

# Universidad del Mar

Campus Puerto Ángel

"Aspectos reproductivos y dinámica poblacional de la damisela *Stegastes acapulcoensis* (Fowler, 1944) (Actinopterigii: Pomacentridae) de la bahía La Entrega, Oaxaca, México"

TESIS

Que como requisito parcial para obtener el grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina

> PRESENTA Biol. Mar. Omar Valencia Méndez

DIRECTOR M. en C. Pedro Cervantes Hernández

CO-DIRECTOR Dr. Ramón Andrés López Pérez

Puerto Ángel, Oaxaca

2014



Ciudad Universitaria. Puerto Ángel, Oaxaca. Septiembre de 2014

# ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

Después de haber analizado y evaluado la tesis "Aspectos reproductivos y dinámica poblacional de la damisela St*egastes acapulcoensis* (Fowler, 1944) (Actinopterigii: Pomacentridae) de la bahía La Entrega, Oaxaca, México", presentada por Biólogo Marino Omar Valencia Méndez, se considera que cumple con los requisitos académicos y la calidad necesaria para ser defendida en el examen profesional.

COMISIÓN REVISORA

M. en C. Pedro Cervantes Hernández Prof. Inv. Universidad del Mar Campus Puerto Ángel DIRECTOR Dr. Ramón Andrés López Pérez Profesor-Investigador Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa CO-DIRECTOR

Dra. María del Carmen Alejo Plata Prof. Inv. Universidad del Mar Campus Puerto Ángel REVISOR M. en C. Antonio López Serrano Prof. Inv. Universidad del Mar Campus Puerto Ángel REVISOR

M. en C. Mario Alejandro Gómez Ponce Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM REVISOR Desde la aparición de los peces Teleostei, con una evolución de más de 200 millones de años, han logrado la diversificación de los peces óseos alrededor del mundo; en donde los patrones y estrategias de vida de cada especie, no dejan de sorprender hasta al más hábil investigador.

Dedicado a:

Mi hermosa familia (Mingo-Paula, Anel-Gaby, Yesi).

Con todo el amor para mi pequeña Dulce Ivanna (otto chi).

#### Agradecimientos

Agradezco al Director de esta tesis Pedro Cervantes Hernández por el apoyo incondicional, las enseñanzas, la paciencia, dedicación y el esfuerzo demostrado; así como por la amistad y la confianza en lo profesional y en lo personal. Ambos sabíamos que no existía un soporte económico para este trabajo, así que los primeros muestreos fueron financiados por Pedro: mil gracias *sensei*. De igual manera, al Co-director Andrés López Pérez, por el apoyo incondicional brindado, así como por la amistad forjada durante estos años de trabajo/colaboración. Agradezco infinitamente su apoyo mediante el proyecto 80228 del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología: "*Entendiendo los procesos que garantizan la perpetuidad de los sistemas arrecifales, reproducción, reclutamiento, supervivencia y conectividad de corales arrecifales en la costa de Oaxaca*", que me permitió continuar y terminar los muestreos. Gracias Andrés.

A mi comité revisor: Dra. Carmen Alejo Plata, M. en C. Antonio López Serrano y M. en C. Alejandro Gómez Ponce; muchas gracias, sus comentarios y sugerencias hicieron mejor este trabajo.

A CONACYT por la beca otorgada durante los créditos de la Maestría, y a la Universidad del Mar, por facilitarme el uso de materiales y el Laboratorio de Histología.

A los que colaboraron en campo Daniel y Ronald. Y en el laboratorio: Dulce, Omar Ávila, Yasú. A los capitanes de *mare nostrum*: Sr. Eladio, Sr. Andrés. Gracias por su apoyo.

Al M. en C. Saúl Serrano por sus donaciones tan oportunas.

A Mirna, por ser una persona fundamental en mi vida. Este trabajo nunca fue fácil, pero siempre fue más agradable compartiéndolo contigo chaparra.

A la familia Antonio-Villacana por haberme permitido compartir momentos inolvidables bajo el mar, y fuera de él. Virgilio, gracias por haber sido mi mentor en el buceo, *lo que bien se aprende, nunca se olvida*. Los extrañaré.

A mis compañeros entusiastas, Betel y Alfonso. Fueron dos años de dedicación, esfuerzo y sobre todo, de intercambio de ideas en "La tiendita".

A mi primo Florentino Orocio que hizo posible que este trabajo estuviera impreso en tiempo y forma. Gracias.

Finalmente, a todos aquellos que se involucraron de algún modo en este trabajo: Anita, Efra, Emma, Doris, y demás amigos/colegas que han sido parte fundamental de este proceso.

A todos, muchas gracias.

# ÍNDICE GENERAL

| ÍNDICE GENERAL   | I              |
|--|----------------|
| ÍNDICE DE FIGURAS  | III            |
| ÍNDICE DE TABLAS   | IV             |
| RESUMEN  | V              |
| 1. INTRODUCCIÓN  | 1              |
| 2. ANTECEDENTES  | 4              |
| 3. HIPÓTESIS   | 6              |
| 4. OBJETIVOS   | 7              |
| 5. ÁREA DE ESTUDIO   | 7              |
| 6. MATERIAL Y MÉTODOS  | 10             |
| 6.1 TRABAJO EN CAMPO   | 10             |
| 6.2 ANÁLISIS DE DATOS<br>6.2.1. ANÁLISIS REPRODUCTIVO<br>6.2.1. 1 ÉPOCA REPRODUCTIVA | 11<br>11<br>12 |
| I. ESCALA DE MADUREZ GONADAL (EMG)   | 12             |
| II. ÍNDICE GONADOSOMÁTICO (IGS)  | 13             |
| 6.2.1.2 FECUNDIDAD PARCIAL (FP)  | 14             |
| 6.2.1.3. ESTRUCTURA POBLACIONAL  | 14             |
| I. PROPORCIÓN SEXUAL   | 14             |
| II. ESTRUCTURA DE TALLA Y PESO   | 15             |
| 6.3.1 ANÁLISIS POBLACIONAL   | 15             |
| 6.3.1.1 ANÁLISIS DE LA VARIANZA  | 15             |
| 6.3.1.2 PARAMETROS POBLACIONALES   | 16             |
| 6.3.1.2.1 TASA DE MORTALIDAD NATURAL M   | 16             |
| 6.3.1.2.2 TASA INTRINSECA DE CRECIMIENTO ( $r$ ) Y MAXIMO TAMANO                     | 4.5            |
| PUBLACIONAL ( $k$ )  | 16             |
| 6.3.1.2.5 CRECIMIENTO ESTACIONAL DE PITCHER & MACDONALD (1975)                       | 17<br>18       |
| 7 DESLITADOS   | 20             |
| /. RESULIADOS  | 20             |
| 7.1 ASPECTOS GENERALES   | 20             |
| 7.2 BIOLOGIA REPRODUCTIVA  | 21             |
| 8.2.1 EPOCA REPRODUCTIVA   | 21             |
| I. ESCALA DE MADUREZ GONADAL   | 21             |

| II. ÍNDICE GONADOSOMÁTICO                                    | 30 |
|--|----|
| 8.2.2 FECUNDIDAD PARCIAL (Fp)                                | 31 |
| 8.2.3 ESTRUCTURA POBLACIONAL                                 |    |
| I. PROPORCIÓN SEXUAL   | 31 |
| II. ESTRUCTURA DE TALLA Y PESO                               | 32 |
| 8.3 ANÁLISIS POBLACIONAL                                     |    |
| 8.3.1 PARÁMETROS POBLACIONALES                               |    |
| 8.3.1.1 MORTALIDAD NATURAL                                   |    |
| 8.3.2 CRECIMIENTO POBLACIONAL                                |    |
| 8.3.3 CRECIMIENTO ESTACIONARIO DE PITCHER & MACDONALD (1973) | 35 |
| 8.3.4 RELACIÓN Pt vs Lt                                      |    |
| 8. DISCUSIÓN   |    |
| ANÁLISIS REPRODUCTIVO  |    |
| ANÁLISIS POBLACIONAL   | 42 |
| 9. CONCLUSIONES  | 45 |
| 10. REFERENCIAS  | 47 |

# ÍNDICE DE FIGURAS

| Figura 1. Distribución espacial de <i>Stegastes acapulcoensis</i> acorde a Robertson & Allen (2006) 2  |
|--|
| Figura 2. Ubicación geográfica de bahía La Entrega   |
| Figura 3. Patrones de coloración durante el crecimiento: a) juvenil, b) sub-adulto, c) adulto. Línea negra: 1cm. 20  |
| Figura 4. Desarrollo ovárico asincrónico de <i>S. acapulcoensis</i> en donde se aprecian ovocitos en diferentes estados de desarrollo. Estadios I, II, III, IV. Lo: lamelas ováricas. Zr: zona radiata. G: granulosa. n=núcleo. 100 aumentos   |
| Figura 5. A: Ovocitos en estadio I; 10 aumentos. B: Ovocito estadio II. Flechas: Alveolos corticales.<br>Asterisco: Nucléolos; 400 aumentos  |
| Figura 6. A: Asterisco: Ovocitos en estadio III; 100 aumentos. B: Ovocito en estadio IV. Flecha corta: zona radiata. Flecha larga: Capa granulosa; 400 aumentos  |
| Figura 7. A: Fase de regresión. Asterisco: ovocitos atrésicos. Flecha: residuos de POF's; 40 aumentos. B: ovicitos en crecimiento primario   |
| Figura 8. A: espermatogonias; 400 aumentos. B: Flechas continuas: espermatogonias. Flechas punteadas: espermatocitos. Asteriscos: espermátides. 400 aumentos   |
| Figura 9. A: Flechas contínuas: espermatogonias. Flechas punteadas: espermatocitos. Asteriscos: espermátides; 400 aumentos. B: Espermatozoides, 100 aumentos   |
| Figura 10. Variación mensual de los porcentajes de los diferentes estadios de madurez gonadal en hembras (A) y machos (B) de <i>S. acapulcoensis</i> . Estadio IV Estadio III Estadio II Estadio I 29  |
| Figura 11. Índice gonadosomático para hembras (A) y machos (B) (media y error estándar) 30   |
| Figura 12. Histograma de frecuencias de talla (A) y peso (B) de <i>S. acapulcoensis.</i>   |
| Figura 13. Análisis de la abundancia de S. acapulcoensis versus la profundidad (media ± error estándar) 33   |
| Figura 14. A: Tendencia de crecimiento según el modelo estacional de crecimiento de Pitcher & MacDonald (1973) para <i>S. acapulcoensis</i> . B: Función seno de la estacionalidad. Longitud observada ( $^{\circ}$ ), Longitud esperada ( $^{-}$ ), Función seno de estacionalidad (••••) |
| Figura 15. Estimación de los parámetros de la relación Pt-Lt de la población de <i>S. acapulcoensis</i> mediante mínima verosimilitud. Pt y Lt se definen como antes. Observados (▲), esperados (●)  |

# ÍNDICE DE TABLAS

| Tabla 1. Descripción del proceso de deshidratación, aclarado, inclusión y montaje  |
|--|
| <b>Tabla 2.</b> Tiempos de tinción usando la técnica Hematoxilina-Eosina    12   |
| <b>Tabla 3</b> . Descripción microscópica de las fases en el ciclo reproductivo para hembras. Ovocitosprevitelogénicos (OP). Ovogonias (OO), crecimiento primario (CP), alveolo cortical (AC), vitelogénesisprimaria (Vtg1), vitelogénesis secundaria (Vtg2), vitelogénesis terciaria (Vtg3), ruptura de la vesículagerminal (RVG), migración de la vesícula germinal (MVG), folículos postovulatorios (POF) |
| <b>Tabla 4.</b> Descripción microscópica de las fases y estadios en el ciclo reproductivo de machos. Epiteliogerminal (EG), espermatogonia (Sg), espermatocito (Sc), espermátidas (St), espermatozoides (Sz).26  |
| <b>Tabla 5.</b> Proporción sexual de S. acapulcoensis durante el periodo de estudio. El valor crítico para todas laspruebas es de 3.841 a $\alpha$ = 0.05. Hembras (H), machos (M), probabilidad (p)   |
| <b>Tabla 6.</b> Matriz $N_{abun}$ de la abundancia poblacional de <i>S. acapulcoensis</i> a dos profundidades (somero yprofundo); fusionados mediante una suma para formar $N_{so}$ ; somero; $N_{pr}$ : profundo y $N_{so+pr}$ : total mensual enbahía "La Entrega" durante marzo de 2012 a Febrero de 2013. c= cilindro  |
| <b>Tabla 7.</b> Estimación de la tasa de mortalidad natural (M), crecimiento poblacional ( $r$ ), tamaño máximo poblacional ( $k$ ) y tamaño inicial de la población ( $N_{\theta}$ ) de la poblacion de <i>S. acapulcoensis</i> por el método de estimación exponencial de Malcolm (2001). N <sub>so</sub> = somero, N <sub>pr</sub> = profundo y N <sub>so+pr</sub> = total mensual                        |
| Tabla 8. Coeficientes del modelo estacional de crecimiento en talla de Pitcher & MacDonald (1973) para S         acapulcoensis.       35   |
| <b>Tabla 9</b> . Parámetros estimados de la relación <i>Pt-Lt</i> obtenida mediante Verosimilitud, y los algoritmos Quasi-<br>Newton, Simplex, y Simplex & Quasi-Newton. $a$ y $b$ se definen como antes, $R^2$ = varianza explicada, $R$ =<br>coeficiente de correlación  |

# RESUMEN

Stegastes acapulcoensis se distribuye desde Golfo de California central hasta Lobos Afuera, Perú, incluyendo Islas Oceánicas (Revillagigedos, Galápagos, I. del Coco y Malpelo). Es una especie no explotada, territorialista y muy abundante en los arrecifes de coral. En este trabajo, se revisaron algunos parámetros reproductivos y aspectos poblacionales de la damisela Stegastes acapulcoensis en bahía La Entrega, los datos y organismos fueron colectados de marzo de 2011 a febrero de 2012. Para estimar los parámetros reproductivos, se analizaron y procesaron histológicamente 50 ovarios y 66 testículos para estimar la época reproductiva (mediante la escala de madurez gonadal), el Índice Gonadosomático, la fecundidad parcial y la proporción sexual de S. acapulcoensis. Para estimar los parámetros poblacionales, fue necesario obtener una base de datos de abundancias; 10 cilindros visuales (78.5 $m^2$  cada uno) por mes a dos profundidades (somero: 0 y 5 m; profundo: 5 y 10 m) fueron obtenidos, de cada cilindro se obtuvo la abundancia de S. acapulcoensis; se estimó la mortalidad natural M para somero, profundo y total mensual, el crecimiento poblacional r y máximo tamaño poblacional k (somero, profundo y total mensual), el crecimiento estacional de Pitcher & MacDonald (1973) y la relación somática peso total vs longitud total. Stegastes acapulcoensis es una especie dioica, de sexos separados y de fecundación externa, es un desovador múltiple, con un desarrollo gonádico asincrónico. El desarrollo gonádico en hembras estuvo conformada por seis fases reproductivas y cuatro estadios (estadio I: de17 a 130µm; estadio II: de125 a 472  $\mu$ m; estadio III: de 162 a 291  $\mu$ m; estadio IV: de 195 a 400  $\mu$ m). S. acapulcoensis se reproduce todo el año realizando desoves parciales. Para machos, estuvo conformada por cinco fases reproductivas y cuatro estadios de desarrollo gonádico. En machos como en hembras se observaron dos picos reproductivos importantes, de marzo a abril y de julio a noviembre. Se corroboró que el IGS es un buen indicador de la actividad reproductiva en esta especie. La fecundidad real fue de 35,438 ovocitos por hembra. Los resultados poblacionales indican que la proporción sexual entre hembras y machos es 1:1 durante todo el año; las tallas oscilan entre 9 y 16.5 cm y los pesos entre 24 y 143 gr. S. acapulcoensis es más abundante en la zona somera del arrecife (341±13.16 individuos), que en la zona más profunda (183±10.69 individuos) por cada 392.5m<sup>2</sup> de área. Se obtuvo un valor de M = 0.401 para la zona somera, M = 0.597 para la zona profunda y M = 0.372 para el total mensual; el crecimiento población para la zona somera fue de r=0.43, para la zona profunda de r=0.62 y para el total mensual de r=0.42; para todo los casos, se propone un valor confiable de k = k = 5,024 individuos. De acuerdo con el crecimiento individual de Pitcher & MacDonald, los organismos alcanzan tallas máximas de L∞=15.95, con un crecimiento individual lento (k=0.023), el incremento en tamaño durante la temporada de mayor crecimiento es de 20.8% (C=0.208). Finalmente, la relación talla-peso obtenida mediante el parámetro b, indican que la población incrementa preferencialmente su longitud más que su peso (hembras b = 2.7041, machos b=2.9054, población en general b=2.8876).

Palabras clave: ciclo reproductivo, crecimiento poblacional, crecimiento estacionario, damisela, mortalidad natural.

# 1. INTRODUCCIÓN

De entre los ecosistemas marinos costeros, los arrecifes coralinos son considerados los más complejos y ecológicamente importantes (Sale 1977). *Sensu stricto*, los arrecifes del Pacífico Mexicano (PM) son considerados como parches arrecifales con comunidades coralinas relevantes, más que como arrecifes coralinos (Reyes-Bonilla 2003). En todo el PM, se reporta la presencia de arrecifes de coral (Reyes-Bonilla *et al.* 2005), descritos como pequeños parches, geográficamente aislados entre sí (Reyes-Bonilla 2003). En el PM, las comunidades coralinas más relevantes se localizan en la Península de Baja California (24° N), Nayarit (Jalisco) (20° N), Manzanillo (Colima) (19° N), Zihuatanejo (Guerrero) (17° N) y Puerto Ángel-Huatulco (Oaxaca) (15° N) (Reyes-Bonilla *et al.* 2005). Se caracterizan por presentar una alta biodiversidad de especies taxonómicamente similares (Choat & Bellwood 1991), cuya atracción natural, forman parte de la derrama económica local debido al carácter turístico que representan (Barton 1994; Brander *et al.* 2007). La alta biodiversidad, es consecuencia de la vasta variedad de microhábitats que crean diferentes espacios que pueden ser colonizados por numerosas especies, los cuales son generalmente ocupados por peces (Rocha *et al.* 2005).

Los peces representan uno de los grupos funcionales fundamentales en los sistemas arrecifales, debido a los beneficios (biológicos y ecológicos) que ofrecen a los corales; de manera recíproca, el desarrollo y supervivencia de éstos dependen en gran medida, de los beneficios (biológicos y ecológicos) que los corales ofrecen (Choat & Bellwood 1991). Dentro de las estrategias tróficas de los peces, destaca la herbivoría, el cual es uno de los procesos claves en la diversidad, estructuración y dinámica de las comunidades vegetales (Poore *et al.* 2012), e influyen positivamente en la estructuración de las comunidades bénticas arrecifales (Rasher *et al.* 2012).

Uno de los grupos de ictiofauna más representativos de los sistemas arrecifales en todo el mundo lo constituye el género *Stegastes* (Ceccarelli *et al.* 2001). Este género se caracteriza por poseer especies herbívoras activas y altamente territoriales, que compiten entre sí y con otras especies del arrecife por la obtención o protección de zonas de alimentación, anidación y/o refugio (Ceccarelli *et al.* 2001).

La familia Pomacentridae está constituida por 321 especies distribuidos en 28 géneros, incluyendo el género *Stegastes*. El género *Stegastes* consta de 38 especies distribuidas en todo el mundo (Froese & Pauly 2013). De éstas, ocho especies se distribuyen en el Pacífico Oriental Tropical (POT) y solo seis en el PM. La "jaqueta acapulqueña" o *Stegastes acapulcoensis* (Fowler 1944), se reporta desde la región central del Golfo de California, México, hasta Isla Lobos, Perú, incluidas las Islas Revillagigedos, Galápagos, del Coco y Malpelo (Figura 1) (Robertson & Allen 2006). Autores como Ramírez-Gutiérrez *et al.* (2007) y López-Pérez *et al.* (2010; 2012), reportaron la presencia de *S. acapulcoensis* en las costas de Oaxaca, México, desde Mazunte (Punta Cometa), hasta bahías de Huatulco (Isla Montosa).



Figura 1. Distribución espacial de Stegastes acapulcoensis acorde a Robertson & Allen (2006).

A nivel mundial, *S. acapulcoensis* ha sido incluida en escasos trabajos (Frose & Pauly 2013). Para el POT, se ha registrado en varios listados taxonómicos (Robertson & Allen 2006; González-Murcia *et al.* 2012; González-Díaz & Soria-Barreto 2013) y en trabajos sobre ecología de comunidades (Glynn 2004; Domici-Arosema & Wolff 2005; Chávez–

Comparan & Macías-Zamora 2006; Dominici-Arosemena & Wolff 2006; Benfield *et al.* 2008). Pocos estudios han profundizado en analizar aspectos de ecología de poblaciones (Wellington & Victor 1988; Meekan *et al.* 2001), ecología larvaria (Wellington & Victor 1989; Victor & Wellington 2000), interacciones competitivas (Eakin 1988), y morfometría geométrica (Aguilar-Medrano *et al.* 2011; 2012). Particularmente, para las costas de Oaxaca, no existen trabajos enfocados en esta especie, y sólo se ha documentado en listados taxonómicos (López-Pérez *et al.* 2010; Bastida-Zavala *et al.* 2013) y en estudios comunitarios (Ramírez-Gutiérrez *et al.* 2007; López-Pérez *et al.* 2012).

#### DINÁMICA POBLACIONAL

El concepto de mortalidad fue introducido por Beverton & Holt (1957), como el proceso por el cual van muriendo los individuos de una cohorte con respecto del tiempo. En dinámica de poblaciones explotadas, se consideran tres tipos de mortalidad; mortalidad natural (M en adelante), la mortalidad por pesca (F), y la mortalidad total (Z), que están relacionadas en Z=M+F, pero en ausencia de F, Z=M.

La tasa M incluye a las muertes ocasionadas por la competencia, la depredación, la edad avanzada y las enfermedades (mortalidad denso-dependiente), además de las ocasionadas por la variabilidad ambiental (mortalidad denso-independiente) (Cervantes-Hernández *et al.* 2010); debido a estas dos componentes, resulta difícil estimar un valor preciso de la tasa M. A pesar de lo anterior, es indispensable calcular su estimación, ya que es el principal parámetro poblacional de entrada en diferentes modelos ecológicos y pesqueros.

Para poblaciones explotadas de peces, particularmente de zonas templadas, se reportan diferentes modelos para estimar el valor de la tasa M (Ricker 1975; Beverton & Holt 1957; Taylor 1958; Paloheimo 1961; Berry 1967; Pauly 1980), algunos de estos modelos han sido retomados y evaluados mediante ensayo y error, para ser aplicados y recomendados en el caso de poblaciones de peces en zonas tropicales (explotadas o no explotadas).

Para este estudio y debido a la gran inversión de tiempo que conlleva evaluar cada uno de los modelos inscritos en la bibliografía para estimar el valor de la tasa M, se evitó el ensayo y error de éstos, para centrar la atención en un método bayesiano de estimación (Malcolm 2001), cuya base de análisis radica en la variación mensual de la abundancia

recolectada. De esta manera, se estimó por primera vez para la población de *S. acapulcoensis* en la bahía La Entrega, un intervalo confiable de la tasa M. Este mismo modelo se adaptó para estimar los parámetros poblacionales: tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) y capacidad máxima poblacional (k).

En bahía La Entrega, los aspectos poblacionales y reproductivos de la damisela *S. acapulcoensis* no ha sido estudiada, por lo que se desconoce la dinámica poblacional y la biología reproductiva de ésta especie; por ende, se desconocen los beneficios biológicos y ecológicos que ésta pueda proveer a los corales. Para entender el papel biológico y ecológico de *S. acapulcoensis*, es necesario estudiar a la población desde sus partes más simples, pero a la vez más complejas, partiendo de un análisis integral que incluya al ciclo reproductivo, el desarrollo gametogénico y la fecundidad; así como la variación mensual de la abundancia poblacional, condicionada por los parámetros poblacionales M, r y k. Ambos indicadores (reproductivo y poblacional), proveen de información fiable y complementaria en el entendimiento de la etología de la población.

# 2. ANTECEDENTES

A pesar de que *S. acapulcoensis* tiene una amplia distribución geográfica (Robertson & Allen 2006; Figura 1), existen vacíos de información sobre aspectos esenciales como la biología reproductiva y aspectos poblacionales ecológicos.

Eakin (1988) analizó la interacción competitiva de la damisela *S. acapulcoensis* con el erizo *Diadema mexicanum* en Isla Uva, Panamá (enero 1986 y octubre 1987). Usando colorantes como marcadores delimitaron áreas de 1 m de diámetro y realizaron observaciones diurnas y nocturnas. Se observó que la damisela habita en áreas de coral vivo, mientras que el erizo en áreas de coral muerto. Además, se observó que mediante agresión y territorialismo, *S. acapulcoensis* excluye al erizo de sus áreas de alimentación; incluso cuando los céspedes algales quedan desprotegidas por las noches, el erizo evita alimentarse en estas áreas. El efecto agresión-territoralismo de la damisela fue considerado como un mecanismo de simbiosis entre damiselas-corales, evitando de esta manera una rápida erosión arrecifal causada por el erizo durante la alimentación.

Wellington & Víctor (1985) analizaron poblaciones de *S. acapulcoensis* antes (durante 1979) y después (noviembre 1984 y diciembre 1985) de un evento El Niño (ENSO) en el Archipielago Las Perlas, Panamá. Los resultados indicaron que la densidad poblacional fue menor antes del ENSO ( $0.35 \pm 0.04$  individuos·m<sup>2</sup>), se incrementó 18 meses después del ENSO ( $0.42 \pm 0.03$  individuos·m<sup>2</sup>), y 30 meses después del ENSO ( $0.39 \pm 0.05$  individuos·m<sup>2</sup>) su densidad aún no había alcanzado los valores previos. Los autores atribuyeron el aumento en la densidad de *S. acapulcoensis* al incremento de la biomasa algal, como consecuencia de la mortandad coralina.

Víctor & Wellington (2000) estimaron el rango de distribución y duración larval pelágica de ocho especies de damiselas (*Stegastes*) del POT, utilizando la técnica de crecimiento diario de otolitos acorde a Wellington & Victor (1989). Los organismos fueron colectados en Baja California Sur, Islas Revillagigedos y Clipperton, Isla Cocos, Galápagos y bahías continentales de Panamá (de noviembre 1982 a julio 1999). De las ocho especies de damiselas, *S. acapulcoensis* presentó el mayor rango de distribución larval pelágico abarcando 4,808 km, seguido de *S. flavilatus* con un rango de distribución larval pelágico de 3,500 km. La duración larval pelágica de *S. acapulcoensis* fue de 22.7 días.

Meekan *et al.* (2001) estudiaron la demografía (edad, crecimiento y mortalidad) de cinco especies de damiselas (*S. flavilatus, S. acapulcoensis, S. arcifrons, S. leucorus beebei & S. rectifraenum*) en el POT: Baja California, México; Archipiélagos de Galápagos e Isla Perlas, Panamá (enero 1995 y mayo 1996). A partir de secciones sagitales de otolitos, determinaron que *S. acapulcoensis*, es una especie longeva (32 años en Galápagos, y 19 años en Panamá). Las cohortes de edades más notorias en Galápagos fueron de 2, 3, 8, 12 y 23 años, mientras que en Panamá fueron de 1, 2, 3, 4 y 6 años. Usando el modelo de crecimiento de Von Bertalanffy, obtuvieron la tasa de crecimiento (*r*), mortalidad (*M*) y longitud máxima esperada ( $L\infty$ ) para Galápagos (r= 0.77, M= 0.135,  $L_{\infty}= 11.88$  cm) y Panamá (r= 1.08, M= 0.401,  $L_{\infty}= 11.15$  cm).

Usando registros geométricos, morfométricos y filogenéticos, Aguilar-Medrano *et al.* (2011) & (2012) analizaron la morfología de la región cefálica de 24 especies de la familia Pomacentridae con respecto a sus hábitos alimenticios; así como la diversidad morfológica de la aleta pectoral con respecto a los hábitos conductuales. Los ejemplares fueron colectados en Bahía Loreto, La Paz y Cabo Pulmo durante enero, mayo y agosto 2008, y enero y marzo 2009. Los resultados del análisis de la región cefálica indican que de acuerdo a los hábitos alimenticios, las 24 especies pueden agruparse en tres grupos tróficos principales: zooplanctívoros, herbívoros y un grupo intermedio que se alimenta de pequeños pelágicos y presas bentónicas; el género *Stegastes* fue clasificado dentro del grupo de herbívoros. El análisis de diversidad de la aleta pectoral, propone una fuerte relación entre la forma de la aleta pectoral y la diversificación conductual; al respecto se formaron dos grandes grupos (territoriales y no territoriales o formadores de cardúmenes). *S. acapulcoensis* se clasificó dentro del grupo territorialista.

Trabajos que han incluido a *S. acapulcoensis* de manera indirecta, incluyen listados taxonómicos realizados en el Pacífico Mexicano (Glynn 2004, Álvarez-Filip 2006; Chávez–Comparan & Macías-Zamora 2006) y Pacífico centroamericano (Domici-Arosema & Wolff 2005; Dominici-Arosemena & Wolff 2006; Benfield *et al.* 2008). Para las costas de Oaxaca, *S. acapulcoensis* se ha incluido en listados taxonómicos (López-Pérez *et al.* 2010; Juárez-Hernández *et al.* 2013; Bastida-Zavala *et al.* 2013), y en trabajos sobre ecología de comunidades de peces arrecifales (Ramírez-Gutiérrez *et al.* 2007; López-Pérez *et al.* 2012), en este último, enfatizan a *S. acapulcoensis* como una especie abundante en los arrecifes coralinos de Bahías de Huatulco.

# 3. HIPÓTESIS

En peces, la territorialidad implica la defensa de un espacio (alrededor de un individuo o en una zona delimitada por un recurso) para múltiples funciones (alimentación, refugio, reproducción). Se ha reportado en la bibliografía, que la territorialidad tiene efectos de denso-dependencia que influyen en la biología reproductiva (edad de madurez sexual, época reproductiva, fecundidad) de una población o especie; en ocasiones, con repercusiones profundas sobre la dinámica poblacional (modificación de las tasas: M, r y k). A partir de esta premisa, y considerando las características conductuales del género *Stegastes*, se esperaría que la población de *S. acapulcoensis* en la bahía "La Entrega"

presente una reproducción asincrónica, libere pocos huevos en cada puesta, y realice cuidado parental. En respuesta a lo anterior, se espera que en esta población la tasa M sea alta, condicionado a su vez por una mayor velocidad de reproducción (r) y una reducción en el parámetro k. Finalmente, debido al gasto energético que implica el territorialismo, para esta población se espera que la relación peso-longitud (una expresión del crecimiento somático), sea alométrica negativa; es decir, los individuos incrementarán preferencialmente la longitud total, reduciendo el peso total.

# 4. OBJETIVOS

## **OBJETIVO GENERAL**

Describir la biología reproductiva y algunos aspectos de la dinámica poblacional de
 S. acapulcoensis en la bahía La Entrega durante marzo de 2012 a febrero de 2013.

#### **OBJETIVOS PARTICULARES**

#### **REPRODUCTIVO** (HEMBRAS Y MACHOS)

 Mediante criterios microscópicos (tamaño de ovocitos y características internas), establecer una Escala de Madurez Gonadal para hembras y machos de *S. acapulcoensis*, y describir cada uno de los estadios y las fases del desarrollo gonádico.

- Describir el ciclo reproductivo de S. acapulcoensis.
- Estimar la fecundidad real.
- Describir mensualmente la proporción sexual, la frecuencia de tallas y pesos.

#### POBLACIONAL (SEXOS COMBINADOS)

• Obtener un valor confiable de los parámetros poblacionales M, r y k para cada profundidad; así como de manera general (sin considerar la profundidad).

- Set Estimar los parámetros de crecimiento estacional  $L_{\infty}$ , k,  $t_s$ ,  $t_0$  y C.
- Estimar la relación Pt versus Lt.

# 5. ÁREA DE ESTUDIO

Las bahías de Huatulco (bH) abarcan aproximadamente 35 km de litoral del PM, en donde se alternan bahías, playas abiertas y acantilados; éstas se encuentran parcialmente

incluidas dentro del Parque Nacional Huatulco (PNH) (Leyte-Morales 2001). Ambas zonas (bH y PNH) se consideran relevantes en el PM por presentar una alta riqueza coralina, así como una significativa biodiversidad marina (López-Pérez *et al.* 2010; Bastida-Zavala *et al.* 2013). Las comunidades coralinas más relevantes y extensas de bH son Dos Hermanas (10.05 ha), y bahía "La Entrega" (7.55 ha) (Leyte-Morales 2001); la primera se encuentra protegida por el PNH, mientras que bahía La Entrega se encuentra fuera del polígono del PNH (Figura 2).



Figura 2. Ubicación geográfica de bahía La Entrega.

La bahía "La Entrega" (15° 44' 34" N y 96° 07' 35" O) se caracteriza por ser una bahía semi-cerrada y protegida por puntas rocosas, con poca energía de oleaje y corrientes ligeras e imperceptibles, lo que ha permitido el desarrollo de una de las placas arrecifales más extensas (7 ha) del Pacífico transicional mexicano (Figura 2) (Mitchell-Arana 1994; Wilkinson *et al.* 2009). Presenta una parte arrecifal con una pendiente de suave a moderada, y una parte arenosa con materiales de origen coralino con una granulometría media y fina

(de 0.53mm a 1.46 mm) (Mitchell-Arana 1994).

La zona de estudio experimenta dos temporadas climáticas bien marcadas; de secas (noviembre-abril) y de lluvias (mayo-octubre). Durante la época de secas, se presentan vientos "nortes" o "tehuanos" provenientes del Golfo de México (GM), originados por frentes fríos de alta presión (América del Norte) que se desplazan hacia el sur (latitudes tropicales) por el GM y atraviesan el Istmo de Tehuantepec (Monreal-Gómez & Salas de León 1998).

Los vientos "nortes" en el Pacífico Sur de México, soplan perpendicularmente a la costa durante los meses de noviembre a febrero (Trasviña & Barton 1997; Pennington *et al.* 2006; Willet *et al.* 2006). Esta actividad provoca que el agua superficial y sub-superficial del Golfo de Tehuantepec (GT) se vuelva más fría por mezcla turbulenta, surgencia por bombeo de Ekman y la generación de grandes giros anticiclónicos (Lavín *et al.* 1992; González-Silvera *et al.* 2004, Willet *et al.* 2006), ocasionado una alta concentración de clorofila a lo largo del eje del viento, e incluso los giros coadyuvan a la dispersión de nutrientes hasta 1,000 km fuera de la costa, por lo que el GT es considerado como una de las zonas más fértiles del POT (Pennington *et al.* 2006, Willet *et al.* 2006).

El patrón de circulación oceánica está influenciado por la Corriente Costera de Costa Rica que se extiende, en promedio, hasta el GT, en donde cambia de dirección alejándose de la costa (Kessler 2006; Trasviña & Barton 2008). Dicha corriente se presenta como un flujo altamente variable y en espiral a través de campos de giros que varía en el tiempo, pero con un componente importante de su flujo adyacente a la costa (Barton *et al.* 2009).

El clima de la región es cálido sub-húmedo con lluvias en verano, correspondiente al tipo *Aw (w) ig* de acuerdo con la clasificación de Köppen y modificado por García (1973). La temperatura media anual del aire es de 28 °C con una precipitación media de 817.7 mm y un porcentaje de lluvia invernal menor al 5% (Sandoval- Díaz 1988). El valor promedio de la temperatura superficial del mar oscila entre 28 y 30 °C (Fiedler & Talley 2006), con mínimos cercanos a los 23.5 °C y máximos entre 29.9 y 31 °C (Hernández-Urraca 2010, Gutiérrez-Méndez 2011); la salinidad oscila entre 33.5 y 34.5 ups, y la profundidad de la termoclina es de 60 m durante la mayor parte del año (Fielder 1992).

# 6. MATERIAL Y MÉTODOS

# 6.1 TRABAJO EN CAMPO

El trabajo en campo se realizó de marzo de 2012 hasta febrero de 2013. Estuvo conformado de dos fases; la primera fase fue diseñada para la recolecta de ejemplares y la segunda fase para registrar la abundancia poblacional mensual.

#### LA RECOLECTA DE EJEMPLARES

Mediante el uso de un permiso de colecta autorizado por CONAPESCA, se recolectaron mensualmente entre 12 y 15 ejemplares de *S. acapulcoensis* usando un arpón rústico tipo hawaiano de 5 mm·1.2 m. Los ejemplares capturados fueron colocados en un ambiente húmedo y sombreado durante la obtención de información morfométrica (Lt, Pt) y somática (Pg). La Lt se definió como la longitud total del organismo, y se estimó desde la punta del hocico hasta la punta más larga de la aleta caudal (Ricker 1975), fue obtenida usando un ictiómetro (Anexo I). El Pt se consideró como el peso total del organismo sin eviscerar (gr), y fue obtenido usando una balanza digital (HH320), con precisión ±0.1 g. Se disectaron los organismos de la parte ventral, y se registró el peso de las gónadas (Pg) usando la balanza digital; las gónadas se etiquetaron y se conservaron en Solución Davidson (Anexo II) para continuar con el proceso histológico.

# ABUNDANCIA POBLACIONAL

El registro de la abundancia poblacional mensual, se realizó a través de conteos directos mediante buceo autónomo usando el método de "cilindro visual" aleatorio (Bohnsack & Bannerot 1986). Para delimitar los cilindros visuales, una cadena de plástico de 5 m de radio se fijó sobre del sustrato rocoso (con un plomo) cuya proyección se extiende desde el fondo hasta la superficie. Posteriormente se realizó un recorrido circular hasta completar los 360° registrando a todos los ejemplares de *S. acapulcoensis* que se encontraron dentro del cilindro visual. Mensualmente, la abundancia poblacional fue cuantificada con cinco cilindros visuales entre los 0 y 5 m de profundidad, y cinco cilindros visuales entre los 5 y 10 m de profundidad, cubriendo un área total mensual de 785.4 m<sup>2</sup>.

# 6.2 ANÁLISIS DE DATOS

# 6.2.1. ANÁLISIS REPRODUCTIVO

El análisis histológico gonádico a través de criterios microscópicos (Tabla 3, 4), permite obtener información altamente fiable del desarrollo de las células germinales, permitiendo una clasificación precisa de los estadios de madurez gonadal.

## PROCESO HISTOLÓGICO

Contempla una serie de métodos y técnicas. El proceso inicia con la deshidratación, aclaración y embebido de una sección de la gónada (Tabla 1), el cual se realizó de forma automática utilizando un Histoquinet (Leica Tp 1020) y usando los tiempo propuestos por Ávila-Poveda *et al.* (2009). Continúa con la tinción del tejido y el montaje (Tabla 2). El resto de la gónada es conservada en alcohol al 70%.

| Proceso             | Procedimiento  |
|---------------------|--|
| Deshidratación:     | Una sección de la gónada se coloca dentro de casetes histológicos. Estos se deshidratan mediante         |
|                     | un tren de alcoholes a concentraciones cada vez más altos (50°,70°, 80°, 96°, 100°) durante una          |
|                     | hora en cada alcohol. La finalidad del proceso es eliminar el agua residual en el tejido.                |
| Aclarado            | Inmediatamente, los casetes se colocan en un aclarante (Critrisolv) con dos recambios de 30 min.         |
|                     | cada uno. La finalidad es eliminar residuos de agua y "aclarar" el tejido.                               |
| Embebido            | Continúa sumergiendo los casetes en parafina líquida (60 °C), dos veces durante 90 min. en cada          |
|                     | uno. De esta manera, la parafina penetra en todo el tejido; al finalizar el embebido, el tejido se       |
|                     | convierte en una estructura de fácil manejo (cortar y procesar).   |
| ** Este procedimier | nto se llevó a cabo en un Histoquinet  |
|                     | Cada tejido es colocado dentro de pequeños moldes de plástico y rellenado con parafina liquida.          |
| Inclusión           | Enseguida son puestos en una plancha de enfriamiento (Leica E6 1160) a -5 °C. Los bloques                |
|                     | obtenidos, inmediatamente son refrigerados.  |
| Seccionado          | Los bloques se cortaron entre 5-7 µm utilizando un microtomo Leica modelo RM 2145; una                   |
|                     | laminilla por cada bloque fue obtenido y desparafinada en un horno a 60 $^{\circ}$ C durante al menos 24 |
|                     | horas.   |
| Tinción             | Fueron teñidas usando la técnica de Hematoxilina-Eosina (Tabla 2).                                       |
| Montaje             | Para un sellado permanente, fue colocado un cubreojetos sobre el tejido usando resina sintética.         |
| ** Este procedimie  | ento se realizó manualmente  |

Tabla 1. Descripción del proceso de deshidratación, aclarado, inclusión y montaje

| Proceso           | Solución       | Tiempo<br>(min.) |   | Proceso                            | Solución       | Tiempo<br>(min.) |
|-------------------|----------------|------------------|---|------------------------------------|----------------|------------------|
| T A claus stán    | Xilol I        | 5                |   |                                    | Agua amoniacal | baño             |
| 1. Actaración     | Xilol II       | 5                |   |                                    | Agua destilada | 5                |
|                   | 0H 96%         | 2                | - | Tinción<br>( <i>continuación</i> ) | OH 50%         | 2                |
| II III Junto stán | OH 80%         | 2                |   | (•••••••••)                        | OH 70%         | 2                |
| II. HIGFatación   | OH 70%         | 2                |   |                                    | Eosina         | 5                |
|                   | Agua destilada | 5                |   |                                    | OH 96%         | 2                |
|                   | Hematoxilina   | 5                | - | W. Daghiduatasián                  | OH 96%         | 2                |
|                   | Agua destilada | 5                |   | IV. Desmuratación                  | OH 100%        | 1                |
| III. Tinción      | Agua destilada | 5                |   |                                    | OH 100%        | 1                |
|                   | OH ácido       | baño             |   | V. Aslanasián                      | Xilol I        | baño             |
|                   | Agua destilada | 5                |   | v. Actaración                      | Xilol II       | baño             |

Tabla 2. Tiempos de tinción usando la técnica Hematoxilina-Eosina

# 6.2.1. 1 ÉPOCA REPRODUCTIVA

La época reproductiva se estimó mediante la *escala de madurez gonadal* (EMG) usando las frecuencias relativas de las diferentes *fases del desarrollo gonádico*. La EMG estuvo compuesta de características microscópicas que determinan la fase del desarrollo gonádico de cada organismo (Tabla 3, 4); por lo que, para estimar la época reproductiva en hembras, se consideraron organismos en maduración avanzada, maduros y desovados; mientras que para machos, se consideraron organismos en desarrollo, maduros y en eyaculación. Los resultados obtenidos fueron comparados con el valor obtenido mediante el *Índice gonadosomático* (IGS) con la finalidad de determinar si el IGS es un buen indicador para describir el ciclo reproductivo en esta especie.

# I. ESCALA DE MADUREZ GONADAL (EMG)

La EMG se realiza con la finalidad de estimar las *fases del desarrollo* cuyas características microscópicas en cada fase, permiten estimar con precisión el *estadio de madurez*. El término "fase" se refiere a las partes del ciclo (inmaduro, maduro, etc), mientras que el término "estadio" hace referencia al desarrollo de gametos individuales más que al desarrollo de la gónada (estadio I, II, III y IV). De esta manera, las fases del desarrollo se

utilizaron para la elaboración de la escala de madurez (microscópica) y la determinación del periodo reproductivo, mientras que el estadio de madurez es auxiliar en la elaboración de la EMG.

Debido a la escasa información sobre la biología reproductiva del género *Stegastes*, consideramos necesario delimitar y establecer una EMG para la especie como base para realizar el análisis reproductivo. Para ello, las características de cada fase reproductiva y estadio de madurez gonadal, se delimitaron considerando los trabajos de Grier (2002); Núñez & Duponchelle (2009); Lubzens *et al.* (2010); Lowerre-Barbieri *et al.* (2011) y Brown-Peterson *et al.* (2011) para hembras; y Núñez & Duponchelle (2009); Grier & Uribe-Aranzábal (2009); Schulz *et al.* 2010; Lowerre-Barbieri *et al.* (2011) y Brown-Peterson *et al.* (2011) para machos.

La vitelogénesis es un proceso largo durante el cual, varios procesos importantes y cambios visibles ocurren en el ovocito: incremento notable de tamaño, acumulación de vitelo progresivamente, y varios inclusiones citoplasmáticas (vacuolas, gotas de aceite, etc). Por esta razón, el proceso de vitelogénesis fue subdivido en primaria [Vtg1, aparecen pequeños gránulos de vitelo en la periferia del ovocito], secundaria [Vtg2, grandes glóbulos de vitelo en el citoplasma], y terciaria [Vtg3, acumulación de vitelo completa en el citoplasma, gotas de aceite] basado en el diámetro del ovocito, la cantidad del citoplasma lleno de vitelo, y la aparición de gotas de aceite.

# II. ÍNDICE GONADOSOMÁTICO (IGS)

El IGS mide los cambios cíclicos en el Pg en relación al Pt del organismo, y puede ser usado para determinar periodos reproductivos; su valor máximo se tiene inmediatamente antes del desove (Saborido-Rey 2008).

$$IGS = \frac{Pg}{Pt - Pg} \cdot 100 \tag{1}$$

Donde:

Pg y Pt se definen como antes

Finalmente, los valores obtenidos mediante el IGS se compraron con los valores obtenidos en el análisis histológico gráficamente, para determinar si los valores del IGS

coincide con los valores obtenidos histológicamente; de esta manera se determina si el IGS es un buen indicador de la actividad reproductiva de *S. acapulcoensis*.

# 6.2.1.2 FECUNDIDAD PARCIAL (FP)

La fecundidad parcial es un parámetro fundamental en dinámica de poblaciones para el entendimiento de la estrategia reproductiva de la especie (Arellano-Martínez 2006). Se estimó usando el método gravimétrico que consistió en tomar sub-muestras de uno de los lóbulos del ovario que fueron pesadas en una balanza analítica. Posteriormente se colocaron en una caja Petri y se les agregó una gota de glicerina para disgregar la muestra y evitar la desecación (Le Clus 1977). Usando un estereomicroscopio, se contabilizan todos los ovocitos y se extrapolaron al peso total del ovario.

$$FP = \frac{Pg * No}{Pm}$$
(2)

Dónde:

*Pg* se define como antes *No* es el número de ovocitos

Pm es el peso total de la muestra

# 6.2.1.3. ESTRUCTURA POBLACIONAL

## I. PROPORCIÓN SEXUAL

Para determinar si se cumple la hipótesis nula de que la proporción de sexos de hembras y machos mensualmente fue de 1:1, se empleó el estadístico de prueba de Ji-cuadrada ( $X^2$ ), y usando la corrección de Yates de acuerdo con Zar (1999):

$$X^{2} = \frac{\left( |fi - \hat{f}i| - 0.05 \right)^{2}}{\hat{f}i}$$
(3)

Dónde:

 $X^2$ se define como antes

 $f_i$  es la proporción observada de hembras o machos

 $\hat{f}i$  es la proporción esperada de hembras o machos

## II. ESTRUCTURA DE TALLA Y PESO

La estructura de tallas y de peso es utilizada para obtener información sobre cómo se distribuyen las poblaciones de peces de acuerdo a su tamaño (Guzman *et al.* 1999). En este estudio, es importante conocer las tallas y los pesos máximos de los individuos de *S. acapulcoensis* para entender aspectos reproductivos (*p.ej.* estrategia reproductiva) y poblacionales (*p.ej.* entender los parámetros *r*, *k*,  $N_0$ ). Para tal fin, se establecieron los intervalos de clases de tallas mediante la regla de Sturges (Sturges 1926; Zar 1999).

$$k = 1 + 1.33(\log n)$$
 (4)

Dónde: *k* es el número de clases *log* logaritmo base 10 n es el número de datos

A partir de dichas clases se realizó el histograma correspondiente.

# 6.3.1 ANÁLISIS POBLACIONAL

Con los registros mensuales de la abundancia poblacional, se estructuró un arreglo matricial denominado  $N_{abun}$ , constituido de *i* reglones (11 meses de registro) y *j* columnas (10 cilindros visuales) a dos profundidades (somero: 0 y 5 m; profundo: 5 y 10 m). En cada interacción (*i*, *j*), se inscribió la abundancia mensual registrada en cada "cilindro visual". De  $N_{abun}$ , se obtuvieron las sumas totales de la abundancia registrada por *i* mes de recolecta para formar tres matrices principales denominadas somero ( $N_{so}$ ), profundo ( $N_{pr}$ ) y total mensual ( $N_{so+pr}$ ); todas éstas son matrices del tipo columna orden *i* (esto se resume en la tabla 6).

# 6.3.1.1 ANÁLISIS DE LA VARIANZA

Un análisis de la varianza (Andeva) de una vía se realizó usando las columnas  $N_{so}$  y  $N_{pr}$  para verificar los cambios en la abundancia poblacional registrada debido a un gradiente de profundidad. Este fue realizado utilizando el programa Statistica<sup>©</sup> V.7.1 usando un nivel de significancia de  $\alpha$ =0.05.

# 6.3.1.2 PARÁMETROS POBLACIONALES

# 6.3.1.2.1 TASA DE MORTALIDAD NATURAL M

Para las matrices  $N_{so}$ ,  $N_{pr}$  y  $N_{so+pr}$ , se estimó un intervalo probabilísticamente confiable de la tasa M (estimación mensual); para realizar lo anterior, cada una de estas matrices se ordenaron de manera descendente para aplicar según Malcolm (2001), el modelo de extinción exponencial negativo, el cual es:

$$\hat{N}_{so}, \hat{N}_{pr}, \hat{N}_{so+pr} = N_0 \cdot e^{-M \cdot t}$$
<sup>(5)</sup>

Donde:

 $N_{so}$ ,  $N_{pr}$ ,  $N_{so+pr}$  y M se define como antes.

 $\hat{N}_{SO},\hat{N}pr,\hat{N}_{SO}+pr\,$  son los valores esperados.

No es el mínimo tamaño de la población natural.

*e* es la base de los logaritmos neperianos.

t es el tiempo en meses.

Las tasas M y  $N_{\theta}$ , se estimaron usando el siguiente método bayesiano de mínima verosimilitud, ligado a la distribución log-normal  $(-\ln \ell(\mathbf{M}, \mathbf{N}_0/t, \hat{\mathbf{N}}_{so}, \hat{\mathbf{N}}_{pr}, \hat{\mathbf{N}}_{so+pr}))$  (Malcolm 2001).

$$-\ln\ell(\mathbf{M},\mathbf{N}_{0}/t,\hat{\mathbf{N}}_{so},\hat{\mathbf{N}}_{pr},\hat{\mathbf{N}}_{so+pr} = \sum_{t=1}^{n}\ln(\mathrm{DE}_{w}) + \frac{\ln(2\pi)}{2} + \frac{w^{2}}{2\mathrm{DE}_{w}^{2}}$$
(6)

Dónde w representa, respectivamente, a los residuos entre  $N_{so}$ ,  $N_{pr}$  y  $N_{so+pr}$ , y su correspondiente  $\hat{N}_{so}$ ,  $\hat{N}_{pr}$ ,  $\hat{N}_{so+pr}$ , DE<sub>w</sub> es la desviación estándar de w, DE<sub>w</sub> =  $\sqrt{\frac{1}{n} \cdot \sum_{t=1}^{n} w^2}$ ; n es el número total de meses con los registros mensuales de la abundancia de  $N_{so}$ ,  $N_{pr}$  y  $N_{so+pr}$ .

# 6.3.1.2.2 TASA INTRÍNSECA DE CRECIMIENTO (*r*) Y MÁXIMO TAMAÑO POBLACIONAL (*k*)

Siguiendo exactamente el procedimiento antes descrito (sección 6.3.1.2.1), se obtuvieron intervalos probabilísticamente confiables para la tasa r y el parámetro k (estimaciones

mensuales); de manera que y separadamente, las matrices  $N_{so}$ ,  $N_{pr}$  y  $N_{so+pr}$ , se ordenaron de manera ascendente, para aplicar según Malcolm (2001), el modelo logístico de crecimiento poblacional, el cual es:

$$\hat{N}_{so}, \hat{N}_{pr}, \hat{N}_{so+pr} = \frac{k}{1 + e^{N_0 - (r \cdot t)}}$$
(7)

Donde  $\hat{N}_{so}, \hat{N}_{pr}, \hat{N}_{so+pr}, e, t, r \neq k$  se define como antes.

Las tasas k y r se estimaron usando el método bayesiano de mínima verosimilitud, ligado a la distribución log-normal  $(-ln\ell(k, r/t, \hat{N}_{so}, \hat{N}_{pr}, \hat{N}_{so+pr}))$  (Malcolm 2001).

$$-\ln\ell(k, r/t, \hat{N}_{so}, \hat{N}_{pr}, \hat{N}_{so+pr}) = \sum_{t=1}^{n} \ln(DE_{W}) + \frac{\ln(2\pi n)}{2} + \frac{W^{2}}{2DE_{W}^{2}}$$
(8)

Dónde *w* representa respectivamente, a los residuos entre N<sub>so</sub>, N<sub>pr</sub> y N<sub>so+pr</sub>, y su correspondiente  $\hat{N}_{so}$ ,  $\hat{N}_{pr}$ ,  $\hat{N}_{so+pr}$ ,  $DE_w$  es la desviación estándar de *w*,  $DE_w = \sqrt{\frac{1}{n} \cdot \sum_{t=1}^{n} w^2}$ ; n

es el número total de meses con los registros mensuales de la abundancia de  $N_{so}$ ,  $N_{pr}$  y  $N_{so+pr}$ .

La estimación de todos los parámetros se programó en una hoja de cálculo electrónica de Excel<sup>®</sup> y se ejecutó con el programa Pop-Tools<sup>©</sup> V. 3.1.

# 6.3.1.2.3 CRECIMIENTO ESTACIONAL DE PITCHER & MACDONALD (1973)

Siguiendo el procedimiento descrito en la sección 6.3.1.2.2, se estimaron los parámetros de crecimiento individual ( $L_{\infty}$ , k, C y  $t_s$ ) a partir de los datos de Lt. Los datos se ordenaron de manera ascendente para aplicar el modelo de crecimiento estacionario de Pitcher & MacDonald (1973) el cual es:

$$\hat{L}_{t} = L_{\infty}(1 - e^{-k1})$$
 (7)

Donde:

$$K1 = -(C \cdot \text{seno} \cdot (2\pi \cdot (t_0 - t_s)))/52 + k(t_0 - t_s)$$
(8)

 $L_{\infty}$  es la longitud máxima esperada (cm).

k es el coeficiente de conversión catabólica (calculado como una tasa mensual).

t<sub>0</sub> es el inicio del proceso de crecimiento hipotético o edad 0 (en meses).

t<sub>s</sub> es el coeficiente de ajuste para el inicio de la oscilación, el momento en que el crecimiento es menor (en meses).

C es la amplitud de la oscilación (entre 0 y 1), mide la intensidad del componente estacional.

Los coeficientes  $L_{\infty}$ ,  $k t_0$ ,  $t_s$  y C se estimaron usando el método bayesiano de mínima verosimilitud, ligado a la distribución log-normal  $-\ln(L_{\infty}, k, t_0, t_s, C/\hat{L}_t)$  (Malcolm 2001).

$$-\ln\ell(L_{\infty},k,t_{0},t_{s},C/\hat{L}_{t}) = \sum_{t=1}^{n}\ln(DE_{w}) + \frac{\ln(2\pi)}{2} + \frac{w^{2}}{2DE_{w}^{2}}$$
(8)

Dónde w representa respectivamente, a los residuos entre  $\hat{L}_t$  y su correspondiente  $\overline{L}_t$ ,

 $DE_w$  es la desviación estándar de w,  $DE_w = \sqrt{\frac{1}{n} \cdot \sum_{t=1}^{n} w^2}$ , n es el número total de organismos. La estimación de estos parámetros se programó en una hoja de cálculo electrónica de Excel<sup>®</sup> y se ejecutó con el programa Pop-Tools<sup>©</sup> V.3.1.

# 6.3.1.2.4 RELACIÓN Pt vs Lt

Se estimó la relación Pt vs Lt con base en el modelo de Ricker (1975). Este análisis se realizó para hembras, machos y a nivel poblacional (ambos sexos). El modelo es:

$$\hat{P}t = a^* Lt^b \tag{9}$$

Dónde:

Pt y Lt se definen como antes

a es la intersección al origen y b es la pendiente del modelo potencial

Los parámetros a y b, se estimaron utilizando la linealización del modelo potencial (9), según Ricker (1975) esta es:

$$\log_{10} \hat{P}t = a + b \log_{10} * Lt$$
 (10)

Los parámetros a y b se ajustaron mediante dos métodos: utilizando el método bayesiano de mínima verosimilitud con distribución log-normal ( $-\ln \ell(a, b/Pt, Lt)$ ) (Malcolm 2001).

$$-\ln\ell(a,b/\text{Pt},\text{Lt}) = \sum_{t=1}^{n} \ln(\text{DE}_{w}) + \frac{\ln(2\pi)}{2} + \frac{w^{2}}{2\text{DE}_{w}^{2}}$$
(11)

Dónde w es el residuo entre  $\hat{P}t$  estimada y su correspondiente Pt observada.  $DE_W$  es la

desviación estándar de *w*,  $DE_w = \sqrt{\frac{1}{n} \cdot \sum_{t=1}^{n} w^2}$ , *n* es el número total de ejemplares recolectados para hembras, machos y a nivel poblacional. La estimación de estos parámetros se programó en una hoja de cálculo electrónica de Excel<sup>®</sup> y se ejecutó con el programa Pop-Tools<sup>©</sup> V.3.1.

El segundo método consistió en el ajuste de los parámetros a y b mediante los algoritmos Quasi-Newton, Simplex, y Simplex-Quasi-Newton, lo anterior se realizó con el objeto de compararlos con los obtenidos por verosimilitud. Este procedimiento se realizó en el programa Statistica<sup>©</sup> V. 7.1.

La relación *Pt-Lt* es un indicador del crecimiento somático de la población; es estimada a partir del valor del parámetro b bajo tres premisa principales: Cuando b<3, existe un crecimiento alométrico negativo, lo que indica que los individuos incrementa su longitud en mayor proporción que su peso; cuando b>3, existe un crecimiento alométrico positivo, lo que indica que los individuos incrementan su peso en mayor proporción que su longitud; cuando b=3, indica un crecimiento constante denominada isometría (Granados-Lorencio 2002; Salgado-Ugarte *et al.* 2005).

# 7. RESULTADOS

# 7.1 ASPECTOS GENERALES

*Stegastes acapulcoensis* es una especie territorialista, altamente agresiva, permanente, de actividad diurna y muy abundante. En bahía La Entrega, se le encuentra en la plataforma arrecifal, y en zonas rocoso-coralinas. Presenta distintos patrones de coloración durante su crecimiento (Figura 3); posterior al reclutamiento, presenta un color azul brillante con un ocelo prominente en la base de la aleta dorsal suave, y una mancha negra ocelada entre el borde dorsal y la base de la aleta caudal; además de cuatro franjas negras en la región cefálica (Figura 3a).



Figura 3. Patrones de coloración durante el crecimiento: a) juvenil, b) sub-adulto, c) adulto. Línea negra: 1cm.

Mientras crece, pierde gradualmente la coloración azul brillante en el cuerpo (presentando puntos azules brillantes aisladamente) pero se mantiene en la región cefálica;

en algunas zonas comienzan a observarse un color café claro (Figura 3b). Durante la fase adulta, la región cefálica es de color blanquizco, la región media es de color café claro, mientras que la parte posterior es de color oscuro (Figura 3c); durante la fase reproductiva esta coloración es más nítida.

Se observó que la reproducción se lleva a cabo en un nido que el macho construye, generalmente en las paredes rocosas u oquedades en el arrecife. El macho realiza la limpieza de epibiontes usando las aletas dorsales, caudales y anales, así como la boca. Finalmente, los huevos son ovopositados sobre el sustrato, al mismo tiempo el macho vigila y eyacula sobre la freza; el macho realiza el cuidado de los huevos fertilizados debido a que existe depredación durante esta fase. Incluso el cuidado parental se extiende posterior a la eclosión, y finaliza cuando las larvas se vuelven pelágicas.

# 7.2 BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

Durante un ciclo anual (de marzo 2011 a febrero 2012), 11 meses fueron muestreados (excepto en agosto 2011) y se capturaron 141 organismos. Mediante criterios histológicos, se determinó que *S. acapulcoensis* es una especie dioica de sexos separados y fecundación externa; visualmente no se observan patrones de dimorfismo sexual.

# 8.2.1 ÉPOCA REPRODUCTIVA

De los 141 organismos capturados, solo 105 individuos de *S. acapulcoensis* (50 ovarios y 55 testículos) fueron utilizados para determinar la época reproductiva, que consistió en la descripción detallada de las diferentes fases del desarrollo gonadal, apoyado de una EMG. El resto de los individuos (36 gónadas), se consideraron como indeterminados y/o indiferenciados.

# I. ESCALA DE MADUREZ GONADAL

#### HEMBRAS

La EMG para hembras estuvo conformada por seis fases reproductivas y cuatro estadios de crecimiento gonádico (Tabla 3). Se determinó que *S. acapulcoensis* presenta un desarrollo gonádico asincrónico; en los ovarios, se observó la presencia de ovocitos con distintos

grados de desarrollo. El desarrollo de los ovocitos incluye una fase de crecimiento primario o previtelogénico (estadio I y estadio II) y una de crecimiento secundario o vitelogénico (estadio III y estadio IV). El desove se consideró como un proceso, más que como un estadio de madurez que se produce al final de la maduración. A continuación, se describen los cuatro estadios de desarrollo gonádico:

| Fase   | Características internas   | Estadio     |
|--|--|-------------|
| Inmaduro   | Presencia de OP: solo OO y Ovocitos en CP presente.<br>Citoplasma homogéneo, basófilo con un núcleo central.<br>Ovocitos más avanzados, con varios nucléolos.  | Estadio I   |
| Maduración Inicial   | Presencia de OO y CP. Ovocitos avanzados presentan AC. Vtg1 presente en algunos ovocitos. Nucléolos aparecen en ovocitos con AC, y Vtg1.   | Estadio II  |
| Maduración avanzada  | Empiezan a observarse vasos sanguíneos. Presencia de <i>CP</i> , <i>AC</i> , <i>Vtg1</i> y <i>Vtg2</i> . Algunos ovocitos atrésicos presentes. No <i>POF</i> ni <i>Vtg3</i> .                                    | Estadio III |
| Maduro   | Vasos sanguíneos prominentes. Se observan Vtg1. En la periferia de los lóbulos: $CP$ y $AC$ . Ovocitos visibles macroscópicamente. Presencia de $Vtg2$ , $Vtg3$ , $MVG$ , $RVG$ . Presencia de atresia y $POF$ . | Estadio IV  |
| Regresión (cese de la reproducción)                                    | Macrófagos. Atresia (en cualquier estadio) y <i>POF</i> . Presencia de <i>CP</i> , <i>AC</i> . Algunos ovocitos vitelogenéticos ( <i>Vtg1</i> , <i>Vtg2</i> ).   | Desovado    |
| Regeneración<br>(sexualmente maduro,<br>reproductivamente<br>inactivo) | Solo <i>PG</i> y <i>AC</i> . Paquetes musculares, vasos sanguíneos alargados, pared del ovario gruesa, degeneración de <i>POF</i> .  | Reposo      |

 Tabla 3. Descripción microscópica de las fases en el ciclo reproductivo para hembras. Ovocitos previtelogénicos (OP).

 Ovogonias (OO), crecimiento primario (CP), alveolo cortical (AC), vitelogénesis primaria (Vtg1), vitelogénesis secundaria (Vtg2), vitelogénesis terciaria (Vtg3), ruptura de la vesícula germinal (RVG), migración de la vesícula germinal (MVG), folículos postovulatorios (POF).

#### **DESCRIPCIÓN GENERAL DEL OVARIO**

El ovario de *S. acapulcoensis* es muy similar al de la mayoría de los peces teleósteos. Está compuesto por dos lóbulos, fusionados en su extremo posterior que comunica con el oviducto; los lóbulos están cubiertos por una túnica albugínea gruesa de tejido conjuntivo.

En el interior de los ovarios, se observan paquetes de células germinales y folículos ováricos en distintos estados de desarrollo, delimitados por las lamelas ováricas (Figura 4).

La conformación de las lamelas ováricas es de tejido conectivo, tejido folicular y tejido germinal; en éste último se encuentran las células germinales y ovocitos en diferentes estadios de madurez (p. ej. ovocitos en estadio I y estadio II).



**Figura 4.** Desarrollo ovárico asincrónico de *S. acapulcoensis* en donde se aprecian ovocitos en diferentes estados de desarrollo. Estadios I, II, III, IV. Lo: lamelas ováricas. Zr: zona radiata. G: granulosa. n=núcleo. 100 aumentos.

Los ovocitos con un mayor grado de desarrollo (p. ej. ovocitos en estadio III y estadio IV) se encuentran inmersos dentro de folículos formados por una capa interna (granulosa) y otra externa (teca). Entre la superficie del ovocito y la granulosa, se encuentra la zona radiata (Figura 4). A continuación se describen cada uno de los estadios:

## ESTADIO I

Es la fase inicial de crecimiento del ovocito a partir de las vesículas germinales. Son de tamaños muy pequeños (de 17 a 130µm) y afines a la hematoxilina (se tiñen de azul). Algunos aún no presentan núcleo; mientras el ovocito incrementa de tamaño y se

desarrolla, aparece un núcleo con múltiples nucléolos dispersos (de 1 a 15 nucléolos), que posteriormente van posicionándose en la periferia de las lamelas ováricas (Figura 5A).

#### ESTADIO II

En éste estadio, los ovocitos aumentan de tamaño de 125 a 472 µm, y se vuelven afines a la eosina. Este estadio se caracteriza por la formación de vesículas o alveolos en el citoplasma (Figura 5B), las cuales aumentan en tamaño y número durante el desarrollo. Inicialmente, los alveolos se localizan alrededor del núcleo durante el desarrollo, y posteriormente migran hacia la periferia del citoplasma formando varias filas y dando origen a los alveolos corticales. Al final de este estadio se observan algunos nucléolos, empiezan a formarse gotas lipídicas aisladamente en el citoplasma; a la par, se va formando la zona radiata (incluyendo células de la teca y granulosa). La formación de todas estas estructuras internas, son indicativos de que el proceso de maduración del ovocito ha iniciado.



Figura 5. A: Ovocitos en estadio I; 10 aumentos. B: Ovocito estadio II. Flechas: Alveolos corticales. Asterisco: Nucléolos; 400 aumentos.

# ESTADIO III.

Este estadio se caracteriza por la aparición o incremento de numerosas gotas lipídicas en el citoplasma (Figura 6A). Al inicio de este estadio, los ovocitos incrementan sustancialmente su tamaño (de 162 a 291 µm) causado por la incorporación de materiales externos hacia el citoplasma; además se vuelven más afines a la eosina (se tiñen de naranja). Al final de este estadio, se observan algunos nucléolos, el citoplasma se observa cubierto de vesículas vitelinas, y una zona radiata bien definida.



Figura 6. A: Asterisco: Ovocitos en estadio III; 100 aumentos. B: Ovocito en estadio IV. Flecha corta: zona radiata. Flecha larga: Capa granulosa; 400 aumentos.

## ESTADIO IV.

Este estadio inicia con la migración del núcleo o vesícula germinal hacia la periferia del citoplasma; mientras migra, sucede el rompimiento de la vesícula germinal. Durante este proceso, el ovocito incrementa de tamaño (de 195 a 400 µm) debido a la hidratación e incorporación de proteínas. Cuando el ovocito ha completado su desarrollo, alcanza su máximo tamaño (440µm). Este estadio finaliza con la fusión de las gotas lipídicas, e hidratación, el núcleo no es visible (Figura 6B). La ovulación está próxima a suceder.

# REGRESIÓN Y REGENERACIÓN [DESOVE Y REPOSO]

Al final del ciclo reproductivo se observó la fase de regresión (post-desove), misma que se caracteriza por la presencia de atresia folicular, un número reducido de ovocitos vitelogénicos y la presencia de POF's. La atresia folicular (proceso degenerativo de ovocitos durante su desarrollo) se observó en ovocitos desde el estadio II, aumentando en número hasta el estadio IV (Figura 7A). Los POF's son residuos de los ovocitos (la teca y capa granulosa), como resultado de la ovulación.

Después de la aparición de POFs, los ovarios experimentan una fase reposo o cese de la reproducción. Se caracteriza por la presencia de oogonias y ovocitos en crecimiento primario; además de la presencia de una pared del ovario más gruesa, así como la presencia aislada de POFs y residuos intersticiales. Son organismos que están sexualmente maduros, pero reproductivamente inactivos (Figura 7B).



Figura 7. A: Fase de regresión. Asterisco: ovocitos atrésicos. Flecha: residuos de POF's; 40 aumentos. B: ovicitos en crecimiento primario.

## MACHOS

De igual manera que en la sección precedente, se determinó que los testículos de *S. acapulcoensis*, presentan varios estadios de maduración simultáneamente, consecuencia de un desarrollo asincrónico. Para delimitar la EMG, el desarrollo gametogénico se clasificó en seis fases reproductivas y cuatro estadios de crecimiento (Tabla 4).

# DESCRIPCIÓN GENERAL DEL TESTÍCULO

Los testículos de *S. acapulcoensis* son de estructura lobular, en cada lóbulo se encuentran los espermatocistos, que son unidades funcionales estructurales del testículo donde tiene lugar la espermatogénesis (formación de gametos). Cada lóbulo testicular, está formado por dos células: células germinales en distintos estadios de desarrollo rodeadas por células de Sertoli.

| Fase                | Características internas   | Estadio     |
|---------------------|--|-------------|
| Inmaduro            | Solo Sg presente, no lumen ni lóbulos visibles.  | Estadio I   |
| Maduración temprana | No lumen ni lóbulos visibles: $Sg$ y $Sc$ solamente. Algunos $St$ visibles en el centro de los paquetes espermáticos. $EG$ continúo en todos los lóbulos.  | Estadio II  |
| Maduración tardía   | Se observan $Sg$ , $Sc$ y $St$ en los espermatocistos. Aparecen los $Sz$ en el centro de los espermatocistos. No se observa $Sz$ en el lumen de los lóbulos o en los oviductos espermáticos. EG aparece discontinuo en espermatocistos con $St$ o $Sz$ . | Estadio III |

 Tabla 4. Descripción microscópica de las fases y estadios en el ciclo reproductivo de machos. Epitelio germinal (EG), espermatogonia (Sg), espermatocito (Sc), espermátidas (St), espermatozoides (Sz).

| Maduro   | Sz presentes en el lumen de los lóbulos, o en los conductos espermáticos. Todos los estados de espermatogénesis ( $Sg$ , $Sc$ , $St$ , $Sz$ ) presente. Espermatogénesis activa. $EG$ discontinuo.   | Estadio IV |
|--|--|------------|
| Regresión (cese de la reproducción)                                    | Residuos de $Sz$ en el lumen de los lóbulos y conductos espermáticos.<br>Espermatocistos ampliamente dispersos cerca de la periferia<br>conteniendo $Sc$ , $Sg$ , $St$ y algunos $Sz$ . Proliferación de espermatogonias<br>y la regeneración del $EG$ . | Desovado   |
| Regeneración<br>(sexualmente maduro,<br>reproductivamente<br>inactivo) | No espermatocistos. No se observa lúmen del lóbulo. Proliferación de espermatogonias. Residuos de $Sz$ en el lumen de los lóbulos y conductos espermáticos.  | Reposo     |

Las células de Sertoli llevan a cabo funciones de soporte estructural y mantenimiento metabólico durante la espermatogénesis. Durante la espermiación (liberación de espermatozoides), las células de Sertoli se separan y el espermatocisto libera los espermatozoides a la luz del lóbulo, desde donde van al espermiducto. Los distintos estadios de desarrollo de las células germinales, se acotaron en cuatro estadios principales:

## ESTADIO I [ESPERMATOGONIAS]

Este estadio se caracteriza por la presencia únicamente de espermatogonias. Las espermatogonias son células esféricas cuyas tamaños son los más grandes entre las células espermatogénicas. Surgen de las células germinales primordiales y proliferan mediante divisiones mitóticas. De características basófilas, presentan un citoplasma reducido en relación al volumen del núcleo; éstas se localizan en la periferia de los lóbulos seminíferos y se distinguen por la presencia de un EG continuo (Figura 8A).



Figura 8. A: espermatogonias; 400 aumentos. B: Flechas continuas: espermatogonias. Flechas punteadas: espermatocitos. Asteriscos: espermátides. 400 aumentos.

# ESTADIO II [ESPERMATOCITOS]

Este estadio se caracteriza por la presencia de espermatocitos y algunos espermátides; además existe la presencia de espermatogonias. Los espermatocistos son más pequeñas que las espermatogonias y son de forma esférica. Las espermatogonias pasan de mitosis a meiosis, en la meiosis 1 se generan los espermatocitos. Presentan un gran núcleo central altamente basófilo. El EG es continuo (Figura 8B).

## ESTADIO III [ESPERMÁTIDAS]

En la periferia de los lóbulos se observan espermatogonias y espermatocitos. Sin embargo, este estadio se caracteriza por la presencia de espermátidas. Estas células son resultado de la meiosis 2; son de menor tamaño que los estadios anteriores, se caracterizan por tener un núcleo ligeramente basófilo; el EG es discontinuo (Figura 8B; 9A).

## ESTADIO IV [ESPERMATOZOIDES]

Durante este estadio, se observan todos los estadios anteriores, generalmente en la periferia de los lóbulos. La diferencia en este estadio radica en el desarrollo de espermátidas a espermatozoides, los cuales se caracterizan por ser redondos, altamente basófilos y compuestos de dos partes, una cabeza y una cola. Se observan espermatozoides agrupados en paquetes o cistos, así como en el lumen de los lóbulos seminíferos; el EG generalmente es discontinuo (Figura 9B).



Figura 9. A: Flechas contínuas: espermatogonias. Flechas punteadas: espermatocitos. Asteriscos: espermátides; 400 aumentos. B: Espermatozoides, 100 aumentos.

#### **REGRESIÓN Y REGENERACIÓN**

Los machos entran a la fase de regresión al final del desove. Esta fase se caracteriza por el vaciado de los espermatozoides de los cistos y de los espermiductos; solo se aprecian algunas espermátidas y espermatozoides; el EG es discontinuo a lo largo de los testículos. La fase de regeneración es caracterizada por la proliferación de espermatogonia en los lóbulos. Se pueden observar algunos espermatozoides residuales en los espermiductos y en el lumen de los lóbulos; el EG es continuo en la periferia de los lóbulos.

## CICLO REPRODUCTIVO

La presencia simultánea de ovocito en todos los estadios de desarrollo gonadal, confirman que *S. acapulcoensis* es una especie con desarrollo gonádico asincrónico, que presenta desoves parciales y se reproduce todo año. En hembras, la presencia de ovocitos en estadio IV se observó durante dos picos importantes: el primero de marzo a abril (17 % y 11.7% del total de ovocitos); y el segundo de julio a noviembre, siendo octubre el mes con mayor porcentaje de ovocitos en estadio IV (35.03%). Los ovocitos en estadio III se observaron durante todo el periodo de estudio en una menor proporción, aunque durante el mes de marzo y abril se observaron los mayores porcentajes.



Figura 10. Variación mensual de los porcentajes de los diferentes estadios de madurez gonadal en hembras (A) y machos (B) de *S. acapulcoensis*. Estadio IV Estadio III Estadio II Estadio I.

Ovocitos previtelogénicos (estadio II y I) se observaron en todos los meses; ovocitos en estadio II conformaron en promedio un ~22% durante el ciclo de estudio; mientras que ovocitos en estadio I conformaron en promedio un ~64% (Figura 10A). Estos valores demuestran que existe una producción continua de ovocitos primarios durante todo el año.

En machos, la reproducción (ovocitos estadio IV) se observó durante todo el año, con dos picos reproductivos importantes, el primero de marzo a mayo (22% a 33%), y de septiembre (37.7%) a octubre (33.9%). Los estadios III, II y I estuvieron presentes durante todos los meses de estudio, con una producción continua de espermatogonias (Figura 10B).

# II. ÍNDICE GONADOSOMÁTICO

Para hembras, el IGS osciló entre 0.1 y 3.4, mientras que para machos de 0.02 a 0.7. El IGS estimado para las hembras, presentó dos picos importantes con valores altos en los meses de marzo-mayo y julio-noviembre, el valor máximo del IGS se registró en octubre.



Figura 11. Índice gonadosomático para hembras (A) y machos (B) (media y error estándar).

Por otra parte, el valor del IGS estimado para los machos, mostró dos picos importantes con altos valores durante marzo a abril y septiembre a noviembre (Figura 11). En ambos casos, los valores obtenidos con el IGS concuerdan con lo obtenido histológicamente, por lo que se asume que el IGS es un buen indicador de la actividad reproductiva en *S. acapulcoensis*.

## 8.2.2 FECUNDIDAD PARCIAL (Fp)

Cinco organismos (ovarios) fueron considerados para estimar la fecundidad parcial, capturados en septiembre y octubre. El intervalo de peso fue de 111.6 a 119.9gr ( $\pm 3.3$ gr Desv.Est.), mientras el rango de tallas fue de 15.3 a 15.7 cm ( $\pm 0.15$  cm Desv.Est). El peso de las gónadas osciló entre 0.6 gr y 3.1 gr, con un promedio de 1.97 gr ( $\pm 0.88$ gr Desv.Est). La Fp estimada varió entre 30,000 y 40,000 ovocitos, con una media de 35, 438 ovocitos ( $\pm$  2,939 Desv.Est.) por hembra.

# 8.2.3 ESTRUCTURA POBLACIONAL

# I. PROPORCIÓN SEXUAL

En todos los meses de muestreo, se mantuvo una proporción sexual de 1:1 entre hembras y machos (Tabla 5). El número de organismos identificados sexualmente fue bajo, debido a que en cada mes de muestreo, un gran número de organismos juveniles fueron colectados y éstos no pudieron diferenciarse sexualmente.

|            | Obs. H | Obs. M | Esp. H | Esp. M | X <sup>2</sup> H<br>(Yates) | X <sup>2</sup> M<br>(Yates) | X <sup>2</sup> total | р     |
|------------|--------|--------|--------|--------|-----------------------------|-----------------------------|----------------------|-------|
| Marzo      | 2      | 2      | 1.8    | 1.8    | 0.056                       | 0.056                       | 0.111                | 0.739 |
| Abril      | 6      | 12     | 5.5    | 10.9   | 0.000                       | 0.032                       | 0.032                | 0.858 |
| Mayo       | 3      | 6      | 2.7    | 5.5    | 0.019                       | 0.000                       | 0.019                | 0.890 |
| Junio      | 2      | 10     | 1.8    | 9.1    | 0.056                       | 0.018                       | 0.074                | 0.786 |
| Julio      | 6      | 4      | 5.5    | 3.6    | 0.000                       | 0.005                       | 0.005                | 0.944 |
| Septiembre | 4      | 7      | 3.6    | 6.4    | 0.005                       | 0.003                       | 0.008                | 0.929 |
| Octubre    | 2      | 7      | 1.8    | 6.4    | 0.056                       | 0.003                       | 0.059                | 0.808 |
| Noviembre  | 6      | 5      | 5.5    | 4.5    | 0.000                       | 0.000                       | 0.001                | 0.975 |
| Diciembre  | 9      | 2      | 8.2    | 1.8    | 0.012                       | 0.056                       | 0.068                | 0.794 |
| Enero      | 6      | 0      | 5.5    | 0.0    | 0.000                       | 0.000                       | 0.000                | 1     |
| febrero    | 4      | 0      | 3.6    | 0.0    | 0.005                       | 0.000                       | 0.005                | 0.944 |

**Tabla 5.** Proporción sexual de *S. acapulcoensis* durante el periodo de estudio. El valor crítico para todas las pruebas es de 3.841 a  $\alpha$ = 0.05. Hembras (H), machos (M), probabilidad (p).

#### II. ESTRUCTURA DE TALLA Y PESO

La estructura de tallas de la población de *S. acapulcoensis* estuvo conformada principalmente por individuos de tallas de 14 a 16 cm, lo que representa el 70.5% de la población estudiada.



El extremo de talla menor incluyó organismos de 9 cm, mientras que el extremo de talla mayor estuvo conformado por organismos de 16.5 cm (Figura 12). Por otra parte, el 81.4% de la población estuvo conformada por organismos de 79 a 126 gr de peso. Los extremos inferior y superior estuvieron conformado por organismos cuyos pesos se encontraron entre 24 gr y 143 gr (Figura 12).

# 8.3 ANÁLISIS POBLACIONAL

De los registros mensuales de abundancia poblacional, 6,291 individuos de *S. acapulcoensis* fueron censados y ordenados por mes de muestreo en la matriz denominada  $N_{abun}$  (*i* constituida de 12 meses de muestreo; *j* constituida de 10 "cilindros visuales") durante marzo de 2012 a febrero de 2013. En cada interacción (*i*, *j*) se inscribió la abundancia mensual registrada en cada "cilindro visual". Finalmente, tres columnas principales para realizar el análisis poblacional fueron formadas, denominadas  $N_{so}$  (somero; c6-c10),  $N_{pr}$  (profundo; c1-c5), y total mensual ( $N_{so+pr}$ ; c1-c10) (Tabla 6).

|      |            | som | somero |    |    |    | profundo  |    |           |    |     |     |     |        |
|------|------------|-----|--------|----|----|----|-----------|----|-----------|----|-----|-----|-----|--------|
|      |            | c1  | c2     | c3 | c4 | c5 | <b>c6</b> | c7 | <b>c8</b> | c9 | c10 | Nso | Npr | Nso+pr |
| 2012 | Marzo      | 26  | 23     | 30 | 28 | 11 | 40        | 64 | 48        | 65 | 95  | 312 | 118 | 430    |
|      | Abril      | 35  | 30     | 23 | 28 | 38 | 43        | 59 | 46        | 60 | 97  | 305 | 154 | 459    |
|      | Mayo       | 61  | 31     | 18 | 50 | 34 | 68        | 82 | 44        | 57 | 78  | 329 | 194 | 523    |
|      | Junio      | 39  | 25     | 36 | 45 | 34 | 66        | 57 | 70        | 62 | 52  | 307 | 179 | 486    |
|      | Julio      | 39  | 41     | 32 | 56 | 19 | 50        | 73 | 88        | 64 | 60  | 335 | 187 | 522    |
|      | Agosto     | 35  | 38     | 33 | 41 | 17 | 48        | 73 | 84        | 69 | 83  | 357 | 164 | 521    |
|      | Septiembre | 30  | 34     | 33 | 26 | 14 | 46        | 72 | 80        | 73 | 105 | 376 | 137 | 513    |
|      | Octubre    | 49  | 42     | 37 | 40 | 29 | 79        | 82 | 60        | 90 | 83  | 394 | 197 | 591    |
|      | Noviembre  | 57  | 45     | 34 | 44 | 35 | 48        | 50 | 82        | 63 | 71  | 314 | 215 | 529    |
|      | Diciembre  | 30  | 52     | 34 | 42 | 43 | 57        | 62 | 85        | 77 | 0   | 281 | 201 | 482    |
| 2013 | Enero      | 48  | 54     | 44 | 52 | 45 | 65        | 89 | 85        | 78 | 87  | 404 | 243 | 647    |
|      | Febrero    | 49  | 51     | 42 | 33 | 18 | 77        | 80 | 65        | 85 | 91  | 398 | 193 | 591    |

**Tabla 6.** Matriz N<sub>abun</sub> de la abundancia poblacional de *S. acapulcoensis* a dos profundidades (somero y profundo); fusionados mediante una suma para formar N<sub>so</sub>; somero; Npr: profundo y N<sub>so+pr</sub>: total mensual en bahía "La Entrega" durante marzo de 2012 a Febrero de 2013. c= cilindro.

# ANÁLISIS DE LA VARIANZA

El Andeva de 1 vía mostró que existieron diferencias significativas en la abundancia de *S. acapulcoensis* respecto a un gradiente de profundidad (F=106.04, F<sub>0.05,(1),(22)</sub>=4.301, p<0.05). Al respecto, se observó que *S. acapulcoensis* es más abundante en la zona somera del arrecife (341±13.16 individuos), que en la zona más profunda (183±10.69 individuos) por cada 392.5m<sup>2</sup> de área (equivalente a cinco "cilindros visuales") (Figura 13).



Figura 13. Análisis de la abundancia de S. acapulcoensis versus la profundidad (media ± error estándar).

# 8.3.1 PARÁMETROS POBLACIONALES

# 8.3.1.1 MORTALIDAD NATURAL

El valor de la tasa M mensual de la zona somera de la población de *S. acapulcoensis* fue M= 0.401 con una N<sub>0</sub>= 423 individuos. Para la zona profunda, el valor de la tasa M mensual fue M= 0.597, con un N<sub>0</sub>= 247 individuos. El valor de tasa M total mensual fue de M= 0.372 con un N<sub>0</sub>= 637 individuos (Tabla 7). Considerando un gradiente de profundidad, se obtuvo una mayor tasa de mortalidad en la zona profunda del arrecife que en la zona somera.

|                        | $\mathbf{N}_{so}$ | $\mathbf{N}_{pr}$ | N <sub>so+pr</sub> |
|------------------------|-------------------|-------------------|--------------------|
| tasa M                 |                   |                   |                    |
| M                      | 0.401             | 0.597             | 0.372              |
| $\mathbf{N}_{0}$       | 423               | 247               | 637                |
| sd                     | 7.214             | 9.668             | 16.73              |
| tasa r                 |                   |                   |                    |
| r                      | 0.43              | 0.62              | 0.42               |
| $N_0$                  | 3                 | 4                 | 3                  |
| tamaño máximo <i>k</i> |                   |                   |                    |
| k                      | 5024              | 5024              | 5024               |
| sd                     | 7.254             | 9.631             | 16.85              |

**Tabla 7.** Estimación de la tasa de mortalidad natural (M), crecimiento poblacional (r), tamaño máximo poblacional (k) y tamaño inicial de la población ( $N_{\theta}$ ) de la poblacion de *S. acapulcoensis* por el método de estimación exponencial de Malcolm (2001). N = somero N = profundo y N = total mansual

# 8.3.2 CRECIMIENTO POBLACIONAL

La tasa de crecimiento poblacional mensual de la zona somera fue r= 0.43 con una N<sub>0</sub>= 3 individuos. Para la zona profunda, el valor de la tasa de crecimiento poblacional fue r= 0.62 con una N<sub>0</sub>= 6 individuos. Finalmente, el valor de la tasa r total mensual fue r= 0.42 con una N<sub>0</sub>= 3 individuos. En todos los casos, el tamaño máximo de la población (ó capacidad de carga) fue k= 5,024 individuos (Tabla 7). Finalmente, la tasa de crecimiento es mayor en la zona profunda que en la zona somera; probablemente como una estrategia de crecimiento poblacional para compensar la elevada tasa de mortalidad natural en la zona profunda.

# 8.3.3 CRECIMIENTO ESTACIONARIO DE PITCHER & MACDONALD (1973)

Acorde al modelo de crecimiento estacionario, los adultos de *S. acapulcoensis* alcanza tallas máximas de  $L\infty$ =15.95 cm, presentan un relativamente rápido inmediatamente después del reclutamiento larval, y se vuelve lento posterior al reclutamiento (k= 0.023). La época de menor crecimiento o Winter Point se observó constantemente después de 20 a 25 semanas posterior al reclutamiento (Figura 14). Asimismo se obtuvo que el incremento en tamaño durante la temporada de mayor crecimiento (C) es de 20.8% (Tabla 8).



**Figura 14**. A: Tendencia de crecimiento según el modelo estacional de crecimiento de Pitcher & MacDonald (1973) para S. acapulcoensis. B: Función seno de la estacionalidad. Longitud observada ( $\circ$ ), Longitud esperada (—), Función seno de estacionalidad (••••).

| Coeficientes |        |         |  |
|--------------|--------|---------|--|
| L∞           | 15.95  | cm      |  |
| τ            | 0.023  |         |  |
| to           | -47.52 | semanas |  |
| С            | 0.208  |         |  |
| ts           | 18.856 | semanas |  |

 Tabla 8. Coeficientes del modelo estacional de crecimiento en talla de Pitcher & MacDonald (1973) para S.

 acapulcoensis.

La función seno de estacionalidad (FSE) acoplada al modelo, presentó tres ciclos de

crecimiento con un periodo aproximado de 53 semanas (13 meses), estas se registraron por arriba de cero (de 13 a 26 semanas; de 52 a 78 semanas y de 104 a 130 semanas) con un máximo en las edades de 13, 65 y 117 semanas (Figura 14B). Asimismo se observaron dos valles por debajo de cero (de 26 a 52 semanas y de 78 a 104 semanas) que indican las temporadas de menor crecimiento.

# 8.3.4 RELACIÓN Pt vs Lt

La relación Pt-Lt estimada mediante verosimilitud para machos fue Pt= 0.0414\* $Lt^{2.9054}$ (N=55, R<sup>2</sup>=0.98); para hembras fue Pt= 0.0726\* $Lt^{2.7041}$  (n=50, R<sup>2</sup>=0.80); y a nivel poblacional (ambos sexos) se obtuvo la relación Pt= 0.044 \*  $Lt^{2.8876}$  (N=152, R<sup>2</sup>=0.92). En todos los casos, los valores obtenidos indican que la especie presenta un crecimiento alométrico negativo (b<3); esta condición sugiere que la población aumenta preferencialmente su longitud más que su peso. Por otra parte, se obtuvo que las hembras presentaron un menor valor de b respecto a los machos (Figura 15; Tabla 9).

| ,,                        | machos |       |                |      | hembras |       |                | General |        |       |                |      |
|---------------------------|--------|-------|----------------|------|---------|-------|----------------|---------|--------|-------|----------------|------|
|                           | а      | b     | R <sup>2</sup> | R    | a       | b     | R <sup>2</sup> | R       | а      | b     | R <sup>2</sup> | R    |
| Verosimilitud             | 0.041  | 2.905 | 0.98           | 0.99 | 0.073   | 2.704 | 0.8            | 0.89    | 0.044  | 2.887 | 0.92           | 0.96 |
| Quasi-Newton              | 0.041  | 2.906 | 0.9            | 0.95 | 0.073   | 2.704 | 0.8            | 0.89    | 0.0439 | 2.888 | 0.92           | 0.96 |
| Simplex                   | 0.042  | 2.902 | 0.9            | 0.95 | 0.072   | 2.706 | 0.8            | 0.89    | 0.0439 | 2.888 | 0.92           | 0.96 |
| Simplex &<br>Quasi-Newton | 0.042  | 2.902 | 0.9            | 0.95 | 0.072   | 2.706 | 0.8            | 0.89    | 0.0432 | 2.888 | 0.92           | 0.96 |

**Tabla 9**. Parámetros estimados de la relación *Pt-Lt* obtenida mediante Verosimilitud, y los algoritmos Quasi-Newton, Simplex, y Simplex & Quasi-Newton. a y b se definen como antes,  $R^2$ = varianza explicada, R= coeficiente de correlación

De manera complementaria, el valor de b estimado mediante verosimilitud, fueron comparados con los valores de b estimados con los algoritmos Quasi-Newton, Simplex, Simplex & Quasi-Newton (Tabla 9). En ambos casos, los valores de b son similares.



Figura 15. Estimación de los parámetros de la relación Pt-Lt de la población de *S. acapulcoensis* mediante mínima verosimilitud. Pt y Lt se definen como antes. Observados (▲), esperados (●).

# 8. DISCUSIÓN

Las damiselas son consideradas especies claves en la estructuración de las comunidades bénticas (Klumpp & Polunin 1989; Hata *et al.* 2002; Ceccarelli 2007; Hoey & Bellwood 2010). En particular, las especies de damiselas que habitan zonas arrecifales, juegan un papel importante en la salud arrecifal (Wellington 1982; Hixon & Brostoff 1983; Meekan *et al.* 1995), ya que las variaciones en sus abundancias influyen en la estructuración de las comunidades de algas (Sammarco 1983; Hixon 1996; Ceccarelli *et al.* 2001), equinodermos (Eakin 1988), además de otras especies de peces (Green 1996) e invertebrados bénticos (Zeller 1988; Ceccarelli *et al.* 2001). Observaciones en campo, permitieron determinar que *S. acapulcoensis* es una especie altamente territorial y abundante, cuyo éxito se ve reflejado en su distribución espacial a lo largo del POT (Roberson & Allen 2006), así como en su patrón conductual (agresión) para establecer territorios. Esta misma estrategia se ha observado en otras especies de damiselas del género *Stegastes* en el Caribe (Robertson 1996; Holbrook *et al.* 2000), Indo-Pacífico (Hata *et al.* 2010); Nueva Guinea (Ceccarelli *et al.* 2011) y Australia (Ceccarelli *et al.* 2001; Emslie *et al.* 2012).

A pesar de que ocho especies del género *Stegastes* se distribuyen en el POT, y dos de ellas tienen distribución en el PM, existen pocos trabajos enfocados en estas especies, y se desconoce prácticamente la etología de las ocho especies. Particularmente, *S. acapulcoensis* ha sido ampliamente registrada en trabajos realizados a lo largo de POT que incluyen principalmente aspectos de ecología de comunidades (Glynn 2004; Domici-Arosema *et al.* 2005; Chávez–Comparan & Macías-Zamora 2006; Dominici-Arosemena & Wolff 2006; Benfield *et al.* 2008), listados taxonómicos (Robertson & Allen 2006; González-Murcia *et al.* 2012; González-Díaz & Soria-Barreto 2013) y algunos aspectos poblacionales (Wellington & Victor 1988; Meekan *et al.* 2001). En este trabajo se incluyen por vez primera aspectos reproductivos, y se proponen valores confiables de los parámetros poblacionales *M*, *r* y *k* de crecimiento individual  $L\infty$ , *C* y *t*<sub>s</sub> para dos profundidades (somero y profundo) y a nivel poblacional (total mensual) (Tabla 7).

# ANÁLISIS REPRODUCTIVO

Cada individuo tiene un conjunto de rasgos reproductivos determinados por su genotipo y por la historia evolutiva de la especie, los cuales están influenciados por factores ambientales, biológicos y ecológicos próximos y últimos, que confluye en una estrategia reproductora que permite la perpetuidad de una especie (Murua & Saborido-Rey 2003; Saborido-Rey 2008; Núñez & Duponchelle 2009). *Stegastes acapulcoensis* al igual que la mayoría de los peces teleósteos, exhibe un conjunto de estrategias reproductivas que incluye iteroparidad, gonocorismo y fecundación externa; además de estrategias particulares tales como la colocación de la freza en cavidades rocosas o coralinas y la presencia de cuidado parental y una reproducción continua durante un ciclo anual.

Por otra parte, debido a la ausencia de investigaciones sobre reproducción para S. acapulcoensis, y en general para el género Stegastes, consideramos necesario establecer y delimitar una EMG previo a la evaluación de los cortes histológicos de las gónadas. La correcta delimitación de las fases y los estadios reproductivos en una EMG, son indispensables para establecer con exactitud el periodo reproductivo de una especie, así como la talla de primera madurez, entre otros parámetros reproductivos (Hernández-Canseco 2012). Al respecto, existen un vasto número de trabajos que han propuesto EMG generalizadas para peces teleósteos como Núñez & Duponchelle 2009; Lowerre-Barbieri 2011, entre otros; sin embargo, la mayoría han sido diseñados para especies de importancia comercial y/o para especies de aguas templadas (ver Brown-Peterson et al. 2011), pero se sabe poco sobre aspectos reproductivos de la mayoría de especies de peces arrecifales o especies sin importancia comercial. Por lo tanto, en este trabajo, la EMG de S. acapulcoensis se diseñó unificando criterios y terminología de trabajos como Genten et al. (2008) Lubzens et al. (2010) Brown-Peterson et al. (2011), Valdebenito & Paiva (2011) y Lowerre-Barbieri et al. (2011) para hembras; y Loir et al. (2001), Grier (2002), Schulz et al. (2010) y Brown-Peterson et al. (2011) para machos (Tabla 3 y 4).

En este sentido, usando la EMG y considerando las características de cada fase y estadio reproductivo, se observó que *S. acapulcoensis* presentó ovocitos en diferentes estadios de reproducción simultáneamente, lo que indica que la especie presenta un desarrollo gonadal

asincrónico. Análisis posteriores sobre la proporción (%) de los diferentes estadios (Figura 10), sugieren que la especie es un desovador múltiple con varias puestas durante un ciclo anual, con presencia de ovocitos maduros (estadio IV) durante al menos en 10 meses durante un ciclo anual. Probablemente los desoves parciales de S. acapulcoensis, están influenciados por ciclos lunares y efectos de marea como mecanismos para la dispersión larval (Dortherty 1983b); la estrategia de realizar desoves múltiples permite liberar los huevos durante un largo período, aumentando la probabilidad de supervivencia de la descendencia (Lambert & Ware 1984) y colonizando otros ecosistemas usando patrones estacionales de corrientes marinas (Wolanski & Hamner 1988; Okubo 1994; Olson et al. 1994); o generando un mecanismo de sobresaturación de huevos y larvas en el sistema para minimizar la depredación (Thresher 1984); también puede deberse a una necesidad en especies altamente fecundadas, en donde existe una limitación física durante la fase de hidratación de los ovocitos, aumentando notablemente el volumen de los huevos y la ampliación de la cavidad corporal (Bagenal 1978). Más de una de estas estrategias reproductivas, han sido observadas en otras especies del género Stegastes (Doherty 1983b; Robertson et al. 1990; Robertson 1992; Pineda 1999). Considerando los aspectos poblacionales y reproductivos de S. acapulcoensis, se pueden considerar los siguientes escenarios para explicar el patrón de reproducción:

- la reproducción asincrónica puede fungir como un mecanismo para compensar la elevada tasa de mortalidad natural mensual, considerando que la especie presenta un crecimiento poblacional lento.
- la reproducción asincrónica también puede presentarse cuando existen limitaciones fisiolígicas, debido a que el tamaño de los ovocitos maduros es grande (~450 μm), considerando la cantidad de ovocitos por puesta y el tamaño de la cavidad corporal.
- como una estrategia de dispersión larval. Al parecer, los desoves están relacionados con ciclos lunares, por lo que éste puede ser un mecanismo de dispersión genética, debido a que son necesarios en una población territorialista.

El IGS es un indicador de la actividad reproductiva de una especie, el valor obtenido es usado para corroborar el periodo reproductivo en una especie (Jons & Miranda 1997), pero

no para determinar estadios de madurez (Murua & Saborido-Rey 2003). Se ha observado que el IGS es un buen indicador del periodo reproductivo en diversas especies de peces (Palomera-Sánchez 2004; Sánchez-Cárdenas *et al.* 2007; Lucano-Ramírez *et al.* 2006; Piñón *et al.* 2009); sin embargo, en especies con desoves múltiples, comúnmente se ve sesgado por las hembras que han desovado recientemente (Duponchelle *et al.* 1999), por lo que, este debe manejarse con cautela para cada especie. En este trabajo, los valores del IGS obtenidos para ambos sexos, presentan una gran variabilidad a lo largo del ciclo anual, esto es debido a que la especie presenta actividad reproductiva todo el año; sin embargo, los valores máximos del IGS para hembras (marzo-abril y julio-octubre) y machos (marzo-abril y septiembre-noviembre), coinciden con los periodos máximos reproductivos establecidos histológicamente, por lo que puede considerar que a través el IGS, es posible determinar los principales picos de actividad reproductiva en *S. acapulcoensis*.

Existen varios métodos para estimar la fecundidad en una especie (ver Murua et al. 2003); sin embargo, cada método presenta ventajas y desventajas dependiendo del tipo de fecundidad (determinada o indeterminada) (Murua et al. 2003). Para especies con fecundidad indeterminada (p.ej. damiselas), los métodos conocidos son poco precisos, debido a que existe una producción continua de ovogonias, así como una actividad reproductiva continua durante un largo periodo o durante un ciclo reproductivo. Alternativamente, la fecundidad puede ser estimada mediante el método de fecundidad por lote ("batch fecundity") o con el método de folículo vacío (Hunter et al. 1985); el problema con estos métodos, son los elevados costos y tiempo para su determinación (revisar Murua et al. 2003). Saborido-Rey (2008) sugieren que el método gravimétrico es un método confiable para la estimación de la fecundidad en especies con fecundidad indeterminada. Tiene la ventaja de ser bastante preciso, barato y requiere poca tecnología; sin embargo, ignora la incidencia de la atresia o la presencia de POF's. Para estimar la fecundidad parcial por el método gravimétrico, se eligieron organismos de los meses de agosto y septiembre (máximo pico reproductivo), y se desecharon los ovarios con presencia de POF's. Finalmente, el valor de la fecundidad parcial obtenida se consideró relativamente alta, cuya reproducción es de manera cíclica, y ocurre en organismos longevos (entre 40-60 semanas); estos parámetros indican que la especie presenta una estrategia reproductiva o de supervivencia de tipo "K".

## ANÁLISIS POBLACIONAL

Para zonas templadas, los estudios en poblaciones explotadas comenzaron en la última década, siendo reportados un gran número de modelos para estimar la tasa de mortalidad M (Ricker 1975, Beverton & Holt 1957, Taylor 1958, Paloheimo 1961, Berry 1967, Pauly 1980) y otros parámetros poblacionales esenciales para la evaluación de recursos pesqueros; de estos, varios métodos han sido retomados exitosamente para especies explotadas de zonas tropicales (Cervantes-Hernández et al. 2008, 2010; Cervantes-Hernández & Gracia 2011; Cervantes-Hernández & Gallardo-Berumen 2014; Ramos-Cruz et al. 2006, Vázquez-Gil et al. 2004); sin embargo, se ha puesto poca atención en poblaciones de especies no explotadas como los peces de arrecife (Meekan et al. 2001), cuyos roles ecológicos son fundamentales para garantizar la perpetuidad de los sistemas arrecifales y fauna asociada (Ceccarelli et al. 2001). La necesidad de obtener información de los parámetros de historia de vida de especies arrecifales, es indispensable en el manejo de especies no explotadas que tienden a la explotación debido a la expansión de poblaciones humanas hacia las regiones tropicales (Russ 1985; Munro 1996). En el caso de las damiselas, a pesar de su considerable importancia ecológica y su amplia distribución geográfica, información de características secundarias tales como edad, crecimiento y mortalidad son relativamente escasos (Jones 1991).

La mortalidad natural M es especies no explotadas, es un valor complejo de estimar, dado que generalmente la información que se dispone, corresponde a períodos donde ya existe mortalidad por pesca (F), es decir, hay una pesquería en desarrollo (Chong *et al.* 2007). En el caso de los métodos bioanalógicos (p.ej. Taylor 1960; Alagaraja 1984; Pauly 1980; Alverson & Carney 1975; entre otros), las fórmulas analíticas provienen de relaciones teóricas entre los diferentes parámetros o bien, se deriva de regresiones entre My uno o más parámetros de crecimiento (Sparre & Venema 1998). Sin embargo, en este trabajo se evitó el ensayo y error de cada método bioanalógico para estimar el valor de M, debido a la gran inversión en el esfuerzo de muestreo (costos elevados) y tiempo que conlleva cada uno de ellos, y se optó por estimar los parámetros poblacionales (M, r y k) mediante un método de estimación bayesiano (Malcolm 2001), cuya base de análisis radica en la variación mensual de la abundancia recolectada. Al respecto, se ha observado que los modelos basados en la abundancia poblacional, son más eficientes y se obtienen valores más confiables respecto a los métodos bioanalógicos (com.pers. Pedro Cervantes).

El método bayesiano propuesto, se basa en un arreglo matricial de la abundancia poblacional ordenada de manera descendente (mortalidad) o ascendente (crecimiento). En este trabajo, se estimó el valor de la tasa M para tres arreglos distintos; de manera que se obtuvo un valor de M mayor en la zona profunda (M= 0.597) versus la zona somera (M= 0.401), mientras que el valor total mensual (M= 0.372) fue menor a los anteriores. Al parecer, como una estrategia de supervivencia, *S. acapulcoensis* es más abundante en zonas someras (<6m) que en zonas profundas, minimizando de esta forma la tasa M por depredación. Reproductivamente, la elevada tasa de mortalidad natural (en todos los casos), se ve compensada por una reproducción asincrónica, y una producción masiva de huevos a lo largo de un ciclo anual.

Diversos autores (Beverton & Holt 1957; Ricker 1975), indicaron que las componentes denso-dependiente y denso-independiente de la tasa de mortalidad M, actúan de manera simultánea sobre las poblaciones naturales, aun y cuando M varíe entre t1 y t2. Al respecto, es bien conocido que en peces de arrecife numerosos factores ecológicos e interacciones bióticas (denso-independiente) generan altas tasas de mortalidad natural antes, durante y después del asentamiento larval (Caley *et al.* 1996; Lecchini *et al.* 2006); alcanzando tasas de mortalidad M de 60% hasta 90% en una cohorte (Doherty & Fowler 1994; McCormick & Hoey 2004). Hjort (1914) propuso que la elevada tasa de mortalidad larval está relacionada con la disponibilidad de alimento de tamaño adecuado al inicio de la alimentación exógena (hipótesis del *periodo-crítico*); mientras que Miller *et al.* (1988) sugirien que organismos (larvas o juveniles) de mayor tamaño experimentan una menor tasa de depredación (hipótesis *más grande es mejor*). Leggett & Deblois (1994) proponen que la tasa de mortalidad post-asentamiento es menor que la tasa de mortalidad larval, por lo que entre menos tiempo pase una cohorte en el plancton, menor es la tasa de mortalidad

por depredación (hipótesis *etapa-duración*); todas estas teorías son conocidas como hipótesis de *crecimiento-mortalidad* (Anderson 1988). Además, se ha observado efectos de denso-dependencia en especies territoriales como un mecanismo necesario para regular poblaciones (Hixon *et al.* 2002; Hixon & Jones 2005). En especies del género *Stegastes* los efectos de denso-dependencia afecta a la tasa de crecimiento juvenil (Jones & McCormick 2002), generan efectos de competencia por espacio/refugio (Hixon & Beets 1993), por alimento (Webster 2004), e incluso se ha observado efectos de canibalismo (Petersen 1990; Manica 2002).

# 9. CONCLUSIONES

*Stegastes acapulcoensis* es una especie dioica, de sexos separados. Las tácticas reproductivas de *Stegastes acapulcoensis* incluyen la iteroparidad, el gonocorismo, la fecundación de tipo externa, la colocación de la freza y cuidado parental. Las tácticas reproductivas en esta especie están determinadas por factores próximos (relacionados con características intrínsecas de la población) y factores últimos (variables ambientales y ecológicas); la iteroparidad permite un reclutamiento continuo de juveniles en el sistema, maximizando la probabilidad de ocupación de territorios y minimizando la tasa de mortalidad por depredación; el gonocorismo y la fecundación externa permite el flujo continuo e intercambio de material genético entre poblaciones; la colocación de la freza y el cuidado parental contribuyen maximizando el éxito de supervivencia.

El desarrollo gonádico en hembras estuvo conformada por seis fases reproductivas y cuatro estadios de desarrollo gonádico (estadio I: de17 a 130 $\mu$ m; estadio II: de125 a 472  $\mu$ m; estadio III: de 162 a 291  $\mu$ m; estadio IV: de 195 a 400  $\mu$ m). Para machos, estuvo conformada por cinco fases reproductivas y cuatro estadios de desarrollo gonádico. Se corroboró que el IGS es un buen indicador de la actividad reproductiva en esta especie. Asimismo, se obtuvo que la fecundidad real fue de 35,438 ovocitos por hembra.

De igual manera, los parámetros poblacionales están influenciados por factores próximos y factores últimos. En la población estudiada de *S. acapulcoensis*, existe una marcada diferencia en la abundancia respecto a un gradiente de profundidad. En la zona somera *S. acapulcoensis* es mayor ( $341\pm13.16$  individuos), que en la zona más profunda ( $183\pm10.69$  individuos) del arrecife por cada  $392.5m^2$  de área; esto puede deberse a múltiples factores como escasez de alimento, vulnerabilidad a depredadores, rugosidad del sustrato o como un efecto de denso-dependencia; sin embargo, también funciona como un mecanismo compensatorio para minimizar la elevada tasa de mortalidad larvaria/juvenil. En este sentido, la tasa de *M* o mortalidad natural es mayor en la zona profunda del arrecife (0.597) que en la zona somera (0.401), y considerando el total mensual (0.372). Inversamente, el crecimiento poblacional (*r*) es mayor en la zona profunda (0.62) que en la zona somera (0.43), y considerando el total mensual (0.42); que es un compensatorio a la

elevada tasa M en cada zona del arrecife. En todos los casos se obtuvo un valor de k=5,024 individuos.

El elevado coste energético como consecuencia del territorialismo, se ve reflejado en el crecimiento somático de *S. acapulcoensis*. El valor de *b* de la relación Pt-Lt sugiere que *S. acapulcoensis* incrementa preferencialmente su longitud más que su peso (machos: 2.9054; hembras: 2.7041; general: 2.8876). Sin embargo, en hembras, el valor de *b* es aún menor (2.7041), por lo que además del coste energético por el territorialismo, otros procesos como la reproducción afectan el crecimiento somático de *S. acapulcoensis*.

Finalmente, a través de estos parámetros inferimos que *S. acapulcoensis* es una especie clave, con funcionalidades biológicas-ecológicas destacables en el arrecife. La función territorialidad-ramoneo permite la liberación de espacio para el crecimiento coralino y asentamiento larvario de un gran número de especies, la disminución de la biomasa de macroalgas, el reciclamiento continuo de materia-energía y la fertilización en el arrecife.

# **10. REFERENCIAS**

- Aguilar-Medrano, R., B. Frédérich, E. De Luna & E. Balart-Paez. 2011. Patterns of morphological evolution of the cephalic region in Damselfishes (Perciformes, Pomacentridae) of the Eastern Pacific. *Biol. J. of the Linn. Soc.* 102, 593-613.
- Aguilar-Medrano, R., B. Frédérich, E. Balart-Paez & E. De Luna. 2012. Diversification of the pectoral fin shape in Damselfishes (Perciformes, Pomacentridae) of the Eastern Pacific. *Zoomorphology* 132 (2): 197-213.
- Alagaraja, K. 1984. Simple method for estimation of parameters for assessing exploited fish stocks. *Indian J. Fish.* 31: 177-208.
- Alvarez-Filip, L., L.E. Calderón-Aguilera & H. Reyes-Bonilla. 2006. Community structure of fishes in Cabo Pulmo Reef, Gulf of California. *Mar. Ecol.* 27, 253-262.
- Alverson, D.L. & M.J. Carney. 1975. A graphic review of the growth and decay of population cohorts. *J. du Conseil* 36: 133-143.
- Anderson, J.T. 1988. A review of sieze dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. J. Northwest Atl. Sci 8:55-66
- Arellano Martínez, M., B.P Ceballos Vásquez, L. Hernández Olalde & F. Galván Magaña. 2006. Fecundidad del Ángel de Cortés *Pomacanthus zonipectus* (Teleostei: Pomacanthidae) en la Isla Espiritu Santo, Golfo de California, México. *Cienc. Mar.* 32 (01A): 65-71.
- Ávila-Poveda, O.H., R.F Colin-Flores & C. Rosas. 2009. Gonad development during the early life of *Octopus* maya (Mollusca: Cephalopoda). *Biol. Bull.* 216: 94-102.
- Bagenal, T. 1978. Methods for assessment of fish production in freshwaters. 3a ed., Oxford, Blackwell Bayley, IBP Handbook 3, 365pp.
- Barton, D.N. 1994. Economic Factors and Valuation of Tropical Coastal Resources. SMR-Report 14/94, Bergen, Norway, 128 pp
- Barton, E.D., M.F. Lavín & A. Trasviña. 2009. Coastal circulation and hydrography in the Gulf of Tehuantepec, Mexico, during winter. Cont. Shelf. Res. 29(2):485-500.
- Bastida-Zavala, J.R., M.S García-Madrigal., E.F. Rosas-Alquicira., R.A. López-Pérez., F. Benítez-Villalobos, J.F. Meraz-Hernando, A.M. Torres-Huerta., A. Montoya-Márquez & N.A. Barrientos-Luján. 2013. Marine and coastal biodiversity of Oaxaca, Mexico. *Chek List* 9(2): 329-390.
- Benfield, S., L. Baxter, H.M. Guzman & J.M. Mair. 2008. A comparison of coral reef and coral community fish assemblages in Pacific Panama and environmental factors governing their structure. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 88(7), 1331–1341.
- Berry, R. 1967. Dynamic of pink shrimp population. Ph.D Thesis. University of Rhode Island, 160 pp.
- Beverton, H. & S. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish population. Chapman & Hall/ CRC. New York, 533 pp.
- Bohnsack, J.A. & S.P. Bannerot. 1986. A stationary visual census technique for quantitatively assessing community structure of coral reef fishes. NOAA Technical Report, NMFS, 41pp.
- Brander, L.M., P. van Beukering & H.S.J. Cesar. 2007. The recreational value of coral reefs: a meta-analysis. *Ecol. Econ.* 63, 209-218.
- Brown-Peterson, N.J., D.M. Wyanski, F. Saborido-Rey, B.J. Macewicz & S.K. Lowerre-Barbieri. 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. Marine and Coastal Fisheries: *Mar. Coast. Fish. Dynam. Manag. Ecosys.*, Sci 3:52–70.
- Caley, M.J., M.H. Carr, M.A. Hixon, T.P. Hughes, G.P. Jones & B.A. Menge. 1996. Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 27:477-500.
- Ceccarelli D.M., G.P. Jones & L.J. McCook. 2001. Territorial damselfishes as determinants of the structure of

benthic communities on coral reefs. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev., 39:355-389.

- Ceccarelli, D.M. 2007. Modification of benthic communities by territorial damselfish: a multi-species comparison. *Coral Reefs* 26:853–866.
- Ceccarelli, D.M., G.P. Jones & L.J. McCook. 2011. Interactions between herbivorous fish guilds and their influence on algal succession on a coastal coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 399(1): 60-67.
- Cervantes-Hernández, P., M.I. Gallardo-Berumen, S. Ramos-Cruz, M.A. Gómez-Ponce & A. Gracia. 2008. Análisis de las temporadas de veda en la explotación marina de camarones del Golfo de Tehuantepec, México. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 43(2), 285-294.
- Cervantes-Hernández P., S.J. Serrano-Guzmán & M.I. Gallardo-Berumen. 2010. Estimación de parámetros de crecimiento en longitud para el caracol púrpura *Plicopurpura pansa* (Prosobranchia: Muricidae) en Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Biocyt 3(12): 197-209.
- Cervantes-Hernández, P., A. Flores-Gómez, S.J. Serrano-Guzmán, S. Ramos-Cruz & M.I. Gallardo-Berumen. 2010. Historical exploitation and evaluation of the Brown shrimp fishery *Farfantepenaeus californiensis* (Decapoda, Dendrobranchiata) in the Gulf of Tehuantepec. *Pan-Am. J. Aquat. Sci.*, 5(4):486-494.
- Cervantes-Hernández, P. & A. Gracia. 2011. Análisis de la mortalidad para el camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum* (Decapoda, Dendrobranchiata) del Banco de Campeche, México. *PanamJas* 6(2), 100-108.
- Cervantes-Hernández P. & M.I. Gallardo-Berumen. 2014. Reproduction and recruitment seasons of *Plicopurpura pansa* in the Huatulco National Park, Oaxaca, Mexico. *J.Shellfish Res.* (en rev.)
- Chávez–Comparan, J.C & R. Macías–Zamora. 2006. Structure of reef fish communities in the litoral of Colima, Mexico. J. Biol. Sc., 6 (1): 65–75.
- Choat, J.H. & D.R. Bellwood. 1991. Reef fishes: their history and evolution. Pp. 120-125. In: Sale, P.F. (ed.), The ecology of fishes on coral reefs. Academic.Press, San Diego, California, USA.
- Chong, J.V., J. Aguayo & I. Payá. 2007. Estimación de edad, crecimiento y mortalidad natural de la merluza de cola, *Macruronus magellanicus* Lönnberg, 1907 (Macruronidae, Gadiformes) en el Océano Pacífico Suroriental. *Rev. Biol. Mar y Oceanogr.*, 42(3): 311 – 333.
- Doherty, P.J. 1983b. Diel, lunar and seasonal rhythms in the reproduction of two tropical damselfishes: *Pomacentrus flavicauda* and *P. wardi. Mar. Biol.*, 75,215-224.
- Doherty, P. J. 1983b. Diel, lunar and seasonal rhythms in the reproduction of two tropical damselfishes: *Pomacentrus flavicauda* and *P. wardi. Mar. Biol.* 75,215-224.
- Doherty, P.J, & A. Fowler. 1994. An empirical test of recruitment limitation in a coral reef fish. *Science* 263:935–939.
- Dominici-Arosemena, A. & M. Wolff. 2005. Reef fish community structure in Bocas del Toro (Caribbean, Panama) along spatial scales and gradients in habitat complexity. *Caribb. J. Sci.*, 41:613–637.
- Dominici-Arosemena, A. & M. Wolff. 2006. Reef fish community structure in the Tropical Eastern Pacific (Panamá): living on a relatively stable rocky reef environment. *Helgol. Mar. Res.*, 60:287-305.
- Duponchelle, F., P. Cecchi, D. Corbin, J. Nunez & M. Legendre. 1999. Spawning season variations of female Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, populations from man-made lakes of Côte d'Ivoire. *Environ. Biol. Fish.* 56: 377-389.
- Eakin. C.M. 1988. Avoidance of damselfish lawns by the sea urchin *Diadema mexicanum* at Uva Island, Panama. 6th. Int. Coral Reef Symp., 2: 21-26.
- Emslie, M.J., M. Logan, D.M. Ceccarelli, A.J. Cheal, A.S. Hoey, I. Miller & H.P.A. Sweatman. 2012. Regional scale variation in the distribution and abundance of farming damselfishes on Australia's Great Barrier Reef. *Mar. Biol.*, 159: 1293-1304.
- Fiedler, P.C. 1992. Seasonal climatologies and variability of Eastern Tropical Pacific Surface waters. NOAA

Tech Rep NMFS, 109: 1-65.

- Fiedler, P.C & L.D Talley. 2006: Hydrography of the eastern tropical Pacific: *Rev. Prog. Oceanogr.* 69:143-180.
- Fowler, A.J. 1990. Validation of annual growth increments in the otoliths of a small tropical coral reef fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 64: 25–38.
- Froese, R. & D. Pauly. 2013. FishBase. World Wide Web electronic publication. Consultado el 20 de agosto de 2013: www.fishbase.org.
- Genten, F., E. Terwinghe & A. Danguy. 2008. Atlas of Fish Histology. Science Publishers. Enfield, NH, USA. 223 pp.
- Glynn, P.W. & E. Leyte-Morales. 1997. Coral reefs of Huatulco, West Mexico: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Rev. Biol. Trop.*, 45(3): 1033-1047.
- Glynn, P.W. 2004. High complexity food webs in low-diversity eastern Pacific reef-coral communities. *Ecosystems* 7: 358-367.
- González-Díaz, A.A. & M. Soria-Barreto. 2013. Lista sistemática preliminar de los peces del estado de Nayarit, México. *Revista Bio Ciencias* 2(3): 200-215.
- González-Murcia, S., C. Marín-Martínez & A. Ayala-Bocos. 2012. Intertidal rockpool icthyofauna of El Pital, La Libertad, El Salvador. *Check List* 8(6): 1216-1219.
- González-Silvera, A., E. Santamaría-del-Ángel., R. Millán-Nuñez & H. Manzo-Monroy. 2004. Satellite observations of mesoscale eddies in the Gulfs of Tehuantepec and Papagayo (Eastern Tropical Pacific). *Deep-Sea Research* II 51:587-600.
- Granado-Lorencio, C. 2002. Ecología de Peces. Universidad de Sevilla, España. 361 pp.
- Green, A.L. 1996. Spatial, temporal, and ontogenetic patterns of habitat use by coral reef fishes (Family Labridae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 133:1–11.
- Grier, J.H. 2002. The Germinal Epithelium: Its dual role in establishing male reproductive classes and understanding the basis for indeterminate egg production in female fish. In: Creswell, R. L. (Ed.). Proceedings for the Fifthy-Thrid Annual gulf and Caribbean Fisheries Institute, Fort Pierce, Florida, 537-552.
- Grier, H.J., & M.C. Uribe-Aranzábal. 2009. The testis and spermatogenesis in teleosts. Pp. 119–142. In: Jameson, B.G.M. (ed), Reproductive biology and phylogeny of fishes (agnathans and bony fishes), volume 8A. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.
- Guzman, R., G. Gomez, M. Penott & G. Vizcaino. 1999. Estructura de tallas y reproducción de la sardina *Sardinella aurita* en el nororiente de Venezuela. *Zootecnia Tropical* 17(2): 155-174.
- Gutiérrez-Méndez, I.S. 2011. Biología reproductiva de *Holothuria* (Stauropora) *fuscocinerea* Jaeger, 1833 (Echinodermata: Holothuroidea) en Bahía La Entrega, Oaxaca. México. Tesis de Licenciatura, Universidad del Mar, Puerto Ángel, México.
- Hata, H., M. Nishihira & S. Kamura. 2002. Effects of habitat-conditioning by the damselfish *Stegastes* nigricans (Lacapède) on the community structure of benthic algae. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 280, 95-116.
- Hata, H., K. Watanabe & M. Kato. 2010. Geographic variation in the damselfish-red alga cultivation mutualism in the Indo-West Pacific. *BMC Evol. Biol.* 10: 185.
- Hernández-Canseco, 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. Puerto Ángel, México.
- Hernández-Urraca V. 2010. Determinación de biomasa, lípidos totales, pigmentos y densidad de zooxantelas en colonias de *Pocillopora damicornis* (Linnaeus, 1758). Tesis de Licenciatura, Universidad del Mar, Puerto Ángel, México.
- Hixon M.A. & W.N. Brostoff. 1983. Damselfish as keystone species in reverse: intermediate disturbance and

diversity of reef algae. Science 230:511–513.

- Hixon, M.A. & J.P. Beets. 1993. Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecol. Monogr.* 63, 77-101.
- Hixon, M.A. 1996. Effects of reef fishes on corals and algae. Pp 230-248. In: Birkeland, C. (ed.) Life and death on coral reefs. Chapman and Hall, New York.
- Hixon, M.A. & M.S. Webster. 2002. Density dependence in reef fishes: coral-reef populations as model systems. En: Sale, P.F. (ed.), Coral Reef Fishes: Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem. Academic Press; San Diego, California, 303-325p.
- Hixon, M.A. & G.P. Jones. 2005. Competition, predation, and density-dependent mortality in demersal marine fishes. *Ecology* 86:2847-2859.
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. P -v Reun. Cons. Int. Explor. Mer.*, 20, 1–228.
- Hoey A.S. & D.R. Bellwood. 2010. Damselfish territories as a refuge for macroalgae on coral reefs. *Coral Reefs* 29:107–118.
- Holbrook, S.J., G.E. Forrester & R. J. Schmitt. 2000. Spatial patterns in abundance of a damselfish reflect availability of suitable habitat. *Oecologia* 122: 109-120.
- Hunter, J.R., N.C.H. Lo & J.H. Leong. 1985. Batch fecundity in multiple spawning fishes: Application to the Northern anchovy, *Engraulis mordax*. Pp. 67-78. In: R. Lasker (ed.), An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish, U.S.Dep. Comm., NOAA Tech. Rep.
- Jones, G.P. 1991 Post-recruitment processes in ecology of coral reef fish populations: a multifactorial perspective. Pp. 294–328. In: P.F. Sale (ed.), The Ecology of Fishes on Coral Reefs, Academic Press, San Diego.
- Jones, G.P & M.I. McCormick. 2002. Numerical and energetic processes in the ecology of coral reef fishes. En: Sale, P.F. (ed), Coral reef fishes—dynamics and diversity in a complex ecosystem. Academic Press, London, 221–238 p.
- Jons, G.D. & L.E. Miranda. 1997. Ovarian weight as an index of fecundity, maturity, and spawning periodicity. J. of Fish Biol., 50:150-156.
- Juárez-Hernández, L.G., M. Tapia-García & B. Luna-Monsivais. 2013. Structure of fish communities in Maguey and Cacaluta bays, Huatulco, Oaxaca. *Rev. Mex. Biodiv.* 84(4): 1243-1257.
- Kessler, W. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. Prog. Oceanogr. 69:181-217.
- Klumpp, D.W. & N.V.C. Polunin. 1989. Partitioning among grazers of food resources within damselfish territories on a coral reef. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 125, 145–169.
- Lambert, T.C. & D.M. Ware. 1984. Reproductive strategies of demersal and pelagic spawning fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41(11): 1565-1569.
- Lavín M.F., J.M. Robles., M.L. Argote., E.D. Barton., R. Smith., J. Brown., M. Kosro., A. Trasviña., H.S. Vélez-Muñoz & J. García. 1992. Física del Golfo de Tehuantepec. *Ciencia y Desarrollo* 18: 97-108.
- Le Clus, F. 1977. A comparison on four methods used in fecundity determination of the pilchard, 4-Sardinopus- ocellata-5 -Pap. Fish. Bull. S. Afr.-, 9: 11 – 15.
- Lecchini, D., Y. Nakamura, J. Grignon & M. Tsuchiya. 2006. Evidence of density-independent mortality in a settling coral reef damselfish, *Chromis viridis*. *Ichthyol. Res.*, 53: 298–300.
- Leggett, W.C., & E. Deblois. 1994. Recruitment in marine fishes is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages. *Neth. J. Sea Res.* 32: 119/134.
- Leyte-Morales, G.E. 2001. Estructura de la comunidad de corales y características geomorfológicas de los arrecifes coralinos de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Tesis de Maestría, Universidad del Mar. Puerto Ángel, Oaxaca, México.
- Loir, M., F.L. Gac, S. Somarakis & M. Pavlidis. 2001. Sexuality and gonadal cycle of the common dentex

(Dentex dentex) in intensive culture. Aquaculture 194: 363-381.

- López-Pérez, R.A., I.L Pérez-Maldonado, A.M. López-Ortiz, L.M. Barranco-Servin, J. Barrientos-Villalobos & G.E. Leyte-Morales. 2010. Reef fishes of the Mazunte Bahías de Huatulco reef track, Oaxaca, Mexican Pacific. Zootaxa 2422: 53–62.
- López-Pérez, R.A., L.E. Calderon-Aguilera, R.C. Zepeta-Vilchis, I. López Pérez Maldonado & A.M. López Ortiz. 2012. Species composition, habitat configuration and seasonal changes of coral reef fish assemblages in western Mexico. J. Appl. Icthyol. 1-19.
- Lowerre-Barbieri, S.K., K. Ganias, F. Saborido-Rey, H. Murua & J. R. Hunter. 2011. Reproductive timing in marine fishes: variability, temporal scales, and methods. *Mar. Coast. Fish Dynam. Manag. Ecosys.*, Sci 3:71–91.
- Lubzens, E., G. Young, J. Bobe & J. Cerdà. 2010. Oogenesis in teleosts: How fish eggs are formed. Gen. Comp. *Endocrinol*. 165: 367-389.
- Lucano-Ramírez, G., S. Ruiz-Ramírez & J.A. Rojo-Vázquez. 2006. Composición por tallas y ciclo reproductivo de *Pseudupeneus grandisquamis* (Pisces: Mullidae) en el Pacífico central Mexicano. *Rev. Biol. Trop.* 54: 195-207.
- Malcolm, H. 2001. Modelling and Quantitative Methods in Fisheries. Chapman& Hall/CRC. London. 405 pp.

Manica, A. 2002c. Filial cannibalism in teleost fish. Biol. Rev. 77, 261e277.

- McCormick, M.I. & A. S. Hoey. 2004. Larval growth history determines juvenile growth and survival in a tropical marine fish. *Oikos* 106: 225–242.
- Meekan, M.G., A.D.L. Steven & M.J. Fortin. 1995. Spatial patterns in the distribution of damselfishes on a fringing coral reef. *Coral Reefs* 14:151–161.
- Meekan, M.G., J.L. Ackerman & G.M. Wellington. 2001. Demography and age structures of coral reef damselfishes in the tropical eastern Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 212: 223–232.
- Miller T.J., L.B. Crowder, J.A. Rice & E.A. Marschall. 1988. Larval size and recruitment mechanisms in flshes: toward a conceptual framework. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 1657-1670.
- Mitchell-Arana, L.M. 1994. Perfil del coral y especies asociadas en La Entrega, Bahías de Huatulco, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Monreal-Gómez, M.A. & D.A. Salas de León. 1998. Dinámica y estructura termohalina. Pp. 13-26. Tapia-García, M. (ed.), El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos. Universidad Autónoma Metropolitana, México.
- Munro, J.L. 1996. The scope of tropical reef fisheries and their management. Pp. 1-14. In: N.V.C. Polunin & C.M. Roberts (eds.), Reef fisheries, Chapman & Hall, London.
- Murua, H. & F. Saborido-Rey. 2003. Female reproductive strategies of marine fish and their classification in the North Atlantic. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 33:23-31.
- Murua, H., G. Kraus, F. Saborido-Rey, P.R. Witthames, A. Thorsen & S. Junquera. 2003. Procedures to estimate fecundity of marine fish species in relation to their reproductive strategy. J. Northwest Atl. Fish. Sci. 33:33–54.
- Núñez, J & F. Duponchelle. 2009. Towards a universal scale to assess sexual maturation and related life history traits in oviparous teleost fishes. *Fish Physiol. Biochem.* 35: 167-180.
- Okubo, A. 1994. The role of diffusion and related physical processes in dispersal and recruitment of marine populations. Pp.5-32. In: Sammarco, E.W & M.L. Heron (eds.), The Bio-physics of Marine Larval Dispersal". American Geophysical Union, Washington, DC.
- Olson, D.B., G.L. Hitchcock, A.J. Mariano, C.J. Ashjian, G. Peng, R.W. Nero & G.P. Podesta. 1994. Life on the edge: Marine life and fronts. *Oceanography* 7, 52-60.
- Palomera-Sánchez, F.I. 2004. Características reproductivas de *Scomberomorus sierra* Jordan y Starks 1895 (Pisces: Scombridae) en Bahía Navidad, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura, Universidad de

Guadalajara, México.

- Paloheimo, J. 1961. Studies on estimation mortalities. I. Comparision of a method described by Beverton & Holt and a new linear formula. *J. Fish. Res. Board Can.*, 18:645-662.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stock. J. Cons. Int. Explor. Mer., 39: 175-192.
- Pennington J.T., K.L. Mahoney, V.S.K., D.D. Kolber, R. Calienes & F.P. Chavez. 2006. Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Prog.Oceanogr.* 69: 285-317.
- Petersen C.W. 1990: The occurrence and dynamics of clutch loss and filial cannibalism in two caribbean damselfishes. *Journal Of Experimental*: 117-134
- Pineda, J. 1999. Circulation and larval distribution in internal tidal bore warm fronts. *Limnol. Oceanogr.*, 44, 1400-1414.
- Piñón, A., F. Amezcua & N. Duncan. 2009. Reproductive cycle of female yellow *snapper Lutjanus argentiventris* (Pisces, Actinopterygii, Lutjanidae) in the SW Gulf of California: gonadic stages, spawning seasonality and length at sexual maturity. J. Appl. Ichthyol., 25: 18-25.
- Pitcher, T.J. & P.D.M. Macdonald. 1973. Two models for seasonal growth in fishes. J. Appl. Ecol. 10: 599-606.
- Poore, A.G.B., A.H. Campbell, R.A. Coleman, G.J. Edgar, V. Jormalainen, P.L. Reynolds, E.E. Sotka, J.J. Stachowicz, R.B. Taylor, M.A. Vanderklift & J.E. Duffy. 2012. Global patterns in the impact of marine herbivores on benthic primary producers. *Ecology Letters* 15: 912–922.
- Ramírez-Gutiérrez, M., M. Tapia-García, E. Ramos-Santiago & R. Ulloa. 2007. Fish community structure in San Agustín Bay, Huatulco, Mexico. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 80: 419-430.
- Ramos-Cruz S., B. Sánchez-Meraz, F. Carrasco-Ayusco & P. Cervantes-Hernández. 2006. Estimación de la tasa de mortalidad natural de *Farfantepeneus californiensis* (Colmes 1900) y Litopnenaeus vannamei (Boone 1931) en la zona costera del Golfo de Tehuantepec, México. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 41(2): 221-229.
- Rasher, D.B, S. Engel, V. Bonito, G.J. Fraser, J.P. Montoya & M.E. Hay. 2012. Effects of herbivory, nutrients, and reef protection on algal proliferation and coral growth on a tropical reef. *Oecologia* 169:187–198.
- Reyes-Bonilla H. 2003. Coral reefs of the Pacific coast of México. Pp. 331-349. In: Cortés.J. (ed.), Coral reefs of Latin America. Elsevier, Amsterdam.
- Reyes-Bonilla, H., L.E. Calderón-Aguilera., G. Cruz-Piñon., P. Medina-Rosas., R.A. López-Pérez., M.D. Herrero-Pérezrul., G.E Leyte-Morales., A.L Cupul-Magaña & J.D Carriquiry-Beltrán. 2005. Atlas de corales pétreos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico mexicano. CD-ROM. CICESE, CONABIO, CONACYT, DBM/UABCS, CUC/UdeG, UMar. México.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish population. B. Fish. Res. Board. Can., 91: 1-382.
- Robertson, D.R., C.W. Petersen & J.D. Brawn. 1990. Lunar reproductive cycles of benthic-brooding reeffishes: Reflections of larval biology or adult biology. *Ecol. Monogr.* 60: 311-329.
- Robertson, D.R. 1992. Patterns of lunar settlement and recruitment in Caribbean reef fishes at Panama. *Mar. Biol.*, 114, 527-537.
- Robertson, D.R. 1996. Interspecific competition controls abundance and habitat use of territorial Caribbean damselfishes. *Ecology* 77:885–899.
- Robertson, D.R. & G.R. Allen. 2006. Shorefishes of the tropical eastern Pacific: an information system. Version 2.0. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá.
- Rocha, L.A., D.R. Robertson, J. Roman & B.W. Bowen. 2005. Ecological speciation in tropical reef fishes. *Proc. R. Soc.*, *B*, 272: 573-579.

- Russ, G.R. 1985. Effects of protective management on coral reef fishes in the central Philippines. *Proc. 5th Int. cCoral Reef Congr.*, 4: 219-224.
- Saborido-Rey, F. 2008. Ecología de la reproducción y potencial reproductivo en las poblaciones de peces marinos. Instituto de Investigaciones Marinas (CSIC). Universidad de Vigo, España. Acesado en Mayo 2014: <u>http://digital.csic.es/handle/10261/7260</u>.
- Sale, P.F. 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fishes communities. *The American Naturalist* 111(978):337-359.
- Salgado-Ugarte, I., J. Gómez-Márquez & B. Peña-Mendoza. 2005. Métodos actualizados para el análisis de datos biológicos pesqueros. UNAM, México. 240 pp.
- Sammarco, P.W. 1983.Effects of fish grazing and damselfish territoriality on coral reef algae. I. Algal community structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 13:1–14
- Sánchez-Cárdenas, R., B.P. Ceballos-Vázquez, M. Arellano-Martínez, M.C. Valdez-Pineda & R.E. Morán-Angulo. 2007. Reproductive aspects of *Sphoeroides annulatus* (Jenyns, 1842) (Tetraodontiformes, Tetraodontidae) inhabiting the Mazatlan coast, Sinaloa, México. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 42(3): 385-392.
- Sandoval-Díaz, G. 1988. Estudio de las comunidades bénticas de la zona rocosa litoral y sublitoral de localidades en Bahías Huatulco, Oaxaca. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ Nal Autón Mex.
- Schulz, R., L.R. de França, J.J. Lareyre, F. LeGac, H. Chiarini-Garcia, R.H. Nobrega & T. Miura. 2010. Spermatogenesis in fish. *Gen. Comp. Endocrinol.* 165: 390-411.
- Sparre, P. & S. Venema. 1998. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1-Manual. FAO Documento Técnico de Pesca 306/1. *Rev.*, 2: 1-635.
- StatSoft, Inc. 2005. STATISTICA (data analysis software system). Version 7.1. www.statsoft.com.
- Sturges, H. 1926. The choice of a class interval. Jour. of the Amer. Stat. Ass. 21: 65-66.
- Taylor, C.C. 1958. Cod growth and temperatura. J. Cons. Int. Explor. Mer., 23:366-370.
- Taylor, C.C. 1960. Temperature, growth and mortality, of the Pacific cockle. J. Cons., 26: 117-124.
- Thresher, R.E. 1984. Reproduction in reef fishes. Neptune City, New Jersey: T.F.H. Publications, 399 pp.
- Trasviña, A & E.D. Barton. 1997. Los 'Nortes' del Golfo de Tehuantepec: la circulación costera inducida por el viento. Contribuciones a la Oceanografía Física en México, Monografía 3: 25-46.
- Trasviña, A & E.D. Barton. 2008. Summer circulation in the Mexican tropical Pacific. *DeepSea Research I* 55:587-607.
- Valdebenito, I. & L. Paiva. 2011. Estudio de la atresia folicular en peces teleósteos: una revisión. Arch. Med. Vet. 43: 11-25.
- Vázquez Gil, C., P. Cervantes-Hernández, S.J. Serrano-Guzmán, R. Cid-Rodríguez & M. E. Fuente-Carrasco. 2004. Análisis de la mortalidad en la población del caracol púrpura *Plicopuroura pansa* (Gould 1853) en las Bahías de Huatulco, Oaxaca. *Ciencia y Mar.* 8(24):21-29.
- Victor, B.C & G.M. Wellington. 2000. Endemism and the pelagic larval duration of reef fishes in the eastern Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 205, 241-248.
- Webster, M.S. 2004. Density dependence via intercohort competition in a coral-reef fish. *Ecology* 85: 986–994.
- Wellington, G.M. 1982. Depth zonation of corals in the Gulf of Panama: control and facilitation by resident reef fishes. *Ecol. Monogr.*, 52: 223–241.
- Wellington, G.M. & B.C. Victor. 1985. El Nino mass coral mortality: a test of resource limitation in a coral reef damselfish population. Oecologia 68: 15–19
- Wellington, G.M & B.C Victor. 1988. Variation in components of reproductive success in an under saturated population of coral reef damselfish: a field perspective. *Amer. Nat.*, 131:588-601.

- Wellington, G.M. & B.C. Victor. 1989. Planktonic larval duration of one hundred species of Pacific and Atlantic damselfishes (Pomacentridae). *Mar. Biol.* 101:557-567
- Wilkinson T., E. Wilken, J. Bezaury Creel, T. Hourigan, T. Agardy, H. Herrmann, L. Janishevsky, C. Madden, L. Morgan & M. Padilla. 2009. Ecorregiones marinas de América del Norte. Comisión para la Cooperación Ambiental. Montreal. 200pp.
- Willet C.S., R.R Leben & M.F Lavín. 2006. Eddies and Tropical Instability Waves in the eastern tropical Pacific: A review. Prog. Oceanog., 69: 218-238.
- Wolanski, E., & W.M. Hamner. 1988. Topographically controlled fronts in the ocean and their biological significance. *Science* 241, 177-181.
- Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis. 4ª ed. Prentice Hall. USA.
- Zeller, D.C. 1988. Short-term effects of territoriality of a tropical damselfish and experimental exclusion of large fishes on invertebrates in algal turfs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 44:85–93.



ANEXO I. Plantilla para la toma de datos biométricos de Stegastes acapulcoensis.

ANEXO II. Reactivos y preparación de la solución Davidson.

| Glicerina            | 400 ml  |
|----------------------|---------|
| Formol [46%]         | 800 ml  |
| OH etílico (96%)     | 1200 ml |
| Agua de mar filtrada | 1200 ml |

**Procedimiento:** El proceso se realiza en un extractor de vapores. Colocar en un frasco oscuro (*p.ej.* ambar) el agua de mar filtrada. Agregar el alcohol etílico y glicerina, finalmente añadir el formol. Mezclar hasta homogenizar. Conservar en un lugar fresco ( $<30^{\circ}$ C).

#### UNIVERSIDAD DEL MAR CAMPUS PUERTO ÁNGEL PUERTO ÁNGEL, OAXACA, MÉXICO