de la época de reproducción de la especie. Hernández (2012) también encontró que la

proporción sexual cambia en la época reproductora del bolín yucateco (*Floridichthys polyommus*) cuando el número de hembras es mayor. Franke y Acero (1995) mencionan, además, que existen diferencias en la proporción sexual en función de la talla de los organismos.

#### **2.2.2.2 Desarrollo gonádico**

Para poder determinar con precisión las estrategias reproductoras y las épocas de desove se sugiere que los estudios sobre reproducción se acompañen de observaciones histológicas a través de las cuales se pueda evaluar la condición gonadal y definir las fases de madurez a nivel microscópico, además del examen necesario para determinar los correspondientes estados macroscópicos de madurez de las gónadas y, finalmente, de los estudios en el campo que son imprescindibles para definir las conductas de reproducción (Núñez y Duponchelle, 2009).

La clasificación macroscópica es el método más sencillo, barato y rápido para determinar el desarrollo gonadal pero su incertidumbre es elevada ya que está asociada a la subjetividad del observador. Además, la maduración es un proceso continuo y tratar de establecer estados discretos de desarrollo es difícil, sobre todo en los estados de transición (Saborido y Junquera, 2004; Núñez y Duponchelle, 2009; Brown-Peterson *et al.*, 2011). No obstante, sigue siendo una herramienta útil para realizar valoraciones en el campo. Se efectúa observando en las gónadas de los individuos las características que se pueden diferenciar a simple vista como el color, tamaño y textura considerando que la mayoría de los peces se reproducen cíclicamente y el ovario cambia extraordinariamente de aspecto en cada fase del ciclo reproductor. A lo largo del tiempo se han establecido muchos esquemas de clasificación (Rodríguez, 1992; Núñez y Duponchelle, 2009) aunque el modelo de desarrollo gonadal de los teleósteos puede resumirse en cinco fases: inmaduro, en maduración, maduración final, puesta y postpuesta (Saborido y Junquera, 2004).

La clasificación microscópica produce información más precisa sobre las fases de desarrollo de las gónadas, aunque su interpretación es más complicada debido a la diversidad de tipos estructurales de gónadas y ovocitos presentes dentro del grupo de los teleósteos, así como de la variación de los distintos estados de desarrollo de los gametos, los cuales muestran un cambio gradual que requiere establecer determinados criterios que suelen ser específicos para cada especie y lograr una clasificación en estados que, en general, sigue el mismo orden de desarrollo señalado (Tyler y Sumpter, 1996; Saborido y Junquera, 2004; Brown-Peterson *et al.*, 2011).

Saborido (2004) menciona que el criterio más adecuado y usado está basado en el hecho de la presencia de un tipo de ovocito, lo que indica inequívocamente que, independientemente de su frecuencia de aparición, la gónada ha entrado en un estado particular del desarrollo. Cuando se desconoce la duración de cada fase de desarrollo, el uso de frecuencias de aparición de cada tipo de ovocito se convierte en una estimación subjetiva. Aunado a esto, las diferencias terminológicas usadas entre los autores son otra fuente de confusión por lo que los expertos en el tema sugieren usar una terminología estandarizada (Tyler y Sumpter, 1996; Saborido y Junquera, 2004; Grier *et al.*, 2009; Núñez y Duponchelle, 2009; Brown-Peterson *et al.*, 2011).

Los peces exhiben una amplia variabilidad respecto a los aparatos reproductores producto de la gran cantidad de estrategias reproductoras.

Todas las gónadas, tanto de machos como de hembras, están formadas por un epitelio germinal compuesto de células somáticas y germinales (Parenti y Grier, 2004). Los ovarios de los teleósteos tienen una o dos estructuras saculares que pueden o no contener un lumen ovárico que da origen a la condición cistovárica o gimnovárica, respectivamente. En los ovarios del tipo cistovárico las lamelas (formadas de epitelio germinal y estroma) se distribuyen en la periferia de la luz ovárica y se extienden hacia el interior. En el caso de los gimnováricos, estas estructuras se forman únicamente del lado germinal del ovario (Kunz, 2004; Grier *et al.*, 2009). Los componentes estructurales de los ovarios están constituidos por

ovogonias, ovocitos, células foliculares que los rodean, tejido conjuntivo que los sostiene, tejido vascular y nervioso y epitelios (Saborido y Junquera, 2004; Grier *et al.*, 2009).

Los ovocitos son células que contienen un núcleo, el ovoplasma, la membrana plasmática y la zona radiada; los folículos, en cambio, incluyen al ovocito y los tejidos o pared folicular que lo envuelven (granulosa, teca y epitelio superficial en folículos maduros) (Saborido y Junquera, 2004; Grier *et al.*, 2009).

Para clasificar las distintas fases de desarrollo gonádico, se toman en cuenta los cambios microscópicos que se observan en el núcleo y en el citoplasma de los ovocitos como resultado del avance de la ovogénesis (Saborido y Junquera, 2004; Núñez y Duponchelle, 2009; Grier *et al.*, 2009; Brown-Peterson *et al.*, 2011; Lowerre-Barbieri, 2011). Brown-Peterson *et al.* (2011) proponen una escala estandarizada de desarrollo con base en la apariencia macroscópica de las gónadas y en su apariencia interna de acuerdo con los diferentes estados de ovogénesis y espermatogénesis. En ella consideran cinco fases de desarrollo gonádico, tanto para machos como para hembras: inmaduro, en maduración, desovador o eyaculador capaz, en regresión y regeneración.

En las gónadas inmaduras se observan únicamente ovogonias y ovocitos en crecimiento primario, incluyendo entre ellos los que se denominan cromatina nucléolo y cromatina perinucleolar. Grier *et al.* (2009) consideran que el estado cromatina nucléolo es un estado intermedio de los ovocitos que se ubica entre las ovogonias y el crecimiento primario, pero incluyen en este último a los que presentan alvéolos corticales. Al final de esta fase se inicia la formación de la pared folicular, aunque el inicio y final de la foliculogénesis puede variar dependiendo las especies (Tyler y Sumpter, 1996; Saborido y Junquera, 2004). El inicio de esta fase de desarrollo está relacionado con la presencia de ovocitos en alvéolos corticales (no son considerados vitelogénicos y son dependientes de la gonadotropina) y la presencia de la zona radiata, la granulosa y la teca. En esta fase se ubican también los ovocitos en crecimiento secundario o vitelogénicos los que, como su nombre lo indica, se distinguen por la aparición gradual de glóbulos

de vitelo intercalados con vesículas de grasa. El crecimiento de los ovocitos se da por la acumulación de este material lipoproteico que tiene la función de nutrir al embrión.

Con base en el diámetro de los ovocitos y en la cantidad y disposición de los gránulos de vitelo y glóbulos de grasa, se les divide en vitelogénicos primarios, secundarios y terciarios. En la vitelogénesis primaria el vitelo se encuentra dispuesto en la periferia y en pocas cantidades, mientras que en la secundaria abarca una mayor porción del citoplasma (Saborido y Junquera, 2004; Núñez y Duponchelle, 2009; Grier *et al.*, 2009; Brown-Peterson *et al.*, 2011; Lowerre-Barbieri, 2011).

La vitelogénesis terciaria se distingue por una gran acumulación de gránulos de vitelo que cubren todo el citoplasma y, en el caso de especies pertenecientes a los Atherinomorpha (Parenti y Grier, 2004), el vitelo se fusiona formando una masa fluida que cubre la totalidad del citoplasma (Saborido y Junquera, 2004; Núñez y Duponchelle, 2009; Grier *et al.*, 2009; Brown-Peterson *et al.*, 2011; Lowerre-Barbieri, 2011). En este estado se presentan los receptores necesarios para iniciar la maduración de los ovocitos por lo que representa el inicio de la fase en la que el organismo es *capaz de desovar*.

Este estado de maduración se compone de las siguientes etapas: migración de la vesícula germinal, rompimiento de la membrana del núcleo hidratación. En algunas especies la coalescencia del vitelo ocurre simultáneamente con la migración del núcleo (Saborido y Junquera, 2004). El inicio de la hidratación es indicativo de la inminencia de la puesta que, generalmente, ocurre en un plazo de horas (Wootton, 1990; Kunz, 2004). Con ella se produce otro incremento significativo en el tamaño del ovocito que favorece la flotabilidad de los huevos en el agua de mar mientras que el aumento de la presión interna del ovario sirve para facilitar la expulsión de los huevos. Estas características son muy marcadas en especies marinas que producen huevos flotantes (Saborido y Junquera, 2004). Finalmente se produce la ovulación, con el rompimiento del folículo y la liberación del óvulo al lumen ovárico (Brown-Peterson *et al.*, 2011).

Adicionalmente a estos estados se utiliza la presencia de algunas otras estructuras como indicadores complementarios de las fases de maduración. Entre ellas, el complejo folicular postovulatorio, que queda como remanente después de la ovulación e incluye a las células foliculares postovulatorias, la teca y la membrana base que los separa, se pueden identificar fácilmente cuando son recientes, pero degeneran rápidamente con el aumento en la temperatura.

La atresia es un proceso degenerativo en el que las células de la granulosa invaden el citoplasma del ovocito y digieren el vitelo. Normalmente se presenta en ovocitos en diversos estados de desarrollo que no fueron ovulados y son reabsorbidos en el ovario. Suele ocurrir de forma similar en todas las especies de peces. Gracias a este proceso se regula el número de huevos que serán liberados y se recupera la energía acumulada en el ovocito (Saborido y Junquera, 2004; Hernández, 2012).

En cuanto al tipo de desarrollo ovogenético, estudios realizados con anterioridad han propuesto tres patrones generales: el primero corresponde a ovarios con un desarrollo sincrónico en especies semélparas en las que se observa un solo grupo de ovocitos en un mismo estado de desarrollo, como es el caso de varias especies de salmones (Tyler y Sumpter, 1996; Saborido y Junquera, 2004; Núñez y Duponchelle, 2009). Los otros dos grupos corresponden a las especies iteróparas pero que presentan distintos patrones de desarrollo. Los ovarios con desarrollo sincrónico por grupos, en los que se presentan dos grupos de ovocitos de distintos tamaños y estados de desarrollo (primario y secundario); los que corresponden al grupo más avanzado son huevos que van a ser liberados en una sola puesta durante ese ciclo reproductor. Estas características se presentan generalmente en las especies que tienen temporadas reproductoras cortas como es el caso de *Sebastes mantella*, *Rutilus rutilus*, algunas anguilas y muchas especies de aguas templadas y boreales (Rinchard y Kestemont, 1996; Tyler y Sumpter, 1996; Saborido y Junquera, 2004; Grier *et al.*, 2009; Brown-Peterson *et al.*, 2011).

Por otro lado están los ovarios que presentan un desarrollo asincrónico en los que se observan simultáneamente ovocitos en distintos estado de desarrollo, mismos que serán liberados en múltiples puestas. Destacan son los más grandes e hidratados que serán los primeros en ser desovados. Esta característica se ha registrado en una gran cantidad de especies que tienen un período reproductor largo, como *Alburnus alburnus*, *Engraulis encrasicolus*, *Clupea harengus*, *Brotula clarkae*, *Fundulus heteroclitus* y *Sphoeroides annulatus* (Acevedo *et al.*, 2007; Rinchar y Kestemont, 1996; Tyler y Sumpter, 1996; Saborido y Junquera, 2004; Grier *et al.*, 2009; Núñez y Duponchelle, 2009; Brown-Peterson *et al.*, 2011; Sánchez, 2007).

En los machos, los testículos están compuestos de dos estructuras tubulares de tejido intersticial y epitelio germinal en el cual están contenidas las células germinales y las somáticas (Grier *et al.*, 2009; Brown-Peterson *et al.*, 2011). Según su organización morfológica hay tres tipos de testículos: anastomosados, lobulares restringidos a la periferia y lobulares no restringidos a la periferia. Los anastomosados forman compartimentos germinales en la periferia a manera de ramas y son característicos de taxa filogenéticamente bajos entre los teleósteos, como en los salmónidos, ciprínidos y lepisostéidos. Los testículos restringidos a la periferia presentan los compartimentos germinales desde la periferia hasta la terminación de los lóbulos, pero las espermatogonias se restringen a la zona distal de los lóbulos y, durante la espermiación, los cistos migran hacia el sistema de conductos eferentes; se pueden observar en todos los Atherinomorpha (Belonidae, Cyprinodontidae y Atherinidae) y han sido registrados en algunos goodeidos y poecíliidos (Parenti y Grier, 2004; Knapp y Carlisle, 2009). En los tipos lobulares no restringidos, los compartimentos germinales que contienen a las espermatogonias se extienden desde la periferia y a lo largo del lóbulo. En la espermiación, los espermatozoides son liberados en el lumen testicular y continúan por los conductos eferentes. Son los más comunes entre los taxa más altos (Parenti y Grier 2004; Grier y Uribe-Aranzabal, 2009) y en especies como *Oreochromis mossambicus*, *Centropomis undecimalis* (Centropomidae) y

*Rachycentron canadum* (Parenti y Grier 2004; Grier y Uribe-Aranzabal, 2009; Brown-Peterson *et al.*, 2011).

Grier y Uribe-Aranzabal (2009) definen los estados de la espermatogénesis incluyendo: espermatogonias (Sg), espermatocitos, espermatidas y espermatozoides, los cuales se diferencian por el tamaño y el grado de basofilia que presentan (que aumenta conforme avanza el desarrollo).

### **2.2.2.3 Índices morfofisiológicos**

El índice gonadosomático (IGS) es usado frecuentemente como un indicador de madurez gonadal y se obtiene de la relación porcentual entre el peso de la gónada y el peso del organismo completo o eviscerado ( $P_G/P_E \times 100$ ). En conjunto con la estimación de la frecuencia con la que ocurren los ovarios en diferentes fases de madurez (clasificados por medio de las escalas de madurez empírica e histológica) es de gran utilidad para determinar los períodos de desove de diversas especies, considerando que valores altos se asocian con estadios avanzados de madurez gonádica; la disminución subsecuente de los valores promedio es un indicio de que ha ocurrido el desove (Saborido y Junquera, 2004; Acevedo *et al.*, 2007; Brouwer y Griffiths, 2005).

Es importante considerar que el índice gonadosomático no se relaciona con las fases de desarrollo si no se cumplen ciertos criterios que aseguren que los peces mantienen la misma proporción de peso gonadal con respecto al peso del cuerpo durante todo el ciclo de su vida y bajo cualquier condición ambiental. El uso de este índice ha permitido establecer las temporadas de desove de especies como *Brotula clarkae*, *Argyrozona argyrozona*, *Rutilus rutilus*, *Alburnus alburnus*, *Prochilodus lineatus*, *Leporinus obtusidens*, *Stegastes rectifraenum*, *Abudefduf troschelli* y *Lutjanus guttatus*, entre otros (Rinchard y Kestemont, 1996; Tyler y Sumpter, 1996; Arellano-Martínez *et al.*, 2001; Brouwer y Griffiths, 2005; Acevedo *et al.*, 2007; Hernández, 2008; Sánchez-Cárdenas *et al.*, 2011; Hernández, 2012).

La progresión temporal de los valores del índice tuvo un comportamiento claro en relación el avance del ciclo reproductor en especies con desarrollo

sincrónico y que muestran un crecimiento importante de las gónadas. Saborido y Junquera (2004) mencionan que este parámetro muestra valores bajos y con poca variación en especies con temporadas reproductoras largas, lo cual a su vez se relaciona con aquellas que presentan un desarrollo asincrónico y desoves parciales.

Los índices hepatosomático (IHS) y el factor de condición (FC) son utilizados para determinar la posible relación entre las reservas energéticas de los organismos y sus requerimientos en las distintas fases del ciclo de reproducción. Por ello, se espera que muestren una tendencia opuesta con respecto al IGS (Saborido y Junquera, 2004; Arellano-Martínez *et al.*, 2001; Acevedo *et al.*, 2007; Hernández, 2008). El primero se infiere de la relación porcentual entre el peso del hígado y el peso corporal ( $P_H/P_E*100$ ) y el segundo de la relación porcentual entre el peso y la talla del organismo ( $P_T/LT^3*100$ ) (Acevedo *et al.*, 2007).

Se ha demostrado que los lípidos acumulados se utilizan básicamente para el metabolismo general del individuo, mientras que las reservas proteicas se destinan para el cúmulo de vitelo en los ovocitos, cuya vitelogenina es producida en el hígado (Saborido y Junquera, 2004; Hernández, 2008; Sánchez-Cárdenas *et al.*, 2011).

En estudios previos se ha observado que dichos índices pueden variar dependiendo de los requerimientos energéticos de las especies y entre machos y hembras (González y Oyarzún, 2002). En especies como *Lutjanus guttatus* se ha observado una ligera tendencia inversa entre el IHS y el IGS (Arellano-Martínez *et al.*, 2001), pero en especies como *Brotula clarkae* no hay evidencias de alguna relación, por lo que se ha sugerido que utilizan los recursos alimenticios disponibles para costear el gasto en reproducción sin acumular reservas (Acevedo *et al.*, 2007). En el bacalao, durante el verano y sobre todo en el otoño, se produce un importante incremento del peso corporal (aumentando el factor de condición) en forma de proteínas y reservas en forma de lípidos que se depositan en el hígado, mismas que serán utilizadas en la siguiente temporada de desove. En

casos como éste se observa entonces una relación inversa entre el IHS y el FC con respecto al IGS (Saborido y Junquera, 2004).

#### **2.2.2.4 Talla de primera madurez.**

Una adecuada evaluación gonadal, también proporcionará las bases para determinar la talla a la cual los organismos entran a la fase de madurez. Como no todos los individuos maduran simultáneamente, la talla de primera madurez sexual en una población se refiere a la longitud en la que el 50 por ciento de los organismos alcanzan la fase II de maduración (Brouwer y Griffiths, 2005; Núñez y Duponchelle, 2009; Brown-Peterson *et al.*, 2011), de tal manera que en cada talla es posible que existan individuos maduros e inmaduros en distintas proporciones.

El vector de estas proporciones se denomina ojiva de maduración y normalmente se ajusta a una curva logística. Estudios previos han registrado diferencias en el comienzo de la madurez de machos y hembras, siendo más tardío en los machos como es el caso de *Abudefduf troschelli* y *Floridichthys polyommus* (Hernández, 2008; Hernández, 2012) debido probablemente al hecho de que los machos destinan su gasto energético principalmente al crecimiento, a la búsqueda y defensa de un territorio y a evitar la depredación y las hembras a la producción de los ovocitos (Hernández, 2008; Saborido y Junquera, 2004). También se ha relacionado el comienzo de la madurez sexual con la longevidad de la especie; una especie que madura tempranamente suele tener una longevidad menor y debe ser capaz de reproducirse el número de veces necesario para procrear un número de descendientes suficiente. En cambio, una especie que madura tardíamente, debe vivir suficiente tiempo para poder reproducirse y dejar un número de descendientes adecuado. La maduración temprana requiere de un gran esfuerzo reproductor que puede verse reflejado en el tamaño y número de huevos (Tyler y Sumpter, 1996). Por otro lado también está relacionada con la esperanza de vida de las especies como el caso de las especies semelparas (salmón).

En la anchoa del Mediterráneo, *Engraulis encrasicolus*, se registraron variaciones en la talla de primera madurez según las áreas muestreadas, probablemente como consecuencia de diferencias entre los parámetros tróficos y climáticos (Rampa *et al.*, 2005). No obstante, estos patrones están en función de la estrategia reproductora (Saborido y Junquera, 2004). Por otro lado las actividades pesqueras, o el estrés poblacional debido a la disponibilidad de alimento o riesgo de depredación pueden afectar directamente el inicio de la madurez de los organismos (Saborido y Junquera, 2004; Lowerre-Barbieri, 2011b).

#### **2.2.2.5 Fecundidad**

La fecundidad se define como el número de ovocitos puestos por una hembra en un momento dado. Brown-Peterson *et al.* (2011) mencionan dos tipos de fecundidad relacionadas con el tipo de desarrollo ovogenético; la fecundidad determinada, que se presenta cuando el número de huevos que va a ser puesto queda fijado en determinado momento y no se adicionan otros una vez que se ha iniciado la puesta. Ésta se presenta en organismos desovadores totales que presentan un tipo de desarrollo sincrónico de los ovocitos por lo que se produce una sola liberación de huevos en la estación reproductora. También ocurre en aquellas especies que presentan desoves parciales pero los ovocitos tienen un desarrollo modal sincrónico.

En la fecundidad indeterminada hay un aporte continuo de ovocitos vitelogénicos mientras dura la puesta, por lo que la fecundidad no puede ser fijada antes del inicio de la puesta y se observa en organismos desovadores parciales múltiples cuyas gónadas contienen ovocitos en varios estados de desarrollo (asincrónicos) (Tyler y Sumpter, 1996; Murua *et al.*, 2003; Saborido y Junquera, 2004; Brown-Peterson *et al.*, 2011).

El método gravimétrico es el mayormente usado para calcular la fecundidad y está basado en la relación entre el peso de la gónada de la hembra y la densidad de los ovocitos (Murua *et al.*, 2003).

Dependiendo del tipo de desarrollo gonadal de una especie se pueden hacer distintas estimaciones de fecundidad. La fecundidad total, se entiende como el número total de ovocitos que depositará una hembra en un momento dado. La fecundidad relativa se define como el número de ovocitos por unidad de peso de la hembra; la fecundidad potencial anual, es la cantidad de ovocitos que una hembra puede desovar en la estación reproductora (vitelogénicos avanzados e hidratados); la fecundidad parcial, que se refiere al número de ovocitos (hidratados) que son liberados en cada una de las puestas en los desovadores múltiples y, finalmente, la fecundidad real que se refiere al número de ovocitos que son efectivamente liberados (descontando las atresias) (Murua *et al.*, 2003; Saborido y Junquera, 2004; Brown-Peterson *et al.*, 2011).

La diversidad de estrategias reproductoras en las especies de peces incluye también una marcada variación en la fecundidad como resultado de las adaptaciones al ambiente (Murua *et al.*, 2003; Saborido y Junquera, 2004; Acevedo *et al.*, 2007; Hernández, 2012). Por ejemplo, la fecundidad de las especies que habitan en zonas templadas tiende a ser alta debido a que producen huevos pequeños que son liberados a la región pelágica. En cambio, los organismos propios de lugares tropicales muestran valores de fecundidad menores. Sin embargo, se producen varias puestas a lo largo de una temporada reproductora extendida (Saborido y Junquera, 2004; Acevedo *et al.*, 2007). En especies con múltiples puestas, el tamaño del huevo disminuye a lo largo de la estación reproductora, es decir en cada puesta.

La disponibilidad de alimento y, por ende, las reservas energéticas usadas para la reproducción influyen en la fecundidad, puesto que determinan la cantidad de energía que puede destinarse al desove. Se puede producir un fallo reproductor si la cantidad de reservas no son suficientes para garantizar el éxito de los huevos producidos o si se pone en peligro la supervivencia de la hembra. Asimismo, el tamaño corporal de las hembras puede ser importante para definir la fecundidad de una especie que, generalmente, muestra una relación lineal con el peso de los organismos, como en el caso del *Argirozona argirozona* (Brouwer y

Griffiths, 2005) y una de tipo exponencial con respecto a la talla (Saborido y Junquera, 2004).

#### **2.2.2.6 Variabilidad ambiental**

Para maximizar el éxito reproductor, los individuos deben repartir adecuadamente sus recursos energéticos y procurar que su descendencia nazca en las condiciones ambientales adecuadas ya que de ello depende su futuro desarrollo y supervivencia.

La actividad reproductora depende de la combinación óptima de las condiciones ambientales como son la salinidad, temperatura, turbidez, la oxigenación del agua, la cantidad y calidad de alimento, la presencia de depredadores, la estacionalidad etc. (Lluch-Cota *et al.*, 2007). Es por lo tanto necesario relacionar estos factores con las características reproductoras de las especies para determinar los sitios que, en cada ecosistema, son importantes para el desove de una especie.

En los estuarios de regiones tropicales y subtropicales se pueden encontrar especies que pasan alguna etapa o todo su ciclo de vida en estos ambientes. Las especies confinadas a estos sitios, las que están en tránsito o las que simplemente los visitan ocasionalmente tendrán estrategias reproductoras muy diversas (Blade, 1997; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1994; Day *et al.*, 1989).

En las regiones templadas se ha observado que los cambios en las temperaturas (Lamberth *et al.*, 2010) o el fotoperíodo (Kjesbu y Witthames, 2007) ejercen una fuerte influencia en las estrategias y tácticas reproductoras (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1994). En cambio, en las regiones de bajas latitudes las variaciones de estos parámetros no parecen ser suficientes para determinar las estrategias y tácticas por lo que debe existir otro conjunto de factores que las modulen. Una excepción, en este sentido, es la estrategia reproductora de *Spherooides annulatus* en las costas de Mazatlán, Sinaloa (Sánchez-Cárdenas *et al.*, 2011). El ciclo de reproducción es afectado por la profundidad de la columna de agua como resultado de los cambios estacionales, mientras que la salinidad y

la turbidez, cambian gracias al influjo de agua dulce o los ciclos lunares y mareales.

En los trópicos suele haber un mayor número de especies de tallas pequeñas en comparación con las zonas templadas. En esta región, los periodos de desove son más extensos y se presentan múltiples desoves parciales de ovocitos que se desarrollan asincrónicamente. Por ejemplo, *Lutjanus guttatus* en las costas de Guerrero muestra actividad reproductora durante todo el año (Arellano-Martínez *et al.*, 2001) y también *Floridichtys polyommus*, en las costas yucatecas, cuyo ciclo mostró estar relacionado con la salinidad y la profundidad (Hernández, 2012). Las especies que producen muchos huevos pequeños y los depositan en el ambiente pelágico muestran un patrón en el que la vitelogénesis comienza después del verano, se prolonga durante el invierno y la puesta tiene lugar a finales del invierno y en primavera. La variedad en la disponibilidad de alimento y productividad, así como la depredación, también juegan un papel clave en este tema (Blade, 1997; Sánchez-Gil *et al.*, 2007).

Estudios sobre la conducta de *Sphoeroides testudineus* y *Lutjanus apodus* sugieren que los primeros no salen de las lagunas y bosques de manglar por cuestiones de protección (McDonald *et al.*, 2009). De igual manera, la variación de los vientos, niveles de precipitación e hidrodinámica del lugar generan las condiciones idóneas o adversas para el transporte de los huevos y las larvas hacia los sitios de resguardo (Day *et al.*, 1989). Específicamente en *Pogonias cromis* se encontró una correlación con los niveles de oxígeno disuelto y en *Cynoscion nebulosus* con la temperatura del agua. Sin embargo, aún siguen habiendo muchas interrogantes acerca de los factores que afectan el ciclo reproductor de las especies de ambientes estuarinos, ya que la amplia gama de los modos de reproducción que despliegan sugieren que existe una gran plasticidad en respuesta a la dinámica del ambiente (Day *et al.*, 1989; Blade, 1997).

## **2.3 Descripción de las especies estudiadas**

### **2.3.1 *Sphoeroides testudineus***

En general, las especies pertenecientes a la familia Tetraodontidae (orden Tetraodontiformes) poseen la capacidad de inflarse como medio de defensa ante el ataque de depredadores. A pesar de que muchas especies son tóxicas y pueden causar envenenamiento, la toxina se concentra en los órganos internos, especialmente en el hígado y en las gónadas (FAO, 2002) por los que se consume en muchas áreas, especialmente en Japón, donde su carne es considerada de buen sabor.

*Sphoeroides testudineus*, o pez globo como se le conoce comúnmente, se distribuye en la parte oeste del Atlántico, desde Estados Unidos hasta el sureste de Brasil. Habita en bahías o aguas costeras protegidas como pastos o aguas salobres. Puede encontrarse sola o formar agregaciones y se alimenta principalmente de bivalvos, gasterópodos, foraminíferos y crustáceos. Las toxinas de esta especie se han usado como veneno para perros y gatos. Se le ha registrado con una longitud máxima de 38.8 cm de longitud total (LT) y 400 g de peso máximo, aunque comúnmente se le encuentra con 20 cm LT.

Estudios realizados en Florida permiten considerarla como una especie dioica con fertilización externa y ubican su periodo de desove entre los meses de junio a septiembre, evento que ocurre en aguas abiertas. Los huevos pueden presentarse adheridos a algún substrato pero sin cuidado parental. Registran la longitud de primera madurez cerca de los 13 cm de LT y una fecundidad de 1,146 huevos por gramo de peso del cuerpo (Pauly, 1991; Froese y Pauly, 2010). Otras investigaciones enfocadas en las estrategias reproductoras de *S. annulatus* (Sánchez-Cárdenas *et al.*, 2011), *S. testudineus* (Rocha *et al.*, 2002) y *S. greeleyi* (Schultz *et al.*, 2002) han registrado un tipo de desarrollo asincrónico y un período prolongado de desoves múltiples. Otros estudios relacionados con esta especie se han enfocado en sus hábitos alimenticios (Arceo-Carranza y Vega-Cendejas, 2009; Arceo-Carranza *et al.*, 2012) y en su distribución espacial (McDonald *et al.*, 2009).

### **2.3.2 *Strongylura notata***

Las especies pertenecientes a la familia Belonidae (Orden Beloniformes) son generalmente marinas aunque pueden encontrarse en agua dulce o salobre. Se alimentan de pequeños peces. Su carne es excelente y es utilizada como carnada de peces en algunas partes del mundo, aunque algunas personas temen comerlo debido al color verde de sus huesos (FAO, 2002).

Particularmente esta especie, llamada comúnmente pez aguja, se distribuye al oeste del Atlántico central, incluyendo Cuba, Jamaica, México, Belice y Honduras. Se le ha registrado con una longitud máxima de 61 cm LT. Es una especie dioica, con fertilización externa, ovípara y no presenta cuidado parental. La gónada derecha es ligeramente más larga que la izquierda y presentan desoves parciales con huevos libres o adheridos a objetos en el agua gracias a estructuras de fijación que se encuentran uniformemente distribuidos en la superficie de los huevos y no presentan glóbulos de grasa (Froese y Pauly, 2010).

Estudios realizados en el Lago Indian en la Florida registraron la temporada reproductora entre febrero y julio, así como un estimado de 428 huevos en el ovario izquierdo y 470 en el ovario derecho para hembras de 248 mm de longitud furcal. El diámetro de los huevos se ha calculado entre 3 a 4 mm y los ovocitos con vitelo homogéneo y poco espacio perivitelino (Richards, 2006). Se considera que las poblaciones tienen el potencial para duplicarse en un tiempo inferior a 15 meses (Froese y Pauly, 2010). Periodo de incubación relativamente largo de una a dos semanas y larvas bien formadas y capaces de alimentarse activamente al eclosionar (Richards, 2006).

### 3. JUSTIFICACIÓN

*Strongylura notata* y *Sphoeroides testudineus* son dos de las especies de peces cuya presencia se ha registrado continuamente a lo largo de 24 meses de monitoreo en la laguna de la Carbonera, localizada en la costa noroccidental de Yucatán. Los porcentajes de abundancia tanto en número como en biomasa de estas especies son los más elevados en los componentes de la comunidad íctica. Debido a esto se les ha clasificado como residentes del lugar (Gallardo-Torres *et al.*, 2012) y se considera que deben jugar un papel ecológico importante para la estabilidad estructural de este ecosistema. Tienen, además, valor para el consumo local.

Los estudios acerca de las estrategias reproductoras de estas especies son pocos y se han efectuado en otras regiones por lo que este trabajo aporta información para conocer el desarrollo gonádico (por medio de técnicas histológicas) y el comportamiento reproductor de las poblaciones locales. Se determinan las diferentes temporadas de desove y su relación con los factores abióticos del lugar, las tallas de primera madurez sexual y las proporciones de sexos.

La información obtenida permite entender tanto aspectos de la dinámica, como de la estructura poblacional de estas especies al conocer la estructura de tallas y sexos presentes en el sitio de estudio, durante el ciclo de muestreo. De esta manera se contribuye al conocimiento biológico de estas especies abundantes en los sistemas costeros de la costa norte de Yucatán. Esta información es útil para los encargados de la toma de decisiones relacionadas con el uso, manejo y conservación de los recursos naturales que ahí se encuentran.

#### 4. HIPÓTESIS

*Sphoeroides testudineus* utiliza tanto el ambiente costero como el lagunar para completar su ciclo de vida. Si el desove de esta especie ocurre en el mar, los huevos deben ser demersales para disminuir el arrastre debido a las corrientes costeras características del litoral yucateco. Asimismo, para facilitar el ingreso de las larvas o juveniles a las lagunas, el desove debe coincidir con las estaciones de lluvias y parte de los nortes (característicos del golfo de México) cuando el esfuerzo del viento produce un flujo neto de entrada de agua en coincidencia con condiciones particulares de la marea.

Es durante estas temporadas climáticas cuando se incrementa la profundidad de la laguna y aumenta la extensión del espejo de agua lo que, a su vez, genera un mayor número de sitios en los que las larvas tienen un menor riesgo de depredación. Asimismo, la escorrentía incrementa la cantidad de materia orgánica con el consecuente aumento en la producción primaria y secundaria del sistema, aumentando el éxito de alimentación de las larvas y de los juveniles.

*Strongylura notata*, es una especie que puede mantenerse dentro de las lagunas costeras durante todas las etapas de su ciclo de vida. Las condiciones que privan en estos ambientes durante la mayor parte del año aseguran que las larvas y juveniles encuentren sitios idóneos para alimentarse y reducir los riesgos de la depredación. Por lo tanto, esta especie puede presentar una temporada amplia de desove, pudiendo ser catalogada como desovadora parcial de huevos demersales.

## **5. OBJETIVOS: GENERAL Y ESPECÍFICOS**

### **5.1 Objetivo general:**

Analizar los aspectos reproductores de dos especies de peces residentes de la laguna la Carbonera, *Strongylura notata* y *Sphoeroides testudineus*, y su relación con los factores abióticos que caracterizan el sistema.

### **5.2 Objetivos específicos:**

- Describir el desarrollo gonádico de las dos especies estudiadas a nivel histológico y macroscópico.
- Describir el ciclo reproductor de cada especie con base en el desarrollo gonádico.
- Determinar la relación entre el índice gonadosomático con el hepatosomático y el factor de condición.
- Determinar la talla de primera madurez sexual y la proporción de sexos de las especies de estudio.
- Describir la relación que existe entre las estrategias reproductoras utilizadas por las especies y los factores abióticos del lugar, como son temperatura, salinidad y profundidad.

## **6. MATERIALES Y MÉTODOS**

El presente estudio se realizó con material biológico recolectado en el marco del proyecto “Variaciones espacio-temporales de la comunidad de peces de la Boca de la Carbonera en la costa Norte de Yucatán” y “Ecología trófica y reproductiva de los peces dominantes en el sistema lagunar de la Carbonera, al noroeste de Yucatán”.

### **6.1 Área de estudio**

Las costas mexicanas abarcan aproximadamente 11,592.76 km que forman parte de los límites de 17 estados. Seis de estos pertenecen al mar Caribe y golfo de México cuya plataforma continental se caracteriza por poseer una pendiente suave y moderada. Contreras (1988) clasifica a ésta región del golfo de México, desde la plataforma de Yucatán hasta cabo Catoche, como región F, en la cual se encuentran ocho lagunas costeras: Soledad, estero Yaltún, laguna Celestún, la Carbonera, estero Progreso, estero el Islote, laguna Yalahau y estero Lagartos.

En esta región del litoral, la plataforma emergida es de tipo calcárea debido a la ausencia de afloramientos de rocas ígneas o metamórficas y al suministro de sedimentos (biógenos, interclastos y oolitos) provenientes de la actividad de organismos con esqueletos calcáreos y de las formaciones arrecifales. Dicha composición ha llevado a la formación de un drenaje subterráneo interconectado por una red cavernosa (karst) que impide la presencia de ríos superficiales en la región (Álvarez y Moran, 1994). La profundidad promedio de la plataforma continental en esta sección del golfo es menor a 10 m, por lo que el oleaje es de baja energía, excepto durante la época de huracanes en verano y de los vientos “nortes” en invierno. Las mareas tienen una amplitud de 0.6 m siendo del tipo diurno (Instituto de Geofísica, 1983).

En la costa yucateca se distinguen tres épocas climáticas características. La época de secas (entre marzo y junio), la cual es ocasionada por la condición anticiclónica del Atlántico norte que impide la formación de nubes sobre la

península (Logan *et al.*, 1969). La época de lluvias (entre julio y octubre), que ocurre como consecuencia de los vientos alisios y a la intensificación de las depresiones tropicales atlánticas en el mes de septiembre que forman tormentas tropicales o huracanes. Finalmente, durante el invierno (de noviembre a febrero) la región es afectada por vientos del norte que son originados a partir de los frentes fríos que, al cruzar el golfo de México, se saturan de agua. La temperatura desciende y se presentan fuertes vientos acompañados de una considerable cantidad de lluvia invernal que llega a aportar el 15 % del total anual (Logan *et al.*, 1969).

El complejo lagunar de la Carbonera se encuentra ubicado en la costa norte de Yucatán, a 5.6 km al suroeste del puerto de abrigo de Chuburná, a los 21° 13' 58.36" N y 89° 53' 23.48" O (*Figura 1*). Tiene un área total aproximada de 16.5 km<sup>2</sup>, con una longitud, desde la boca hasta la cabeza de la laguna, de 4.1 km y un ancho de 3.5 km aproximadamente.

Es una zona de bajo relieve que, antes de la embestida del huracán Gilberto en el año de 1988, funcionaba hidrodinámicamente como ciénaga. A partir de este evento se formaron 24 bocas que conectaron la extensa llanura costera yucateca con el mar (Zúñiga y Palacio, 2005). Entre ellas, está la boca de la Carbonera que se extiende paralela al mar entre una barra arenosa y la duna con vegetación que delimitaba a la ciénaga. Posteriormente, el huracán Isidoro en 2002, desvaneció la barrera arenosa y dejó comunicada a la ciénaga directamente con el mar. Actualmente el cordón arenoso se ha ido restableciendo y se encuentra en constante cambio y (Palacios-Sánchez y Vega-Cendejas, 2010).

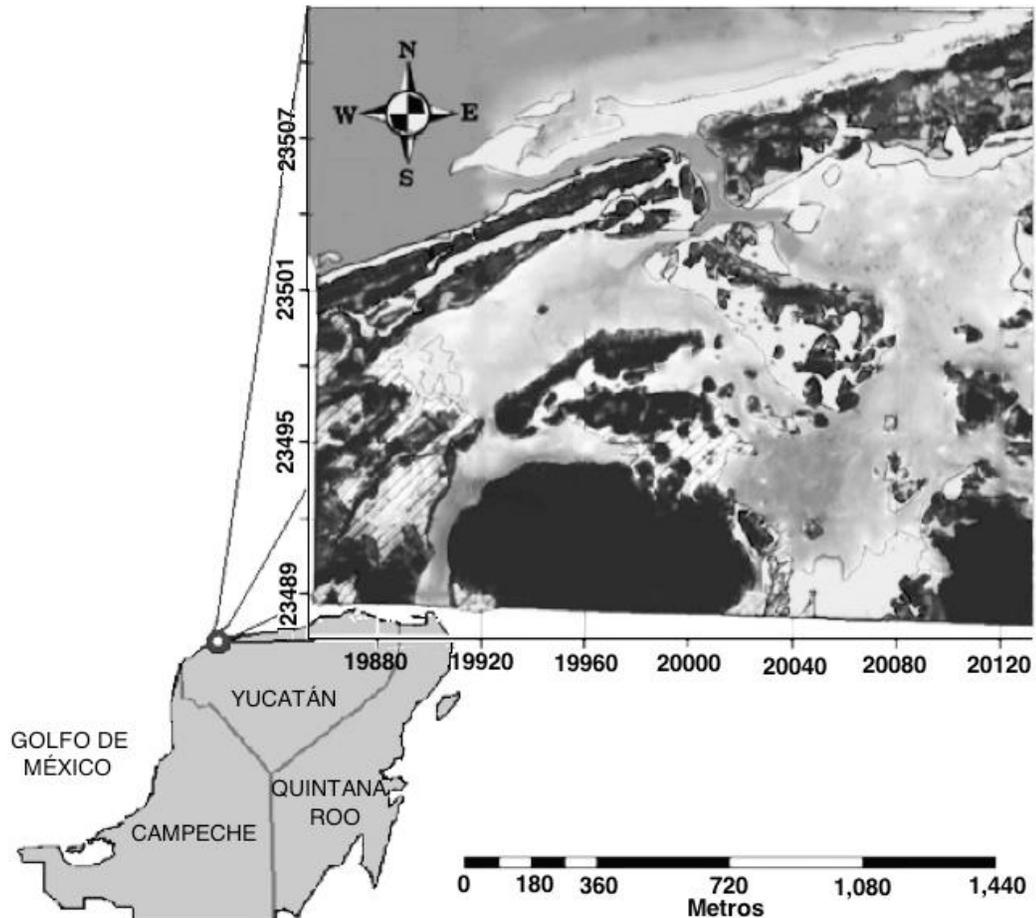


Fig. 1.- Laguna de “La Carbonera”.

La profundidad de la laguna oscila entre 0.25 m y 0.75 m por lo que las aguas son altamente influenciadas por la climatología de la región. La extensión del cuerpo lagunar disminuye en la temporada de nortes y alcanza el mínimo en las secas, cuando se reduce considerablemente la superficie inundada. La variación de la temperatura de la columna de agua tiene una amplitud anual promedio de  $\sim 8$  °C. Los valores mínimos ( $\sim 20$  °C) ocurren en febrero y los máximos ( $\sim 28$  °C) en junio. La salinidad tiene una alta variabilidad estacional, con los valores mínimos promedio de  $\sim 20$  en la época de lluvias y los máximos situados en  $\sim 40$  en la época cálida y seca (Jerónimo *et al.*, 2012).

Con base en estas variaciones, la laguna se ha subdividido en cuatro regiones: la zona de la boca de la laguna, en la que ocurre el intercambio de las

aguas marinas y estuarinas (condiciones de marisma); la zona opuesta en donde domina el aporte permanente de agua dulce proveniente de varios manantiales; la tercera en la que se encuentran el aporte de agua continental y marina creando una zona de mezcla y, finalmente, una zona no estuarina e hipersalina dominada por la circulación proveniente de la boca en la que se registra una elevada tasa de evaporación. En términos generales, el régimen hidrológico de la laguna está dominado por el aporte de agua del golfo de México y, en menor grado, por el flujo de agua subterránea, la precipitación y la escorrentía.

En cuanto a las comunidades vegetales, el sistema lagunar se encuentra rodeado por pastizales inundables (gramíneas y ciperáceas); por manglares típicos de la franja marina y lagunar [*Rhizophora mangle* (mangle rojo), *Avicennia germinans* (mangle negro), *Conocarpus erectus* (botoncillo) y, en menor medida *Laguncularia racemosa* (mangle blanco)]; por manglares de ciénaga (dominados por *A. germinans*, seguida de *R. mangle*) que forman islotes arbóreos dependientes del régimen hidrológico; y petenes, que son islas de vegetación arbórea que se desarrollan alrededor de afloramientos de agua dulce en donde habitan arboles con una altura de hasta 25 m [*R. mangle*, *A. germinans*, *L. racemosa*, *Manilkara zapota* (chicle), *Swietenia macrophylla* (caoba) y *Sabal yapa* (huano)] (Durán-García *et al.*, 2005).

Estas características dan lugar a una gran variedad de microhábitats en los que proliferan diversas especies de peces marinos, dulceacuícolas y estuarinos, así como los estadios larvales, juveniles y adultos de varias especies (Vega-Cedejas, 2004; Vega-Cedejas y Hernández de Santillana, 2004; Arceo-Carranza y Vega-Cedejas, 2009).

## **6.2 Metodología en campo**

Para el presente estudio se ubicaron 12 sitios de muestreo que abarcan todos los ambientes presentes en la laguna de la Carbonera (Tabla 1, Fig. 1). Se llevaron a cabo muestreos mensuales desde abril de 2009 hasta marzo del 2010.

Tabla 1.- Coordenadas de las estaciones de muestreo en el sistema lagunar de la Carbonera, costa norte de Yucatán.

ESTACION	LATITUD NORTE (N)	LONGITUD OESTE (W)
E1	21° 13' 57.2"	89° 53' 25.0"
E2	21° 13' 48.2"	89° 53' 20.5"
E3	21° 13' 46.5"	89° 53' 26.2"
E4	21° 13' 45.3"	89° 53' 35.8"
E5	21° 13' 37.3"	89° 53' 42.5"
E6	21° 13' 23.9"	89° 53' 50.4"
E7	21° 13' 13.4"	89° 53' 52.5"
E8	21° 13' 7.6"	89° 53' 45.3"
E9	21° 13' 8.25"	89° 53' 45.3"
E10	21° 13' 50.8"	89° 53' 11.6"
E11	21° 13' 47.9"	89° 52' 52.7"
E12	21° 13' 56.9"	89° 52' 53"

La captura de los peces se realizó con una red de cerco de playa (chinchorro) de 40 m de longitud, con un copo o bolsa ubicado a la mitad, una caída de 1 m y una abertura de malla de ½ pulgada (Permiso de pesca de fomento No. DGOPA/04031/310510.1940). Todos los individuos recolectados fueron colocados en frascos de plástico, debidamente etiquetados con el lugar, la fecha y la estación de muestreo y fijados con formalina en una concentración del 10 %.

*In situ* se registraron diversos parámetros físico-químicos como son: la salinidad, temperatura del agua (°C) con un multianalizador Yellow Springs Instrument (YSI) modelo 556 MPS y la profundidad con una sondaleza de madera. Las muestras fueron trasladadas y almacenadas en el Laboratorio de Ecología del *campus* Sisal de la UNAM para su posterior procesamiento.

### 6.3 Métodos de laboratorio

Para permitir un mejor manejo de las muestras, los ejemplares se enjuagaron con agua corriente y se sustituyó el formol por alcohol al 70%. Los especímenes se determinaron hasta el nivel de especie con base en las claves taxonómicas de Castro-Aguirre *et al.* (1999) y FAO (2002).

### 6.3.1 Biometrías

Se registraron los datos biométricos de todos los organismos recolectados: número de ejemplar, longitud total (LT  $\pm$  0.1 cm, medida de la punta de la mandíbula a la punta de la aleta caudal), longitud estándar (LE  $\pm$  0.1 cm, medida de la punta de la mandíbula a la base de la aleta caudal), altura máxima del cuerpo (A  $\pm$  0.1 cm, medida en la región del tronco) y peso húmedo (P  $\pm$  0.1 g). Posteriormente, se procedió eviscerar a los organismos registrando el sexo (con base en la diferenciación macroscópica de la gónada), la fase de madurez sexual (con base en los criterios establecidos por Brown-Peterson *et al.* (2011) para desarrollo gonádico), el peso del organismo (P<sub>E</sub>  $\pm$  0.1 g), el peso de la gónada (P<sub>G</sub>  $\pm$  0.01 g), la longitud (L<sub>G</sub>  $\pm$  0.01 cm) y el ancho de la gónada (A<sub>G</sub>  $\pm$  0.01 cm) y el peso del hígado (P<sub>H</sub>  $\pm$  0.01 g).

### 6.3.2 Proporción sexual

Para la identificación del sexo se observaron los organismos en busca de características morfológicas (tamaño de aletas, patrones de coloración, forma del cuerpo) que derivaran del dimorfismo sexual externo. Sin embargo, dada la ausencia de caracteres sexuales secundarios, se procedió a extraer las gónadas de cada individuo para la identificación del sexo. En algunos casos, esto fue posible a simple vista (sobre todo en la especie *S. notata*) mientras que en otros se realizaron observaciones en un microscopio estereoscópico o por medio de la técnica microscópica “squash” (en el caso de *S. testudineus*).

La proporción de sexos mensual se calculó dividiendo el número total de hembras entre el número total de machos obtenidos en cada mes de muestreo. Asimismo, esta proporción se calculó considerando distintas clases de talla. Se utilizó el estadístico de prueba de ji cuadrada ( $X^2$ ) para probar estadísticamente las diferencias en proporción de sexos teórica de 1:1 de acuerdo con Zar (2010):

$$x_c^2 = \frac{(|f_1 - f_2| - 1)^2}{n}$$

donde:

$f_1$  = Proporción observada de hembras

$f_2$  = Proporción observada de machos

El cálculo del número de clases de talla (K) se realizó con base en el método propuesto por Dixon y Kronmal (1965), en el que  $K = 10 \log(n)$ , al contar con una  $n > 50$  organismos.

### **6.3.3 Época de reproducción**

La época de reproducción se estableció analizando tanto la progresión temporal de los valores del índice gonadosomático como a través de la identificación de las fases de desarrollo gonadal durante el ciclo reproductor.

#### **6.3.3.1 Escala de madurez gonadal**

Para establecer la escala empírica según la condición reproductora, se describieron las gónadas de ambos sexos de acuerdo con la coloración, tamaño, consistencia y visibilidad de los ovocitos con lo cual se estableció una clasificación inicial en las distintas fases del ciclo reproductor de los organismos siguiendo los criterios establecidos por Brown-Peterson *et al.* (2011) (ver tablas 2 y 3). Posteriormente se fotografiaron las gónadas de todos los ejemplares con sus respectivos datos, para facilitar la calibración de la escala empírica de desarrollo gonádico con la microscópica.

Para establecer la escala a nivel microscópico se seleccionaron gónadas de ambos sexos (de cada mes de muestreo) en las diferentes fases de desarrollo, según la escala empírica inicial. Las muestras de las gónadas se procesaron con la técnica histológica de rutina descrita por Muñetón-Gómez *et al.* (2000) (ver anexo 1) con la finalidad de establecer las distintas fases de desarrollo de los gametos. Los cortes histológicos se realizaron en sentido longitudinal y transversal

con un micrótopo marca Leica. El grosor fue de 5  $\mu\text{m}$  para los machos y de 7  $\mu\text{m}$  para las hembras. Los ovarios de *S. notata* tuvieron también que ser cortados con un espesor de 10  $\mu\text{m}$ . Finalmente, el proceso de tinción fue con la técnica de hematoxilina-eosina (ver anexo 2).

Las laminillas obtenidas se observaron bajo el microscopio y se fotografiaron las formas celulares con una cámara digital Nikon a 10x, 20x, 40x, 60x y 100x. Se hizo una descripción de todo lo observado en la panorámica de la preparación histológica y, siguiendo los criterios establecidos por Brown-Peterson *et al.* (2011) (ver tablas 2 y 3), se asignaron las distintas fases de desarrollo gonádico con base en el estado del ovocito más avanzado presente, independientemente de la frecuencia. Esto bajo el supuesto de que la presencia de un tipo de ovocito en la gónada es indicador de que ha entrado en una fase particular de desarrollo gonádico (Saborido y Junquera, 2004, Sánchez, 2007).

En el caso de *Strongylura notata* fue necesario procesar histológicamente un mayor número de testículos (aprox. un 50% del total). Asimismo, en el estereoscopio se observaron el tamaño y la coloración de los ovocitos presentes en ovarios muy pequeños.

Una vez establecidos los límites de las distintas fases de desarrollo con base en la escala histológica, se procedió a calibrar la escala macroscópica inicial para una mayor certeza en la clasificación de los organismos.

Para describir la actividad reproductora durante el periodo de estudio, se consideraron las frecuencias absolutas mensuales de las fases de desarrollo gonádico de hembras y machos. Se realizaron gráficas de barras y se consideró como época de reproducción al periodo donde se observaron hembras y machos en fases de desarrollo y desove capaz.

Tabla 2.- Descripciones macroscópicas y microscópicas de las fases del ciclo reproductor de los peces de sexo femenino. La duración de cada fase es diferente en cada especie. Algunos de los criterios que figuran en las fases puede variar dependiendo de la especie, la estrategia reproductora, o la temperatura del agua. Se presentan las subfases que se aplican a todos los peces. De acuerdo con Brown-Peterson *et al.* (2011) se pueden definir subfases adicionales a criterio de los investigadores [Tomada y traducida de Brown-Peterson *et al.* (2011)].

<b>Fase</b>	<b>Terminología previa</b>	<b>Rasgos histológicos y macroscópicos</b>
Inmaduro	Virgen, inmaduro.	Ovarios pequeños, frecuentemente claros, no son distinguibles vasos sanguíneos. Presentes ovogonias y ovocitos en PG. No se presenta atresia ni músculos blandos. Pared del ovario delgada y poco espacio entre los ovocitos.
En desarrollo (ovarios iniciando el desarrollo, pero no listos para desovar)	Maduración, desarrollo temprano, maduración temprana, maduración media, previtelogénico.	Aumentan de tamaño los ovarios, vasos sanguíneos cada vez más visibles. Presentes ovocitos en PG, CA. Vitelogénesis primaria y secundaria. No hay evidencia de POFs u ovocitos en Vitelogénesis terciaria. Algunos atrésicos pueden estar presentes.  <i>Subfase de desarrollo temprano:</i> ovocitos en PG y CA solamente.
Desovador capaz (peces desarrollados que son fisiológicamente capaces de desovar en este ciclo).	Maduración, desarrollo tardío, maduración tardía, maduración total, grávida, vitelogénico, parcialmente gastada, completamente desarrollado, prepuesta, final de OM, desove, grávido, ovulado.	Agrandamiento de los ovarios, vasos sanguíneos prominentes. Ovocitos individuales visibles macroscópicamente. Presentes ovocitos en Vitelogénesis terciaria o POFs presentes en desovadores parciales. Presencia de atresia en ovocitos vitelogénicos y / o hidratados. Pueden estar presentes las primeras etapas de la OM.  <i>Subfase de desove activo:</i> ovocitos con GVM, GVBD, hidratación y ovulación.
Regresión (término de desove)	Regresión, postdesove, recuperación, gastado.	Ovarios flácidos, vasos sanguíneos prominentes. Atresia (cualquier etapa) y POFs presentes. Ovocitos con algunos CA y / o vitelogénesis primaria y secundaria.
Regeneración (sexualmente maduro pero inactivo reproductivamente).	Regresión, inactivo, regeneración, recuperación.	Ovarios pequeños, vasos sanguíneos presentes pero reducidos. Sólo ovogonias y ovocitos PG presentes. Músculos blandos, ovario con pared gruesa y / o con atresia gamma / delta o avanzada, puede presentar POFs en degeneración.

CA = alvéolos corticales; GVBD = ruptura de la vesícula germinal; GVM = migración de la vesícula germinal; OM = maduración de los ovocitos; PG = crecimiento primario; POF = folículo postovulatorio complejo; OV1= vitelogénesis primaria; OV2= vitelogénesis secundaria, OV3= vitelogénesis terciaria.

Tabla 3. Descripciones macroscópicas y microscópicas de las fases del ciclo reproductor de los peces de sexo masculino. La duración de cada fase es diferente en cada especie. Algunos de los criterios que figuran en las fases puede variar dependiendo de la especie, la estrategia reproductora, o la temperatura del agua. Se presentan las subfases válidas para todos los peces y, de acuerdo con Brown-Peterson *et al.* (2011) pueden definirse subfases adicionales a criterio del investigador [Tomada y traducida de Brown Peterson *et al.* (2011)].

Fase	Terminología previa	Rasgos histológicos y macroscópicos
Inmaduro (pez que nunca ha desovado).	Virgen, inmaduro.	Testículos pequeños, a menudo claros y filiformes. Sólo presente Sg1; sin luz en lóbulos.
En desarrollo (testículos iniciando crecimiento y desarrollo)	Maduración, desarrollo temprano, maduración temprana.	Testículos pequeños, pero fácilmente identificables. Espermatocistos evidentes a lo largo de los lóbulos. Pueden estar presentes en espermatocistos SG2, SC1, SC2, ST. Sz no presentes en el lumen de los lóbulos o en los conductos espermáticos. GE continuo a lo largo. <i>Subfase de desarrollo tardío:</i> Sg1, Sg2, and Sc1 únicamente.
Eyaculador capaz (peces que están desarrollándose y fisiológicamente son capaces de eyacular en este ciclo)	Maduración media, desarrollo tardío, maduración tardía, parcialmente gastado, maduro, desovador.	Testículos grandes y firmes. Sz presentes en el lumen de los lóbulos y / o conductos espermáticos. Todas las etapas de la espermatogénesis (SG2, SC, ST, Sz) pueden estar presentes. Espermatocistos en los testículos, espermatogénesis activa. GE puede ser continua o discontinua. <i>Subfase de eyaculación activa</i> (macroscópica): Semen liberado con una ligera presión sobre el abdomen. Subfases histológicas basado en la estructura de GE. <i>GE inicial:</i> GE continua en todos los lóbulos a través de los testículos. <i>GE media:</i> GE continua en los espermatocistos, en la periferia de los testículos, GE discontinua cerca de los conductos de los lóbulos. <i>GE Tardía:</i> GE discontinua en todos los lóbulos a lo largo de los testículos.
Regresión (término de eyaculación)	Regresión, regeneración, recuperación, inactivo.	Testículos pequeños y flácidos, sin liberación de semen con la presión. Residuos de Sz en el lumen de los lóbulos y en los conductos espermáticos. Espermatocistos dispersos cerca de la periferia conteniendo SC2, St, Sz. Poca o ninguna actividad de espermatogénesis. La proliferación de las espermatogonias y regeneración de GE es común en la periferia de los testículos.
Regeneración (sexualmente maduro pero inactivo reproductivamente)	Regresión, inactivo, regeneración, recuperación.	Testículos pequeños, a menudo filiformes. No hay espermatocistos. Lumen del lóbulo a menudo inexistente. Proliferación de las espermatogonias a lo largo de los testículos. GE es continua. Pequeñas cantidades de Sz residual ocasionalmente presentes en el lumen de los lóbulos y en los conductos espermáticos.

(GE = epitelio germinal; Sc1 = espermatocito primario; Sc2 = espermatocito secundario; Sg1 = primaria espermatogonias; Sg2 = secundaria espermatogonias; St = espermátida, Sz = espermatozoides).

### 6.3.3.2 Índices

Para describir el ciclo reproductor y delimitar la época de desove de cada especie se obtuvieron los valores del índice gonadosomático, tomado como la relación entre el peso del organismo eviscerado y peso de la gónada de los organismos. Considerando que valores promedio altos indican madurez gonádica y que la disminución de ellos es indicadora de desove (Arellano-Martínez *et al.*, 2001, Saborido y Junquera, 2004, Sánchez, 2007, Hernández, 2008). Las medias mensuales se analizaron estadísticamente por medio de análisis de varianza realizados con el programa Statistica 7.

$$IGS = (P_G / P_E) * 100$$

En donde:

$P_G$  = es el peso de la gónada

$P_E$  = es el peso del organismo eviscerado

A su vez para determinar la posible relación de las reservas energéticas utilizadas en dicho proceso reproductor se calcularon adicionalmente los siguientes índices:

Índice hepatosomático:

$$IHS = (P_H / P_E) * 100$$

En donde

$P_H$  = es el peso del hígado

$P_E$  = es el peso del organismo eviscerado

Factor de condición

$$K = P_E / LT^3$$

En donde

$P_E$  = es el peso del organismo eviscerado (g)

$LT^3$  = es la longitud total (cm), elevada al cubo, del organismo

La relación entre los índices gonadosomático con el índice hepatosomático y factor de condición se estableció por medio de análisis de correlación bivariada.

### 6.3.4 Talla de primera madurez

La talla de primera madurez se define como el tamaño en el que el 50% de las hembras y machos ( $L_{50}$ ) de una muestra representativa de la población (organismos capturados en todas las zonas de muestreo del sitio) han alcanzado la fase II (en desarrollo) de la escala macroscópica de desarrollo (Brown-Peterson *et al.*, 2011). Para obtener la  $L_{50}$  se consideraron los valores de frecuencia de los organismos sexualmente maduros y se obtuvieron los parámetros de una curva logística denominada ojiva de maduración (Hernández, 2008; Saborido y Junquera, 2004; Brouwer y Griffiths, 2005; Hernández, 2012).

$$P_i = \frac{1}{1 + \exp^{-(L_i - L_{50})/a}}$$

Donde:

$P_i$  = Proporción de organismos maduros en el intervalo de talla  $i$

$L_i$  = Longitud del intervalo de talla  $i$

$L_{50}$  = Longitud a la cual el 50% de los organismos son maduros sexualmente

$a$  = ancho de la ojiva

Los parámetros  $a$  y  $L_{50}$  se estimaron bajo el criterio de máxima verosimilitud definido por Brouwer y Griffiths (2005) como:

$$-L = - \sum_{i=1}^n \left[ m_i \times \ln \left( \frac{P_i}{1 - P_i} \right) + n_i \times \ln(1 - P_i) + \ln \left( \frac{n_i}{m_i} \right) \right]$$

Donde:

$n_i$  = es el tamaño de la muestra del intervalo de talla  $i$

$m_i$  = es el número de organismos maduros en el intervalo de talla  $i$

$$\ln \left( \frac{n_i}{m_i} \right)$$

es el coeficiente binomial utilizado de acuerdo a Haddon (2001) ya que se asumió una distribución binomial de los datos de madurez. El coeficiente se define como:

$$\binom{n}{m} = \frac{n!}{m! (n - m)!}$$

Para la especie *Strongylura notata* se obtuvo la  $L_{50}$  únicamente para el caso de las hembras debido a que todos los machos analizados ya se encontraban en una fase avanzada de madurez

### 6.3.5 Fecundidad

La estimación de la fecundidad se realizó por el método gravimétrico para lo cual se seleccionaron hembras de ambas especies que ya hubieran alcanzado la fase III de desarrollo, o desovador capaz, según la escala propuesta por Brown-Peterson *et al.* (2011).

Posteriormente se estableció el tamaño mínimo de muestra representativa para ambas especies considerando como peso ideal aquel en el que la curva de los coeficientes de variación contra los pesos de las submuestras se mantuvo con la mínima variación (Coma *et al.*, 1995; Murua *et al.*, 2003).

Para ello se consideraron 3 submuestras obtenidas en diferentes puntos del ovario. En el caso del *Spherooides testudineus* se contabilizaron los ovocitos vitelogénicos avanzados en 0.01, 0.02, 0.03 y 0.05 g de tejido ovárico. Para el caso de *Strongylura notata* se contaron los ovocitos vitelogénicos avanzados e hidratados en 0.10, 0.20, 0.30 y 0.40 g de muestra.

En el caso del pez globo para estimar la fecundidad potencial total, se analizaron cinco ovarios con un grado de madurez similar de los ovocitos en fase III. De cada uno se extrajeron 3 submuestras de 0.03 g provenientes de la región proximal, media y distal al oviducto. Se contó el número de ovocitos en estado de vitelogénesis avanzada y la fecundidad potencial anual se estimó extrapolando el promedio del número de ovocitos en las submuestras al peso total de la gónada ( $P_G$ ).

Para el pez aguja, se consideraron nueve ovarios, con ovocitos en distintos grados de madurez dentro de la fase III, pertenecientes a individuos de las clases de talla 40.3-45.1 cm LT y 37.6-40.2 cm LT. Se obtuvieron 3 submuestras de 0.30 g (región proximal, media y distal al oviducto) de cada uno, con las cuales se estimó la fecundidad parcial, extrapolando la media del número de ovocitos hidratados cuantificados en las submuestras, al peso total de la gónada. La fecundidad potencial anual se estimó de la misma forma contando los ovocitos en estados de vitelogénesis avanzada e hidratación.

La expresión general para el cálculo de la fecundidad (F) sugerida por Murua *et al.* (2003) es la siguiente:

$$F = \frac{\left[ \sum_i \frac{O_i}{P_s} \right]}{n} * PG$$

En donde:

$O_i$ = Número de ovocitos contabilizados en la submuestra.

$P_s$ = Peso de la submuestra.

$P_G$ = peso del ovario.

### **6.3.6 Variables ambientales**

El análisis de la distribución de las especies en relación con los factores ambientales que predominaron en el sitio durante el ciclo de muestreo se llevó a cabo con base en los resultados obtenidos por Jerónimo *et al.* (2012) acerca de las variaciones de temperatura, salinidad y profundidad registradas en las 4 zonas en las cuales se dividió a la laguna según sus características fisicoquímicas.

## 7. RESULTADOS

### 7.1 Biometrías

#### 7.1.1 *Sphoeroides testudineus*

De los muestreos realizados durante el período 2009-2010 y distribuidos en los 12 meses y las 12 estaciones de muestreo, se obtuvieron un total de 445 organismos, 319 hembras y 119 machos, mostrando un mayor número en el mes de julio y uno menor en el mes de agosto (*Figura 2*).

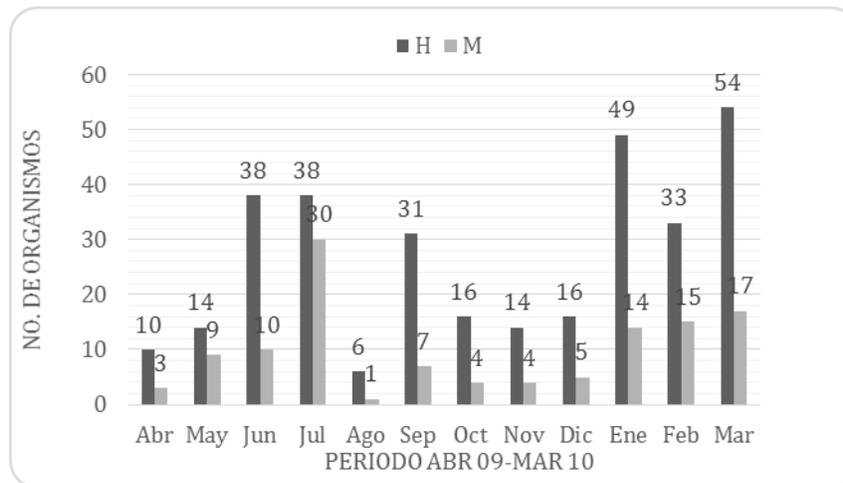


Figura 2.- Distribución mensual (abril 09-marzo10) del número de organismos de *Sphoeroides testudineus* en la laguna de la Carbonera. Machos (M) y hembras (H).

En cuanto a sus características biométricas se obtuvieron organismos representativos en un amplio intervalo de talla y peso, así como en longitud y peso de las gónadas (*Tabla 4*).

Tabla 4.- Datos biométricos obtenidos de organismos de *Sphoeroides testudineus*.

Característica	Valor mínimo	Valor máximo
Longitud total (cm)	4.09	26.5
Longitud estándar (cm)	3.15	22.0
Peso total (g)	1.7	433.3
Peso eviscerado (g)	1.1	330.7
Peso de la gónada (g)	0.0023	37.9
Longitud de la gónada (g)	0.28	7.76

### 7.1.2 *Strongylura notata*

Durante el período de muestreo se capturaron 227 organismos de *Strongylura notata* de los cuales 110 fueron machos y 117 hembras. Las mayores capturas se registraron durante los meses de agosto y septiembre. Esta especie no estuvo representada en los meses de noviembre y diciembre (Figura 3).

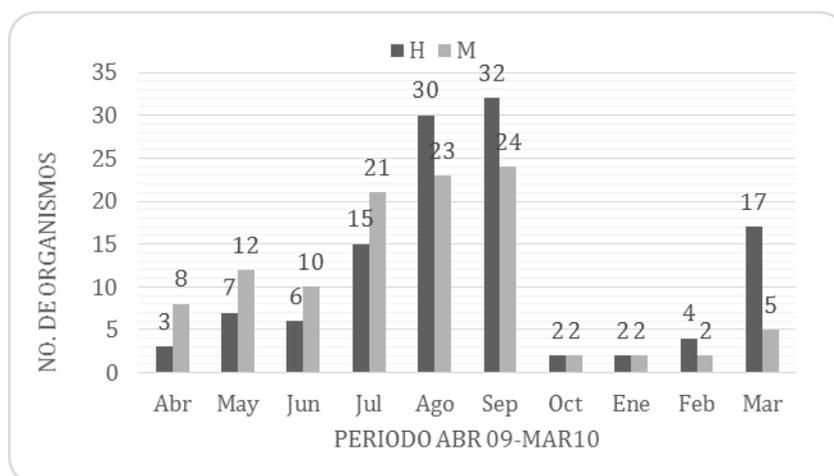


Figura 3.- Distribución mensual (abril 09-marzo10) del número de organismos de *Strongylura notata* en la laguna la Carbonera. Machos (M) y hembras (H)

En cuanto a sus características biométricas se obtuvieron organismos representativos en un amplio intervalo de pesos y tallas, sin embargo no se capturaron los representantes de las tallas más pequeñas. Respecto a la longitud de las gónadas se encontró una mayor talla en las gónadas derechas (Tabla 5).

Tabla 5.- Datos biométricos obtenidos de organismos de *Strongylura notata*.

Característica	Valor mínimo	Valor máximo
Longitud total (cm)	17.3	47.7
Longitud estándar (cm)	15.2	43.5
Peso total (g)	7.4	231.0
Peso eviscerado (g)	6.8	125.5
Peso de la gónada (g)	0.0053	12.8
Longitud de la gónada derecha (g)	1.8	12.9
Longitud de la gónada izquierda (g)	1.1	11.5

## 7.2 Proporción de sexos

En ambas especies, producto de la observación de sus características morfológicas externas, se encontró que se trata de especies sin ningún tipo de dimorfismo sexual por lo que la determinación del sexo se obtuvo de la observación directa de las gónadas. Con base en esta observación se determinó que se trata de especies que presentan sexos separados (dioicas y gonocóricas).

### 7.2.1 *Spherooides testudineus*

#### 7.2.1.1 Proporción mensual

La proporción mensual de sexos encontrada durante el ciclo de estudio muestra que predominan las hembras de forma significativa desde el mes de septiembre hasta el mes de marzo y en el mes de junio (*Tabla 6*). La proporción total durante el ciclo anual fue de 2.7:1 H: M.

Tabla 6.- Proporción de sexos de *Spherooides testudineus* durante el periodo abril de 2009 a marzo 2010. Se indica la diferencia significativa de la proporción 1:1 con base en  $\chi^2$ .

Mes	Hembras (n)	Machos (n)	Proporción H:M	$\chi^2$	P
Abr	10	3	3.3	2.77	0.096
May	14	9	1.6	0.70	0.404
Jun	38	10	3.8	15.19	*0.000
Jul	38	30	1.3	0.72	0.396
Ago	6	1	6.0	2.29	0.131
Sep	31	7	4.4	13.92	*0.000
Oct	16	4	4.0	6.05	*0.014
Nov	14	4	3.5	4.50	*0.034
Dic	16	5	3.2	4.76	*0.029
Ene	49	14	3.5	18.35	*0.000
Feb	33	15	2.2	6.02	*0.014
Mar	54	17	3.2	18.25	*0.000

\*(P<0.05)

### 7.2.1.2 Proporción de sexos por clases de talla

La proporción de sexos calculada considerando distintas clases de talla (27 clases) de los organismos capturados muestra que en los intervalos 10.02-10.87 y 18.49-21.88 cm de LT existen diferencias significativas, en las cuales se observa una dominancia de las hembras. A partir del intervalo correspondiente a los 22 cm y hasta la talla máxima encontrada, los machos estuvieron ausentes (*Tabla 7*).

Tabla 7.- Proporción de sexos por intervalos de talla de la especie *S. testudineus*. Se indica la relación significativa con base en  $X^2$ .

Clases de talla	Intervalos de talla (cm)	Machos (n)	Hembras (n)	Proporción M:H	$X^2$	P
1	4.09-4.94	1	3	3.0	2.25	0.134
2	4.94-5.78	1	4	4.0	3.20	0.074
3	5.78-6.63	4	7	1.8	1.45	0.229
4	6.63-7.48	6	4	0.7	0.10	0.752
5	7.48-8.33	1	4	4.0	3.20	0.074
6	8.33-9.17	0	4	-	-	-
7	9.17-10.02	2	1	0.5	0.00	1.000
8	10.02-10.87	1	5	5.0	4.17	*0.041
9	10.87-11.71	10	6	0.6	0.56	0.454
10	11.71-12.56	9	4	0.4	1.23	0.267
11	12.56-13.41	5	6	1.2	0.36	0.549
12	13.41-14.26	9	4	0.4	1.23	0.267
13	14.26-15.10	12	11	0.9	0.00	1.000
14	15.10-15.95	14	10	0.7	0.38	0.538
15	15.95-16.80	11	15	1.4	0.96	0.327
16	16.80-17.64	10	15	1.5	1.44	0.230
17	17.64-18.49	8	15	1.9	2.78	0.095
18	18.49-19.34	6	27	4.5	14.67	*0.000
19	19.34-20.19	3	26	8.7	19.86	*0.000
20	20.19-21.03	5	35	7.0	24.03	*0.000
21	21.03-21.88	3	23	7.7	16.96	*0.000
22	21.88-22.73	0	35	-	-	-
23	22.73-23.57	0	25	-	-	-
24	23.57-24.42	0	19	-	-	-
25	24.42-25.27	0	6	-	-	-
26	25.27-26.12	0	6	-	-	-
27	26.12-26.96	0	1	-	-	-

\*(P<0.05)

Aproximadamente el 50% de los organismos capturados se encontraron entre los 4.09 y los 18.49 cm LT, con representantes de ambos sexos. La talla máxima registrada para los machos fue de 21.7 cm y fue entre las hembras donde se registraron las mayores longitudes (*Figura 4*).

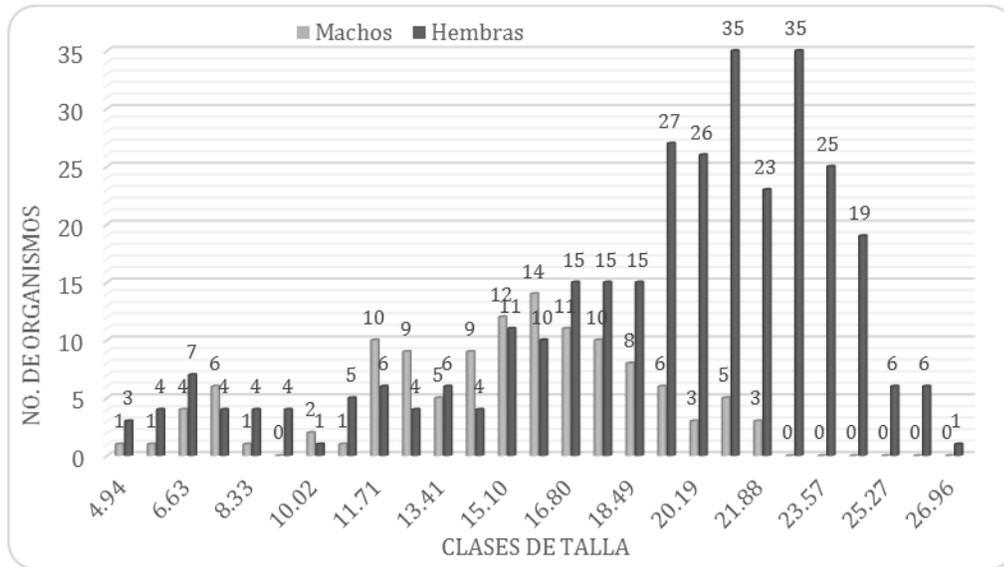


Figura 4.- Frecuencia absoluta de machos y hembras de *S. testudineus* por clases de talla.

### 7.2.1.3 Proporción por fases de desarrollo

En cuanto a la proporción de sexos correspondiente a las distintas fases de desarrollo del pez globo se observó un mayor número de hembras en las fases II a la V, siendo mucho más significativa la diferencia en las dos últimas fases (*Tabla 8*).

Tabla 8.- Proporción sexual obtenida por fases de desarrollo para *Sphoeroides testudineus*. Se indica la relación significativa con base en  $X^2$ .

Fases de desarrollo	Machos	Hembras	Proporción M:H	n	$X^2$	P
I	43	48	1.12	91	0.3956	0.529368
II	40	88	2.20	128	18.7578	*0.000015
III	21	51	2.43	72	13.3472	*0.000259
IV	9	78	8.67	87	56.3218	*0.000000
V	8	56	7.00	64	37.5156	*0.000000

\*(P<0.05)

## 7.2.2 *Strongylura notata*

### 7.2.2.1 Proporción mensual

En la proporción mensual de sexos encontrada durante el ciclo de muestreo se observó una proporción 1:1 únicamente durante los meses de octubre y enero. En los meses de abril a julio dominaron los machos y en los meses de agosto, septiembre, febrero y marzo la dominancia fue de las hembras, sin embargo únicamente en el mes de marzo se presentó una diferencia significativa en cuanto la proporción H: M (Tabla 9). La proporción total durante el ciclo anual fue de 1.08:1 H: M.

Tabla 9.- Proporción de sexos de *Strongylura notata* durante el período abril 2009 a marzo 2010. Se indica la relación significativa con base en  $X^2$ .

Mes	Hembra (n)	Machos (n)	Proporción H:M	$X^2$	P
Abr	3	8	0.4	3.273	0.070
May	7	12	0.6	1.895	0.169
Jun	6	10	0.6	1.563	0.211
Jul	15	21	0.7	1.361	0.243
Ago	30	23	1.3	0.679	0.410
Sep	32	24	1.3	0.875	0.350
Oct	2	2	1.0	0.250	0.617
Ene	2	2	1.0	0.250	0.617
Feb	4	2	2.0	0.617	0.432
Mar	17	5	3.4	5.500	*0.019

\*( $P < 0.05$ )

### 7.2.2.2 Proporción por clases de talla

En cuanto a la suposición de la proporción 1:1 de machos y hembras, esta se encontró únicamente en los intervalos 21.17-22.46 y 35.36-36.65. En los restantes hubo una dominancia similar de cada sexo, observándose diferencias significativas solo en los intervalos 18.59-19.88 y 26.33-27.62. Particularmente la mayor proporción de machos fueron de tallas pequeñas ya que la talla máxima

registrada para estos fue de 40.2, dejándoles la dominancia a las hembras en los intervalos de mayor longitud (*Tabla 10*).

Tabla 10.- Proporción de sexos por intervalos de talla para *S. notata* durante el período abril 2009 a marzo 2010. Se indica la relación significativa con base en  $X^2$ .

Clases de talla	Intervalos de talla (cm)	Machos (n)	Hembras (n)	Proporción H:M	$X^2$	P
1	17.30-18.59	4	1	0.3	0.800	0.371
2	18.59-19.88	13	2	0.2	6.667	*0.010
3	19.88-21.17	6	13	2.2	3.368	0.066
4	21.17-22.46	14	14	1	0.036	0.850
5	22.46-23.75	15	7	0.5	2.227	0.136
6	23.75-25.04	7	11	1.6	1.389	0.239
7	25.04-26.33	7	6	0.9	0.000	1.000
8	26.33-27.62	1	6	6	5.143	*0.023
9	27.62-28.91	9	4	0.4	1.231	0.267
10	28.91-30.20	6	3	0.5	0.444	0.505
11	30.20-31.49	7	3	0.4	0.900	0.343
12	31.49-32.78	7	5	0.7	0.083	0.773
13	32.78-34.07	8	7	0.9	0.000	1.000
14	34.07-35.36	3	7	2.3	2.500	0.114
15	35.36-36.65	2	2	1	0.250	0.617
16	36.65-37.94	0	6	6	-	-
17	37.94-39.24	0	7	7	-	-
18	39.24-40.53	1	3	3	2.250	0.134
19	40.53-41.82	0	4	4	-	-
20	41.82-43.11	0	2	2	-	-
21	43.11-44.40	0	1	1	-	-
22	44.40-45.69	0	2	2	-	-
23	45.69-46.98	0	0	0	-	-
24	46.98-48.27	0	1	1	-	-

\*( $P < 0.05$ )

La longitud total de los organismos obtenidos osciló entre 17.3 y 47.7 cm, aunque la mayor parte de la población estuvo representada por organismos de tallas pequeñas (*Figura 5*), alcanzándose el 50 % de la población aproximadamente en el intervalo de longitud de 25.04-26.33 cm de LT.

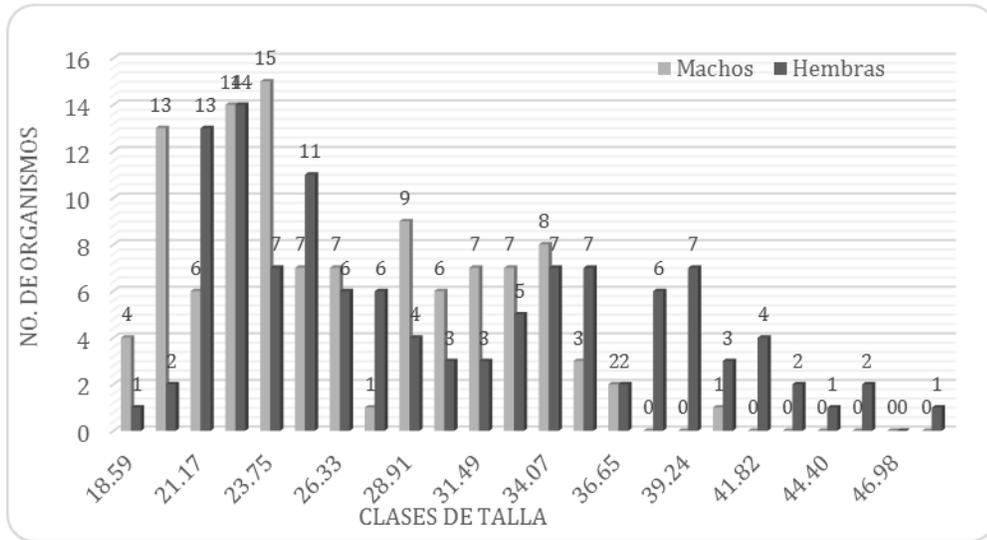


Figura 5.- Frecuencia absoluta de machos y hembras en las diferentes clases de talla (LT) de *S. notata*

### 7.2.2.3 Proporción por fases de desarrollo

En cuanto a la proporción de sexos por fases de desarrollo solo pudieron obtenerse para las fases III y IV debido a que no hubo presencia de machos en las fases anteriores. Se observó una diferencia bastante significativa en la fase III ya que en ella se agrupó el mayor número de machos (*Tabla 11*).

Tabla 11.- Proporción sexual obtenida por fases de desarrollo para la especie *Strongylura notata*. Se indica la relación significativa con base en  $\chi^2$ .

Fases de desarrollo	Machos	Hembras	Proporción M:H	n	$\chi^2$	P
I	-	18	-	18	-	-
II	-	21	-	21	-	-
III	99	59	0.6	158	9.6	*0.0019
IV	11	19	1.7	30	2.7	0.1003

\*( $P < 0.05$ )

## **7.3 Época de reproducción**

### **7.3.1 *Spherooides testudineus***

#### **7.3.1.1 Escala de madurez gonadal**

Se realizó la observación macroscópica de las gónadas de *S. testudineus* para la descripción de la escala empírica de desarrollo tanto de machos como de hembras según los criterios de Brown-Peterson *et al.* (2011).

##### **7.3.1.1.1 Descripción macroscópica de gónadas**

Los ovarios de *S. testudineus* se posicionan en el organismo de tal manera que la parte distal y más ancha de la gónada colinda con la boca del estómago y el hígado. En cambio, la parte más angosta se ubica en la sección cercana al gonoducto que desemboca en el poro genital del organismo. Están formados por dos lóbulos irregulares o asimétricos, unidos por medio de una membrana. La pared ovárica es gruesa muy al inicio del crecimiento y en las últimas fases de desarrollo, mientras que es más delgada durante la fase de desarrollo y maduración lo que permite observar a simple vista los pequeños ovocitos contenidos en el ovario. Los ovarios adquieren diversas formas, tamaños y coloraciones conforme se desarrollan (*Tabla 12*).

Los testículos de *S. testudineus* también cambian de apariencia conforme avanzan en su desarrollo. Están formados por dos lóbulos en forma de sacos alargados asimétricos, más largos y delgados que los lóbulos de los ovarios. Se fusionan entre sí por medio de una membrana translúcida con algunas manchas de color negro (*Tabla 13*).

Tabla 12.- Descripción macroscópica de las fases de desarrollo del ovario de *S. testudineus*.

Fase de desarrollo	Descripción macroscópica	Apariencia macroscópica
Inmaduro (I)	Dos pequeños sacos traslúcidos y alargados que van adquiriendo una coloración anaranjada casi transparente. Es posible observar las lamelas y los vasos sanguíneos.	
Desarrollo (II)	Forma globosa e irregular (aunque el lóbulo izquierdo adquiere un mayor tamaño y una forma ligeramente triangular), la coloración se vuelve más opaca y los vasos sanguíneos apenas se distinguen.	
Desove Capaz (III)	Los ovarios alcanzan su máximo peso y tamaño, ocupando más de la mitad de la cavidad celómica, adquieren una forma de pulmón invertido. Los vasos sanguíneos son muy evidentes y los ovocitos resaltan debido a que se encuentran altamente pigmentados, lo cual proporciona a la gónada un aspecto granular y una coloración naranja ligeramente brillante.	
Regresión (IV)	Tienen la apariencia de dos sacos desinflados con la coloración más oscura u opaca y los vasos sanguíneos son aún evidentes.	
Regeneración (V)	Tienen la apariencia de dos sacos rellenándose con coloración opaca y consistencia carnosa. Los vasos sanguíneos son menos evidentes que en la fase de regresión y la pared ovárica es gruesa y ligeramente arrugada.	

Tabla 13.- Descripción macroscópica de las fases de desarrollo del testículo de *S. testudineus*.

<b>Fase de desarrollo</b>	<b>Descripción macroscópica</b>	<b>Apariencia macroscópica</b>
Inmaduro (I)	Durante esta fase los testículos están formados por dos lóbulos de coloración marfil opaco y su consistencia es lisa, aunque se presenta una pequeña porción de color más pálido y consistencia rugosa en la parte intermedia (unida a la membrana).	
Desarrollo (II)	Durante el desarrollo, la forma de los testículos se vuelve más almendrada, su coloración es más anaranjada, con algunos pigmentos negros y la consistencia es carnosa. La porción rugosa es de color más claro.	
Eyacuación Capaz (III)	En esta fase, la forma de los testículos es parecida a la de los ovarios en esta misma etapa. Sin embargo, su tamaño es mucho más pequeño. Su coloración se torna crema con pigmentaciones negras. La consistencia es carnosa y lisa en la parte de la periferia y más clara y rugosa en la parte central colindante con la membrana.	
Regresión (IV)	Durante esta fase, los testículos adquieren una apariencia de sacos ligeramente desinflados.	

### 7.3.1.1.2 Descripción microscópica de las gónadas

La estructura morfológica interna de los ovarios del pez globo corresponde a la condición cistovárica al ser estructuras saculares con un lumen en el que se desarrollan las lamelas desde su parte periférica y hacia la luz ovárica. Estas últimas están formadas por el estroma y el epitelio germinal a partir del cual se inicia el desarrollo de las ovogonias que posteriormente darán lugar a los ovocitos y al óvulo (Grier *et al.*, 2009).

Durante las diferentes fases de desarrollo de los ovarios se presentan ovocitos en distintos estados de maduración (*Tabla 14*). Las estructuras asociadas a ellos, como los vasos sanguíneos, filamentos de fijación, los complejos foliculares o la presencia de folículos atrésicos, también nos permiten identificar en qué fase del ciclo reproductor se encuentra el organismo. *S. testudineus* se reproduce en múltiples ocasiones durante su ciclo de vida (iteroparidad) y el desarrollo de sus ovocitos se presenta de manera sincrónica culminando con la liberación total de los huevos en un único desove durante la temporada reproductiva.

Posteriormente, los ovarios entran en una fase de regresión y regeneración para poder reproducirse nuevamente en la siguiente temporada. En la *Tabla 15* se especifican las características histológicas correspondientes a cada fase de desarrollo del ovario de esta especie.

La estructura de los testículos del pez globo corresponde a la forma lobular y del tipo no restringido a la periferia, es decir, pueden encontrarse espermatogonias dispersas a lo largo de la pared de los lóbulos y no únicamente en la zona distal cercana a la periferia. Este tipo de desarrollo es característico de los neoteleósteos (excepto en los órdenes Beloniformes, Atheriniformes y Cyprinodontiformes) (Grier y Uribe, 2009; Parenti y Grier, 2004; Knapp y Carlisle, 2009) y en él, el compartimento germinal se extiende desde la periferia hasta la terminación de los lóbulos e inicio de los conductos espermáticos. La proliferación de las espermatogonias se da a través de divisiones celulares por mitosis y

posteriormente los espermatocitos inician con la división meiótica hasta culminar con la formación de 4 espermatozoides por cada espermatocito. Las diferentes etapas de desarrollo de las células germinales en machos se describen a continuación (*Figura 6*).

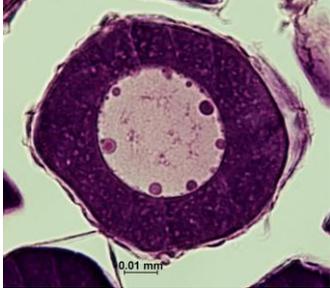
**Espermatocitos primarios:** Durante el inicio de la primera división meiótica, los espermatocitos primarios se diferencian de las espermatogonias. Se trata de células con un núcleo muy grande y altamente acidófilas.

**Espermatocitos secundarios:** Son células redondas de menor tamaño que los espermatocitos primarios. Estas células son el resultado de la primera división meiótica y aunque son muy similares a las de la fase anterior, se distinguen por presentar un diámetro más pequeño que los espermatocitos primarios.

**Espermátidas:** Las espermátidas, son originadas como resultado de la segunda división meiótica. Son células muy pequeñas con mayor afinidad a la hematoxilina. Tienen un núcleo pequeño que ahora cuenta con la mitad del material genético del organismo.

**Espermatozoides:** La diferenciación de las espermátidas da como resultado a los espermatozoides, los cuales se caracterizan por ser redondos y muy pequeños, tan afines a la hematoxilina que adquieren un color azulado. Presentan un flagelo largo y eosinófilo.

Tabla 14.- Descripción de los diferentes estados de desarrollo de los ovocitos de *S. testudineus*.

Estados de ovogénesis	Descripción	Imágenes
Ovocito con un nucléolo en crecimiento primario (PG)	Ovocitos pequeños envueltos en una capa delgada de células prefoliculares. Núcleo esférico ubicado en el centro con un nucléolo de gran tamaño en comparación con otros estados de maduración y poco citoplasma. Inicio de la basofilia otorgándole un color morado intenso.	
Cromatina perinucleolar en crecimiento primario (PG)	Ovocitos de mayor tamaño con un núcleo (vesícula germinal) también aumentado de tamaño y múltiples nucléolos ubicados en la periferia. El citoplasma teñido de color morado, aunque pueden observarse ligeramente vacuolas en el citoplasma (cuerpos de Balbiani). Rodeado de una sola capa de células foliculares.	
Alvéolos corticales (AC)	Se observan los ovocitos, numerosas vesículas o alvéolos corticales en forma de esferas huecas teñidas ligeramente de azul y formando varias filas en la periferia del citoplasma. Puede también distinguirse el inicio de la formación del corión (zona radiata, membrana vitelina, zona pelúcida).	
Vitelogénesis primaria (OV1)	Los ovocitos presentan en la periferia del citoplasma pequeños glóbulos llenos de vitelo (al principio de tamaño pequeño) intercalados con glóbulos de grasa. La pared folicular se ha estratificado y pueden distinguirse claramente la zona radiata, la granulosa y la teca.	

Vitelogénesis  
secundaria  
(OV2)

Los ovocitos han aumentado considerablemente de tamaño y los glóbulos de vitelo son también más grandes y se encuentran dispersos en todo el citoplasma intercalados con algunas moléculas de grasa.



Vitelogénesis  
terciaria (OV3)

Al finalizar la vitelogénesis, el citoplasma de los ovocitos de esta especie son de mayor tamaño y se encuentran cubiertos en su totalidad por glóbulos de vitelo aunque sin fusionar (no se fusiona en ningún momento) e intercalado por numerosos glóbulos de grasa.



Maduración  
del ovocito  
(MO)

En este estado se puede distinguir la migración del núcleo, rodeado de moléculas de grasa, hacia la periferia del citoplasma del ovocito y la formación del micrópilo (abertura por donde se producirá la fertilización) en la zona radiata.

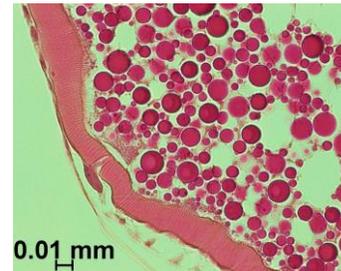
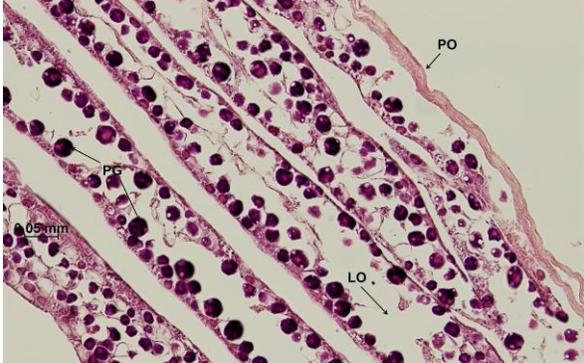
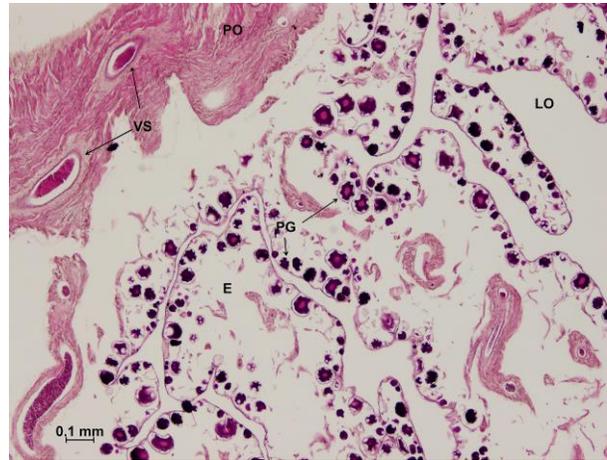


Tabla 15.- Rasgos histológicos correspondientes a las diferentes fases de desarrollo de los ovarios de *S. testudineus*.

Fase	Rasgos histológicos	Apariencia microscópica
Inmaduro (I)	Presentes ovogonias (Oo) y ovocitos en crecimiento primario (PG). No se presenta atresia ni músculos blandos. Pared del ovario es delgada y hay poco espacio entre los ovocitos.	
En desarrollo (II)	Presentes ovocitos en crecimiento primario (PG), Alvéolos corticales (CA), vitelogénesis primaria (OV1) y vitelogénesis secundaria (OV2).	
Desovador capaz (III)	Presentes algunos ovocitos en fase de crecimiento primario (PG) aunque en su mayoría pueden distinguirse ovocitos en vitelogénesis terciaria (OV3) pero el vitelo no llega a fusionarse. Presentes glóbulos de grasa (GG). Ovocitos con migración de la vesícula germinal (GVM) y micrópilo.	

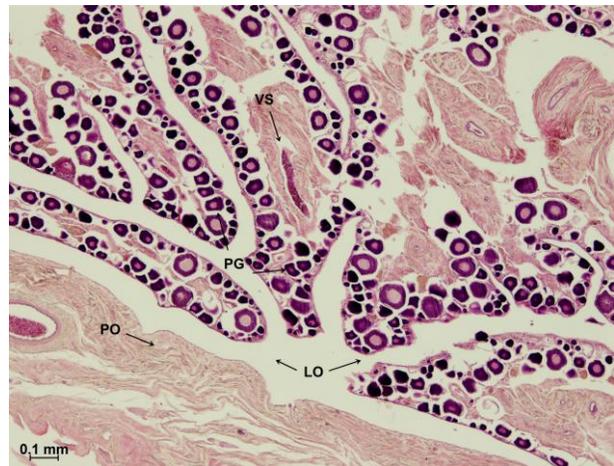
Regresión  
(IV)

Existe mucho espacio en el estroma (E) entre los ovocitos. Ovocitos en crecimiento primario (PG) y Vasos sanguíneos (VS) presentes. Pueden presentarse también ovocitos con alvéolos corticales (CA) y/o vitelogénesis primaria y secundaria (OV2). Atrésias y POFs.



Regeneración  
(V)

Sólo ovogonias (Oo) y ovocitos en desarrollo primario (PG) presentes. Músculos blandos (MB), vasos sanguíneos (VS) dilatados, ovario con pared (PO) gruesa. Pueden presentarse ovocitos atrésicos y folículos postovulatorios (POFs) en degeneración.



En la espermiación los espermatozoides son liberados al lumen de los lóbulos y continúan a los conductos espermáticos para su liberación (Grier, 2002: Grier y Uribe 2009; Knapp y Carlisle, 2009). En el presente trabajo se busca ubicar las distintas fases del desarrollo testicular propuestas por Brown-Peterson *et al.* (2011) (Tabla 16).

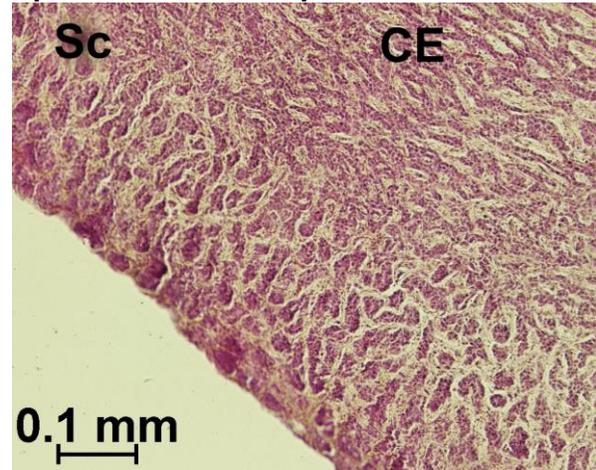


Figura 6.- Etapas de la espermatogénesis en *S. testudineus*. Espermatocitos (Sc), Espermátidas (St) y espermatozoides (Sz).

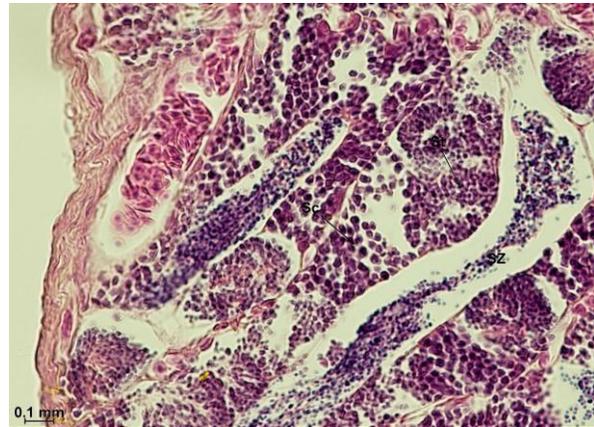
Tabla 16.- Rasgos histológicos correspondientes a las diferentes fases de desarrollo de los testículos de *S. testudineus*.

Fase	Rasgos histológicos
Inmaduro (I)	Presentes únicamente espermatogonias y espermatocitos (Sc) en la zona germinal. Conductos espermáticos (CE) vacíos.

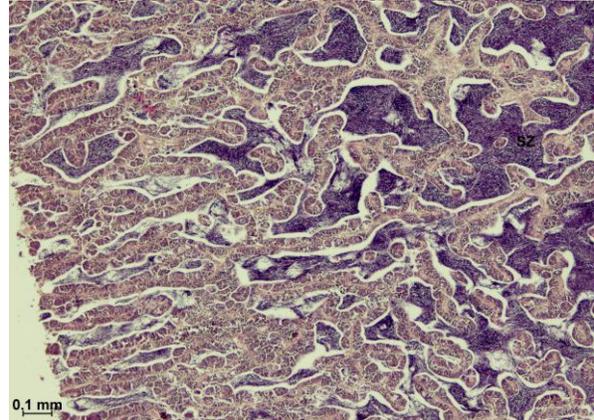
**Apariencia microscópica**



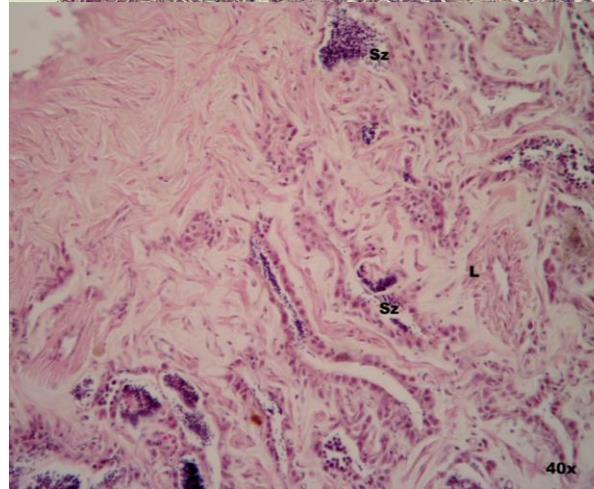
En desarrollo (II) Presentes todos los estadios de la espermatogénesis: espermatocitos (Sc), espermatidas (St) y espermatozoides (Sz). Espermatozoides presentes en los lóbulos.



Eyacuación capaz (III) Espermatozoides (Sz) presentes en el lumen de los lóbulos y / o conductos espermáticos. Todas las etapas de la espermatogénesis (SG, SC, ST, Sz) pueden estar presentes. Espermatogénesis activa.



Regresión (IV) Muchos lóbulos (L) vacíos. Residuos de espermatozoides (Sz) en el lumen de los lóbulos y en los conductos espermáticos. Poca o ninguna actividad de espermatogénesis.



Con base en la escala de madurez establecida con anterioridad y la frecuencia de organismos registrados se deriva que entre los meses de junio y diciembre se presentó el mayor número de hembras en las fases de desarrollo II y

III (Brown-Peterson, 2011) y a partir de enero, se incrementa el número de ejemplares en las fases I, II, IV y V (Figura 7).

En cuanto a los machos, las frecuencias mensuales en el número de organismos en las diferentes fases de desarrollo no muestran un patrón que permita inferir la existencia de una temporada de reproducción, ya que hubo organismos en fases de eyaculación capaz en la mayor parte del ciclo de muestreo (Figura 8).

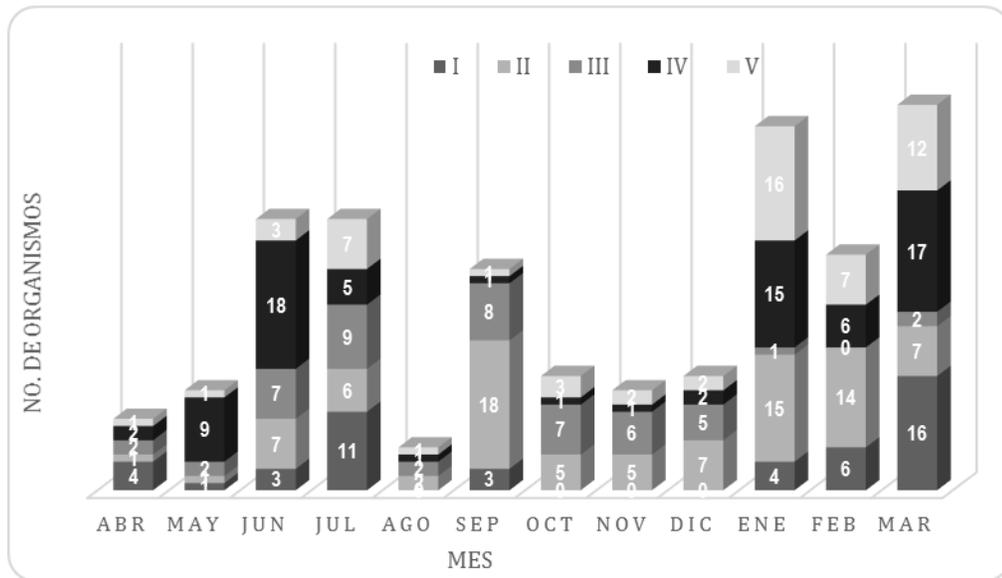


Figura 7.- Variación mensual del número de hembras en diferentes fases de desarrollo (de acuerdo con la nomenclatura de Brown-Peterson *et al.*, 2011) de *S. testudineus* en la laguna de la Carbonera (período abril 2009 a marzo 2010).

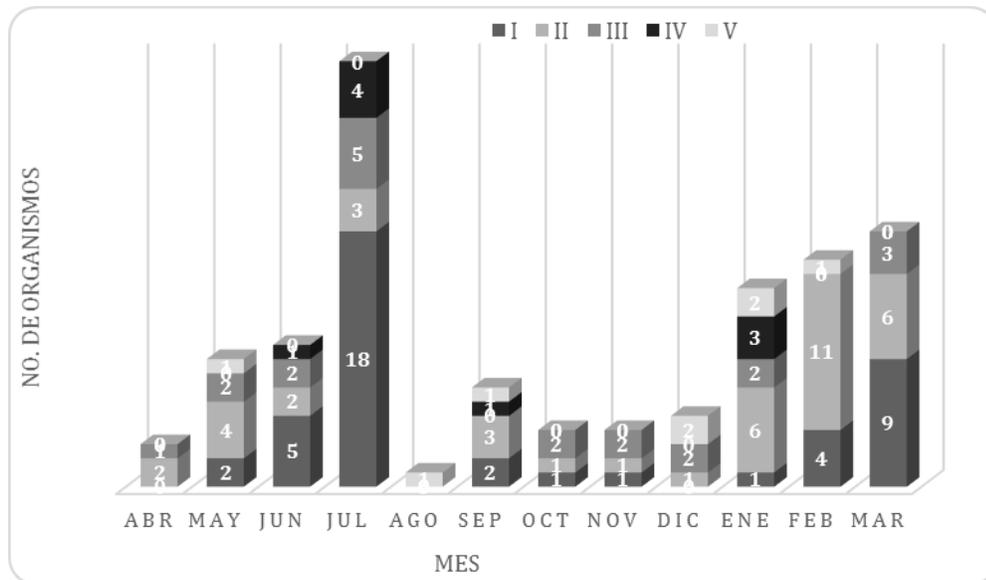


Figura 8.- Variación mensual del número de machos en diferentes fases de desarrollo de *S. testudineus* en la laguna de la Carbonera (período abril 2009 a marzo 2010).

### 7.3.1.2 Índices

El valor mínimo del índice gonadosomático fue de 0.04 en el caso de los machos y de 0.07 para las hembras. Los valores máximos fueron de 5.09 para los machos y 21.00 para las hembras.

El análisis mensual del IGS muestra que existen diferencias significativas ( $kw=66.58$ ;  $P<0.05$ ) en las hembras. Se observa un incremento paulatino en los valores del índice a partir del mes de junio y hasta el mes de noviembre (*Figura 9*). La prueba *post hoc* indica que las diferencias se atribuyen a los valores registrados en octubre y noviembre (*Tabla 17*).

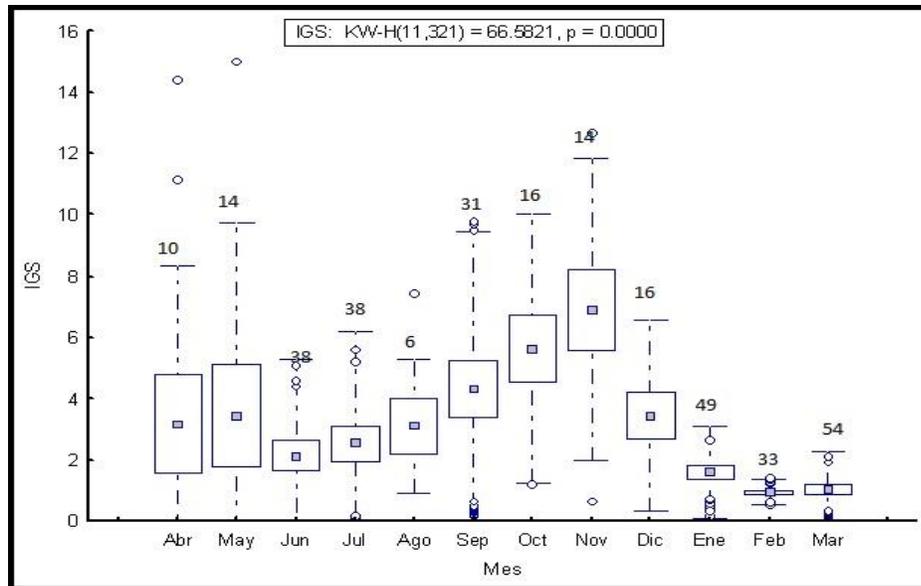


Figura 9.- Variación mensual del índice gonadosomático (IGS) para las hembras de *S. testudineus* en la laguna de la Carbonera (período abril 2009 a marzo 2010). Se muestran los valores medios (se señala el número de individuos, n), errores estándar y las desviaciones estándar.

Tabla 17.- Comparación múltiple *Post hoc* de medias mensuales del IGS en hembras de *S. testudineus*.

Prueba Kruskal-Wallis: H ( 11, N= 321) =66.58212 p =.0000

	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar
Abr	1	1	1	1	1	*0.04603	0.072759	1	1	1	1
May		1	1	1	1	0.175757	0.273458	1	1	1	1
Jun			1	1	1	*0.01034	*0.02515	1	1	1	1
Jul				0.923187	1	*0.00081	*0.00252	1	1	1	1
Ago					1	1	1	1	1	0.256812	0.073869
Sep						0.070363	0.136893	1	1	1	0.399411
Oct							1	1	*0.01807	*0.00005	*0.00000
Nov								1	*0.04391	*0.0002	*0.00000
Dic									1	0.368746	*0.045924
Ene										1	0.185989
Feb											1

\*P<0.05

Tomando en cuenta los resultados obtenidos con anterioridad en la escala empírica e histológica de madurez y los valores del IGS, se puede establecer que la temporada de reproducción para las hembras de la especie *Sphoeroides testudineus* abarca de junio a enero, con un pico de desove localizado en octubre y noviembre.

El análisis mensual de las medias del IGS en el caso de los machos no arrojó la existencia de variaciones significativas ( $kw=13.26$  y  $p=0.27$ ), corroborando los resultados obtenidos en las escalas de madurez empírica e histológica con lo cual se puede determinar una aparente disposición de los machos a reproducirse durante todo el ciclo anual. (Figura 10).

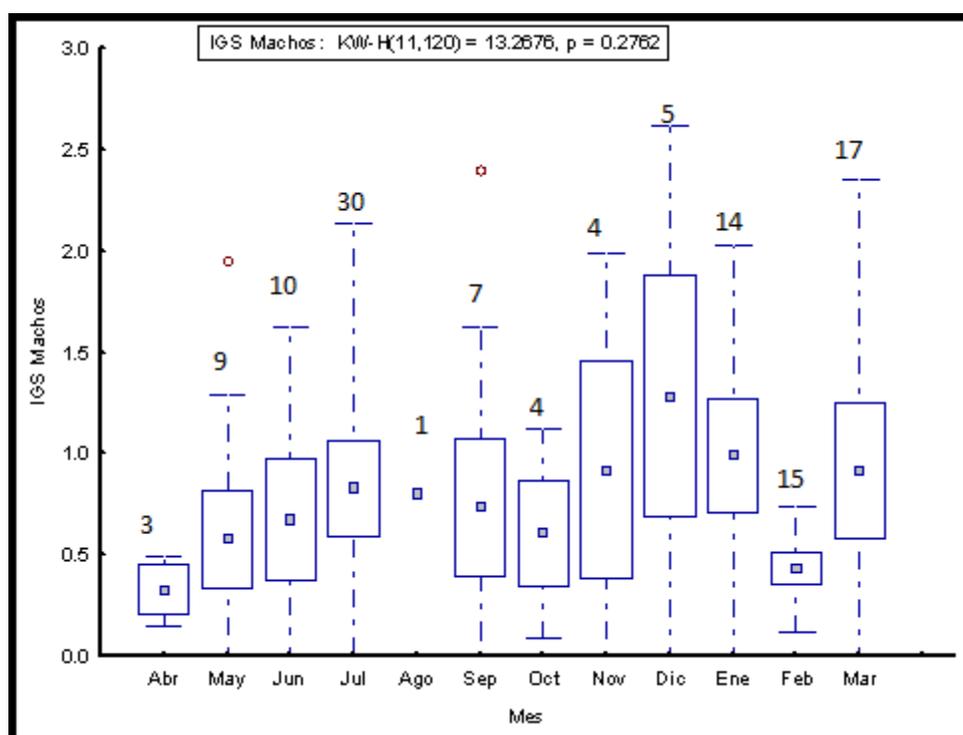


Figura 10.- Variación mensual de las medias (se señala el número de individuos, n), el error estándar y la desviación estándar del índice gonadosomático (IGS) para los machos de *S. testudineus* en la laguna de la Carbonera (período abril 2009 a marzo 2010).

Resulta evidente que en las hembras existe un crecimiento significativo de los ovarios conforme maduran, hasta alcanzar los 7 cm de longitud aproximada y

los 37.9 g de peso, en comparación con el de los machos que alcanzan un máximo de 4 cm y 5.2 g de peso en las gónadas en el estadio III (Brown-Peterson *et al.*, 2011), por esta razón, la escala y los valores representados en los gráficos son menores.

En cuanto a la relación del ciclo reproductor con las reservas energéticas utilizadas por los organismos, en el índice hepatosomático no se observó una diferencia marcada a lo largo del año, en ninguno de los dos sexos. Sin embargo, en general los valores obtenidos para los machos son mayores que para las hembras (*Figura 11*).

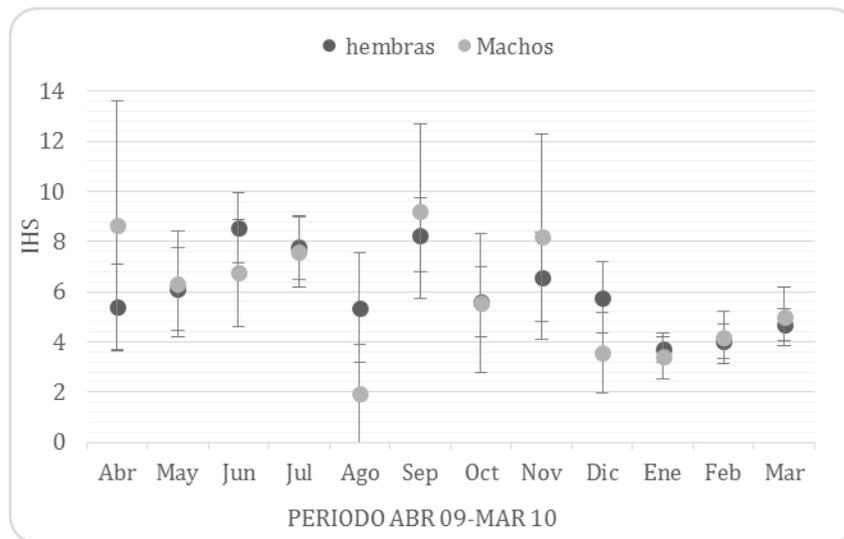


Figura 11.- Variación mensual de los valores promedio del índice hepatosomático (IHS) (con errores estándar) en machos y hembras de *S. testudineus* en la laguna la Carbonera (período abril 2009 a marzo 2010).

El factor de condición, también mostró homogeneidad durante el ciclo anual (*Figura 12*) en ambos sexos.

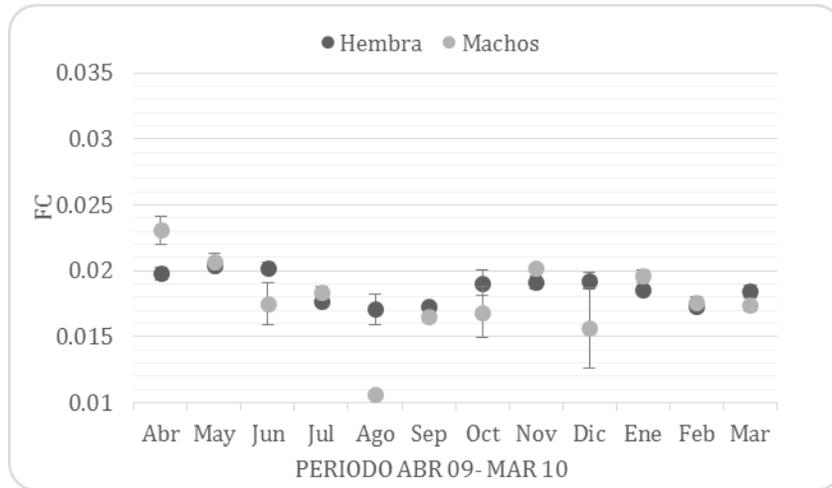


Figura 12.- Variación mensual de los valores promedio del factor de condición (FC) (con errores estándar) en machos y hembras de *S. testudineus* en la laguna de la Carbonera (período abril 2009 a marzo 2010).

Los análisis de correlación muestran que no existe asociación entre el IGS con el IHS y el FC de machos y hembras de *S. testudineus* durante el período de estudio (Figura 13 y Figura 14).

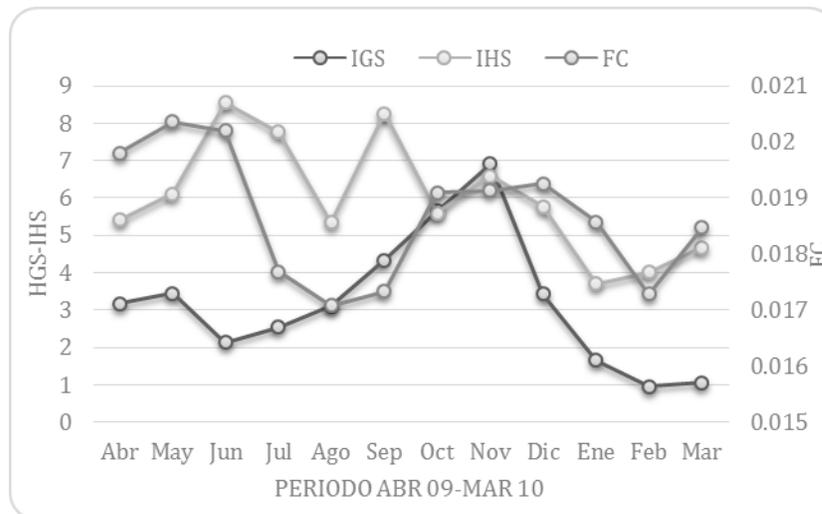


Figura 13.- Variaciones mensuales en las medias del IGS, FC e IHS de hembras de *S. testudineus* (período abril 2009-marzo 2010).

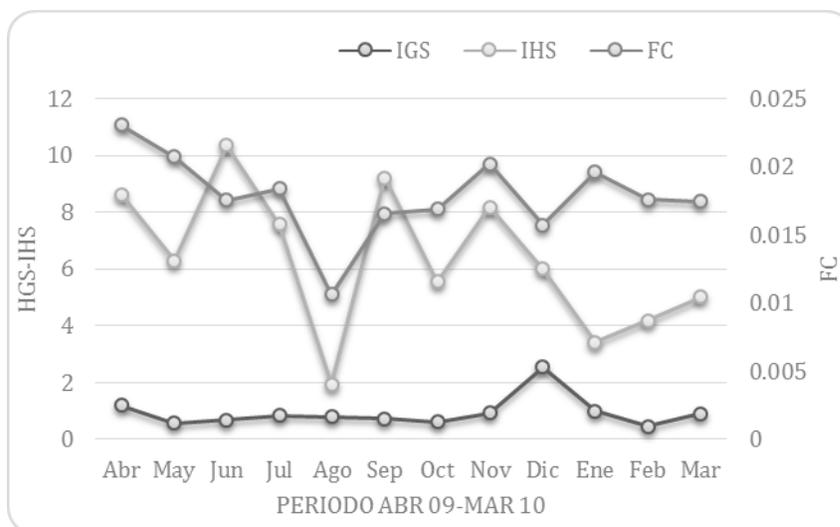


Figura 14.- Variaciones mensuales en las medias del IGS, FC e IHS de machos de *S. testudineus* (período abril 2009-marzo 2010).

### 7.3.2 *Strongylura notata*

#### 7.3.2.1 Escala de madurez gonadal

Se realizó la observación macroscópica de las gónadas de *S. notata* para establecer la escala empírica de desarrollo tanto de machos como de hembras según los criterios de Brown-Peterson *et al.* (2011).

##### 7.3.2.1.1 Descripción macroscópica de las gónadas.

Los ovarios de *S. notata* están formados por dos lóbulos cilíndricos alargados, unidos por una membrana en el área por donde se conectan con el gonoducto que desemboca en el poro genital. El ovario derecho es ligeramente más largo que el ovario izquierdo. La pared ovárica es delgada y translúcida permitiendo observar a simple vista los ovocitos de diferentes tamaños contenidos en el ovario y otorgándole un aspecto granular. Durante las diferentes fases de maduración van adquiriendo diversas apariencias y coloraciones (*Tabla 18*).

Tabla 18.- Descripción macroscópica de las fases de desarrollo del ovario de *S. notata*.

Fase de crecimiento	Descripción macroscópica	Apariencia macroscópica
Inmaduro (I)	En organismos inmaduros se aprecian como dos cintillas alargadas, translúcidas y con una coloración anaranjada. A través de la pared se pueden observar, con ayuda de estereoscopio, los ovocitos también translúcidos. No se distinguen los vasos sanguíneos.	
Desarrollo (II)	En la fase de desarrollo empiezan a adquirir una forma más cilíndrica y alargada, con el lóbulo derecho más largo y ocupando una mayor parte de la cavidad celómica. Adquieren una coloración entre naranja (los ovocitos más desarrollados) y mostaza (los menos desarrollados) con una tonalidad más opaca.	
Desove Capaz (III)	Durante la fase de maduración avanzada los ovarios alcanzan su máximo peso y tamaño, adquiriendo una forma tubular y ocupando la mayor parte de la cavidad celómica. Presentan un color naranja brillante y pared muy delgada translúcida, a través de la cual se pueden observar los ovocitos vitelogénicos e hidratados. Son distinguibles los vasos sanguíneos en la parte dorsal de los ovarios.	
Regresión (IV)	En las fases posteriores a la madurez, los ovarios simulan dos tubos ligeramente desinflados con la pared arrugada y una coloración amarillenta opaca debido a los ovocitos en estados de desarrollo menos avanzados y algunos atrésicos.	

Los testículos de *S. notata* están formados por dos lóbulos cilíndricos, alargados, asimétricos que se fusionan únicamente en la parte de los conductos eferentes que culminan en el poro genital. Durante las diferentes fases de maduración van adquiriendo diversas apariencias y coloraciones (*Tabla 19*). En general el testículo derecho también es más alargado que el izquierdo.

Tabla 19.- Descripción macroscópica de las fases de desarrollo de los testículos de la especie *Strongylura notata*.

Fase de crecimiento	Descripción macroscópica	Apariencia macroscópica
Eyaculador capaz (III)	En esta fase se incluyen todos los testículos desde que tienen una apariencia de lóbulos cilíndricos, delgados y de coloración crema opaca hasta que adquieren una forma más alargada, irregular y carnosa, con una división longitudinal en la parte central ventral y ocupando aproximadamente la mitad de la cavidad celómica.	
Regresión (IV)	Durante las últimas fases, los testículos vuelven a tener una apariencia similar a la de la fase en desarrollo, aunque con la membrana ligeramente corrugada.	

### 7.3.2.1.2 Descripción microscópica de las gónadas

En el caso del pez aguja la estructura morfológica de sus ovarios también corresponden a la condición cistovárica. Están conformados por estructuras saculares con un lumen en el cual se desarrollan las lamelas de manera longitudinal. Estas últimas están formadas por el estroma y el epitelio germinal a partir del cual se inicia el desarrollo de las ovogonias y ovocitos (Grier *et al.*, 2009). Durante las diferentes fases de desarrollo de los ovarios se presentan ovocitos en distintos estados de maduración (*Tabla 20*). De igual manera otras estructuras asociadas a ellos, como los vasos sanguíneos, filamentos de fijación, los

complejos foliculares o la presencia de folículos atrésicos, también nos permiten identificar en qué fase del ciclo reproductor se encuentra el organismo (Grier *et al*, 2009). Los organismos de esta especie se reproducen en múltiples ocasiones durante su ciclo de vida, sin embargo el desarrollo de sus ovocitos se presenta de manera asincrónica por lo que la liberación de los huevos se presenta de manera parcial dando lugar a múltiples desoves durante una temporada reproductiva y es hasta el final de esta que los ovarios entran a la fase de regeneración para poder reproducirse nuevamente en la siguiente temporada. En la *Tabla 21* se especifican las características histológicas correspondientes a cada fase de desarrollo del ovario de *S. notata*, con excepción de la fase de regeneración debido a que no se contó con ovarios en fase de reposo al tratarse de una especie con desoves parciales en todo el ciclo reproductor.

La estructura de los testículos del pez aguja corresponde a la forma lobular pero del tipo restringido a la periferia. Contraria a la distribución de las espermatogonias en el pez globo, en este caso únicamente se presentan en la región distal de los lóbulos cercana a la periferia testicular y es únicamente en esta región en donde ocurren las divisiones mitóticas. Las divisiones meióticas y los estados más avanzados de desarrollo ocurren en la zona cercana a los conductos espermáticos dentro de espermatocistos. El compartimento germinal se extiende de manera similar al tipo no restringido, desde la periferia hasta los conductos eferentes (Grier *et al.*, 2009; Parenti y Grier, 2004; Knapp y Carlisle, 2009). Las características de los diferentes estados de desarrollo de las células germinales en machos de *S. notata*, son similares a las encontradas en el pez globo (*Figura 15*).

Los resultados solo permitieron ubicar las fases de eyaculador capaz y regresión propuestas por Brown-Peterson *et al* (2011), debido a que no se contó con organismos representantes de las fases iniciales de desarrollo testicular y a la amplitud de su ciclo reproductor al tratarse de una especie con desoves parciales (Nuñez y Duponchelle, 2009) (*Tabla 22*).

Tabla 20.- Descripción de los diferentes estados de desarrollo de los ovocitos del *S. notata*.

Estados de la ovogénesis.	Descripción	Imágenes
cromatina Nucléolo en crecimiento primario (PG)	Ovocitos pequeños envueltos en una capa delgada de células prefoliculares. Con un núcleo esférico ubicado en el centro conteniendo un nucléolo de gran tamaño y rodeado de poco citoplasma. Inicio de la basofilia otorgándole un color morado intenso.	
Cromatina perinucleolar en crecimiento primario (PG)	Ovocitos de mayor tamaño con un núcleo (vesícula germinal) central conteniendo múltiples nucléolos ubicados en la periferia. El citoplasma teñido de color morado en el que pueden observarse los cuerpos de Balbiani y está rodeado de una sola capa de células foliculares.	
Alveolos corticales (AC)	Se pueden observar numerosas vesículas de grasa y alveolos corticales en forma de esferas teñidas ligeramente de púrpura formando varias filas en la periferia del citoplasma. Puede distinguirse claramente la zona radiata y la pared folicular en la que están contenidos numerosos filamentos de fijación teñidos en color rojo.	

Vitelogénesis primaria (OV1)

Los ovocitos presentan en el citoplasma pequeños glóbulos de vitelo (al principio de tamaño pequeño) intercalados con glóbulos de grasa. También se pueden distinguir claramente el corion, la pared folicular y los filamentos de fijación rodeando al ovocito.



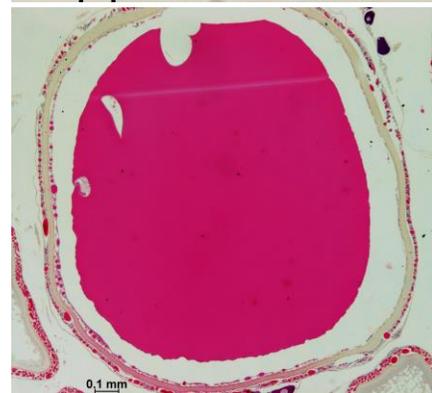
Vitelogénesis secundaria (OV2)

Los ovocitos han aumentado considerablemente de tamaño y presentan, dispersos en el citoplasma, un mayor número de glóbulos de vitelo de gran tamaño intercalados con algunas moléculas de grasa.



Vitelogénesis terciaria (OV3)

Al finalizar la vitelogénesis, el ovocito ha aumentado más su tamaño y el citoplasma se encuentra cubierto en su totalidad por una masa fluida continua de vitelo (fusionado) teñida de color rojo intenso y rodeado de una capa de grasa. La zona radiata, la teca y la granulosa han disminuido su espesor.



Maduración del ovocito (MO)

Se puede distinguir ovocitos con el núcleo migrado, con el citoplasma completamente hidratado teñido de color rosa y rodeado por el espacio perivitelino. La zona radiata y la pared folicular completamente reducidas a unas capas delgadas cubriendo al ovocito.

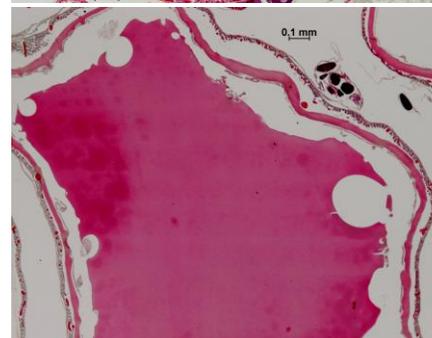
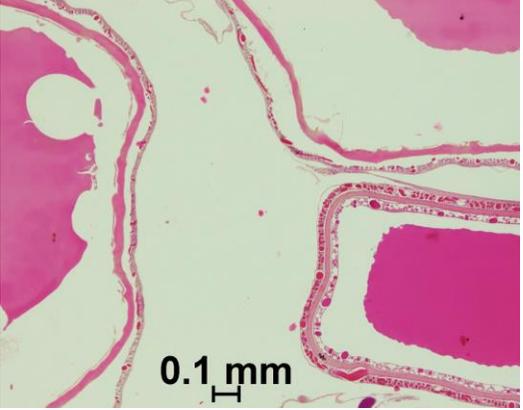


Tabla 21.- Rasgos histológicos correspondientes a las diferentes fases de desarrollo de los ovarios del pez *S. notata*.

Fase	Rasgos histológicos	Apariencia microscópica
Inmaduro (I)	Presentes ovogonias y ovocitos en crecimiento primario (PG). No se presenta atresia ni músculos blandos. Pared del ovario (PO) delgada y poco espacio en el lumen ovárico (LO) y entre los ovocitos.	
En desarrollo (II)	Presentes ovocitos en crecimiento primario (PG) y Alveolos corticales (CA) en los cuales se puede distinguir el inicio de la foliologénesis y la aparición de los filamentos de fijación. También pueden estar presentes vitelogenénesis primaria (OV1) y vitelogenénesis secundaria (OV2).	
Desovador capaz (III)	Presentes ovocitos en vitelogenénesis terciaria (OV3) con el vitelo fusionándose. Ovocitos con migración de la vesícula germinal (MVG), rompimiento de la membrana de la vesícula germinal, hidratados y ovulados. Pueden estar presentes ovocitos en anteriores estados de desarrollo y folículos postovulatorios por ser desovador parcial.	

Regresión (IV) Ovocitos en crecimiento primario (PG), algunos con Alveolos corticales (CA) y/o vitelogénesis primaria y secundaria (OV1, OV2). Presencia de musculo blando (MB), mucho espacio entre los ovocitos y pared ovárica (PO) aun delgada. Ovocitos atrésicos y POFs pueden estar presentes.

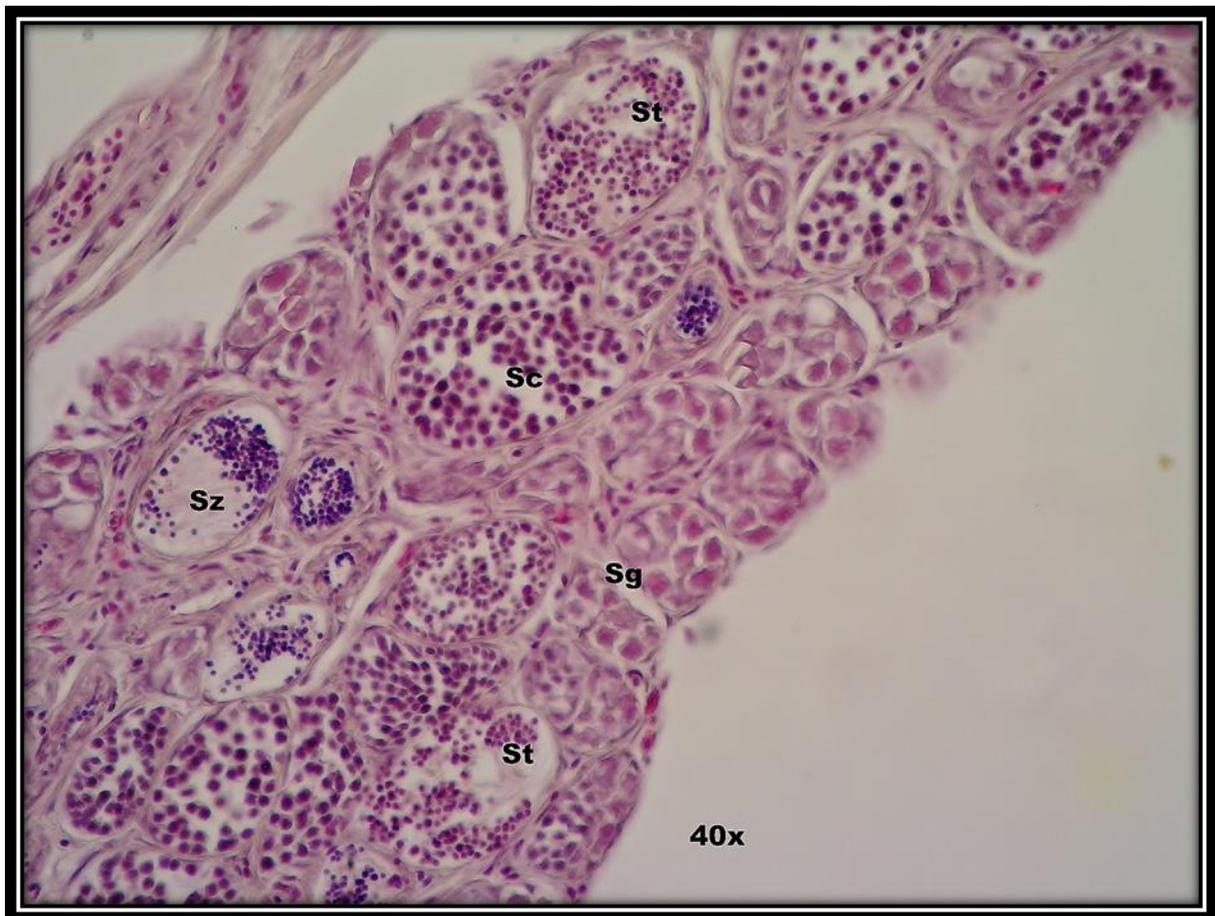
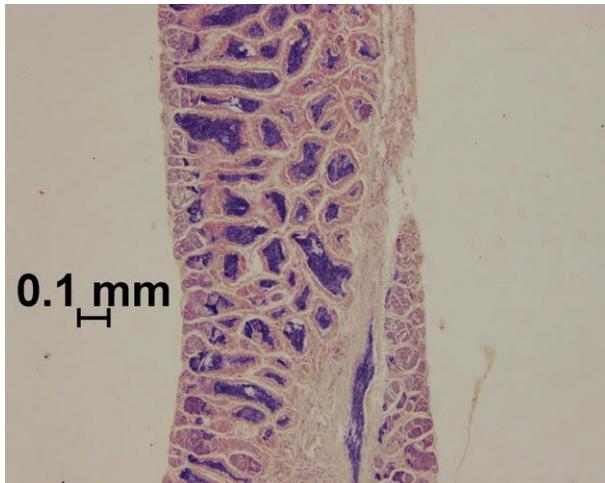
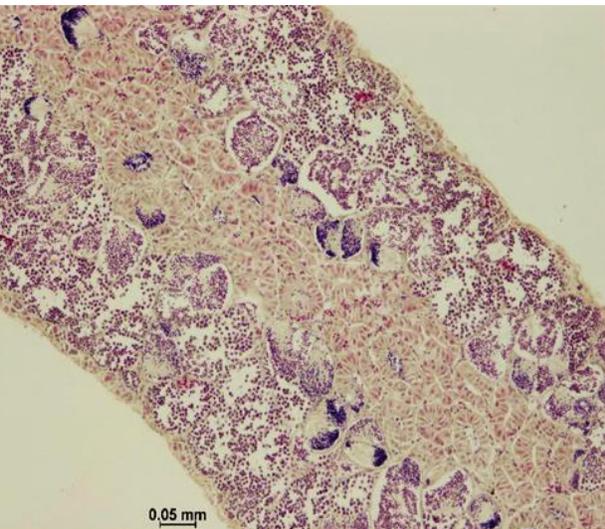


Figura 15.- Estados de la espermatogénesis en *S. notata*. Espermatogonias (Sg), espermatocitos (Sc), Espermátidas (St) y Espermatozoides (Sz).

Tabla 22.- Rasgos histológicos correspondientes a las diferentes fases de desarrollo de los testículos de *S. notata*

Fase	Rasgos histológicos	Apariencia microscópica
Eyacuación capaz (III)	<p>Presentes todos los estadios de la espermatogénesis: espermátocitos (Sc), espermátidas (St) y espermatozoides (Sz). Espermátocistos presentes en los lóbulos. Gran cantidad de Sz presentes en el lumen de los lóbulos y / o conductos espermáticos. Espermatogénesis activa.</p>	
Regresión (IV)	<p>Muchos lóbulos (L) vacíos ubicados en la parte central. Residuos de espermatozoides (Sz) en el lumen de los lóbulos y en los conductos espermáticos. Poca o ninguna actividad de espermatogénesis. Dominan las primeras etapas de la espermatogénesis (Sc).</p>	

Con base en la escala de madurez establecida con anterioridad y la frecuencia de organismos registrados se deriva que en todo el ciclo anual se presentan hembras en fases de desarrollo II y III (Brown-Peterson *et al.*, 2011), aunque con un pico principal de hembras capaces de desovar en los meses de agosto y septiembre y una mayor proporción de hembras desovadas en marzo (Figura 16).

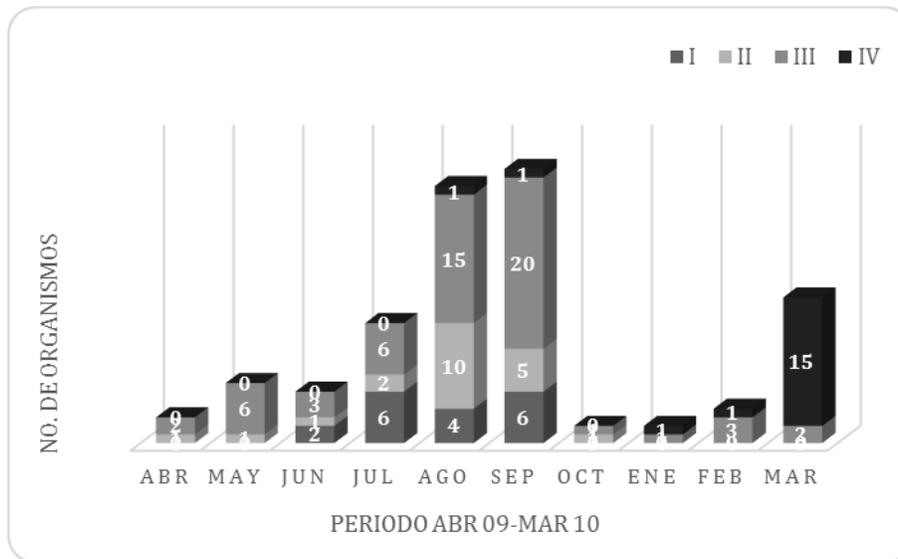


Figura 16.- Variación mensual del número de hembras en diferentes fases de desarrollo (de acuerdo con Brown-Peterson *et al.*, 2011) de *S. notata* en la laguna de la Carbonera (período abril 2009 a marzo 2010).

En cuanto a los machos, la mayor proporción de los organismos analizados durante todo el ciclo de muestreo se encontraron en la fase de eyaculador capaz, aun siendo de tallas muy pequeñas por lo que no muestran un patrón que permita inferir la existencia de una temporada específica de reproducción (Figura 17).

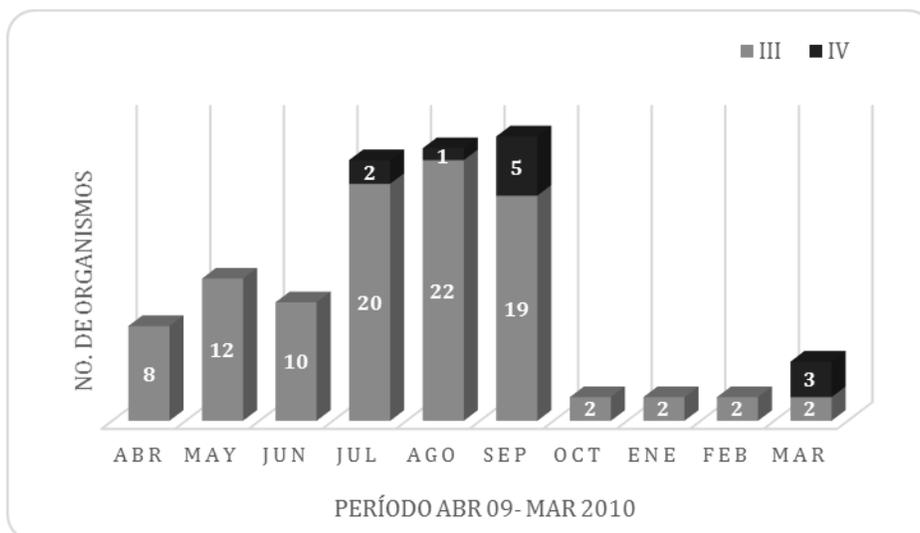


Figura 17.- Variación mensual del número de machos de *S. notata* en diferentes fases de desarrollo en la laguna de la Carbonera (período abril 2009 a marzo 2010).

### 7.3.2.2 Índices

El valor mínimo registrado para el índice gonadosomático en el pez aguja fue de 0.05 obtenido para los machos y de 0.09 para las hembras. Los valores máximos fueron de 1.90 para los machos y 14.39 para las hembras. En cuanto al análisis mensual del IGS en las hembras, no se registró un patrón definido de variación en el transcurso del ciclo de estudio ( $kw=16.190$   $p=0.063$ ) más que una menor dispersión en los datos obtenidos durante los meses de octubre a marzo, coincidentes con el aumento de hembras en fases de regresión y la disminución de organismos maduros, complementando así los resultados obtenidos en las escalas de madurez empírica e histológica (*Figura 18*).

Debido a ello se podría considerar la posibilidad de que las hembras de esta especie muestren actividad reproductora durante todo el año, principalmente por tratarse de una especie con desarrollo asincrónico y desoves parciales a lo largo de su ciclo reproductor.

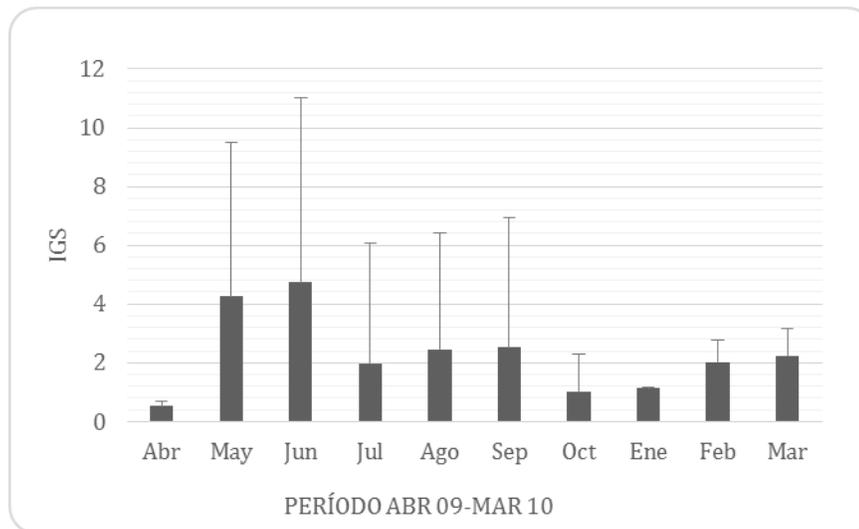


Figura 18.- Variación mensual del índice gonadosomático (IGS) para las hembras de *S. notata* en la laguna de la Carbonera (período abril 2009 a marzo 2010).

El análisis del comportamiento del IGS (*Figura 19*) en machos tampoco muestra diferencias mensuales significativas ( $kw=19.71$   $p=0.06$ ) por lo que, aunado a las altas frecuencias registradas de machos en fase de madurez durante

el ciclo de estudio, se puede considerar que su ciclo reproductor se extiende a lo largo de todo el año.

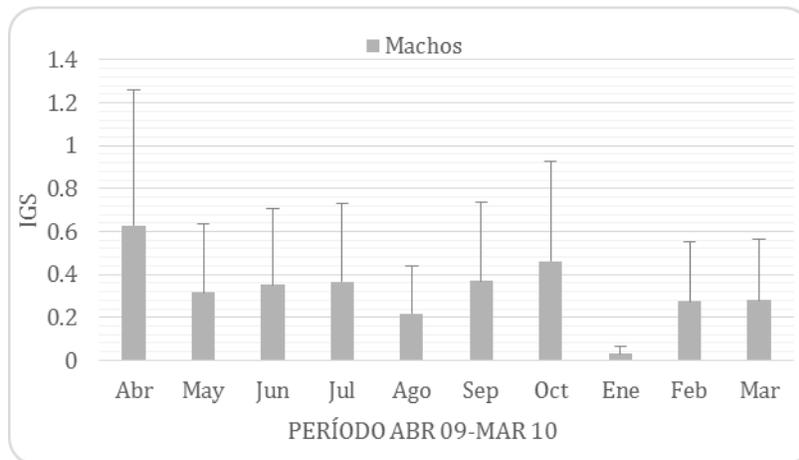


Figura 19.- Variación mensual del índice gonadosomático (IGS) para los machos de *S. notata* en la laguna de la Carbonera (período abril 2009 a marzo 2010).

Respecto al IHS se puede distinguir una diferencia entre machos y hembras, obteniéndose mayores valores en estas últimas. Sin embargo, en ninguno de los dos casos se observa una variabilidad marcada a lo largo del año (Figura 20).

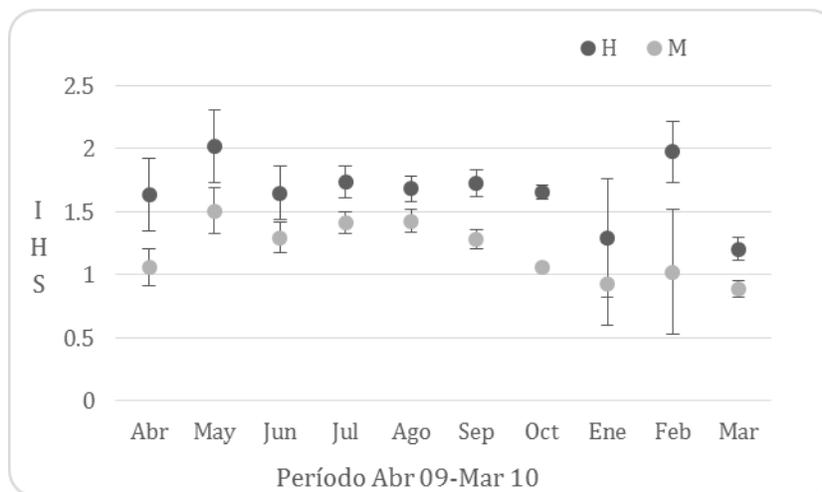


Figura 20.- Variación mensual de los valores promedio del índice hepatosomático (IHS) (con errores estándar) para machos y hembras de *S. notata* en la laguna de la Carbonera (período abril 2009 a marzo 2010).

En cuanto al factor de condición éste muestra una tendencia homogénea en ambos sexos a lo largo de todo el período anual (Figura 21).

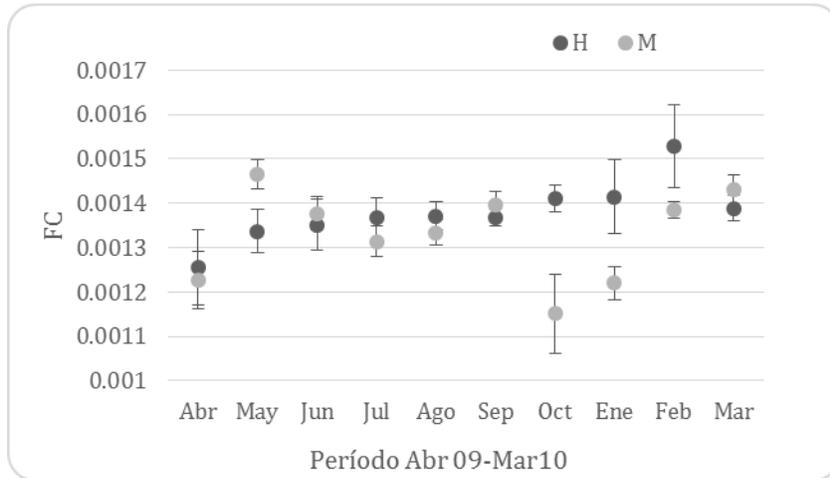


Figura 21.- Variación mensual de los valores promedio del factor de condición (FC) para machos y hembras (con errores estándar) de *S. notata* en la laguna de la Carbonera (período abril 2009 a marzo 2010).

Al comparar el IGS con los dos índices anteriores, en ambos sexos, no se encontró una relación entre el desarrollo gonádico y el uso de las reservas energéticas provenientes del soma y del hígado (Figuras 22 y 23).

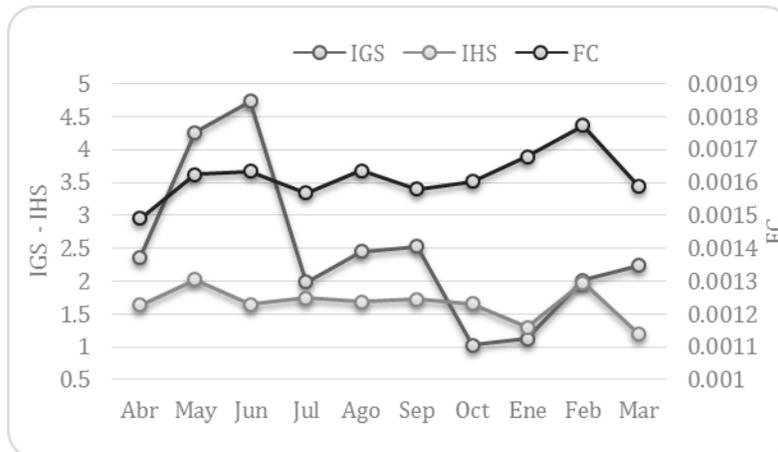


Figura 22.- Variación mensual de los valores promedio del IGS-IHS-FC para hembras de *S. notata* en la laguna de la Carbonera (período abril 2009 a marzo 2010).

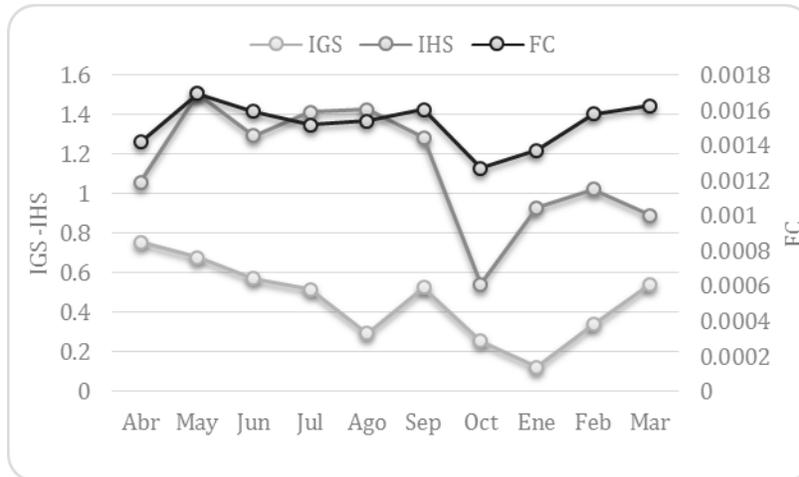


Figura 23.- Variación mensual de los valores promedio del IGS-IHS-FC para machos de *S. notata* en la laguna de la Carbonera (período abril 2009 a marzo 2010).

## 7.4 Talla de Primera madurez

### 7.4.1 *Sphoeroides testudineus*

La talla de primera madurez ( $L_{50}$ ) estimada para las hembras del pez globo fue de 13 cm de longitud total, con un intervalo de confianza de 12.70 a 13.30 cm (Figura 24) y un valor de verosimilitud óptima estimado de 8.04.

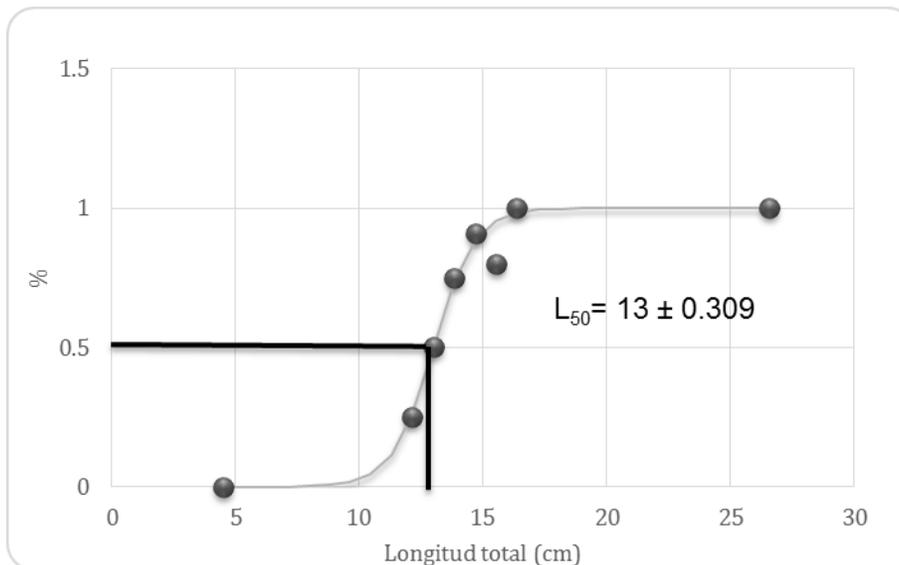


Figura 24.- Longitud total de primera madurez estimada para hembras de *S. testudineus*.

Por otro lado, la talla de primera madurez de los machos, resultó de 13.9 cm de longitud total con un intervalo de confianza entre 13.64 y 14.15 cm (*Figura 25*) y un valor de verosimilitud óptima de 6.5.

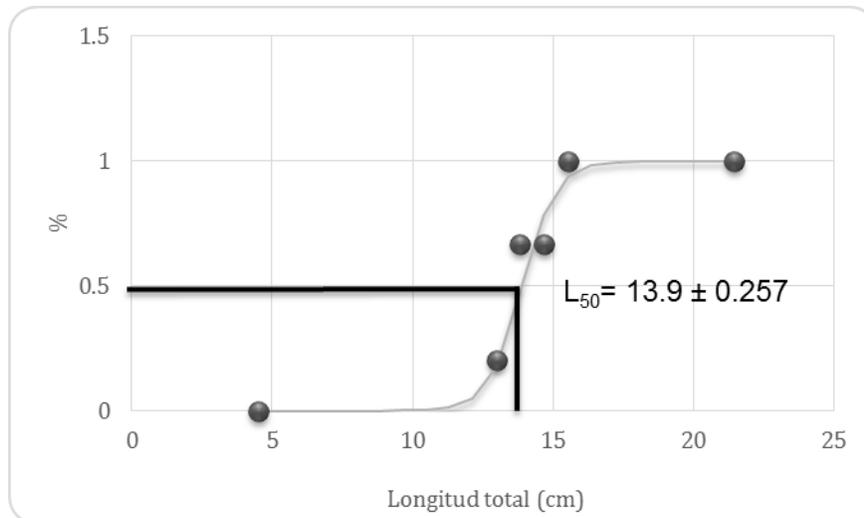


Figura 25.- Talla de primera madurez estimada para machos de *S. testudineus*.

#### 7.4.2 *Strongylura notata*

La talla de primera madurez ( $L_{50}$ ) estimada para las hembras del pez aguja fue de 22.6 cm de longitud total, con un intervalo de confianza de 22.2 a 23 cm (*Figura 26*) y un valor de verosimilitud óptima estimado de 54.7. En el caso de los machos no se realizó este cálculo debido a que los organismos de tallas pequeñas capturados (desde los 17.3 cm) ya habían entrado a la fase de eyaculador capaz, es decir, organismos que ya son capaces de reproducirse.

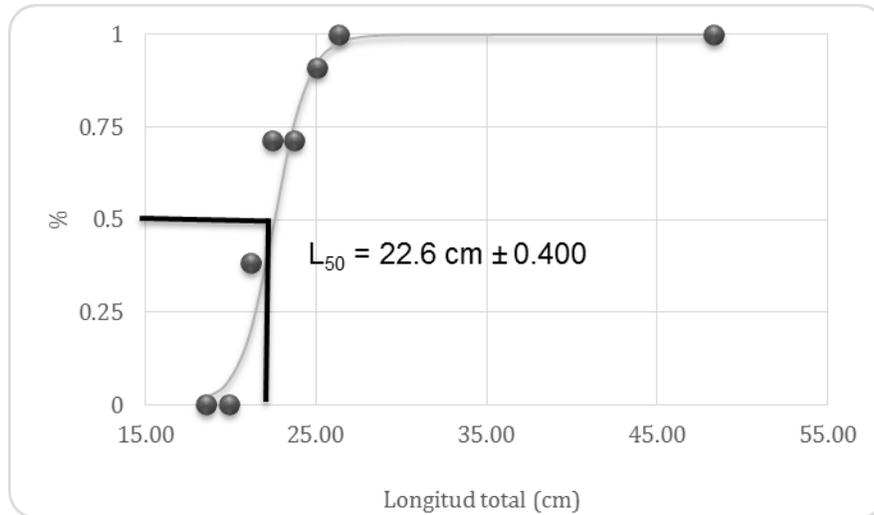


Figura 26.- Talla de primera madurez estimada para hembras de *S. notata*.

## 7.5 Fecundidad

### 7.5.1 *Spherooides testudineus*

El cálculo de la muestra mínima representativa, para la estimación de la fecundidad, con base en los coeficientes de variación obtenidos de la contabilización de ovocitos en distintas submuestras de peso conocido (*figura 27*) sugirió la utilización de submuestras de 0.03 g al presentar un CV de 2.94 % para una fecundidad relativa promedio de 9704.6 ovocitos por gramo de pez.

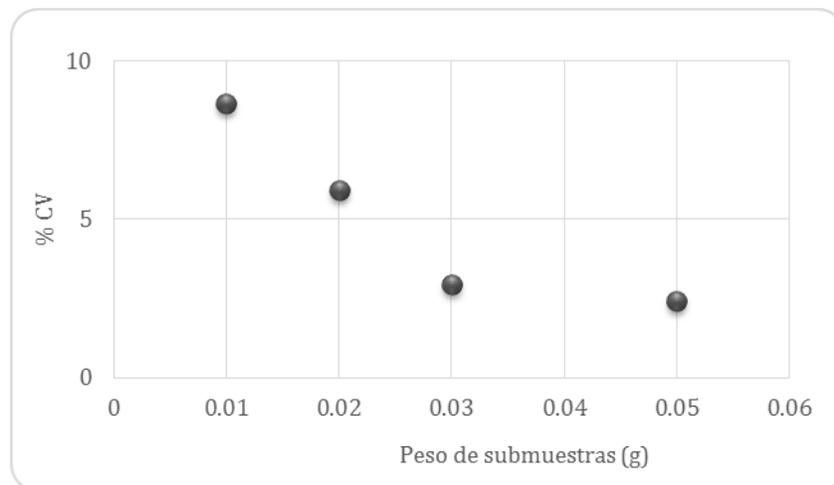


Figura 27.- Coeficiente de variación (%) en la fecundidad relativa promedio obtenida por pesos de submuestra para *S. testudineus*.

La fecundidad potencial anual o total obtenida para 5 ovarios de *S. testudineus*, localizados en un intervalo de longitud total de 20.6 a 22.6 cm y con un intervalo de 27.5 a 37.9 g. de peso se muestran en la *Figura 28*. La fecundidad promedio osciló entre 353974.4 ovocitos con una desviación estándar de 16826.4 y un coeficiente de variación de 4.7 %.

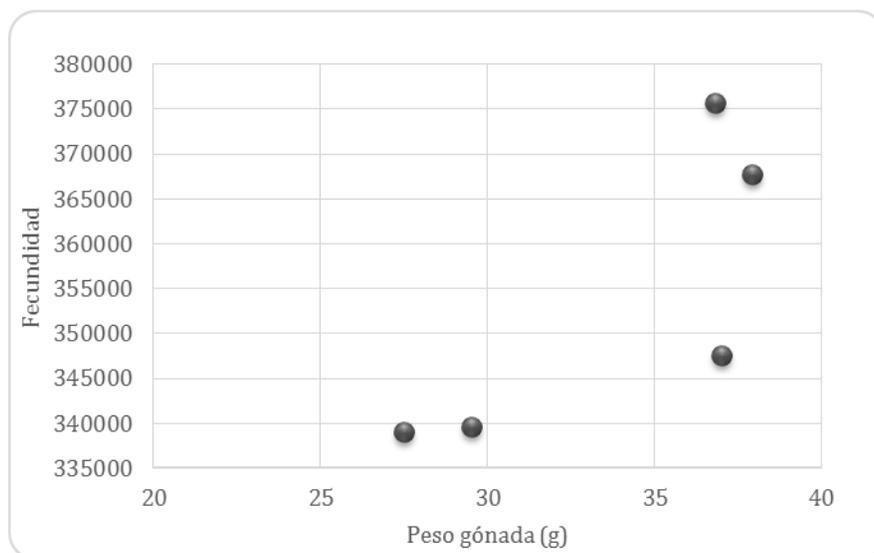


Figura 28.- Variación de la fecundidad potencial anual obtenida en función al peso de la gónada para *S. testudineus*.

### 7.5.2 *Strongylura notata*

El cálculo de la muestra mínima representativa para la estimación de la fecundidad de la especie *S. notata*, con base en la estabilización de los coeficientes de variación obtenidos en distintas submuestras de peso conocido (*Figura 29*) sugirió la utilización de submuestras de 0.30 g al presentar un CV de 3.01 % para una fecundidad relativa promedio de 638.7 ovocitos por gramo de pez.

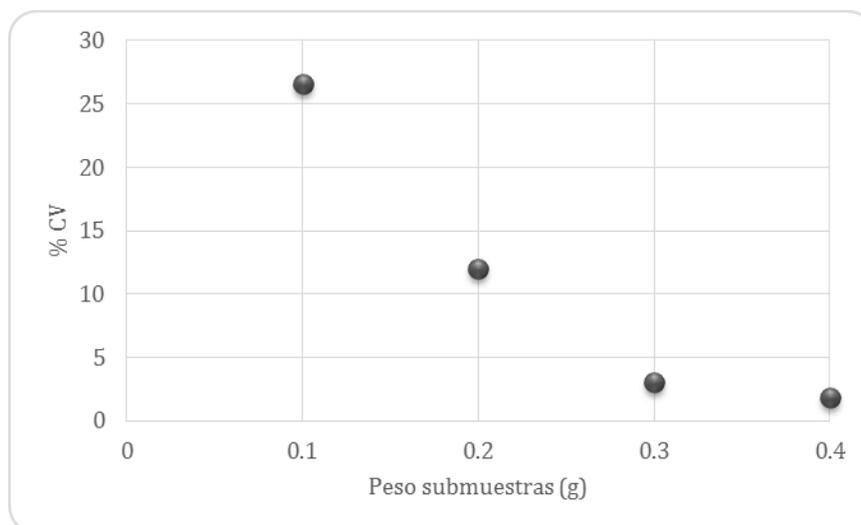


Figura 29.- Coeficiente de variación (%) en la fecundidad relativa promedio obtenida por pesos de la submuestra para *Strongylura notata*.

La variación en la fecundidad potencial anual y parcial obtenida para 9 ovarios de *S. notata* (Figura 30 y 31 respectivamente), los organiza en dos clases de talla mostrando una menor variabilidad en la fecundidad potencial anual (dada por ovocitos vitelogénicos e hidratados) en organismos de tallas más grandes y próximos a desovar, contrario a lo observado en la fecundidad parcial (dada por ovocitos hidratados) que muestra menor variación en organismos de tallas más pequeñas (Tabla 23).

Tabla 23.- Fecundidad obtenida por clases de talla y peso en ovarios de *Strongylura notata*.

Clases de talla (cm)	Clases de pesos (g)	N	Fecundidad potencial anual	Fecundidad parcial
<b>40.3-45.1</b>	159.2-216.7	5	90683.305 cv=4.96*	7391.500 cv=43.39
<b>37.6-40.2</b>	120.3-130.2	4	70600.2175 cv= 9.41	5655.93844 cv= 5.44*

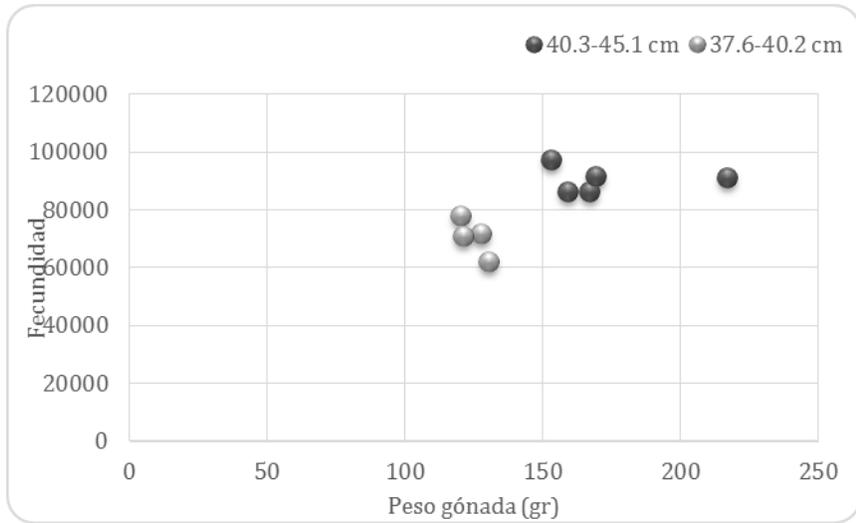


Figura 30.- Variación de la fecundidad potencial anual en función del peso del ovario para *S. notata*.

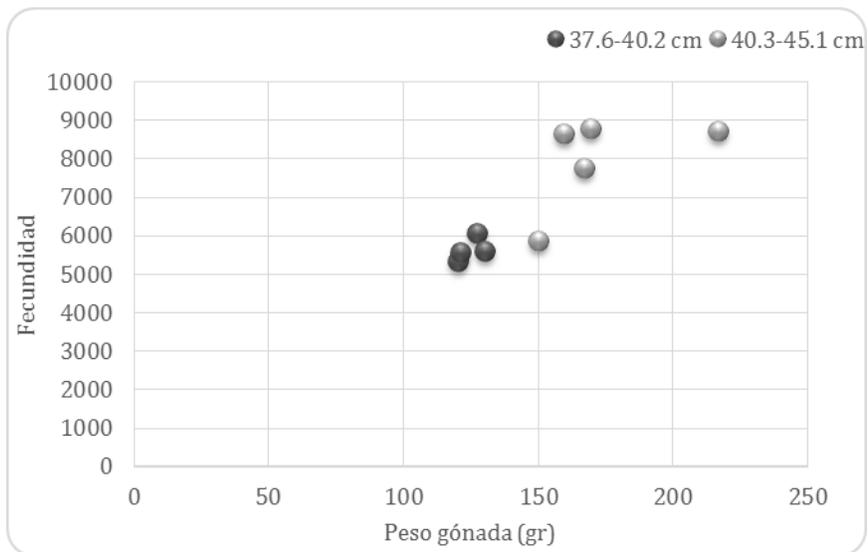


Figura 31.- Variación de la fecundidad parcial en función del peso del ovario para *S. notata*.

## 7.6 Variables ambientales

### 7.6.1 *Spherooides testudineus*

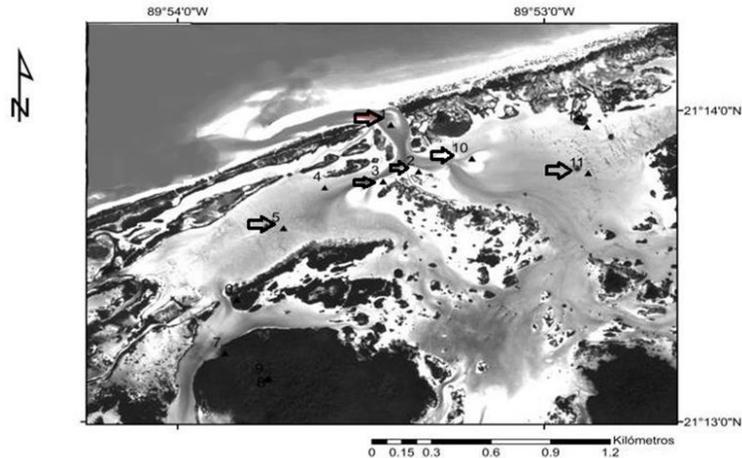


Figura 32.- Presencia de *S. testudineus* en un ciclo anual de muestreo en la laguna la Carbonera.

La distribución de *S. testudineus* abarca toda la zona de estudio aunque con una mayor frecuencia (8 meses del año o más) en las estaciones 1, 2, 3, 5, 10 y 11 (Figura 32). En el grupo de las tres primeras estaciones las condiciones fisicoquímicas estuvieron mayormente influenciadas por el intercambio de agua marina con la laguna presentándose una variación en la salinidad de 10 a 50, de temperatura de 27° a 32° C y la profundidad estrechamente relacionada con la variación en las mareas. La estación 10 también se encuentra influenciada por los cambios de las mareas.

Por otro lado, la estación 11 representa una zona altamente variable con condiciones hipersalinas (30-50) y elevadas temperaturas (20°-45° °C), con una tendencia inversa en la marcha estacional de esos parámetros debida a los eventos de precipitación que ocurrieron en los meses más cálidos (Jerónimo *et al.*, 2012). Finalmente la estación 5 se encuentra ubicada en el centro de una zona dominada por la mezcla de agua dulce continental y la proveniente de la zona de intercambio con el mar presentándose una relación inversa entre la temperatura y la salinidad (Jerónimo *et al.*, 2012). Por lo que se puede inferir que la especie tiene

una amplia tolerancia a condiciones variables de temperatura y salinidad, aunque muestra preferencia por los sitios que presentan una mayor profundidad de la columna de agua durante la mayor parte del tiempo.

### 7.6.2 *Strongylura notata*

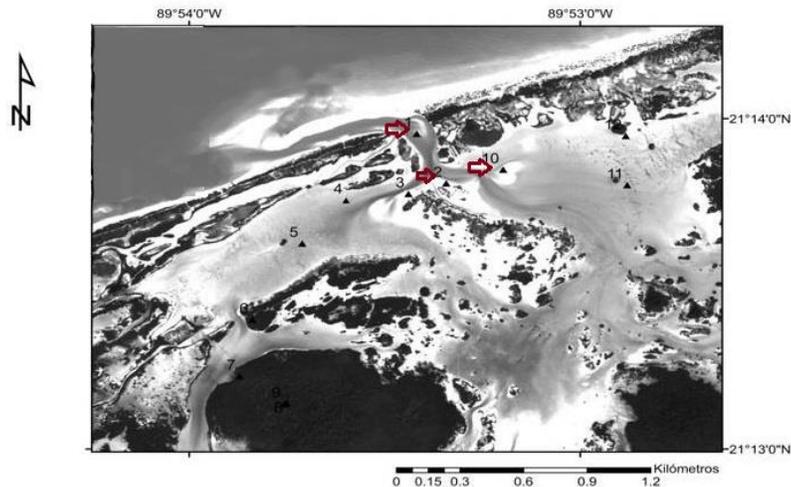


Figura 33.- Presencia de *S. notata* en un ciclo anual de muestreo en la Laguna La Carbonera.

La distribución de *S. notata* estuvo restringida a las estaciones 1, 2 y 10 (Figura 33), aunque de manera ocasional (1 o 2 meses) estuvo presente en las estaciones 5 y 6. Como mencionamos anteriormente, el grupo de las dos primeras estaciones mostró condiciones fisicoquímicas mayormente controladas por el intercambio de agua marina con la laguna. Su variación en la salinidad fue de 10 a 50 y en la temperatura de 27° a 32° C.

La profundidad de las 3 estaciones estuvo estrechamente relacionada con la variación de las mareas, aunque la estación 10 está considerada como parte de una zona de alta variación que presenta condiciones hipersalinas (30-50) y elevadas temperaturas (20°-45° C) (Jerónimo *et al.*, 2012). Estos resultados permiten inferir que la especie muestra una preferencia por sitios con condiciones muy similares a las marinas que, en el caso de laguna de la Carbonera, están controladas por la acción de las mareas.

## **8. DISCUSIÓN**

### **8.1 Biometrías**

Los individuos de *Sphoeroides testudineus* se presentaron en un amplio rango de talla y peso (4.09-26.5 cm LT y 1.1-330.7 g PE) y por ende también las dimensiones de las gónadas abarcaron un extenso intervalo, lo que resultó idóneo para la determinación de los diversos parámetros reproductores puesto que estuvieron representados organismos pertenecientes a todas las fases de desarrollo propuesta por Brown-Peterson *et al.* (2011). Por el contrario, en el caso de *Strongylura notata*, la talla mínima obtenida fue de 17.3 cm de LT lo que ocasionó que la fase inmadura, para los machos, no se viera representada en las muestras y algunos de los parámetros necesarios para describir el ciclo reproductor no pudieron obtenerse, como es el caso de la longitud de primera madurez.

Dicha situación pudo haber sido originada por el arte de pesca utilizado que permitió el escape de los organismos más pequeños a través de la abertura de su malla (1/2 pulgada). Respecto a las dimensiones de las gónadas de esta especie, los ovarios derechos fueron, de manera general, más largos que los izquierdos, lo que concuerda con los datos registrados por Froese y Pauly (2010).

### **8.2 Proporción de sexos**

Las dos especies estudiadas son gonocóricas y dioicas, sin ningún tipo de dimorfismo sexual externo, de acuerdo con la guía de reproducción propuesta por Balon, (1975).

En el análisis de la proporción mensual de sexos, en el caso de *S. testudineus* se encontró que el número total de hembras duplica al de los machos en 8 de los 12 meses de estudio incluyendo los meses en los que se presentó el pico de desove (octubre y noviembre). Cuando se analizaron los resultados considerando la distribución de sexos en relación con las clases de talla, se

observó que, desde los peces más pequeños y hasta que alcanzan la talla aproximada de 18 cm LT, se mantiene una proporción 1:1. Entre los 18 y los 21 cm el número de hembras es mayor y, a partir de estos valores de longitud total no hubo ningún registro de machos. El análisis por fases de desarrollo remarca algunas diferencias.

En la fase de *inmaduro* la proporción se mantiene cercana a 1:1 mientras que, a partir de la clasificación en las distintas fases de maduración domina el número de hembras. Esta tendencia de cambio en la proporción sexual agrupando a los individuos de acuerdo con su tamaño o fase de desarrollo gonádico, puede ser un reflejo de los hábitos de reproducción de la especie. Pauly (1991) y Targett y Pauly (1974) reportan que los adultos de *S. testudineus* permanecen en las camas de pasto durante la mayor parte de su ciclo de vida y realizan movimientos espaciales hacia aguas abiertas para desovar.

Los estudios realizados en Brasil por Rocha *et al.* (2012) sobre esta especie señalan una proporción 1:1 durante la mayor parte de los meses de muestreo pero muestran un predominio de los machos al inicio de la temporada de desove. Cabe señalar que, en esta región, *S. testudineus* utiliza el interior de los estuarios para el desove (Rocha *et al.*, 2012). La segregación espacial con fines reproductores ha sido registrada en otras especies como *F. polyommus*, *B. clarkae* y *A. argirozona* (Acevedo *et al.*, 2007; Sánchez, 2007; Hernández, 2012; Brouwer y Griffiths, 2005).

Por el contrario, para *S. notata* se observó, en el análisis mensual, una proporción 1:1 (machos: hembras) en casi todo el ciclo anual, con excepción del mes de marzo en el que dominaron las hembras. Al analizar los valores distribuidos a lo largo de las clases de talla, hubo un comportamiento similar al que se observó en *S. testudineus*: dominó el número de hembras en los intervalos de talla mayores ya que la talla máxima registrada para los machos fue de 40.2 cm.

Wootton (1990) señaló que el proceso reproductivo demanda un alto costo energético (Saborido y Junquera, 2004; Kunz, 2004; Blaber, 1997) y, en la mayoría de los casos, las hembras tienen un mayor desgaste energético que los

machos debido al costo que representa la acumulación de vitelo durante la ovogénesis (Kunz, 2004; Sánchez, 2007). Dado que los requerimientos energéticos están relacionados positivamente con la condición del organismo y ésta a su vez, se suele incrementar con la talla (Wootton 1990; Saborido y Junquera, 2004; Hernández, 2008), las hembras adquieren un tamaño mayor que el de los machos para producir la cantidad de huevos necesarios para asegurar la persistencia de la población (Kunz, 2004).

Respecto a la proporción de sexos en cada fase de desarrollo, sólo se obtuvieron los valores correspondientes a las fases III y IV. El número de machos es significativamente mayor en la fase de eyaculador capaz (Brown-Peterson *et al.*, 2011), recordando que no hubo presencia de machos inmaduros en la muestra analizada. Este comportamiento permite suponer que existe una segregación espacial con fines reproductivos para esta especie, aunque permanezca durante todo su ciclo de vida dentro de la laguna.

### **8.3 Época de reproducción**

La escala de maduración establecida a nivel macroscópico para las hembras de *S. testudineus* permitió distinguir claramente las cinco fases de maduración (individuos inmaduros, en desarrollo, desovadores capaces, en regresión y en regeneración) propuestas por Brown-Peterson *et al.* (2011). Se observaron características distintivas de coloración, tonalidad, transparencia, tamaño, presencia de estructuras accesorias como los vasos sanguíneos, que fueron muy evidentes en la fase III e incluso el tamaño y coloración de los ovocitos.

Definitivamente, el tamaño de las gónadas fue el rasgo principal que permitió delimitar las fases; la gónada crece paulatinamente hasta alcanzar el tamaño máximo cercano al momento del desove. En el postdesove el tamaño se reduce drásticamente, que es una característica común en las distintas escalas de maduración propuestas en estudios previos (Núñez y Duponchelle, 2009; Brown-Peterson *et al.*, 2011). Para el caso de los machos de *S. testudineus* sólo se

podieron establecer las cuatro primeras fases de desarrollo gonádico con base en la coloración y en las variaciones del tamaño. A diferencia de las gónadas de las hembras, en los machos se observó una pequeña reducción del tamaño en la fase de regresión que se caracteriza por una apariencia desinflada, que permite diferenciarla de la fase anterior.

No se observaron otras características distintivas que permitieran caracterizar la fase de regeneración. Esta situación puede presentarse como consecuencia del periodo prolongado de madurez que muestran los machos de esta especie los que se encuentran disponibles para fecundar a los huevecillos durante todo el año.

Establecer las fases de desarrollo gonádico fue más complicado en el caso de las hembras del pez aguja, principalmente porque no se presentaron diferencias claras entre las fases II y IV (en desarrollo avanzado y regresión, respectivamente). En ambas, los ovarios alcanzan un tamaño similar y son visibles ovocitos en distintos estados de maduración.

Debido a ello se realizó una exhaustiva serie de observaciones con un estereoscopio en busca de diferencias en la textura de la pared ovárica (la cual se torna más rugosa en las fases posteriores al desove) e identificando la presencia de ovocitos en estado de reabsorción o atrésicos, que presentaron una coloración mostaza, opaca u oscura. En algunas ocasiones pudieron visualizarse los vasos sanguíneos en proceso de reducción. Sin embargo, tampoco pudo establecerse la última fase de desarrollo (regeneración) con base en las características distintivas externas.

De la misma manera, las gónadas de los machos de esta especie no presentan características de tamaño o coloración que resulten fiables para establecer las distintas fases de desarrollo. Incluso las gónadas con una coloración transparente y de pequeño tamaño resultaron pertenecer, después del análisis histológico, a un estado avanzado de maduración. Este hecho también se puede relacionar con la disponibilidad reproductora durante todo el ciclo anual, de la especie.

Las imprecisiones que conlleva asignar una fase de desarrollo gonádico a los organismos de una especie con base en las características morfológicas externas de las gónadas son parte de los motivos que mencionan diversos autores (Saborido, y Junquera, 2004; Núñez y Duponchelle, 2009; Brown-Peterson *et al.*, 2011; Lowerre-Barbieri, 2011) para complementar este tipo de estudios con análisis más detallados, como son los que se realizan a escala histológica y que resultan de suma importancia para establecer de manera más certera las estrategias y temporadas de reproducción de diversas especies.

En la escala microscópica se observó que las hembras de ambas especies presentan ovarios del tipo cistovárico en los que el lumen del ovario se encuentra unido al gonoducto y éste desemboca en el poro genital. Este tipo de ovario es característico de especies de osteíctios avanzados en las que los ovocitos, al momento de ser liberados, pasan a la luz ovárica y de ahí son expulsados al exterior a través del oviducto.

En cambio, en los que presentan el tipo gimnovárico (osteíctios primitivos) los ovocitos son ovulados a la cavidad corporal y de ahí son excretados a través del poro externo ya que no cuentan parcial o totalmente con los gonoductos (Kunz, 2004; Grier *et al.*, 2009). En los ovarios del primer tipo la ovoposición se puede dar de manera rápida si todos los ovocitos maduran simultáneamente o de forma más pausada si maduran diferencialmente (Kunz, 2004).

En ambas especies, los testículos son del tipo lobular como resultado del alargamiento del compartimiento germinal durante la maduración inicial, característica común en los taxa más avanzados (los grupos primitivos presentan el tipo tubular anastomosado). Los machos de *S. notata* presentan las espermatogonias restringidas a la periferia mientras que en los de *S. testudienus* están distribuidas a lo largo de los lóbulos y no se ciñen al contorno. Cabe señalar que los primeros se pueden observar en taxa inferiores dentro los Neoteleostei, como en los Atherinomorpha (Belonidae, Cyprinodontidae y Atherinidae) y ha sido observado en algunos godéidos y poecílicos (Parenti y Grier, 2004; Knapp y Carlisle, 2009; Grier *et al.*, 2009).

Ambas especies basan su estrategia de reproducción produciendo huevos demersales que presentan una coloración amarillenta, poco espacio perivitelino (Richards, 2006), estructuras de fijación y sin grandes glóbulos de grasa (Froese y Pauly, 2010). Este tipo de ovocitos suelen encontrarse en especies de agua dulce, en las marinas que desovan en la línea de costa y en las que lo hacen en zonas estuarinas (Saborido y Junquera, 2004; Kunz, 2004; Wootton, 1990; Lamberth *et al.*, 2010).

Kunz (2004) menciona que la variación en la coloración (de amarillenta a naranja-violeta) en los huevos está estrechamente relacionada con la presencia de carotenoides contenidos en el vitelo y en las moléculas de grasa. La intensidad de estos pigmentos se ha asociado con las concentraciones de oxígeno presente en el lugar de desarrollo de las larvas, de tal manera que una intensa coloración de los huevos permite incrementar la sobrevivencia en ambientes en los que las condiciones de oxígeno disuelto son pobres, como es el caso de las lagunas estuarinas.

Por el contrario, los huevos pelágicos son incoloros en respuesta a la mayor disponibilidad de oxígeno disuelto, característica de ambientes marinos. Referente al grosor del espacio perivitelino, éste se desarrolla en función de la flotabilidad de los huevos. Algunas especies que ponen huevos pelágicos necesitan que estos tengan un amplio espacio perivitelino que les permita reducir su gravedad específica y con ello mantener la flotabilidad de los huevos en la columna de agua. Los huevos demersales no requieren flotar por lo que presentan un espacio perivitelino reducido, como es el caso de nuestras especies de estudio.

Otra de las formas de mantener la flotabilidad de los huevos es por medio de la presencia de glóbulos de grasa, ya sea de gran tamaño como los que se encuentran presentes en el espacio perivitelino o con pequeñas moléculas intercaladas entre los glóbulos de vitelo. En el caso de las dos especies analizadas, ninguna presenta grandes glóbulos de grasa en el espacio perivitelino. Sin embargo, en el caso de *S. testudineus* se observaron múltiples moléculas de grasa intercaladas en el vitelo (durante toda la vitelogénesis) que se sitúan

alrededor de la vesícula germinal en el momento en que ésta inicia su movimiento migratorio hacia la periferia, facilitando además este proceso.

La presencia de glóbulos de grasa dispersos en el citoplasma se ha registrado en los huevos demersales de otras especies como algunas del género *Cottus* (Kunz, 2004). Lubzens *et al.* (2010) sugieren que, en estos casos, los glóbulos están asociados principalmente al almacenamiento de reservas energéticas, ya que incluyen triacilglicéridos, ésteres y ácidos grasos, que proporcionan buena parte de la energía utilizada en el desarrollo larval (Ibáñez *et al.*, 2008). Pueden funcionar también como reservas de vitamina A, utilizada para el desarrollo ocular de las larvas (Kunz, 2004).

La presencia de estructuras de fijación es otra característica distintiva de los huevos demersales que se asocia a la naturaleza sedentaria de la especie o al cuidado parental. En todo caso, permiten asegurar la puesta a algún sitio durante el desarrollo de los embriones (Kunz, 2004; Rizzo *et al.*, 2002). Estas estructuras se pueden presentar de forma muy variada (glóbulos, vellos, redes fibrosas, secreciones mucosas y poros de diversas formas) dependiendo del hábitat al que necesitan adherirse (Rizzo *et al.*, 2002; Kunz, 2004).

Así, los hay litofílicos (si se adhieren en rocas), fitofílicos (en plantas), ostracofílicos (en bivalvos) o psammofílicos (en fondos de arena). Particularmente, los filamentos de fijación exhiben una gran variedad de formas, tamaños, número y distribución (Rizzo *et al.*, 2002). En el pez aguja se observaron largos filamentos coriónicos de fijación que son necesarios para adherirse a la amplia variedad de sustratos presente en el interior del estuario. En cambio, los ovocitos de *S. testudineus* se encontraron rodeados de una capa gelatinosa que puede resultar de gran ayuda para mantenerlos fijos entre sí o al sustrato característico de la zona litoral.

Rizzo *et al.* (2002) también señalan que los huevos que presentan alguna estructura de fijación son, usualmente, más grandes y se depositan en menor número que aquellos huevos que no las presentan. De acuerdo a esto, se puede considerar que el tamaño de los huevos demersales es, generalmente, mayor que

el de los huevos pelágicos y, como consecuencia, la fecundidad de las especies que producen huevos demersales es menor (Wootton, 1990; Saborido y Junquera, 2004; Kunz, 2004).

Esta estrategia es común en especies costeras que, energéticamente, invierten en la producción de huevos de mayor tamaño y, por ende, larvas más grandes. A pesar que en este tipo de ambientes la disponibilidad de alimento es elevada, también lo es el riesgo de depredación. La expulsión de huevos grandes incrementa la sobrevivencia de las larvas y los juveniles (Wootton, 1990) más que producir huevos pequeños en grandes números.

Este tipo de estrategias se complementan con la utilización de refugios o con algún tipo de cuidado parental; resalta, para estas especies, el tipo de desarrollo ovogenético, el número de puestas y el extenso período que abarca la temporada reproductora para asegurar la viabilidad de su descendencia (Blaber, 1997; Saborido y Junquera, 2004). Cabe señalar que las especies que muestran fecundidades bajas presentan un tipo asincrónico de desarrollo de los ovocitos que les permite realizar múltiples desoves parciales (Blaber, 1997; Saborido y Junquera, 2004; Núñez y Duponchelle, 2009; Brown-Peterson *et al.*, 2011; Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011b).

Las especies que habitan en las zonas estuarinas tropicales se reproducen durante largos períodos, lo que permite disminuir la mortalidad causada por algún tipo de estrés ambiental y asegurar la supervivencia de la descendencia (Blaber, 1997; Wootton, 1990; Saborido y Junquera, 2004). Las especies que presentan fecundidades altas suelen tener un tipo sincrónico de desarrollo de los ovocitos que culmina en un solo desove en el que se expulsa el total de los huevos en sincronía con los pulsos de producción del sistema (Blaber, 1997; Saborido y Junquera, 2004; Núñez y Duponchelle, 2009; Brown-Peterson *et al.*, 2011; Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011).

*Strongylura notata* pertenece al grupo de especies que presentan desoves parciales múltiples. Presenta ovocitos desarrollándose asincrónicamente puesto que se observó la presencia de ovocitos en distintos estados de desarrollo a lo

largo de todas las fases del ciclo reproductor, concordando con las observaciones hechas por Froese y Pauly (2010) los ovocitos también presentaron las características generales descritas para los teleósteos (Saborido y Junquera, 2004; Núñez y Duponchelle, 2009; Brown-Peterson *et al.*, 2011; Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011).

La vitelogénesis inicia con la acumulación de vitelo lipídico y culmina con la fusión de los gránulos y glóbulos de vitelo proteico (Tyler y Sumpter, 1996; Kunz, 2004, Lubzens *et al.*, 2010) en una sola placa uniforme que cubre homogéneamente al ovocito. Parenti y Grier (2004) concluyeron que las especies de la serie Atherinimorpha, a la cual pertenecen los belónidos, presentan un proceso de formación de vitelo relativamente fluido y uniforme a diferencia del resto de los osteíctios que producen un vitelo granuloso que nunca se fusiona. En este grupo están *S. testudineus* y muchas otras especies como *Bathygobius ramosus*, *Piaractus mesopotamicus* y *Pachyurus bonariensis* (Nuñez y Duponchelle, 2009), sólo por mencionar algunas.

El crecimiento paulatino de los ovocitos, por tanto, resultó evidente desde que inicia la vitelogénesis. En las fases iniciales de desarrollo se observa una gran dispersión del peso de los organismos. En la fase de maduración, los ovocitos se hidratan de manera asincrónica.

Este proceso indica el término de la maduración del ovocito y consiste en la incorporación rápida de agua como consecuencia del incremento en la concentración de aminoácidos libres y algunos iones como Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> y Cl<sup>-</sup> en el citoplasma del ovocito o para ayudar en la proteólisis de vitelo (Wootton, 1990; Cerdà, 2002; Rizzo *et al.*, 2002; Lubzens *et al.*, 2010). La hidratación sirve para facilitar la expulsión del huevo por el aumento de la presión interna del ovario y para favorecer la flotabilidad de los huevos en el agua de mar. En los huevos pelágicos, la incorporación de agua puede llegar a representar hasta un 91% del incremento de su tamaño total, contrario a un 65% que pueden contener los huevos demersales (Wootton, 1990; Saborido y Junquera, 2004). El inicio de la

hidratación es indicativo que la puesta es inminente en un plazo de horas (Wootton, 1990; Kunz, 2004; Brown-Peterson *et al.*, 2011).

Con respecto a las estructuras accesorias, pudieron observarse ovocitos atrésicos pero no folículos postovulatorios (FPO). En especies de las regiones cálidas los FPO tienen una rápida absorción (favorecida por elevadas temperaturas), que dificulta su visualización, contrario a lo que sucede con especies de regiones frías en las que resulta más común registrar la atresia que coincide con la presencia de músculo blando en las fases posteriores a la puesta (Saborido y Junquera, 2004; Kunz, 2004).

Las hembras de *S. testudineus* desovan totalmente un gran número de huevos pequeños (de 0.3 mm a 0.6 mm de diámetro), en una sola puesta. El desarrollo ovogenético se produce de manera sincrónica por grupos y, en cada gónada, se observaron dos grupos de ovocitos con estados de desarrollo distintivos, dando lugar a picos modales de tamaño (Blaber, 1997; Saborido y Junquera, 2004; Núñez y Duponchelle, 2009; Brown-Peterson *et al.*, 2011; Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011).

Estas observaciones difieren de las Sánchez (2007) y Rocha *et al.* (2012) quienes señalan, tanto para esta especie como para *S. annulatus*, que el desove es parcial y el desarrollo de los ovocitos es asincrónico. Si la población de *S. testudíneus* que habita en la costa norte de Yucatán realiza migraciones con fines de reproducción para desovar en franja costera, realizar desoves totales sería energéticamente ventajoso. Otras poblaciones de la misma especie y de especies congéneres realizan todo su ciclo de vida, incluyendo sus eventos reproductores, en las zonas estuarinas (como es el caso de *S. testudíneus*) y en el área costera protegida (en el caso de *S. annulatus*).

Saborido y Junquera (2004) mencionan que la adopción de un comportamiento migratorio permite explotar los recursos de diferentes áreas con una naturaleza estacional, mejorando el éxito reproductor e incrementando la abundancia.

La vitelogénesis de *S. testudineus* se presenta con la formación del vitelo lipídico seguido del vitelo proteico que presentan un arreglo de tipo granular aún en las últimas etapas de la vitelogénesis, es decir, de la manera comúnmente observada en taxa superiores (Parenti y Grier, 2004). En este estudio no se observaron las últimas etapas de la maduración de los ovocitos como es la hidratación, siendo el inicio de la migración de la vesícula germinal y la presencia del micrópilo en ovocitos de una sola hembra, los últimos cambios observados en su desarrollo.

El micrópilo es una estructura especial situada en el polo animal que permite el paso del espermatozoide a través de la membrana al interior del ovocito. En este caso se trató de un solo canal formado a través de la zona radiata, que es más delgada cerca del micrópilo, con una célula micropilar ubicada en la entrada del mismo. Existen muchos tipos de micrópilo, característicos de cada especie e incluso de la región, aunque en general en huevos pelágicos no se presenta un aparato micropilar especializado (Kunz, 2004).

Al igual que en el pez aguja, no se observaron folículos postovulatorios (FPO) pero sí atresias, músculo blando y vasos sanguíneos prominentes en las fases de postpuesta. Este hecho también respalda la existencia de un movimiento migratorio de las hembras que presentan una subfase de desove activo.

Con base en los estados de desarrollo de los ovocitos se pudieron establecer las cinco fases de desarrollo propuestas por Brown-Peterson *et al.* (2011) para las hembras de *S. testudineus*: inmaduro, en maduración, desovador capaz, regresión y regeneración. En cambio, en el caso de *S. notata* sólo se establecieron las cuatro primeras.

Para ambos casos se utilizó la formación de los alvéolos corticales y la capa folicular (con los filamentos de fijación, en el pez aguja) como el inicio de la madurez; la intensidad de lóbulos de vitelo en el pez globo y la coalescencia del vitelo en el pez aguja (vitelogénesis terciaria) como el inicio de la fase de desove. La presencia de músculo blando, vasos sanguíneos aún dilatados y atresias fueron indicadores del postdesove o regresión, una fase considerada dentro de los

organismos maduros pero reproductivamente inactivos. Para la fase de regeneración o receso se consideró la presencia de ovocitos en crecimiento primario pero con músculo blando y atresias intercaladas.

En el caso de *S. notata* no fue registrada esta última fase, ya que al tratarse de una especie desovadora parcial presentó un gran número de ovocitos en distintos estados de desarrollo en todo el ciclo reproductor, lo cual no permitió distinguir un período de reposo. Estos criterios son los generalmente usados por diversos autores aunque algunos utilicen otros términos o los dividan en más fases. Por ejemplo, Nuñez y Duponchelle (2009) dividen la fase de desovador capaz en maduración avanzada y madura. En el caso de desovadores parciales, en esta escala se elimina la fase de regeneración debido a que en este tipo de estrategia se puede pasar directamente a la fase de maduración otra vez e iniciar nuevamente el ciclo reproductor.

Para la estimación del periodo reproductor se ha sugerido que la separación de las hembras en fase de maduración inicial o desarrollo y en fase de desove capaz o maduro es importante, ya que una vez iniciada la maduración de las gónadas, el ciclo de vitelogénesis puede completarse en tiempos variables (semanas o meses) según las especies.

Determinar el tiempo en el que éste ocurre, proporciona información útil sobre la duración del periodo de formación de los gametos (Nuñez y Duponchelle, 2009; Hernández, 2012). Con base en la presencia de hembras en la fase capaz de desovar se definió que *S. testudineus* es una especie reproductivamente activa entre junio a enero, con un periodo de vitelogénesis de cuatro meses y un pico de desove entre octubre y diciembre. Rocha *et al.* (2002) encontraron resultados similares en cuanto a los meses que esta especie destina al desove (de septiembre a noviembre) en Brasil. Las hembras de *S. notata* se encuentran en actividad reproductora todo el año ya que a lo largo del ciclo de muestreo se presentaron hembras en fase de desarrollo y desove capaz y sólo en el mes de marzo hubo un mayor número de hembras en postdesove, las cuales presentan características de una fase de regresión y no se puede considerar a este periodo

como de reposo. Richards (2006) en sus estudios realizados en Florida sobre el pez aguja, delimitó que la temporada reproductora ocurre de febrero a julio, menos de la mitad del tiempo registrado en este estudio.

En ambos casos la presencia de gónadas en distintas fases de maduración permite inferir que no existe una sincronía en la maduración de los individuos en la población. Esta asincronía también se registró en *S. annulatus* (Sánchez, 2007), *S. testudineus*, *S. greeleyi* (Rocha *et al.*, 2002; Schultz *et al.*, 2002) y, para *Lutjanus guttatus*, Arellano-Martínez *et al.* (2001) señalan que puede deberse a la presencia de organismos que aún no han alcanzado su talla o edad de primera madurez, a la capacidad diferencial por grupos de edad para iniciar la gametogénesis y/o al estado nutricional de los organismos al inicio de la época de reproducción (Saborido y Junquera, 2004; Sánchez, 2007).

La selección de la época de desove corresponde con el conjunto de condiciones ambientales idóneas para la supervivencia de las larvas y con la condición fisiológica de los organismos parentales producto de la disponibilidad de alimento. Así, en ambientes altamente fluctuantes como son las lagunas costeras, las temporadas de desove largas y la asincronía en la maduración observada en la población representan una mayor probabilidad de supervivencia de las larvas que logren eclosionar en las condiciones óptimas.

La respuesta de las especies características de estos sitios y de regiones tropicales, en la elección de sus estrategias, entonces tiene dos componentes un ciclo endógeno de desarrollo gonadal (estrategia) y un mecanismo que lo sincronice con las variables ambientales (táctica). En este caso la elección de desoves múltiples parciales durante todo el año en *S. notata* representa la estrategia óptima para la permanencia de la especie en estos sitios, sin embargo la temporada marcada en el *S. testudineus* con una única puesta total y movimientos migratorios, representa la estrategia opuesta que también puede presentarse en estas latitudes y generalmente responde al factor de depredación (Saborido y Junquera, 2004).

Existen pocas investigaciones enfocadas a la descripción de los espermatozoides quizá debido al pequeño tamaño que alcanzan. Sin embargo, se han descrito varios tipos en torno a la estructura básica de la cabeza y el flagelo relacionados con la filogenia y taxonomía de los peces. También se ha registrado que la longitud del espermatozoide puede estar relacionada con el número de huevos puestos por las hembras más que por el tamaño del macho.

En este estudio y para el caso de *S. testudineus*, se consideraron las primeras cuatro de las cinco fases de maduración propuestas por Brown-Peterson *et al.* (2011) para clasificar a los machos y únicamente las fases III y IV (eyaculador y regresión) para *S. notata*. Esto se debió a que se contó con organismos de todas las clases de talla del pez globo, de tal manera que pudo observarse la fase en la que el testículo estaba dominado por espermatogonias. Para definir el inicio del desarrollo se tomó en cuenta la presencia de espermocitos; para la fase de eyaculación, la presencia de espermatozoides en los conductos espermáticos y espermatogénesis activa y, finalmente para la fase de regresión, la presencia de residuos de espermatozoides en los lóbulos o conductos espermáticos.

La longitud mínima de los peces aguja obtenidos fue de 17 cm de LT (que corresponde a un macho). Como resultado, no se obtuvieron individuos inmaduros o en desarrollo y sólo se presentaron organismos próximos a la espermiación. En ellos, la composición espermática de los testículos estuvo dominada por una gran cantidad de espermatozoides en los lóbulos y en los conductos.

Muy pocos organismos presentaron lóbulos vacíos distribuidos en la parte central de los testículos para ubicarlos en la fase de regresión. Los resultados obtenidos por Sánchez (2007) para *S. annulatus* describen un proceso de espermatogénesis continua que va desde la parte distal hacia los conductos centrales, que se repita para *S. testudineus* y concuerdan con los estudios relacionados con la filogenia del grupo realizados por Parenti y Grier (2004).

La presencia de un gran número de individuos en fase de eyaculación permitió deducir que la temporada reproductora de ambas especies se extiende

durante todo el ciclo anual y, en el caso del pez aguja, desde tallas muy pequeñas. Esta disponibilidad prolongada de machos para la reproducción, corresponde a las estrategias desplegadas por las hembras que contribuye al éxito reproductor de ambas especies (Wootton, 1990).

#### **8.4 Índices**

Los índices gonadales pueden ser una herramienta útil para la identificación del momento de la puesta, pero no suelen permitir la clasificación en estados de madurez, por lo que tienen que usarse adicionales a otros métodos de diagnóstico (Saborido y Junquera, 2004; Nuñez y Duponchelle, 2009; Brown-Peterson *et al.*, 2011).

El índice gonadosomático registrado para las hembras de *S. testudineus* mostró una dispersión muy grande, de 0.065 a 21.00 % del peso corporal. Los valores mayores se obtuvieron en los meses próximos al desove, por lo que en la comparación de medias mensuales se observó un incremento paulatino del índice a partir del mes de junio y hasta el mes de noviembre. Las diferencias estadísticamente significativas corresponden a los meses de octubre y noviembre, cuando se presentan las últimas fases de maduración y el desove. Dichos hallazgos corroboran que la temporada de desove abarca de junio a enero, en concordancia con los resultados que arrojó el análisis de las escalas empíricas e histológicas.

La dispersión en los valores del IGS de las hembras de *S. notata* fue menor: de 0.093 a 14.39 % del peso corporal. Sin embargo, no pudo registrarse un patrón definido de variación mensual del IGS durante el transcurso del ciclo de estudio. Debido a que la actividad reproductora ocurre durante todo el año y por tratarse de una especie con desarrollo asincrónico y desoves parciales, los índices no muestran una tendencia definida a lo largo del año. Cabe señalar que la menor dispersión en los datos se presentó en octubre a marzo, coincidente con el aumento de hembras en fases de regresión y la disminución en el número de organismos maduros. Los cambios en el tamaño relativo y absoluto de los ovarios

durante el ciclo reproductor reflejan el crecimiento de los ovocitos y la acumulación de vitelo durante su desarrollo, de tal manera que existe un amplio rango de variabilidad en el IGS de las hembras en distintos estadios de madurez. De igual manera, reflejan las diferencias en el patrón temporal de desarrollo y desove de los huevos (Wootton, 1990) que presentan los desovadores totales, con desarrollo sincrónico. En un rango de valores entre 18 y 25 % se encuentran, por ejemplo, *Anguila japonica* (Anguillidae) y *Spirinchus thaleichthys* (Osmeridae). En cambio, los valores del IGS de desovadores con madurez asincrónica se encuentran en un rango entre 8 y 14 % (Tayler y Sumpter, 1996).

Estos valores concuerdan con los obtenidos para ambas especies y sus respectivas estrategias de desarrollo y desove de los huevos. Saborido y Junquera (2004), por su parte, menciona que en la mayoría de las especies con desove estacional este índice cambia muy notoriamente en las etapas sucesivas del desarrollo gonadal pero en peces sin estacionalidad éste apenas varía a nivel poblacional, respaldando también los hallazgos encontrados en este trabajo.

En contraste, los valores del IGS obtenidos por Rocha *et al.* (2002) para *S. testudineus* se situaron alrededor de 9% en hembras ya maduras, acordes con el tipo de desarrollo asincrónico que presentaron los organismos en estos sitios.

Para *S. annulatus* se encontraron valores de hasta 25 % a pesar de tratarse de una especie con desoves parciales, lo cual Sánchez (2007) atribuye a la disponibilidad de recursos energéticos provenientes del hígado (también de gran tamaño).

El IGS obtenido para los machos de *S. testudineus* fue de 0.041 a 5.09 % del peso corporal y para *S. notata* de 0.052 a 1.90 %. En ambos casos, la variación mensual no mostró algún patrón que permitiera definir una temporada reproductora, respaldando los resultados obtenidos de las escalas empírica e histológica. Contrario a lo que sucede en los ovarios, los testículos representan una muy baja proporción del peso corporal de los organismos, aproximadamente un dos por ciento del peso (a diferencia del 20 % que representa la gónada madura de las hembras) y puede estar relacionado al modo de fertilización.

Por ejemplo, los testículos de *Oreochromis mossambicus* representan aproximadamente un 0.2 por ciento del peso individual, mientras que los de *B. saida* alcanzan de un 10 a 27 % (Wootton, 1990). Dichos hallazgos también están en comunión con las estrategias de desove adoptadas por las hembras de ambas especies. Así, la cantidad de esperma requerido para fertilizar los huevos puestos en un espacio cerrado es generalmente menor que si se tratara de huevos presentes con menores densidades en el ambiente.

El índice hepatosomático sirve para cuantificar los cambios cíclicos ocurridos en el peso del hígado producto de la acumulación de lípidos y de la síntesis de vitelogenina por lo que es utilizado con frecuencia como indicador del nivel de reservas del organismo. Por su lado, el factor de condición refleja las variaciones somáticas indicando la energía almacenada como lípidos corporales y proteínas que pueden ser movilizadas por los organismos para enfrentar los requerimientos en períodos sin alimentación o durante la reproducción (González y Oyarzun, 2002; Saborido y Junquera, 2004).

El costo de la reproducción puede ser muy elevado por lo que, a menudo, se puede observar una alternancia entre el almacenamiento de reservas energéticas y el desarrollo de las gónadas (Wootton, 1990; González y Oyarzun, 2002; Kunz, 2004). En esos casos, ambos índices suelen asociarse en forma inversa al grado de madurez (IGS) como se ha observado en *Gadus morhua*, caso en el que los índices son claros indicadores de la movilización de la energía en esta especie (Maddock y Burton 1999). En *L. guttatus*, en cambio, el IHS está únicamente relacionado con el ciclo de reproducción (Arellano-Martínez *et al.*, 2001).

En el índice hepatosomático de *S. testudineus* no mostró una diferencia marcada a lo largo del ciclo anual en ninguno de los dos sexos. Sin embargo, los valores obtenidos para los machos fueron mayores que para las hembras. El factor de condición también mostró pocas variaciones durante el ciclo anual y con valores similares para ambos sexos.

En cambio, los valores del IHS calculados para *S. notata* son distintos entre machos y hembras. Los mayores valores se obtuvieron en estas últimas y el factor de condición también mostró una tendencia homogénea durante el tiempo de estudio en ambos sexos. En ninguna de las dos especies se encontró alguna relación entre el IHS, FC y el IGS, lo cual podría indicar que los organismos de ambas especies utilizan mayormente la energía obtenida de la alimentación inmediata y constante para sus gastos reproductivos, como es el caso de *P. chilensis* (González y Oyarzun, 2002). Es posible que la tendencia a acumular reservas hepáticas en los machos de *S. testudineus* y en las hembras de *S. notata*, esté reflejando un movimiento continuo de energía hacia la producción de gametos que les permite soportar la maduración y desove durante todo el año.

### **8.5 Talla de primera madurez**

La talla de primera madurez ( $L_{50}$ ) estimada para las hembras del pez globo fue de 13 cm de LT y la de los machos resultó de 13.9 cm. La talla registrada en estudios previos realizados en la Florida, también corresponde a los 13 cm de LT (Pauly, 1991; Froese y Pauly, 2010). Sin embargo los obtenidos en Brasil fue de 10.8 cm para las hembras pero obtenido a partir de una transformación lineal de la curva de maduración siendo la función logística de mejor ajuste a la curva de maduración más utilizada (Saborido y Junquera, 2004; Brouwer y Griffiths, 2005; Rampa *et al.*, 2005; Acevedo *et al.*, 2007; Nuñez-Duponchelle, 2008).

Por su lado la talla de primera madurez ( $L_{50}$ ) estimada para las hembras del pez aguja fue de 22.6 cm de LT. Sin embargo no existen registros de este dato acerca de esta especie, ni en la familia para poder ser comparados. Diversos autores (Wootton, 1990; Tayler y Sumpter, 1996; Saborido y Junquera, 2004; Murua *et al.*, 2003) coinciden en que no todos los organismos de una población y entre poblaciones maduran al mismo tamaño ya que este parámetro se puede ver influenciado por diversos factores como el acervo genético, las tasas de crecimiento y mortalidad, la longevidad de la especie, el estrés poblacional, la disponibilidad de alimento, etc.

Por ejemplo una disminución en la talla de madurez como sucede en la población brasileña del pez globo o con la población de machos de *S. notata* de este estudio, podría llevar a un aumento de la tasa de crecimiento y densidad poblacional como respuesta a algún factor estresante, rasgos comunes en sistemas estuarinos (Wootton, 1990).

Por otra parte la diferencia en las tallas de madurez entre machos y hembras se podría relacionar con el hecho de que los machos destinan su gasto energético principalmente al crecimiento, a la búsqueda y defensa de un territorio y a evitar la depredación y las hembras a la producción de los ovocitos (Hernández, 2008; Arellano-Martínez *et al.*, 2001). Estudios previos han registrado diferencias en el comienzo de la madurez de machos y hembras, siendo más tardío en los machos como es el caso de *A. troschelli* y *F. polyommus* (Hernández, 2008; Hernández, 2012).

No se realizó este cálculo para los machos debido a que los organismos de tallas pequeñas capturados (desde los 17.3 cm) ya habían entrado a la fase de eyaculador capaz, es decir, organismos que ya habían iniciado el proceso de madurez. La nula representación de organismos inmaduros se atribuye al arte de pesca utilizado, ya que la abertura de malla (1/2 pulgada) de la red pudo permitir el paso de los organismos de tallas menores.

## **8.6 Fecundidad**

Las diferencias en la tasa de fecundidad entre especies reflejan la gran variedad de estrategias reproductivas existentes y puede verse afectada por las condiciones ambientales en las que habitan los individuos, por su tamaño y la condición fisiológica (Murua *et al.*, 2003). La fecundidad potencial anual o total obtenida para el *S. testudineus*, fue de la media de 5 hembras comprendidas 20.6 a 22.6 cm de LT y con un intervalo de 27.5 a 37.9 g. Considerando la relación propuesta entre el tamaño y la condición de los organismos y la tasa de fecundidad (Saborido y Junquera, 2004; Murua *et al.*, 2003).

Los resultados oscilaron entre 353974.38 ovocitos y por su lado la fecundidad relativa promedio fue de 9704.6 ovocitos por gramo de pez, superior a la encontrada por Pauly (1991) y Froese y Pauly, (2010) de 1,146 huevos por gramo de peso del cuerpo. Para el *S. notata* la fecundidad relativa promedio obtenida fue de 638.7 ovocitos por gramo de pez para una hembra de 45 m de LT, también superior al registro obtenido por Richards, (2006) el cual fue de 428 huevos en el ovario izquierdo y 470 en el ovario derecho para hembras de 248 mm de longitud furcal. En cuanto a la fecundidad potencial anual, se consideraron 90683.305 huevos obtenidos de 5 hembras ubicadas en un intervalo de 40.3-45.1 cm de LT y de 159.2-216.7 g. de peso.

La fecundidad parcial se calculó en 5655.93 huevos entre 4 hembras de 37.6-40.2 cm de LT y 120.3-130.2 g de peso de cuerpo. La inclusión de distintas clases de talla fue siguiendo la sugerencia hecha por Murua *et al.* (2003), en la que propone una elección de ovarios en el estado de desarrollo óptimo para estimar las distintas fecundidades, como pueden ser las hembras predesovadas, con fecundidad determinada y desovadoras totales (Fase III) para el cálculo de la fecundidad potencial anual, ya que ellas fijan su stock de desove desde antes de iniciar la puesta y pueden cuantificarse entonces los ovocitos vitelogénicos avanzados e hidratados que corresponden a los que van a ser liberados en el próximo ciclo reproductor.

Por el contrario, para el caso de los desovadores parciales con desarrollo asincrónico y fecundidad indeterminada se sugiere el análisis de hembras en distintos intervalos de talla dentro de la fase III de madurez ya que ellas no fijan el stock de desove antes de iniciar la puesta y por tanto ovocitos previtelogénicos pueden desarrollarse y ser reclutados al conjunto de ovocitos vitelados en cualquier momento de la estación reproductiva. Además, en el caso de este tipo de organismos se recomienda el cálculo de la fecundidad parcial que corresponde a los ovocitos que serán desovados próximamente y en la que se cuantifican solo los ovocitos hidratados (Saborido y Junquera, 2004).

El número de huevos que una hembra desova en un periodo de tiempo definido depende del número de huevos por desove y del número de desoves realizados, así, la fecundidad parcial de organismos con desove único de huevos pelágicos (igual a la potencial anual) se enfrentan a una elevada mortalidad y entonces su fecundidad debe ser muy elevada, llegando al orden de los millones como es el caso del bacalao el cual libera de 2 a 9 millones de huevos. Por el contrario los productores de huevos demersales requieren de una mejor administración de sus recursos energéticos, los cuales invierten en la producción de huevos más grandes, pero en menor cantidad (baja fecundidad), en el orden de miles como es el caso del salmón que liberan de 1000 a 10000 huevos, con el propósito de generar larvas, con un desarrollo más rápido, mayor tamaño y con menor riesgo de depredación.

La fecundidad disminuye en especies que guardan los huevos y aún más en las que presentan algún tipo de cuidado parental (Wootton, 1990; Tayler y Sumpster, 1996; Saborido y Junquera, 2004; Murua *et al.*, 2003). Entonces los resultados obtenidos sobre la fecundidad de las especies de estudio corresponden a las anteriores descripciones de tipos de desovadores y en el caso de las hembras de *S. notata* también se entendería el mayor tamaño de hígado que presentan en comparación con los machos para tener una mayor disponibilidad de recursos energéticos.

### **8.7 Variables Ambientales**

De los 445 organismos obtenidos de *S. testudineus*, el mayor número fue capturado en el mes de julio en las estaciones 4 y 11 y el menor en el mes de agosto, en las estaciones 2, 3 y 10, coincidiendo con cambios muy marcados en el nivel de la columna de agua, en la cual se registró una profundidad de 10 a 24 cm en las primeras dos y de 103 a 135 cm en las dos últimas. El hecho, de un mayor registro en las estaciones 4 y 11 (muy someras) corrobora los hábitos demersales de dicha especie, los cuales muestran preferencia a sitios someros con fondos arenosos, fangosos, con camas de pastos o rodeados de manglar en los cuales

pueden cubrir sus necesidades de protección y hábitos alimenticios dirigidos hacia especies bentónicas (Pauly, 1991; Froese y Pauly, 2010; Arceo- Carranza y Vega-Cendejas, 2009; Arceo-Carranza *et al.*, 2011; McDonald *et al.*, 2009).

Por otro lado, en el estudio realizado por Jerónimo *et al.* (2012), acerca de las variables hidrodinámicas de este sistema lagunar, se encontró que el conjunto de las estaciones 1, 2 y 3 y la estación 10 son las más influenciadas por la variación de las mareas astronómicas y se sabe que los ciclos de marea tienen un efecto sobre el comportamiento de desove de algunos teleósteos, de tal forma que los organismos liberan los gametos durante un tiempo particular con respecto a estos ciclos, aunque poco se sabe de las implicaciones de esta sincronización (Sánchez, 2007).

Esto, también podría responder al aumento en el volumen de agua de dichas estaciones y con ello un mayor espejo de agua, contrario a los gustos de la especie, permitiendo también una mayor dispersión de los organismos y una menor probabilidad de captura.

Sin embargo, en el mes de enero, aunque no rebasaron los 50 cm de profundidad, fue en este conjunto de estaciones en donde se realizó el total de capturas, siendo individuos hembras en una fase IV o desovadas, lo que respaldaría la hipótesis de que la especie realiza un movimiento hacia la línea de costa para concluir su período reproductivo, con un solo evento de desove, en sitios con una mayor profundidad que les proporcione las condiciones idóneas para el desarrollo de un gran número de pequeños huevos pero adheridos entre sí o a algún substrato y en donde el flujo de entrada de agua hacia la laguna, como consecuencia de la estación de nortes y cambios mareales, les permita a las larvas el regreso al interior del sistema.

Muchas especies tropicales utilizan esta estrategia migratoria, con desoves totales, como son algunos mugílidos y gérridos (Blaber, 1997). Dichos resultados obtenidos coinciden con los estudios realizados por Targett (1979) y Froese y Pauly (2010) en Bahía Vizcaíno, Florida, sobre las características biológicas de esta especie, los cuales les permitió concluir que ésta realiza su evento de desove

en aguas abiertas, y es contrario a los resultados obtenidos por Rocha *et al.* (2012) en la Bara de Paranagua, Brasil en la que menciona que la población de esta especie utiliza el sistema estuarino tanto para sus conductas habituales como para sus hábitos reproductores.

Por el contrario, para la especie *S. notata* sus mayores registros se produjeron en los meses de agosto y septiembre, en las estaciones 1, 2, 3 y 10, con un rango de 80 a 135 cm de profundidad y los menores en octubre y enero en las estaciones 5 y 6 con un intervalo de 26 a 58 cm. En los meses de noviembre y diciembre no se registraron capturas coincidiendo con el hecho de que en las estaciones 1-3 y 10, normalmente con mayor profundidad, ésta no sobrepasó los 57 cm. Tales resultados también concuerdan con las preferencias pelágicas y marinas que muestra esta especie, ya que dicha zona mantiene las condiciones de densidad más cercanas a la del océano. Aunque su presencia en las zonas de mezcla (estaciones 5 y 6) (Jerónimo *et al.*, 2012) también hacen referencia al amplio rango de tolerancia a la salinidad que se la ha atribuido (Vega-Cendejas y Hernández de Santillana 2002), que se presenta en esta zona con agua proveniente de la boca y la descargada por la zona de manantiales.

Los individuos de esta especie no presentan ningún movimiento aparente de sus zonas habituales para realizar el desove, lo que respalda el hecho de utilizar como estrategia reproductiva los múltiples desoves parciales de huevos demersales durante todo el ciclo anual. Este tipo de estrategias es característica de especies tropicales, como una adaptación a las fluctuaciones en la disponibilidad de alimento para las larvas (Blaber, 1997) y al riesgo de depredación, ya que, por un lado, se encuentran vulnerables ante sus depredadores por un largo periodo de tiempo, pero por el otro, amortigua posibles períodos cortos de fluctuaciones negativas en la disponibilidad de plancton como alimento (Blaber, 1997).

Los estudios realizados por Froese y Pauly (2010) registraron también desoves parciales de huevos demersales en esta especie y Richards (2006) ubico una temporada reproductora, en el lago Indian de la Florida, de febrero a julio.

Por su parte Blaber (1997) menciona que en los sitios de agua dulce de bajas latitudes las variables que influyen en los eventos de desove son la profundidad de la columna de agua y el flujo de agua ocasionado por los cambios estacionales, y en las zonas estuarinas, aunque son menos claros, las lluvias (estacionalidad) con sus subsecuentes cambios en el flujo de agua, la salinidad y turbidez ejercen una fuerte influencia, aunque los cambios lunares y mareales también. Lo cual sustenta los resultados obtenidos acerca de la distribución de ambas especies, en la laguna La Carbonera, como respuesta a las variaciones de la columna agua producidas por la estación climática y las fluctuaciones de la marea. De la misma manera, sugiere que la amplia diversidad de zonas estuarinas en los trópicos y subtropicos, con sus respectivas condiciones tan cambiantes, han permitido una evolución a favor de la plasticidad en las estrategias reproductoras utilizadas por especies, aun de la misma familia o género, con el fin de adaptarse a su medio ambiente. Hecho que se ve reflejado en las estrategias opuestas elegidas por nuestras especies de estudio para asegurar su permanencia en este lugar.

## 9. CONCLUSIONES

La especie *Spherooides testudineus* presenta un desarrollo ovárico sincrónico que culmina con un desove total de huevos demersales y la especie *Strongylura notata* presenta un desarrollo asincrónico que le permite realizar múltiples desoves parciales de huevos demersales con filamentos de fijación.

La época de desove de las hembras de *S. testudineus* se extiende de junio a enero y las de *S. notata* durante todo el ciclo anual. La temporada reproductora de ambas especies indican que los machos se encuentran disponibles reproductivamente durante todo el año.

El índice gonadosomático de las hembras de *S. testudineus* mostró diferencias únicamente entre el periodo de desove (octubre y noviembre) y el resto

del ciclo reproductor. En los machos de ambas especies y las hembras de *S. notata* el IGS no presentó ninguna tendencia durante el ciclo anual.

Los IHS y FC no mostraron alguna relación entre las reservas energéticas proveniente del hígado o del tejido graso con el índice gonadosomático en ninguna de las dos especies. Se presentaron, en cambio, hígados de mayor tamaño en las hembras de *S. notata* y en los machos de *S. testudineus*.

La talla de primera madurez fue mayor en los machos (13.9 cm de LT) que en las hembras (13 cm) de *S. testudineus*. En las hembras de *S. notata* fue de 22.6 de LT.

En la proporción de sexos mensual las hembras de *S. testudineus* duplicaron la población de machos mientras que para *S. notata* se mantuvo en 1:1. Para ambas especies se considera una dispersión espacial con fines de reproducción en ambos casos.

*S. testudineus* utiliza ambos ambientes, costero y lagunar, para completar su ciclo de vida. Realiza una migración a la línea de costa en la época de nortes para realizar el desove y posteriormente las larvas ingresan a la laguna. Su distribución dentro de la laguna corresponde a las estaciones con niveles bajos de profundidad.

*S. notata* se mantiene dentro de la laguna costera durante todas las etapas de su ciclo de vida. Su distribución en el interior de ella, está relacionada con las estaciones que se ven influenciadas por las variaciones de las mareas.

## REFERENCIAS

1. Akin, S., Buhan, E., Winemiller, K. O., y Yilmaz, H. (2005). Fish assemblage structure of Koycegiz Lagoon–Estuary, Turkey: Spatial and temporal distribution patterns in relation to environmental variation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64(4), 671-684.
2. Alvarez-Arellano, A. D. y J. Gaitán Morán. (1994). Lagunas Costeras y el Litoral Mexicano: Geología. pp 13-74, En: G. de la Lanza-Espino y C. Cáceres-Martínez (eds). *Lagunas Costeras y el Litoral Mexicano*. UNAM-UABCS, 525 p.
3. Acevedo, J., W. Angulo, M., Ramírez y L. Zapata. (2007). Reproducción del Pez *Brotula clarkae* (Pisces: Ophidiidae) en el Pacífico Colombiano. *Rev. Biol. Trop.* 55: 957-967.
4. Arceo-Carranza D. y Vega-Cendejas M. E. (2009). Spatial and temporal characterization of fish assemblages in a tropical coastal system influenced by freshwater inputs: northwestern Yucatan Península. *Rev. Biol. Trop.* 57(1-2): 89-103.
5. Arceo-Carranza D., Vega-Cendejas M. E. y Hernández de Santillana. M (2012). Day and night trophic variations of dominant fish species in a lagoon influenced by freshwater sepes. *J Fish Biol.* 82(1):54-68.
6. Arellano-Martínez, M., Ceballos-Vázquez, B. P., García-Domínguez, F. y Galván-Magaña, F. (1999). Reproductive biology of the king angelfish *Holocanthus passer* Valenciennes 1846 in the Gulf of California, Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 65: 677-685.
7. Arellano-Martínez, M., Rojas-Herrera, A., García-Domínguez, F., Ceballos-Vázquez, B. P., y Villalejo-Fuerte, M. (2001). Ciclo reproductivo del pargo lunarejo *Lutjanus guttatus* (Steindachner, 1869) en las costas de Guerrero, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 36(1):1-8.
8. Balon, E. K. (1975). Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 32: 821-864.

9. Balon, E. K. (1981). Additions and amendments to the classification of reproductive styles in fishes. *Env. Biol. Fish.*, 6: 377-389.
10. Blaber, S. J. M. (1997). *Fish and fisheries of tropical estuaries*. Chapman y Hall. Fish and Fisheries Series 22, London, U.K.
11. Brown-Peterson, N.J., Wyanski, D.M., Saborido-Rey, F., Macewicz B.J. y Lowerre-Barbieri S.K. (2011). A Standardized Terminology for Describing Reproductive Development in Fishes, *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*, 3(1): 52-70.
12. Brouwer, S. L. y Griffiths, M. H. (2005). Reproductive biology of carpenter seabream (*Argyrozona argyrozona*) (Pisces: Sparidae) in marine protected area. *Fish Bull.* 103: 258-269.
13. Casadevall, M., Matallanas, J. y Bonet S. (1987). Anatomia Macroscopica I Microscopica de l'aparell genital femeni d' Ophidion barbatum (L.) (Pisces, Ophidiidae). *Scientia Gerundensis*. 23-33.
14. Castro-Aguirre, J.L., Espinosa y Schmitter-Soto, J.J. (1999). Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México. Limusa, México, D.F.
15. Coma, R., Ribes M.L., Zabala M.L. y Josep M. Gili. (1995). Reproduction and cycle of gonadal development in the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 117:171-180.
16. Contreras, F. (1988). *Lagunas costeras mexicanas*. 2ª ed. Centro de Ecodesarrollo. SEPESCA, México.
17. Contreras, F. y Castañeda, O. (2004). La biodiversidad de las lagunas costeras. *Ciencias*. 76: 46-56.
18. Day, Jr., J.W., Hall, C., Kemp, M.W. y Yañez-Arancibia, A. (1989). Nekton, the free swimming consumers. In *Estuarine ecology*. Wiley-Interscience, John Wiley and Sons, New York, 377-437.
19. Dixon, W y Kronmal, R. (1965). The choice of origin and scale for graphs. *J. Assoc. Computing Machinery*, 12: 259-261.
20. Durán-García R., Tun-Dzul, F., Espadas-Manrique, C. y González-Iturbe, A. (2005). *Vegetación y flora de la ecorregión humedales los Petenes – Celestún*

- El Palmar. Planeación ecorregional de los Petenes, Celestún y Palmar. CICY, CINVESTAV, DUMAC, PRONATURA, UADY. Mérida, Yucatán.
21. FAO (2002). Guía para la identificación de especies de peces del Atlántico para fines de la pesca. FAO Roma, Italia.
  22. Farreras, S. (2004) Hidrodinámica de lagunas Costeras. Cap. 1 introducción, conceptos básicos y clasificaciones. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada.
  23. Froese, R. y Pauly, D. (2010). FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (07/2010).
  24. Gallardo-Torres. A., Badillo, M., Galindo, C., Loera, J. Rioja R. y X. Chiappa. (2012). Listado taxonómico de los peces de la laguna boca de la Carbonera, Yucatán: UN primer paso para el manejo y evaluación de los recursos costeros del norte de Yucatán en: Recursos acuáticos costeros del sureste. Volumen II. RECORECOS. pp. 270-288.
  25. Ganas, K. (2013). Determining the indeterminate: Evolving concepts and methods on the assessment of the fecundity pattern of fishes. Fisheries Research, 138, 23-30.
  26. González, P. y Oyarzún, C. (2002). Variabilidad de índices biológicos en *Pinguipes Chilensis*, Valenciennes 1833 (Perciformes, Pinguipedidae): ¿están realmente correlacionados? Concepción., Gayana 66(2): 249-253.
  27. Grier, H. y Uribe-Aranzábal, M. C. (2009). The testis and spermatogenesis in Teleosteos, en Reproductive Biology and Phylogeny of Fishes (Agnathans and bony fishes). S. A. Queensland Australia.
  28. Grier, H. J., Uribe-Aranzábal, M. C. y Patiño, R. (2009). The ovary, folliculogenesis, and oogenesis in teleosts, p. Pp. 25-84. In: Reproductive Biology and Phylogeny of Fishes (Agnathans and bony fishes). 8 Queensland Australia.
  29. Gross, M. R., (1996). Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. Elsevier Science 11(2): 92-98.

30. Hernández, C. J. (2012). Ecología de la reproducción del bolín yucateco *Floridichthys polyommus* (Hubbs 1936) en el Sistema lagunar La Carbonera, Yucatán. Tesis de Licenciatura. Universidad del Mar. Campus Puerto Ángel, Oaxaca, México.
31. Hernández O. L. (2008). Ecología reproductiva de peces de arrecife rocoso en el suroeste del Golfo de California. Tesis Doctoral. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La paz, Baja California.
32. Herrera-Silveira, J.A. (2006). Lagunas costeras de Yucatán (SE, México): investigación, diagnóstico y manejo. *Ecotrópicos*. 19(2):94-108.
33. Hunter, J.R., N.C.H. Lo y Leong R.J.H. (1985). Batch fecundity in multiple spawning fishes. In: Lasker, R. (ed.) An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. p. 67. U.S. NOAA Tech. Rep. NMFS 36.
34. Ibáñez, A.L., García, J.L. y Torres-Orozco. (2008). Aspectos reproductivos de una población del charal *Menidia jordani* (Woolman) del Lago de Metztlán, Hidalgo. *Hidrobiol*. 18(1): 1-9.
35. Instituto de Geofísica (1983). Servicio mareográfico nacional. Universidad Nacional Autónoma de México, México. Disponible en: [www.mareografico.unam.mx](http://www.mareografico.unam.mx).
36. Jerónimo, G., Gómez-Valdés, J., Badillo M., López-Aguilar K., Galindo, C., Gallardo, A., Loera, J., Arroyo-Pedraza, L. y Chiappa-Carrara, X. (2012). Variación estacional de temperatura y salinidad en “La Boca de la Carbonera”, Yucatán. *Recursos Acuáticos Costeros del Sureste*. Volumen II. Pp 71-87.
37. Johannes, R. E. (1978). Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. *Environment Biology Fishes*. 3: 65 -84.
38. Kjerfve, B., (1986). Comparative oceanography of coastal lagoons. Institute Belle W. Baruch. University of South Carolina. Columbia, South Carolina.
39. Kjerfve, B., (1994). Coastal Lagoon Processes. Elsevier Oceanography Series, 60. University of South Carolina.

40. Kjesbu, O. S., y Witthames, P. R. (2007). Evolutionary pressure on reproductive strategies in flatfish and groundfish: Relevant concepts and methodological advancements. *Journal of Sea Research*, 58(1): 23-34.
41. Knapp, R. y Carlisle, S. (2011). Testicular Function and Hormonal regulation in fishes *en* Hormones and reproduction of vertebrates. 1. Fishes. USA. 43-63.
42. KUNZ, Y. W. (2004). Developmental biology of teleost fishes, The Netherlands.
43. Franke, R., y Acero, A. (1995). Peces serránidos del Parque Gorgona, Pacífico colombiano (Osteichthyes: Serranidae). *Rev. Acad. Colomb. Cienc*, 19 (74): 593-600.
44. Lamberth, S. J., Branch, G. M. y Clark, B. M. (2010). Estuarine refugia and fish responses to a large anoxic, hydrogen sulphide, black tide event in the adjacent marine environment. *Estuarine, coastal and shelf Science*. 86: 203-215.
45. Logan BW, Harding JL, WM Ahr, Williams JD y Snad RG (1969) Late Cuaternary Sediments of Y Logan BW, Harding JL, Ahr WM, Williams JD, Snad RG (1969). Late Cuaternary Sediments of Yucatan Shelf, Mexico. In: Mac Birney AR (comp.), Carbonate sediments and reefs. Yucatan shelf, Mexico. *Am. Ass. Petrol. Geol. Special*, 11: 5-28.
46. Lowerre-Barbieri, Konstantinos S. K., Gantias, Saborido-Rey, F., Muruad, H. y John R. H. (2011). Reproductive Timing in Marine Fishes: Variability, Temporal Scales, and Methods. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*, 3: 71-91.
47. Lowerre-Barbieri, S., Nancy K., Brown-Peterson., J. Hilario Murua., Jonna Tomkiewicz., Wyanski. David M., Saborido-Rey, Fran. (2011)b. Emerging Issues and Methodological Advances in Fisheries Reproductive Biology. *Marine and Coastal Fisheries*. 3: 32 - 51.
48. Lluch-Cota, Salvador E., Eugenio A., Aragón-Noriega, Arreguín-Sánchez, F., Auriol-Gamboa, D., Bautista-Romero, J. Richard C. B., Cervantes-Duarte, R., Cortés-Altamirano, R., Del-Monte-Luna, P., Esquivel-Herrera, A., Fernández, M. G., Hendrickx, E., Hernández-Vázquez, S., Herrera-Cervantes,

- H., Kahru, M., Lavín, M., Lluch-Belda, L. B., Lluch-Cota D. B., López-Martínez, J., Marinone S. G., (2007). The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. *Progress In Oceanography*, 73:1 1-26.
49. Lubzens, E., Young, G., Bobe J. y Cerdà J. (2010). Oogenesis in teleosts: How fish eggs are formed. *Gen. Comp. Endocrinol.* 165:367-389.
50. Nuñez, J. y Duponchelle, F. (2009). Towards a universal scale to assess sexual maturation and related life history traits in oviparous teleost fishes. *Fish Physiol Biochem.* 35: 167-180.
51. Maddock, D.M. y Burton. M.P.M. (1999). Gross and histological observations of ovarian development and related condition changes in America plaice. *J. Fish Biol.*, 53: 928-944.
52. McDonald, J. A., Shahrestani, S. y Weis, J.S. (2009). Behavior and space utilization of two common fishes within Caribbean mangroves: implications for the protective function of mangrove habitats. *Biological Sciences*.
53. McHugh, I. L., (1985). The estuarine ecosystem integrated. Chap. 2; Pp. 9-16 In: A. Yañez-Arancibia (Ed.) *Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration*, 654p. DR (R) UNAM Press Mexico 1985, ISBN 968-837-618-3.
54. Muñetón-Gómez, M.S., Villalejo-Fuerte, M. y García-Melgar, G. (2000). *Manual de técnicas histológicas aplicadas a organismos marinos*. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, B.C.S.
55. Murua, H., Kraus, G., Saborido-Rey, F., Witthames, P., Thorsen R. S., Junquera A. (2003). Procedures to estimate fecundity of marine fish species in relation to their reproductive strategy. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 33: 33-54.
56. Ortiz, G.S. (2005). *Estructura de la comunidad de peces en un ambiente con vegetación sumergida de una laguna costera tropical*. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa, México.
57. Palacios-Sánchez, S.E. y Vega-Cendejas, M.E. (2010). Cambios alimenticios en tres especies de *Sphoeroides* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae)

- posterior al huracán Isidoro en Bocana de la Carbonera, Sureste del Golfo de México. *Rev. Biol. Trop.* 58(4): 1223-1235.
58. Parenti, L. y Harry Grier (2004). Evolution and phylogeny of gonad morphology in bony fishes. *Evol. Biol.* 44:333-348.
59. Pauly D. (1991). Growth of the Checkered Puffer *Sphoeroides testudineus*: postscript to papers by Targett and Pauly & Ingles. *Fishbyte*, Newsletter of the Network of Tropical Fisheries Scientists. 9:19-22.
60. Porter, H. T., y Motta, P. J. (2004). A comparison of strike and prey capture kinematics of three species of piscivorous fishes: Florida gar (*Lepisosteus platyrhincus*), redfin needlefish (*Strongylura notata*), and great barracuda (*Sphyrna barracuda*). *Marine Biology.* 145(5): 989-1000.
61. Rampa, R., Arneri, E., Belardinelli, A., Caputo, E., Cingolani, N., Colella, S., Donato, F., Giannetti, G., Santojanni, A. (2005). Length at first maturity of the Adriatic anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L.) *In*: Scientific Cooperation to support Responsible Fisheries in the Adriatic Sea. ADRIAMED (ed.). General Fisheries Commission for the Mediterranean, Rome, Italy.
62. Ribeiro, J., Bentes, L., Coelho, R., J. M. S. G., Lino, A. P. G., Monteiro, P. y Erzini, K. (2006). Seasonal, tidal and diurnal changes in fish assemblages in the Ria Formosa Lagoon (Portugal). *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* 67: 461-474.
63. Richards, W. J. (2006). *Early Stages of Atlantic Fishes: An Identification Guide for the Western Central North Atlantic.* I:2672. NOAA, Miami, Florida, USA.
64. Vega-Cendejas, M.E. y Hernández de Santillana M. (2002). Contribución al conocimiento ictiofaunístico de la Bahía de Chetumal, Quintana Roo. En: F.J. Rosado-May, R. Romero Mayo y A. De Jesús Navamete (Eds.). *Contribuciones de la ciencia al manejo costero integrado de la Bahía de Chetumal y su área de influencia.* Universidad de Quintana Roo, Chetumal, Q. Roo, México, pp 85-92.

65. Rinchard, J. Y. Kestemont, P. (1996). Comparative study of reproductive biology in single- and multiple- spawner cyprinid fish. I. Morphological and histological features. *J. Fish Biol.* 49: 883-894.
66. Rizzo, E., Sato, Y., Barreto, B.P. y Godinho H.P. (2002). Adhesiveness and surface patterns of eggs in neotropical freshwater teleosts. *J. Fish Biol.* 61: 615-632.
67. Rocha, C., Favaro, L.F. y Spach, H.L. (2002). Reproductive biology of *Sphoeroides testudineus* (Linneus) (Pisces, Osteichthyes, Tetraodontidae) of the Gamboa Do Banguacu, bay of Paranaguá, State of Paraná, Brazil. *Rev. Bras. Zool.* 19:57-63.
68. Rodríguez, G. M. (1992). Técnicas de evaluación cuantitativa de la madurez gonádica en peces. AGT Editor, S. A. México, D. F.
69. Saborido, F. Y. Junquera, S. (2001-2003). Ecología de la reproducción y potencial reproductivo en las poblaciones de peces marinos. In: Curso de doctorado. Universidad de Vigo, Vigo, España.
70. Sánchez-Cárdenas, R., Arellano-Martínez, M., Valdez-Pineda, M. C., Morán-Angulo, R. E., y Ceballos-Vázquez, B. P. (2011). Reproductive cycle and sexual maturity of *Sphoeroides annulatus* (Jenyns, 1842) (Tetraodontiformes, Tetraodontidae) from the coast of Mazatlán, Sinaloa, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology.* 27(5): 1190-1196.
71. Sánchez, R. (2007). Estrategia reproductiva de *Sphoeroides annulatus* (Jenyns, 1842) (tetraodontidae) en la costa de Mazatlán, Sinaloa, México., Tesis., CICIMAR IPN., La Paz Baja California.
72. Sánchez-Gil, P., Yáñez-Arancibia, A., Tapia, M., Day, J. W., Wilson, C. A., y Cowan Jr, J. H. (2008). Ecological and biological strategies of *Etropus crossotus* and *Citharichthys spilopterus* (Pleuronectiformes: Paralichthyidae) related to the estuarine plume, Southern Gulf of Mexico. *Journal of Sea Research.* 59 (3):173-185.

73. Schultz, Y.D., Favaro, L.F. y Spach, H.L. (2002). Reproductive aspects of *Sphoeroides greeleyi* (Gilbert), Tetraodontidae, from Gamboa Do Baguacu, State of Parana, Brazil. *Rev. Bras. Zool.*, 19 (1): 65-76.
74. Tyler, C. R. Y Sumpter, J. P. (1996). Oocyte growth and development in teleosts. *Rev. Fish Biol. Fish.* 6: 287-318.
75. Vega-Cendejas, M.E. y Hernández de Santillana, M. (2002). Contribución al conocimiento ictiofaunístico de la Bahía de Chetumal, Quintana Roo. En: F.J. Rosado-May, R. Romero Mayo y A. De Jesús Navarrete (Eds.). *Contribuciones de la ciencia al manejo costero integrado de la Bahía de Chetumal y su área de influencia*. Universidad de Quintana Roo, Chetumal, Q. Roo, México. pp 85-92.
76. Vega-Cendejas M. E. (2004). Ictiofauna de la reserva de la biosfera Celestún, Yucatán: una contribución al conocimiento de su biodiversidad. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*. 75(1): 193-206.
77. Vega-Cendejas M. E. y Hernández de Santillana M. (2004). Fish community structure and dynamics in a coastal hypersaline lagoon: Rio Lagartos, Yucatan, Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 60: 285-299.
78. Walsh, C. T., Reinfelds, I. V., Ives, M. C., Gray, C. A., West, R. J., y Van der Meulen, D. E. (2013). Environmental influences on the spatial ecology and spawning behaviour of an estuarine-resident fish, *Macquaria colonorum*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 118: 60-71.
79. Wootton, R. J. (1990). *Ecology of teleost fishes, USA*.
80. Yáñez- Arancibia, A. y Day, Jr. J. W. (1982). Coastal Lagoons. *Oceanologica Acta*. No. Spec. Ecological characterization of Términos Lagoon-estuarine system in the Southern Gulf of México, p. 43-444. In: Lasserre, P. y H. Postma (Eds.) 1982, (4)5: 462.
81. Yáñez-Arancibia, A. (1987). Coastal lagoons and estuaries: cronology, criteria and concepts for an ecological classification of coastal ecosystems (in Spanish). *Revista Sociedad Mexicana Historia Natural*. 39: 35-54.

82. Yañez-Arancibia, A., Lara, A. L. y Pauly, D. (1994). Coastal Lagoons as Fish Habitats. Chapter 12. Elsevier Science Publishers. Pp 363.
83. Zar, J.H. (2010). Biostatistical analysis. 5<sup>a</sup> ed. Prentice Hall. USA.
84. Zúñiga, F.B. y Palacio, A.G. (2005). Caracterización y manejo de suelos de la Península de Yucatán: Implicaciones agropecuarias, forestales y ambientales. Instituto Nacional de Ecología, México.

## 10.ANEXOS

### Anexo 1

El proceso de deshidratación, mediante cambios de alcohol etílico, utilizado para la especie *S. testudineus* fue el siguiente.

Alcohol al 70%	30 min.
Alcohol al 80%	30 min.
Alcohol al 90%	30 min.
Alcohol al 100%	30 min.
Alcohol al 100%	30 min.
Alcohol amílico	3 horas

Periodo de Impregación en paraplast líquido (previamente preparado a 60 grados centígrados)

Parafina I	24 hrs.
Parafina II	24 hrs.

El proceso de deshidratación, mediante cambios de alcohol etílico, utilizado para la especie *S. notata* fue el siguiente.

Alcohol al 70%	25 min.
Alcohol al 80%	25 min.
Alcohol al 90%	25 min.
Alcohol al 100%	25 min.
Alcohol al 100%	25 min.
Alcohol amílico	3 horas

Periodo de Impregación en paraplast líquido (previamente preparado a 60 grados centígrados)

Parafina I	24 hrs.
Parafina II	24 hrs.

Posteriormente se llevó a cabo el proceso de inclusión de las muestras.

## Anexo 2

El proceso de tinción se llevó a cabo siguiendo el presente protocolo.

### Tinción Hematoxilina de Harris - Eosina Amarillenta

Xilol I	10 min
Xilol II	10 min
Alcohol 100%	5 min
Alcohol 100%	5 min
Alcohol 90%	30 toques
Alcohol 80%	30 toques
Alcohol 70%	30 toques
Agua corriente	10 toques (pueden permanecer hasta 10 min)
Hematoxilina de Harris	3 min
Agua corriente	3 toques
Agua corriente	3 toques
Alcohol ácido	2 toques inmediatos
Agua corriente	10 toques
Agua amoniacal	15 toques
Eosina alcohólica	15 min M- 20 min H
Agua corriente	10 toques
Alcohol 70%	10 toques
Alcohol 80%	10 toques
Alcohol 90%	10 toques
Alcohol 100%	10 toques
Xilol I	10 min
Xilol II	10 min

Toques: Introducir y sacar las canastillas de manera inmediata.