



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**CICLO REPRODUCTIVO, FECUNDIDAD PARCIAL
Y PATRÓN SEXUAL DE *Cephalopholis colonus*
(TELEOSTEI: SERRANIDAE) EN EL SUDOESTE
DEL GOLFO DE CALIFORNIA**

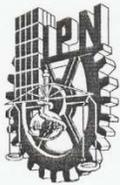
TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

PRESENTA

ADRIÁN MARQUEZ CUÉTARA

LA PAZ, B.C.S., JUNIO DEL 2018



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 15 del mes de Mayo del 2018 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"CICLO REPRODUCTIVO, FECUNDIDAD PARCIAL Y PATRÓN SEXUAL DE *Cephalopholis colonus*
(TELEOSTEI: SERRANIDAE) EN EL SUDOESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA"

Presentada por el alumno:

MARQUEZ

Apellido paterno

CUÉTARA

materno

ADRIÁN

nombre(s)

Con registro:

B	1	6	0	9	2	0
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRIA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

DRA. BERTHA PATRICIA CEBALLOS VÁZQUEZ
Directora de Tesis

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO
2º Director de Tesis

DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA

DRA. MARÍA DINORAH HERRERO PEREZRUL

DR. MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 05 del mes de Junio del año 2018

El (la) que suscribe BIÓL. ADRIÁN MARQUEZ CUÉTARA Alumno (a) del Programa
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B160920 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DRA. BERTHA PATRICIA CEBALLOS VÁZQUEZ Y DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO

y cede los derechos del trabajo titulado:

"CICLO REPRODUCTIVO, FECUNDIDAD PARCIAL Y PATRÓN SEXUAL DE *Cephalopholis colonus*

(TELEOSTEI: SERRANIDAE) EN EL SUDOESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA"

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

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: adriantcf506@gmail.com - bpceballos@gmail.com - strujil@ipn.mx

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

BIÓL. ADRIÁN MARQUEZ CUÉTARA

Nombre y firma del alumno

A mis padres...

Resumen

El cardenal (*Cephalopholis colonus*) es una de las especies más importantes para la pesca artesanal en las zonas arrecifales del Golfo de California. A pesar de esto, se desconocen aspectos fundamentales de su biología reproductiva para la implementación de políticas de manejo pesquero. Este trabajo se propuso determinar su temporada reproductiva, su fecundidad e identificar su patrón sexual. Se colectaron ejemplares durante los años 2012, 2015 y 2017 en tres campos pesqueros de la región sudoeste del Golfo de California. A cada organismo se le calculó el índice gonadosomático y sus gónadas se analizaron histológicamente para describir los ciclos gonádico y reproductivo. La fecundidad parcial de la especie se calculó a partir del método de ovocitos hidratados. Para identificar el patrón sexual se analizó la estructura del tejido gonadal y se compararon las distribuciones de frecuencias de tallas por sexos. De los 484 individuos colectados, 240 fueron hembras, 242 machos y 2 bisexuales. Los ejemplares del 2012 sugirieron una época reproductiva desde mayo hasta octubre, mientras que los del 2015 comenzaron su reproducción desde febrero. Tales diferencias en el comienzo de período reproductivo podrían estar relacionadas con variaciones en la temperatura del mar. El ciclo gonádico se describió con 6 y 7 fases para machos y hembras respectivamente, y se reportó una fecundidad parcial de $7.63 \cdot 10^5 \pm 4.58 \cdot 10^5$ ovocitos. No existieron diferencias en la distribución de tallas de cada sexo ($p > 0.05$) y ni se encontraron individuos en transición sexual. Los resultados sugieren un patrón sexual gonocórico para *C. colonus* en la región.

Palabras claves: Mar de Cortés; reproducción; histología gonadal; serránido, gonocorismo; ciclo gonádico.

Abstract

The Pacific Creole-fish (*Cephalopholis colonus*) is one of the most important species for the small-scale reef fisheries in the Gulf of California. However, knowledge of the reproductive biology is limited in scope, inhibiting best management practices and policies. In this thesis we determined the reproductive season, fecundity and sexual pattern. Samples were collected in 2012, 2015 and 2017 from three distinct landings in the southwestern region of the Gulf of California. The gonadosomatic index of each fish was calculated and their gonads were histologically analyzed to describe the gonadic and reproductive cycles. Partial fecundity of *C. colonus* was calculated using the hydrated oocytes method. To identify the sexual pattern, tissue structure from each gonad was analyzed and the size frequency distribution was compared by gender. A total of 484 samples were collected in this study, which were divided into 240 females and 242 males and 2 bisexual individuals. Data from 2012 suggest a reproductive season from May to October, while data from 2015 indicated that reproduction started in February. Such differences may be related to variations in the sea temperature. Gonadic cycle was described with 6 and 7 phases for males and females respectively. It was found a partial fecundity value of $7.63 \cdot 10^5 \pm 4.58 \cdot 10^5$ oocytes. There were no differences between the gender size distributions and no fish was observed undergoing sexual transition. These results suggest a gonocoric sexual pattern for *C. colonus* in the region.

Key words: Sea of Cortez; reproduction; gonadal histology; serranid; gonochorism; gonadic cycle.

Tabla de Contenidos

1. Introducción	1
2. Antecedentes	6
2.1- Ciclo reproductivo de peces.....	6
2.2- Fecundidad	8
2.3- Patrones sexuales en peces.....	10
2.3.1- Patrones sexuales descritos en serránidos	15
2.4- <i>Cephalopholis colonus</i>	16
2.4.1- Clasificación taxonómica	17
2.4.2- Generalidades sobre la especie	18
3. Materiales y Métodos.....	19
3.1- Áreas de estudio.....	19
3.2- Muestreo y cálculo de índices somáticos.....	19
3.3- Uniformidad de los datos	21
3.4- Procesamiento histológico	22
3.5- Métodos de identificación de sexos y descripción del ciclo gonádico.....	22
3.6- Descripción del ciclo reproductivo y posible efecto de variables ambientales	23
3.7- Cálculo de la fecundidad parcial	24
3.8- Determinación del patrón sexual	25
4. Resultados	27
4.1- Uniformidad de los datos	27
4.2- Ciclo gonádico	29
4.3- Ciclo reproductivo y variables ambientales.....	36
4.4- Fecundidad parcial	43
4.5- Razones sexuales	44
4.6- Distribución de tallas.....	45

4.7- Frecuencia de aparición de cuerpos pardos	46
4.8 - Patrón sexual	47
5. Discusión.....	49
5.1- Descripción del ciclo gonádico.....	49
5.2- Ciclo reproductivo	52
5.3- Fecundidad parcial	56
5.4- Patrón sexual.....	57
5.5- Limitaciones e implicaciones del estudio	63
6. Conclusiones	66
7. Recomendaciones	67
8. Literatura Citada	68
9. Anexos.....	88

Listado de Figuras

- Figura 1. Localidades de muestreo de *Cephalopholis colonus* en la región sudoeste del Golfo de California, Baja California Sur, México.....20
- Figura 2. Comparaciones utilizadas para evaluar la uniformidad de los datos. A: Tallas entre años. B: Factores de condición entre años. C: Tallas entre campos pesqueros (solo ejemplares del 2012 y 2015). D: Factores de condición entre campos pesqueros (solo ejemplares del 2012 y 2017).....28
- Figura 3. Corte transversal de la gónada de un ejemplar bisexual de *Cephalopholis colonus*. ec: espermatoцитos; sz: espermatozoides; l: lumen; o1: ovocitos en crecimiento primario.29
- Figura 4. Ciclos gonádicos descritos para cada sexo de *Cephalopholis colonus*. A: hembras. B: machos30
- Figura 5. Cortes transversales de gónadas de hembras de *Cephalopholis colonus* en diferentes fases del ciclo gonádico. A: reposo; B: en desarrollo; C: madurez; D: desove; E: recuperación; F: reabsorción. a: atresias; ac: ovocitos en alveolos corticales; l: lumen; o1: ovocitos en crecimiento primario; oh: ovocitos hidratados; om: ovocitos maduros; vf: ovocitos en vitelogénesis final; vt: ovocitos en vitelogénesis temprana.33
- Figura 6. Cortes transversales de gónadas de machos de *Cephalopholis colonus* en diferentes fases del ciclo gonádico. A: reposo; B y C: en desarrollo; D: maduración/espermiación I; E: maduración/espermiación II; F: recuperación/reabsorción. ci: cistos; cp: cuerpos pardos; l: lumen; sc1: espermatoцитos I; sc2: espermatoцитos II; sg: espermatogonias; sm: espermátidas; ss: senos espermáticos; sz: espermatozoides.....35

Figura 7. Variación temporal por sexos de los índices gonadósomáticos de <i>Cephalopholis colonus</i> en El Sargento, La Ventana y San Evaristo, Baja California Sur, México.	36
Figura 8. Variación temporal del factor de condición para cada sexo de <i>Cephalopholis colonus</i> en El Sargento, La Ventana y San Evaristo, Baja California Sur, México.	37
Figura 9. Proporción de estados de maduración mensual para cada sexo de <i>Cephalopholis colonus</i> . Arriba: hembras; abajo: machos.	38
Figura 10. Variación temporal de la temperatura superficial del mar durante los años 2012 y 2015 en El Sargento, La Ventana y San Evaristo, Baja California Sur, México.....	40
Figura 11. Variación temporal de la concentración de clorofila a durante los años 2012 y 2015 en El Sargento, La Ventana y San Evaristo, Baja California Sur, México.....	41
Figura 12. Índice gonadosomático en cada fase del ciclo gonádico de <i>Cephalopholis colonus</i> . A: hembras; B: machos. La x dentro de las cajas simboliza la media del grupo. Mad/Esp I y II: Maduración/Espermiación I y II respectivamente. Rec/Reab: Recuperación/Reabsorción. Letras diferentes indican diferencias estadísticas ($p < 0.05$).	42
Figura 13. Coeficiente de variación de la fecundidad calculado con diferentes pesos de muestra durante la determinación del tamaño de muestra mínimo.....	43
Figura 14. Distribución de tallas por sexos de los ejemplares de <i>Cephalopholis colonus</i> colectados en los años 2012 y 2017 en la región sudoeste del Golfo de California, México.....	46

Figura 15. Frecuencia relativa de gónadas con cuerpos pardos de *Cephalopholis colonus*. A: por intervalos de talla; B: por fases del ciclo gonádico; C: por campos pesqueros; D: por años. Mad/Esp I y II: Maduración/Espermiación I y II respectivamente; Rec/Reab: Recuperación/Reabsorción.48

Listado de Tablas

- Tabla 1. Valores de fecundidad parcial de *Cephalopholis colonus* calculados, con las tallas e índices gonadosomáticos correspondientes..... 44
- Tabla 2. Razones sexuales por meses observadas en las muestras de *Cephalopholis colonus*. X_c^2 : estadístico Chi cuadrado. Se muestran coloreados los valores de p menores que 0.05..... 45

Lista de Anexos

Anexo 1. Tiempos de inmersión para el procesamiento histológico de las gónadas de <i>Cephalopholis colonus</i> . Abreviaciones: 70. 96 y 100: concentraciones de alcohol (%); h: horas; min: minutos; OH-HE: mezcla 1:1 de alcohol-HemoDe®; HE: HemoDe®; HE-PA: mezcla 1:1 de HemoDe®- paraplast®; PA I, PA II, PA III y PA IV: pasos de paraplast® 100%.	88
Anexo 2. Tiempos de inmersión para el proceso de tinción con hematoxilina-eosina.	89
Anexo 3. Corte histológico de gónada masculina de <i>Cephalopholis colonus</i> . cp: cuerpos pardos; pp: posibles parásitos	90
Anexo 4 Nemátodo endoparásito en gónada masculina de <i>Cephalopholis colonus</i>	91

Glosario

Atresia: Proceso mediante el cual se reabsorben los gametos no desovados. En los ovocitos, las células foliculares adquieren propiedades fagocitarias y reabsorben el contenido del ovocito. En el caso de los machos las atresias se presentan como centros de melanomacrófagos que reabsorben los gametos no desovados (Rodríguez Gutiérrez, 1992; Grier & Taylor, 1998).

Bisexual: Organismo cuyas gónadas presentan tejido germinal masculino y femenino. Este término se utiliza para describir la morfología gonadal, no la función que realiza el organismo (Sadovy & Liu, 2008).

Cistos: Pequeñas criptas más o menos cilíndricas presentes en los testículos. Todas las células de la cripta tienen la misma etapa de meiosis y están rodeadas por membranas de tejido conectivo que se rompen cuando el esperma alcanza su madurez. Antiguamente denominados acinos o criptas polares (Smith & Young, 1966; Hastings, 1989; Grier & Taylor, 1998).

Crecimiento primario: Fase inicial del desarrollo de los ovocitos. Puede dividirse a su vez en otras dos fases: perinucleolar y nucleolo -cromatina. En ella los ovocitos son pequeños y presentan muy poco citoplasma en relación al núcleo. Ovocitos en este estado están presentes en los ovarios de todas las hembras, y constituyen su totalidad en las hembras juveniles (Murua *et al.*, 2003).

Cuerpos pardos: Agregaciones compactas y discretas de células que frecuentemente contienen melanina, hemosiderina o lipofuscina y que se tiñen de color pardo o pardo-amarillento con hematoxilina-eosina. En gónadas de peces pueden ser indicadores de ovocitos en atresia de grado 4 o estar asociadas con otros procesos fagocíticos (Sadovy & Shapiro, 1987; Ravaglia & Maggese, 1995).

Especie o población gonocórica: todos sus individuos se reproducen exclusivamente como uno de los dos sexos (macho o hembra) durante toda su vida (Sadovy & Liu, 2008).

Espermatogénesis: Proliferación de células sexuales masculinas a partir de la división mitótica de las espermatogonias. La proliferación de estas células provoca el crecimiento del testículo (Nagahama, 1983).

Espermatogonia: Célula sexual masculina esférica, de núcleo denso y diploide que se divide activamente por mitosis o inicia el proceso meiótico formando espermatoцитos primarios (Estrada & Uribe, 2002).

Fase de alveolos corticales: Fase del desarrollo de los ovocitos que se caracteriza por la aparición de vesículas en la periferia del citoplasma. Estas vesículas liberan su contenido en el espacio perivitelino dentro de las membranas del huevo durante la fertilización. La aparición de estas estructuras significa que ese ovocito ha comenzado el proceso de maduración y el pez ha entrado en la fase adulta (Murua & Saborido-Rey, 2003).

Fase de vitelogénesis: Fase de desarrollo del ovocito durante el cual se acumulan proteínas de origen extraovárico a modo de gránulos de vitelo en el citoplasma, principalmente la vitelogenina sintetizada en el hígado. Al principio los gránulos son de pequeño tamaño y se hacen mayores al avanzar este estado. Las esferas de vitelo pueden mantener su integridad a lo largo de toda la fase de crecimiento del ovocito, fusionándose al final y formando una masa fluida continua (Tyler & Sumpter, 1996; Murua *et al.*, 2003).

Fecundidad anual o Fecundidad anual realizada: Número total de huevos emitidos por una hembra en un año (Hunter, 1992).

Fecundidad determinada: Cuando el número de ovocitos que entran en vitelogénesis está definido antes del inicio de la puesta anual (Hunter, 1992).

Fecundidad indeterminada: Cuando el número de ovocitos vitelógenos no está definido antes del inicio de la puesta. Los ovocitos continúan madurando a partir del lote de ovocitos previtelógenos durante toda la temporada de desove de la especie (Hunter, 1992).

Fecundidad parcial o fecundidad por lotes: Número de huevos emitidos en cada desove por una hembra. La suma de los huevos contenidos en todos desoves emitidos en el año por la hembra corresponde a la fecundidad anual (Murua *et al.*, 2003).

Folículo posovulatorio: Folículo vacío que ya liberó al ovocito. Solo se constituye de tejidos somáticos, principalmente la granulosa y la teca (Grier *et al.*, 2017).

Hermafroditismo: Todos o al menos la mayoría de los individuos de una población o especie se reproducen como ambos sexos a lo largo de su vida (Sadovy & Liu, 2008).

Hermafroditismo protándrico: Los individuos de una población o especie se reproducen primero como machos y luego como hembras a lo largo de su ciclo de vida. Puede dividirse en **hermafroditismo protándrico por monoginia** si todas las hembras derivan de machos o en hermafroditismo **protándrico por diginia** si solo una parte de las hembras derivan de machos (Sadovy & Liu, 2008).

Hermafroditismo protógeno: Los individuos de una población o especie se reproducen primero como hembras y luego como machos a lo largo de su ciclo de vida. Puede dividirse en **hermafroditismo protógeno por monandria** si todos los machos derivan de hembras o en **hermafroditismo protógeno por diandria** si solo una parte de los machos derivan de hembras (Sadovy & Liu, 2008).

Hermafroditismo secuencial: Los animales funcionan como uno de los sexos durante una parte de su ciclo de vida y luego cambian y comienzan a funcionar como

el otro. Este tipo de hermafroditismo puede clasificarse como protógeno o protándrico (Sadovy & Liu, 2008).

Hermafroditismo simultáneo: Los organismos se reproducen como machos y como hembras a la misma vez o dentro de un lapso de tiempo corto (Sadovy & Liu, 2008).

Machos primarios: Machos que alcanzan la condición masculina desde su primera maduración sexual (Sadovy & Liu, 2008).

Machos secundarios: Machos que derivan de hembras ya reclutadas a la reproducción (Sadovy & Liu, 2008).

Patrón sexual: expresión típica de la sexualidad de los individuos de una población o especie. Puede ser gonocórico o hermafrodita (con todas sus variantes). Solo tiene en cuenta la función que realizan los organismos, no su morfología gonadal (Sadovy & Liu, 2008).

Reversión sexual o cambio de sexo: La transformación sexual de machos a hembras o viceversa, esta puede ser inducida o de manera natural (Chan & Yeung, 1983).

Senos espermáticos: Ductos que se forman en gónadas no delimitadas de machos que derivan de hembras a partir del rompimiento de capas musculares de la cápsula ovárica. Corren longitudinalmente por la pared de la gónada y constituyen una vía de almacenamiento y movilización del esperma. En serránidos pueden aparecer en machos primarios y secundarios (Sadovy & Shapiro, 1987; Sadovy & Domeier, 2005).

Transición sexual: Fase en la que las gónadas muestran evidencias de tejido testicular y ovárico, pero con una degeneración de uno de ellos y desarrollo del otro. Implica el cambio de sexo en el individuo (Sadovy & Liu, 2008).

1. Introducción

La familia Serranidae agrupa 153 géneros y más de 500 especies de peces distribuidas en aguas templadas y tropicales de todo el planeta (Froese & Pauly, 2018b). Estas especies, conocidas comúnmente como meros, presentan características que los hacen muy vulnerables a la explotación pesquera. Muestran un crecimiento lento, madurez sexual tardía, longevidad por encima de los 30 años (Aburto-Oropeza *et al.*, 2008; Bent-Hooker *et al.*, 2011), y alcanzan tallas de hasta 3 metros (Fischer *et al.*, 1990). Además, la mayoría de ellos forman agregaciones reproductivas en densidades mayores a las encontradas fuera de la época de desove (Russell *et al.*, 2014). Estas agregaciones pueden ser predecibles, debido a que se forman en el mismo lugar y aproximadamente en la misma época cada año (Colin, 2012), lo cual las hace particularmente susceptibles a las pesquerías. Esto se refleja en la sobreexplotación pesquera a la que han sido sometidas estas especies en las últimas dos décadas (Russell *et al.*, 2014).

En este sentido, las especies de serránidos más afectadas por la sobrepesca son las de mayor tamaño, pues fueron el foco inicial de los esfuerzos pesqueros en arrecifes de regiones tropicales (Sala *et al.*, 2004; Sáenz-Arroyo *et al.*, 2005; Aburto-Oropeza *et al.*, 2008). La captura descontrolada de estas especies durante sus agregaciones, la destrucción de los hábitats de adultos y juveniles, y las inefectivas o ausentes políticas de manejo (Morris *et al.*, 2000; Levin & Grimes, 2002) han provocado el declive y colapso de sus pesquerías en varias regiones del planeta (Sala *et al.*, 2004; Sáenz-Arroyo *et al.*, 2005; Aburto-Oropeza *et al.*, 2008). Esta disminución de las poblaciones de grandes meros condujo al desplazamiento de las pesquerías de arrecife en todo el mundo (incluido el Golfo de California) hacia la explotación de serránidos de menor tamaño (Sala *et al.*, 2004; Aburto-Oropeza *et al.*, 2008).

Una de las especies de serránidos cuya explotación ha aumentado por esta causa en períodos recientes es *Cephalopholis colonus* (Sala *et al.*, 2004). Este pez, llamado cardenal, cadernal o sandía se distribuye en aguas costeras del este del Pacífico y algunas islas de la región, desde Perú hasta el Golfo de California (<http://marinespecies.org/>). Es el pez más abundante en muchos arrecifes rocosos del Golfo de California (Thomson *et al.*, 2010), donde normalmente se encuentra formando agregaciones de tamaño variable (Sala *et al.*, 2003; Froese & Pauly, 2018a).

Un estudio de las pesquerías al sur del Golfo de California, realizado desde 1999 hasta el 2007, reportó a *C. colonus* como la octava especie de arrecife más capturada. El valor anual estimado de sus pesquerías en este período fue cercano a los 40 mil USD, y más del 40 % de esta pesca se realizó sobre agregaciones reproductivas (Erisman *et al.*, 2010b). En la actualidad, si se consideran la producción, el valor y los días de pesca, la especie ocupa el cuarto lugar de los peces de arrecife prioritarios para la pesca artesanal en la región (Niparajá & ProNatura Noroeste AC, 2015). A pesar de esto y de la susceptibilidad a la captura reconocida para el grupo, no existen políticas de manejo de su pesquería en todo el Pacífico mexicano. Esto se debe, en parte, a la ausencia de información sobre su historia natural y, en particular, sobre su biología reproductiva, la cual implica las mayores vulnerabilidades de la especie.

Para conciliar los beneficios de la pesca con la protección de los recursos pesqueros normalmente se concentran los esfuerzos de conservación en los momentos de reclutamiento de las poblaciones (Rey *et al.*, 1996; Cervantes-Hernández *et al.*, 2008; SAGARPA, 2008). Para ello se hace imprescindible el conocimiento de sus ciclos y épocas reproductivas, aspectos que han sido estudiados en varios serránidos (Trott, 2006; Erisman *et al.*, 2010b; Erisman *et al.*, 2010a; Bent-Hooker *et al.*, 2011; SAGARPA, 2014). De manera general, estos estudios demuestran una variabilidad alta en los ciclos, lo cual impide realizar inferencias sobre épocas reproductivas de especies aún sin estudiar como *C.*

colonus. Hasta la fecha, los únicos indicios del ciclo reproductivo de la especie son una observación directa de agregaciones en el mes de mayo (Sala *et al.*, 2003), algunas comunicaciones de pescadores referidas a los meses siguientes (*com. pers.* Mc. Pablo N. Castro Moreno. Programa de Conservación Marina y Pesca Sustentable. ProNatura Noroeste AC) y datos no publicados de Erisman y Aburto-Oropeza referidos en Erisman *et al.* (2010b).

Además del ciclo reproductivo, la fecundidad es otro elemento importante para la evaluación y el manejo de pesquerías, pues constituye el eslabón principal entre las estimaciones cuantitativas de huevos y larvas y la estimación del tamaño del stock reproductor. Dentro de esta, dos de los parámetros más frecuentemente encontrados en la literatura son la fecundidad parcial o fecundidad por lote y la fecundidad anual. Una revisión rápida de la bibliografía sobre el tema muestra valores de fecundidad parcial para peces de la familia Serranidae que oscilan entre los 20 mil y casi un millón de ovocitos y de fecundidad anual entre 1.6 y 24 millones de ovocitos (Samoilys, 2000; Thurman *et al.*, 2004; Whiteman *et al.*, 2005; García-Díaz *et al.*, 2006). Esto refleja una gran variabilidad dentro de la familia y refuerza la idea y la necesidad de datos específicos para la especie.

Otro aspecto reproductivo que podría aumentar la vulnerabilidad de los peces a las pesquerías es su patrón sexual. Particularmente en la familia Serranidae se han descrito cuatro de estos patrones: hermafroditismo simultáneo, hermafroditismo protógeno (monándrico y diándrico), gonocorismo y cambio de sexo bidireccional. De acuerdo con Sadovy y Liu (2008), el hermafroditismo protógeno monándrico es el más frecuente dentro de la familia e implica que todos los peces se reproducen primero como machos y luego como hembras a lo largo de su ciclo de vida. De acuerdo con esto, los diferentes patrones sexuales que podría presentar *C. colonus* tendrían diferentes implicaciones para su conservación y manejo. Por ejemplo, se necesitaría una talla mínima de captura mucho mayor para especies protógenas monándricas que para especies gonocóricas. Puesto que en especies protógenas monándricas la condición

masculina solo la alcanzarían los peces más longevos, esto daría tiempo a que al menos algunos individuos de cada generación se pudieran reproducir como machos.

Todos los elementos explicados anteriormente resaltan la importancia de completar los vacíos de información referentes a la biología reproductiva de *Cephalopholis colonus* en el Golfo de California, con el objetivo de implementar medidas más eficientes para el manejo de sus pesquerías. Por lo tanto, entre las preguntas a responder que resultan imprescindibles para la conservación de estos peces se encuentran: ¿Cuál es la época reproductiva de *Cephalopholis colonus*? ¿Cómo es su fecundidad parcial? ¿Cuál es su patrón sexual?

Para responder a estas interrogantes se propuso el siguiente objetivo:

Determinar la temporada reproductiva de *Cephalopholis colonus*, su fecundidad parcial e identificar su patrón sexual en el Golfo de California, México.

Para su cumplimiento se propusieron como metas:

- Analizar la variación temporal del índice gonadosomático de *Cephalopholis colonus* en la región sudeste del Golfo de California.
- Describir el ciclo gonádico para cada sexo de *Cephalopholis colonus* en esta región.
- Registrar la talla y el estado sexual/reproductivo de cada pez mediante análisis histológicos de gónadas, así como la presencia/ausencia de individuos en transición sexual.
- Calcular la fecundidad parcial de *Cephalopholis colonus* en la región.
- Comparar las distribuciones de frecuencia de tallas por sexos y las razones sexuales por meses de *Cephalopholis colonus* en las áreas de estudio.

2. Antecedentes

2.1- Ciclo reproductivo de peces

En el planeta tienen lugar procesos cíclicos de manera constante (Ejemplo: ciclos anuales, ciclos lunares, ciclos diurnos) que influyen de manera diferencial sobre condiciones locales tales como la temperatura, el régimen de lluvias y las mareas (Wootton & Smith, 2014). Estos cambios y sus consecuencias son utilizados por los peces (y la gran mayoría de los organismos) para sincronizar su reproducción y garantizar su éxito reproductivo (Bromage *et al.*, 2001; Wingfield, 2008).

Los ciclos reproductivos de los peces comienzan con la maduración de las gónadas y se conforman por la sucesión de épocas reproductivas y no reproductivas (reposo). Estos ciclos son muy variables: mientras algunas especies o poblaciones particulares se reproducen solo una vez al año o durante un período muy corto de este, otras se mantienen desovando durante casi todo el año (Estrada-Godínez *et al.*, 2011; İlkyaz *et al.*, 2018; Luers *et al.*, 2018; Mbizi-Jiri *et al.*, 2018; Schönhofen-Longoni *et al.*, 2018; Tao *et al.*, 2018). Los peces generalmente acoplan sus épocas de reproducción (y particularmente los momentos de desove) a los periodos cuyas condiciones ambientales sean óptimas para éxito del reclutamiento (Robertson, 1990; Bromage *et al.*, 2001). Debido a esto, las épocas reproductivas en especies de zonas con marcada estacionalidad (altas latitudes) son cortas y precisas, al contrario de lo que ocurre con muchas especies tropicales (Wootton & Smith, 2014).

Varios factores ambientales influyen sobre el ciclo reproductivo de los peces, aunque de manera general se pueden clasificar por el efecto que tienen en “proximales” y “terminales” (Bromage *et al.*, 2001). Los factores proximales influyen directamente sobre los procesos fisiológicos que regulan la reproducción (Wootton & Smith, 2014). Estos actúan durante la ontogenia de los individuos y

participan en gran medida en la sincronización reproductiva de la población o especie (Bromage *et al.*, 2001; Wootton & Smith, 2014). Potencialmente pueden influir sobre la iniciación de la gametogénesis, la estimulación de la vitelogénesis, la inducción de la maduración final y el desove (Wang *et al.*, 2010). Como factores proximales pueden ejercer el fotoperiodo, la temperatura, el ciclo lunar, las mareas, la composición química del agua entre otros. Uno de los principales problemas para analizar el efecto de estos factores es que muchos están altamente correlacionados entre sí (ejemplo: temperatura y fotoperiodo a latitudes altas) (Wootton & Smith, 2014). Los factores terminales, por otro lado, hacen referencia a las condiciones ambientales ideales para la sobrevivencia de la progenie y de los adultos (en especies iteróparas). De esta forma, determinan el sitio y el momento justo para que ocurra el reclutamiento (Munro *et al.*, 1990; Wingfield, 2008; Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011). Los principales factores que pueden actuar como terminales sobre el stock reproductor y los reclutas son la disponibilidad de alimentos, el riesgo a la depredación (de adultos y reclutas) y las condiciones físicas del medio (Wootton & Smith, 2014).

Independientemente de la influencia del ambiente, la evidencia experimental sugiere que al menos algunos teleósteos son capaces de regular el momento de la reproducción a partir de factores internos (Bornestaf & Borg, 2000; Borg, 2010). Estos factores pueden generar ciclos endógenos en los peces que mimetizan los ciclos anuales, lunares o diarios y son independientes de las condiciones ambientales (Wootton & Smith, 2014). El momento exacto de la reproducción en los peces probablemente dependa entonces de las interacciones entre los ciclos endógenos y los factores ambientales (Munro *et al.*, 1990).

Los patrones temporales de desove tienen gran importancia adaptativa para las especies y poblaciones de peces (Robertson, 1990). Particularmente en la familia Serranidae, dada su importancia para la pesca artesanal, estos patrones han sido un objeto de estudio frecuente. Ohta y Ebisawa (2016) analizaron el ciclo reproductivo de *Epinephelus ongus* y la posible influencia que ejerce el ciclo lunar

sobre este. Estos autores concluyeron que el período reproductivo de esta especie ocurre desde abril hasta julio y que los momentos de desove están asociados a la fase menguante de la luna. De acuerdo con lo descrito por Rhodes *et al.* (2016), *Epinephelus maculatus* forma sus agregaciones reproductivas en los meses de enero a abril en Micronesia, etapa que se corresponde con los valores mínimos de la temperatura superficial del mar en esa zona. Freitas *et al.* (2018) reportaron una época reproductiva desde julio hasta octubre para *Epinephelus morio* y *Mycteroperca bonaci* en Brasil. Según los autores, la reproducción de estas especies ocurre durante el invierno austral y los picos de actividad se corresponden con los momentos de temperaturas mínimas y mayor fuerza de los vientos. Erisman *et al.* (2010a) analizaron varios aspectos de la biología reproductiva de *Cephalopholis panamensis* en el Golfo de California y sugirieron una época reproductiva para la especie desde mayo hasta septiembre. El momento del desove en esta especie estuvo asociado a las noches de luna llena. Estrada-Godínez *et al.* (2011) estudiaron el ciclo reproductivo de *Mycteroperca rosacea* en la Bahía de La Paz. Los resultados de ese trabajo indicaron que la especie se reproduce de mayo a junio, momento en que el fotoperiodo fue máximo en la región.

2.2- Fecundidad

El conocimiento de los valores de fecundidad de las especies comerciales es un elemento vital en el manejo de sus pesquerías (Murua & Saborido-Rey, 2003). Para su uso práctico, no obstante, la fecundidad se desglosa en una serie de definiciones de acuerdo con las estrategias reproductivas de la especie que se estudie y al lapso temporal que abarque (Ver Glosario).

Uno de los términos más utilizados en pesquerías es la fecundidad potencial, cuyo valor depende de varias características propias de la especie. El

tamaño de los ovocitos, por ejemplo, tiene una influencia inversa sobre la fecundidad, pues regula el número de ovocitos hidratados que un pez puede desovar en un mismo lote (Lambert, 2008). Por otro lado, a medida que aumenta el tamaño de las hembras la fecundidad potencial lo hace de manera alométrica (Berkeley *et al.*, 2004; Birkeland & Dayton, 2005; Kamler, 2005; Hixon *et al.*, 2013; Wootton & Smith, 2014; Goldstein *et al.*, 2016), debido a que el tamaño está relacionado con la capacidad de producción y almacenamiento de los ovocitos en los ovarios. La estrategia reproductiva y el patrón de desove de la especie también influyen sobre el número total de huevos que pueden producirse durante la época reproductiva. Las especies con fecundidad indeterminada tendrán una mayor capacidad de producción de ovocitos que especies con fecundidad determinada. Esto se debe a que en el primer grupo la fecundidad potencial anual no queda fijada a comienzos de la época reproductiva (Wootton & Smith, 2014). De igual forma, las especies que desovan por lotes podrán producir mayor capacidad de ovocitos que aquellas que desovan una sola vez, lo cual se relaciona con la capacidad de ovocitos hidratados que pueden encontrarse en el ovario a la misma vez (Lambert, 2008).

Además de los factores intrínsecos antes mencionados, la fecundidad potencial está influida por algunas condiciones ambientales. La disponibilidad de alimentos, por ejemplo, se relaciona directamente con el almacenamiento de energías y la condición corporal (Murua & Saborido-Rey, 2003). Esto se traduce en la posibilidad de mayores o menores inversiones en la reproducción por parte de los peces. Otros factores que podrían afectar la fecundidad son la temperatura del agua, la densidad poblacional y la profundidad (Kjesbu *et al.*, 1998; Murua *et al.*, 2003; Goldstein *et al.*, 2016).

La necesidad de conocer y monitorear los valores de fecundidad de especies comerciales radica en su uso para el manejo en ciencias pesqueras. Estos datos son utilizados para calcular el potencial reproductivo de las especies y, en conjunto con otros parámetros demográficos, estimar tasas de crecimiento

poblacional (Lambert, 2008). Los análisis de fecundidad permiten comprender procesos como el reclutamiento, determinar tallas críticas para la producción de ovocitos y estudiar las potencialidades de una especie para la pesca y la acuicultura entre otros (Rickman *et al.*, 2000; Musa & Bhuiyan, 2007).

2.3- Patrones sexuales en peces

Los patrones sexuales de los peces son los más diversos dentro de los vertebrados (Wootton & Smith, 2014). Este grupo puede mostrar gonocorismo y todas las variantes de hermafroditismo (hermafroditismo simultáneo, hermafroditismo protógeno monándrico y diándrico, hermafroditismo protándrico monogínico o digínico) (Sadovy & Liu, 2008). Tales términos hacen referencia solo a la función que realizan los organismos durante el evento reproductivo (hembra, macho o ambos) y son independientes de la morfología gonadal. De esta forma, aunque los ejemplares de una especie presenten gónadas bisexuales, si solo funcionan como un mismo sexo a lo largo de su vida la especie se considera gonocórica (Sadovy & Shapiro, 1987). Estos patrones sexuales pueden variar entre poblaciones de una misma especie, por ejemplo, el hermafroditismo es más común en poblaciones de zonas tropicales mientras que el gonocorismo lo es hacia zonas templadas (Sadovy & Liu, 2008). Las únicas excepciones a los patrones mencionados encontradas en la literatura son las especies unisexuales, en las cuales las hembras se reproducen con machos de especies filogenéticamente cercanas y solo producen descendencia femenina (ejemplo: *Poecilia formosa*, *Poeciliopsis* sp.) (Lampert & Scharl, 2008).

De manera general el gonocorismo es el patrón sexual más frecuente dentro de los peces teleósteos (Wootton & Smith, 2014). Cerca del 88% de ellos son gonocóricos y mantienen su condición masculina o femenina durante todo su ciclo de vida. Una revisión realizada por Sadovy y Liu (2008) menciona 30 órdenes

de peces óseos exclusivamente gonocóricos y otros 4 que agrupan especies gonocóricas y hermafroditas. Dada la elevada frecuencia con que aparece este patrón sexual, los trabajos previos que indican gonocorismo en peces son abundantes. Fukuda *et al.* (2017) analizaron un sistema de emparejamiento en el góbido *Trimma marinae* mediante pruebas experimentales y revisión de cortes histológicos a las gónadas, y reportaron la presencia de gonocorismo para esa especie. Feitosa *et al.* (2016) describieron un patrón sexual gonocórico para el pez ángel (*Pomacanthus paru*) en el Atlántico Sur a partir del análisis de la estructura poblacional y de la morfología gonadal. Este patrón es característico de muchos peces epipelágicos (Sadovy & Liu, 2008). Tales organismos normalmente presentan ciclos de vida cortos, limitadas interacciones sociales y muchas veces se agrupan en cardúmenes, por lo que en ellos el hermafroditismo no constituye una ventaja adaptativa. El gonocorismo fue el patrón encontrado, por ejemplo, por Abderrazik *et al.* (2016) al estudiar la reproducción de la sardina *Sardina pilchardus* en la región norte del Océano Atlántico y por Baali *et al.* (2017) al realizar un estudio similar con la anchoveta *Engraulis encrasicolus* en las costas de Europa. El gonocorismo también parece ser la estrategia de las especies que viven sobre fondos blandos en la plataforma continental y en las zonas estuarinas (Sadovy & Liu, 2008).

El hermafroditismo (como patrón sexual) dentro de los vertebrados solo aparece en los peces, y dentro de estos con mayor frecuencia en teleósteos (Carrier *et al.*, 2004; Leonard, 2006; Wootton & Smith, 2014). Se han descrito cerca de 500 especies de peces óseos bajo la condición hermafrodita, agrupadas en 48 familias y 10 órdenes (Sadovy & Liu, 2008; Avise & Mank, 2009). No obstante, el origen del hermafroditismo dentro del grupo no está bien definido y es un tanto controversial en la literatura. La teoría más aceptada considera que el hermafroditismo es un rasgo derivado dentro de los peces y que surgió de manera independiente dentro de diferentes grupos a partir de un ancestro gonocórico. Esta idea se fundamenta en la distribución discontinua que presenta este patrón a lo largo de la filogenia (Smith, 1975; Ota *et al.*, 2000). Sin embargo, otros autores

suponen la existencia de un ancestro cuya condición fue protohermafrodita y que tenía el potencial para exhibir diferentes formas de hermafroditismo (Nakamura *et al.*, 1998; Strüssmann & Nakamura, 2002). Este hermafroditismo, de acuerdo a la temporalidad con que se exprese cada sexo, puede clasificarse en simultáneo o secuencial (Ver Glosario) (Sadovy & Shapiro, 1987; Sadovy & Liu, 2008; Wootton & Smith, 2014).

El hermafroditismo simultáneo es menos frecuente que el secuencial (Awise & Mank, 2009) y al parecer constituye una ventaja para encontrar pareja en peces con bajas densidades poblacionales (ejemplo: peces de aguas profundas) (Sadovy & Liu, 2008). Este es un patrón raro de encontrar en la naturaleza probablemente debido al antagonismo entre las vías hormonales masculinas y femeninas u otro sistema fisiológico (Bull & Charnov, 1985). A excepción de *Kryptolebias marmoratus* (rívulo matancero) que es capaz de autofertilizar sus propios gametos (Sakakura *et al.*, 2006), todos los peces hermafroditas simultáneos conocidos requieren de fertilización cruzada (Awise & Mank, 2009). Los trabajos que refieren la presencia de este patrón sexual dentro de la literatura son relativamente escasos. Costa *et al.* (2017) describen la presencia de hermafroditismo simultáneo en *Diplectrum radiale* en dos ecosistemas de la costa sudeste de Brasil mediante el análisis histológico de sus gónadas. Este patrón sexual también fue descrito por St. Mary (1993) para poblaciones de *Lythrypnus dalli* y *Lythrypnus zebra* (dos especies de góbidos) a partir del análisis de sus gónadas. Sulak *et al.* (1985) encuentran resultados semejantes para dos especies de peces bentónicos del género *Bathysaurus* (*B. ferox* y *B. mollis*) Estas especies se distribuyen a profundidades superiores a los 1000 m donde la búsqueda de parejas puede ser un problema.

El hermafroditismo secuencial implica que los animales pasen por procesos de cambios de sexo o reversión sexual (Sadovy & Liu, 2008). Las edades y tallas a las que ocurren estos cambios son muy variables incluso dentro de una misma población (Adams, 2003; Erisman *et al.*, 2010a; Alonso-Fernández *et al.*, 2011;

DeMartini *et al.*, 2011; Brulé *et al.*, 2016; Costa *et al.*, 2016; Maldonado-García *et al.*, 2018) y se cree que los detonantes son factores sociales (Robertson, 1972; Sadovy & Liu, 2008; Mustafa *et al.*, 2015). Los sistemas de apareamiento (monogamia, poligamia o promiscuidad) y las características propias de cada especie (longevidad, sedentarismo, territorialidad, etc.) podrían otorgarle diferentes ventajas a cada organismo de acuerdo a la expresión funcional del sexo que muestren (Sadovy & Liu, 2008). Además, actualmente se cree que el cambio de sexo representa una ventaja adaptativa para aquellas especies donde existan diferencias entre machos y hembras en la relación tamaño-éxito reproductivo. De esta forma es más ventajoso para los organismos reproducirse como un determinado sexo cuando su tamaño es menor y como el otro sexo cuando tienen mayor talla (Charnov, 1982; Gardner *et al.*, 2005; Munday *et al.*, 2006a). Por ejemplo, el cambio de sexo de hembras a machos se considera adaptativo cuando el éxito reproductivo de los machos está correlacionado positivamente con el aumento del tamaño corporal a una tasa superior al de las hembras. Esto podría ocurrir en peces donde los ejemplares masculinos compiten por el dominio de un grupo de hembras o por el control de un territorio donde reproducirse (Robertson, 1972; Molloy *et al.*, 2007); el éxito reproductivo de los machos pequeños bajo este escenario es casi nulo.

Dentro del hermafroditismo secuencial se reconocen tres variantes descritas en los peces: la protoginia, la protandria y el cambio de sexo bidireccional (Sadovy & Liu, 2008). Estas clasificaciones hacen referencia a la dirección en la que ocurre la reversión sexual (Sadovy & Shapiro, 1987).

El hermafroditismo protógeno es más abundante en peces de zonas arrecifales someras de mares tropicales y dentro del orden Perciformes (Sadovy & Liu, 2008). Puede dividirse en monandria y diandria de acuerdo con el número de vías de formación de los machos. Actualmente son muchos los trabajos realizados sobre peces hermafroditas protógenos, basados principalmente en las características histológicas de las gónadas y la estructura poblacional. Tsuboi y

Sakai (2016) estudiaron las razones de sexo y aspectos de la etología reproductiva del góbido *Fusigobius neophytus* en islas del sur de Japón y sugirieron la presencia de protoginia en la especie. Este patrón fue encontrado también por McCormick (2016) y Leite *et al.* (2016) en sus estudios con poblaciones de *Pomacentrus amboinensis* al norte de la Gran Barrera de Coral en Australia, y poblaciones de *Gramma brasiliensis* al sur de Brasil respectivamente. Munday *et al.* (2006b) reportaron hermafroditismo protógono diándrico para *Thalassoma bifasciatum* en islas del mar Caribe, mientras que Tyler-Jedlund y Torres (2015) identificaron hermafroditismo protógono monándrico en *Calamus proridens* a partir de análisis histológicos y la ausencia de machos juveniles.

El hermafroditismo protándrico es similar al protógono, aunque los cambios de sexo ocurren en el sentido opuesto (Sadovy & Shapiro, 1987). Homólogo a la protoginia, este tipo de hermafroditismo se puede clasificar de acuerdo al número de vías de formación de las hembras en monogínico (una vía de formación) y digínico (dos vías de formación) (Sadovy & Liu, 2008). El hermafroditismo protándrico es menos frecuente en la naturaleza que el protógono (Avise & Mank, 2009) y está, en consecuencia, menos referido en la literatura. Hesp *et al.* (2004) reportan poblaciones protándricas de *Acanthopagrus latus* en el oeste de Australia clasificadas así a partir de estudios macroscópicos e histológicos de gónadas. Este mismo patrón fue identificado por Wu y Chang (2013) para otra especie de ese género, *A. schlegeli*, en las costas de Japón y por Madhu y Madhu (2006) para el pez payaso *Amphiprion percula* en varias islas del Océano Índico.

El cambio de sexo bidireccional podría constituir una ventaja adaptativa para muchos peces. Este razonamiento ha sido explicado en diferentes modelos, siendo uno de los más aceptados el modelo de “riesgo de movimiento” planteado por Munday (2002). De acuerdo a este modelo las presiones intensas de depredación en un arrecife organizado a modo de parches hacen que la búsqueda de parejas sea un paso arriesgado para especies de pequeño tamaño (ejemplo: algunos góbidos) (Avise & Mank, 2009). Este escenario otorgaría ventajas a los

individuos que pudieran ajustar su sexo y encontrar pareja dentro de su mismo parche. Un experimento realizado por Wittenrich y Munday (2005) con 3 especies del género *Pseudochromis* (*P. flavivertex*, *P. aldabraensis* y *P. cyanotaenia*) mostró la capacidad de estas especies de realizar cambio de sexo en los dos sentidos. Munday (2002) comprobó la presencia de cambios de sexo bidireccionales en el góbido *Gobiodon histrio* y Manabe *et al.* (2007) sugieren este mismo comportamiento para *Trimma okinawae* en Japón.

2.3.1- Patrones sexuales descritos en serránidos

Erisman *et al.* (2008) proponen que en la familia Serranidae el hermafroditismo protógeno fue la condición ancestral a partir de la cual evolucionaron los restantes patrones. Otros autores consideran la posibilidad de que haya sido el gonocorismo (prehermafrodita) la condición primitiva y que el hermafroditismo haya evolucionado en los serránidos derivado de este (Sadovy & Domeier, 2005). De acuerdo con esta última idea el gonocorismo tiene dos orígenes dentro de la familia, uno ancestral y otro derivado (reaparece en las especies más evolucionadas). De cualquier forma, a partir de uno de estos ancestros la familia evolucionó y diversificó sus patrones sexuales. Actualmente en los serránidos se ha reportado la presencia de hermafroditismo simultáneo (4 géneros), hermafroditismo protógeno (10 géneros) y gonocorismo (5 géneros) (Sadovy & Liu, 2008; French *et al.*, 2014). El cambio de sexo bidireccional solo se ha presentado en 2 especies: *Epinephelus akaara* y *Cephalopholis boenak* y solo bajo condiciones de laboratorio (Tanaka *et al.*, 1990; Okumura, 2001; Liu & Sadovy, 2004).

Varios trabajos han referido la dificultad que presenta la detección del patrón sexual en esta familia (Sadovy & Domeier, 2005; Sadovy & Liu, 2008), no solo por la diversidad de patrones reportados, sino también por la morfología gonadal (Sadovy & Shapiro, 1987). En la mayor parte de las especies, los machos

presentan características gonadales de hembras (un lumen ovárico, organización en lamelas y presencia de senos espermáticos) independientemente de su vía de formación (primaria o secundaria) (Sadovy & Liu, 2008). Esto impide el uso de una base morfológica para detectar la posible función previa de los organismos. Para decidir el patrón sexual en la familia se requiere de una combinación de evidencias y del análisis de muestras que abarquen una amplia gama de tallas de peces (Sadovy & Domeier, 2005).

A pesar de las dificultades antes mencionadas, los trabajos sobre patrones sexuales en serránidos son abundantes. Sin embargo, estos trabajos se centran mayormente en unos pocos géneros (*Epinephelus*, *Mycteroperca* y *Cephalopholis* principalmente). Condini *et al.* (2014), por ejemplo, reportaron hermafroditismo protógeno en poblaciones de *Epinephelus marginatus* en el sudoeste del Atlántico y Ohta y Ebisawa (2016) sugirieron que *E. ongus* presenta monandria. Brulé *et al.* (2015) describieron hermafroditismo protógeno en 5 especies del Golfo de México a partir de la observación de individuos en transición sexual: *Epinephelus morio*, *E. guttatus*, *Mycteroperca venenosa*, *M. bonaci* y *M. tigris*. Salinas-de-Leon *et al.* (2017) encontraron gonocorismo en *Paralabrax albomaculatus*, mismo patrón encontrado por French *et al.* 2014 en poblaciones de *Othos dentex* en la costa sur del oeste de Australia. Schemmel *et al.* (2016) sugirieron la presencia de monandria para las poblaciones de *Cephalopholis argus* residentes en las costas de Hawái.

2.4- *Cephalopholis colonus*

La información referente a *C. colonus* es muy escasa en la literatura. La mayoría de los trabajos se refieren a su parasitofauna asociada, a sus pesquerías o son menciones dentro de inventarios ícticos (Aburto-Oropeza & Balart, 2001;

Sala *et al.*, 2004; Alvarez-Filip & Reyes-Bonilla, 2006; Erisman *et al.*, 2010b; Mendoza-Cruz *et al.*, 2013; Knoff *et al.*, 2015).

Cephalopholis colonus presenta gran similitud con *C. furcifer* en cuanto a características morfológicas, estilo de vida y genoma (Craig & Hastings, 2007). Ambas especies son consideradas como especies hermanas de acuerdo a su origen (Robin, 1995) y hasta hace poco más de una década eran las únicas integrantes del género *Paranthias* (Craig & Hastings, 2007).

2.4.1- Clasificación taxonómica

La especie fue descrita originalmente dentro del género *Serranus* por Valenciennes (1855) y luego su nombre genérico cambió a *Paranthias* (Fischer *et al.*, 1995; Froese & Pauly, 2018a). Una revisión reciente de la filogenia de la subfamilia Epinephelinae agrupó a los géneros *Paranthias* y *Cephalopholis* (Craig & Hastings, 2007), convirtiendo a *Paranthias colonus* en una sinonimia de *Cephalopholis colonus*. La completa clasificación taxonómica de la especie es (Craig & Hastings, 2007; Froese & Pauly, 2018a):

- Reino: Animalia
- Phylum: Chordata
- Subphylum: Vertebrata
- Superclase: Peces
- Clase: Actinopterygii
- Orden: Perciformes
 - Suborden: Percoidei
 - Familia: Serranidae
 - Subfamilia: Epinephelinae
 - Género: *Cephalopholis*
 - Especie: *Cephalopholis colonus* (Valenciennes, 1846)

2.4.2- Generalidades sobre la especie

Cephalopholis colonus alcanza tamaños medianos en relación con otras especies de peces comerciales. La talla máxima reportada en la literatura es de 35 cm (Fischer *et al.*, 1995; Froese & Pauly, 2018a) aunque se han capturado peces de tallas mayores en Baja California Sur (*com. pers.* Mc. Pablo N. Castro Moreno. Programa de Conservación Marina y Pesca Sustentable. ProNatura Noroeste AC). Su coloración es muy variable: los juveniles son amarillos mientras que los adultos pueden tener el cuerpo en un intervalo de colores que va desde el rojizo y pardo-rojizo hasta gris-oliváceo y salmón. El carácter distintivo de la especie es la presencia de 2 o 3 manchas de azul vivo o violeta (negras en los juveniles) en la región dorsal del cuerpo y otras 2 en la región medio-lateral del pedúnculo caudal (Fischer *et al.*, 1995; Thomson *et al.*, 2000; Sala *et al.*, 2003).

A diferencia de la mayoría de los serránidos, *C. colonus* presenta un estilo de vida semipelágico (Craig & Hastings, 2007) y se puede encontrar a profundidades de entre 10 y 70 metros (Froese & Pauly, 2018a). Este pez es característico de zonas de arrecifes rocosos, donde normalmente forma cardúmenes para alimentarse (Sala *et al.*, 2003). Su dieta se constituye principalmente de plancton, destacando los ostrácodos, misidáceos y moluscos gasterópodos (Flores *et al.*, 2004; Froese & Pauly, 2018a).

3. Materiales y Métodos

3.1-Áreas de estudio

Este estudio fue realizado con muestras provenientes de tres campos pesqueros de la región sudeste del Golfo de California, Baja California Sur, México: El Sargento, La Ventana y San Evaristo (Fig. 1). El Sargento (24.05° N, 109.59° O) y La Ventana (24.03° N, -110.0° O) están en la Bahía de La Ventana, al este de La Paz, B.C.S. San Evaristo se localiza al norte de la Bahía de La Paz, entre la Isla San José y la Península de Baja California (24.55° N, -110.42° O), a aproximadamente 130 km al noroeste de los otros dos sitios. Las tres localidades de muestreo presentan zonas de arrecifes rocosos y sus profundidades se encuentran entre los 10 y 30 m.

3.2-Muestreo y cálculo de índices somáticos

Los ejemplares de *Cephalopholis colonus* utilizados en este estudio fueron proporcionados por Pronatura Noroeste A. C. a partir de capturas de la pesca artesanal. Tales esfuerzos formaron parte de un programa de recuperación y conservación de los recursos pesqueros del Golfo de California.

Los muestreos de la especie estuvieron fraccionados temporalmente. Se realizaron capturas mensuales en los tres campos pesqueros de febrero a noviembre del 2012 (excepto en marzo), de enero a abril del 2015 solo en San Evaristo y en los meses abril y septiembre del 2017 en la localidad de La Ventana. Los tamaños de muestra mensuales variaron entre 30 y 50 individuos (excepto en los meses febrero y abril, que presentaron 12 y 25 ejemplares en el 2012, y 14 y 19 en el 2015 respectivamente). Se colectaron 172, 142 y 170 ejemplares en las localidades El Sargento, La Ventana y San Evaristo respectivamente. En particular

los muestreos del 2017 fueron dirigidos hacia la búsqueda de ejemplares de tallas pequeñas (ausentes en los otros muestreos) y de hembras grandes para calcular la fecundidad. Todos los muestreos fueron realizados durante el día y con el uso de piola y anzuelo.

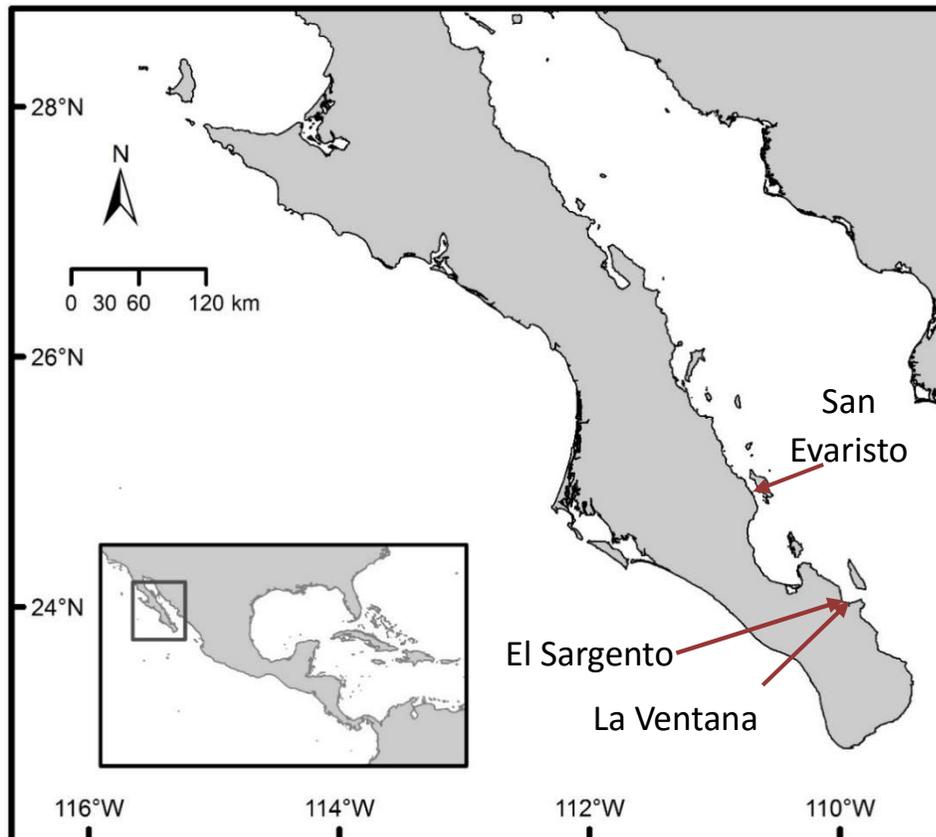


Figura 1. Localidades de muestreo de *Cephalopholis colonus* en la región sudoeste del Golfo de California, Baja California Sur, México.

Se capturaron en total 484 ejemplares (268 en el 2012, 114 en el 2015 y 102 en el 2017). A cada ejemplar se le registró el peso (en gramos), la longitud total (en centímetros) y se le extrajeron las gónadas. Estas se pesaron en una balanza digital *Ohaus* con precisión de 0.1 g. A partir del peso total (PT) y el peso gonadal (PG) se calculó el índice gonadosomático (IG) de cada uno de los peces capturados siguiendo la fórmula:

$$IG = \frac{PG}{PT} \cdot 100 \quad (1)$$

Se calculó además el factor de condición (FC) para cada ejemplar a partir de la fórmula:

$$FC = \frac{PT}{LT^3} \quad (2)$$

Donde: LT es la longitud total (cm).

3.3- Uniformidad de los datos

El posible efecto de la discontinuidad espacial y temporal en los muestreos se evaluó a partir de comparar las tallas y los factores de condición entre años y entre campos pesqueros. Para esto se realizó una prueba de Shapiro-Wilk y en los casos en donde no se encontró un ajuste normal se realizaron pruebas Kruskal-Wallis y pruebas de Dunn *a posteriori*. Se realizó la comparación entre años para ambas variables y solo con aquellos años que no presentaran diferencias entre sí se procedió a comparar las localidades. En los casos donde no se encontraron diferencias entre las localidades sus datos fueron considerados parte de una misma población estadística y trabajados en conjunto. Los datos pertenecientes a los años eliminados de la comparación solo se incluyeron en la descripción del ciclo gonádico, la búsqueda de individuos en transición sexual, la caracterización de las gónadas y la razón de sexos global.

3.4- Procesamiento histológico

Una vez extraídas las gónadas, fueron fijadas en formol al 10% durante 48 horas. La textura y coloración de cada gónada fue homogénea, por lo que se asumió un desarrollo simultáneo en cada región de las mismas. A cada gónada fijada (una por ejemplar) se le realizaron dos cortes transversales por su región media con aproximadamente un cm de separación. Las porciones entre los cortes de cada gónada se incluyeron en cassettes y se les aplicó la técnica histológica convencional: deshidratación a concentraciones crecientes de alcohol, aclarado con HemoDe® e inclusión en paraplast® (Anexo 1). Luego de esto el tejido se incluyó en bloques que fueron cortados en un micrótomo a 4 µm de grosor. Los cortes fueron teñidos con hematoxilina-eosina (Anexo 2) y montados con cytoseal®.

3.5- Métodos de identificación de sexos y descripción del ciclo gonádico.

El sexo de cada ejemplar se determinó visualmente a partir de las características morfológicas de las gónadas. Esta clasificación se comprobó mediante la revisión de las preparaciones histológicas de los ejemplares.

El ciclo gonádico de cada sexo se describió a partir del análisis de la totalidad de las preparaciones histológicas y sobre la base del ciclo descrito por Ceballos-Vázquez y Elorduy-Garay (1998) para *Caulolatilus affinis*. Se identificaron fases discretas de desarrollo gonadal que respondieron al estado de desarrollo más avanzado de las células germinales y a las características generales del tejido.

3.6- Descripción del ciclo reproductivo y posible efecto de variables ambientales

Para describir el ciclo reproductivo de la especie se analizaron las variaciones temporales del índice gonadosomático, el factor de condición (ambos referidos en lo adelante como índices somáticos) y las proporciones de peces por estado de maduración (fases del ciclo gonádico) en cada sexo. Se realizó una prueba *U* de Mann-Withney para detectar diferencias estadísticas entre los valores del índice gonadosomático de cada sexo. La temporada reproductiva se estableció a partir de un consenso entre la etapa de valores máximos de los índices somáticos y los meses con mayor proporción de peces en fases de reproducción activa (Hembras: madurez, desove y recuperación; Machos: maduración/espermiación I y maduración /espermiación II).

Para evaluar la influencia de algunos factores ambientales sobre el ciclo reproductivo se obtuvieron registros de la temperatura superficial del mar y de la concentración de clorofila *a* (como un indicador de disponibilidad de alimento). Estos registros se descargaron para las zonas de muestreo de la página oficial de la NOAA (<http://coastwatch.pfeg.noaa.gov>), abarcaron todo el período analizado (con intervalos de 5 días) y fueron utilizados para calcular la media mensual de cada variable. El posible efecto de estas variables sobre el ciclo reproductivo se evaluó a partir de la comparación entre los patrones de variación temporal y los del índice gonadosomático. Adicionalmente, se realizaron regresiones (lineal, logarítmica, exponencial) para el índice y las variables.

El índice gonadosomático constituye una herramienta ampliamente usada en pesquerías para identificar las épocas reproductivas de los peces, sin embargo, su uso requiere de una confirmación histológica. Por ello se compararon los valores de este índice entre las diferentes fases del ciclo gonádico obtenidas en la histología. Tales comparaciones se efectuaron de manera visual a partir de la construcción de gráficas. Adicionalmente, se realizaron pruebas Shapiro-Wilk con los índices gonadosomáticos de cada estado de madurez para comprobar un

ajuste normal. En caso de no cumplirse con la premisa de normalidad, se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis y pruebas de Dunn *a posteriori* para determinar entre que fases se encontraron las diferencias en cada sexo.

3.7- Cálculo de la fecundidad parcial

Para el cálculo de la fecundidad parcial se seleccionaron gónadas con ovocitos hidratados que no presentaran folículos posovulatorios. La presencia de estos folículos se comprobó en las preparaciones histológicas y se consideró un indicativo de que el desove ya había comenzado en el momento de la captura. Una gónada con folículos vacíos no tendría la totalidad de los ovocitos, lo que podría subestimar el cálculo de la fecundidad.

La fecundidad en los peces normalmente se calcula a partir de la extrapolación del número de ovocitos presentes en una fracción de la gónada de peso conocido al peso total de la gónada. Para ello se requiere calcular el tamaño de muestra mínimo (minimiza el esfuerzo) que maximice la precisión en los valores de fecundidad. Para calcular la muestra mínima se seleccionó la gónada de mayor tamaño de entre las elegidas para calcular la fecundidad. A ésta, se le tomaron submuestras a intervalos de 0.005 g por triplicado y con ellas se calculó la fecundidad parcial (FP) a partir de la fórmula:

$$FP = \frac{NO * PG}{PS} \quad (3)$$

Donde:

NO: Número de ovocitos hidratados en la submuestra

PG: Peso de la gónada

PS: Peso de la submuestra

Se calculó además el coeficiente de variación de los datos de fecundidad parcial generados con las tres submuestras del mismo peso. Este procedimiento se repitió con submuestras de masas cada vez mayores (0.005 g; 0.01 g; 0.03 g; 0.05 g; 0.1 g) hasta que el coeficiente de variación dejó de disminuir. La masa a la que esto ocurrió fue seleccionada para calcular la fecundidad parcial en el resto de las gónadas, utilizando la fórmula 3.

3.8- Determinación del patrón sexual

La identificación de patrones sexuales dentro de la familia Serranidae es complicada. Esto se debe a la diversidad de patrones presentes y a la imposibilidad de identificar machos primarios por su morfología gonadal (presentan caracteres morfológicos femeninos en sus gónadas característicos de machos secundarios) (Sadovy & Liu, 2008). Se requiere entonces de una combinación de evidencias, tanto histológicas como de la estructura poblacional, que indiquen el patrón particular de las especies (Sadovy & Shapiro, 1987).

Los criterios utilizados para la identificación del patrón sexual en este estudio de *Cephalopholis colonus* se basaron en los descritos por Sadovy y Shapiro (1987). Estos criterios consideran solamente la función reproductiva que realizan los animales y no tienen en cuenta la presencia de tejido gonádico no funcional de un determinado sexo para asignar el patrón sexual. En este sentido, para contar con una evidencia fuerte de hermafroditismo en la especie se buscaron individuos en transición sexual (gónadas con tejido gonadal de un sexo en fase degenerativa y del otro en desarrollo) o con tejido gonádico funcional de ambos sexos (tejido de cada sexo en fase de desarrollo o más avanzada).

En las especies hermafroditas protógenas las razones de sexo normalmente están inclinadas hacia un mayor número de hembras, con distribuciones de tallas sesgadas hacia las hembras a tallas pequeñas y hacia machos a las mayores tallas. Para explorar estas evidencias se calcularon las razones sexuales global y mensual y se compararon las distribuciones de tallas entre los sexos. En caso de no cumplirse con las premisas de la estadística paramétrica se realizó una prueba U de Mann-Whitney entre estas distribuciones.

Además, se registró la presencia o ausencia de cuerpos pardos en las gónadas de los machos, los cuales normalmente están asociados a enquistamientos de parásitos o hemorragias internas o reabsorción de tejido; sin embargo, según Sadovy y Shapiro (1987), pueden ser ovocitos en fase IV de atresia, o degeneración de esperma. Para identificar el posible origen de estos cuerpos, se compararon sus frecuencias de aparición en gónadas por años, por localidades, por fases del ciclo gonádico (son comunes en la fase de reabsorción) y por intervalos de talla (si estuvieran asociados a la reversión sexual deberían ser más frecuentes hacia tallas intermedias o menores).

4. Resultados

4.1- Uniformidad de los datos

No se encontró un ajuste normal en la comparación entre años de las tallas (Shapiro-Wilk, 2012: $W=0.985$; $p=0.008$; 2015: $W=0.969$; $p=0.011$; 2017: $W=0.948$; $p=0.001$) ni de los factores de condición (Shapiro-Wilk, 2012: $W=0.977$; $p=3.31E-4$; 2015: $W=0.588$; $p=2.25E-16$; 2017: $W=0.806$; $p=1.19E-06$). Las pruebas Kruskal-Wallis mostraron diferencias significativas tanto para las tallas ($K=125.1$; $p=2.2E-16$) como para los factores de condición ($K=125.1$; $p=6.4E-5$) (Fig. 2 A y B). Para ambas variables las pruebas de Dunn realizadas mostraron diferencias entre el 2017 y los otros años ($p<0.05$), determinando un uso limitado para los ejemplares del 2017 en las comparaciones. En consecuencia, las comparaciones entre los campos pesqueros solo se realizaron con los datos de los años 2012 y 2017. Los datos de los campos pesqueros no mostraron un ajuste a la normalidad ni para las tallas (Shapiro-Wilk, El Sargento: $W=0.981$; $p=0.021$; La Ventana: $W=0.976$; $p=0.055$; San Evaristo: $W=0.978$; $p=1.09E-02$) ni para los factores de condición (Shapiro-Wilk, El Sargento: $W=0.976$; $p=0.005$; La Ventana: $W=0.958$; $p=0.139$; San Evaristo: $W=0.678$; $p=8.14E-18$). Las pruebas Kruskal-Wallis realizadas no detectaron diferencias entre los tres campos pesqueros ni por tallas ($K=3.107$; $p=0.211$) ni por factores de condición ($K=0.886$; $p=0.642$) (Fig. 2 C y D).

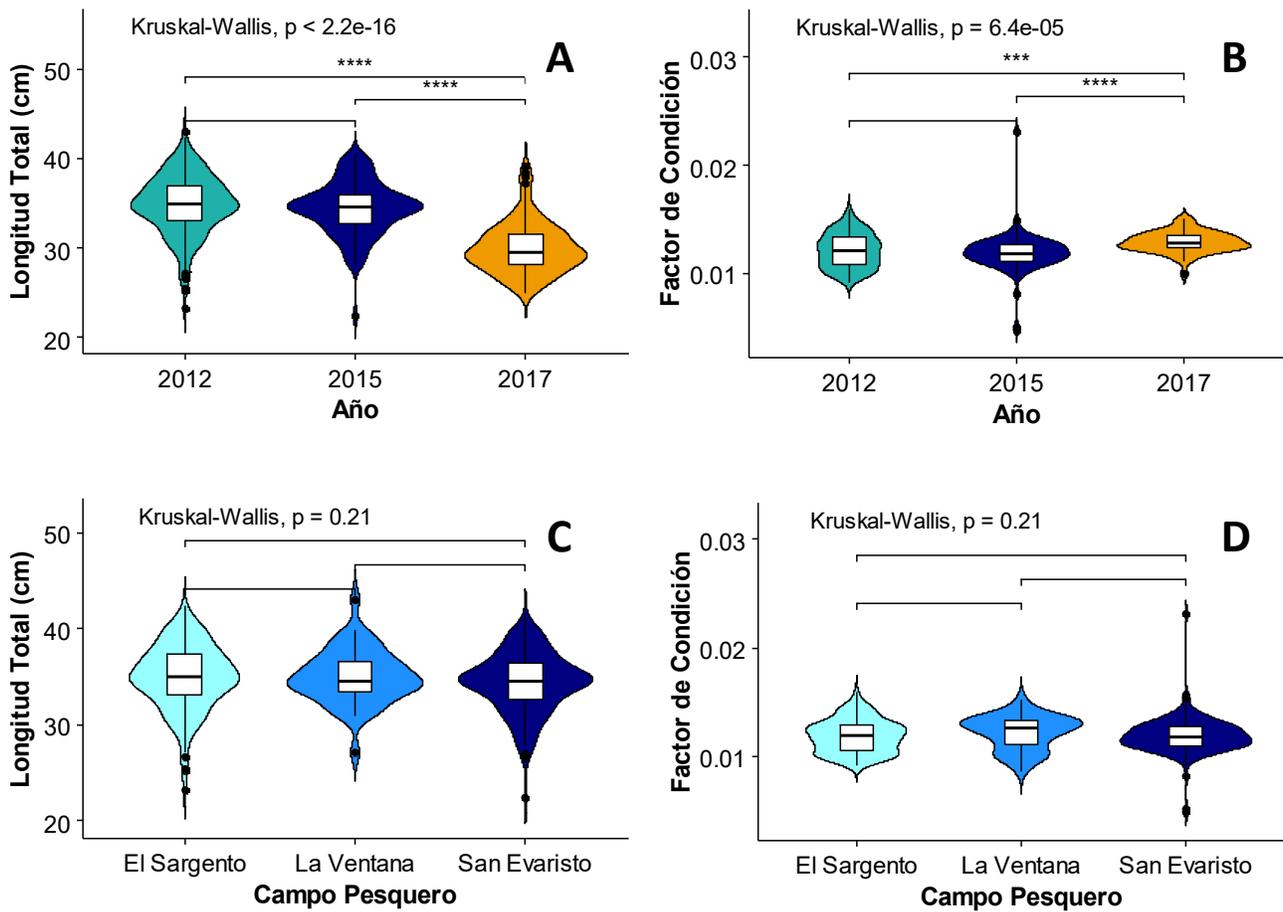


Figura 2. Comparaciones utilizadas para evaluar la uniformidad de los datos. A: Tallas entre años. B: Factores de condición entre años. C: Tallas entre campos pesqueros (solo ejemplares del 2012 y 2015). D: Factores de condición entre campos pesqueros (solo ejemplares del 2012 y 2017).

4.2- Ciclo gonádico

No se observaron individuos inmaduros de ninguno de los sexos para el rango de tallas muestreado (18.4-43.1 cm), sin embargo, dos de los ejemplares de menores tallas colectados en el 2017 (18.4 y 18.5 cm) presentaron gónadas bisexuales (Fig. 3). Estos animales son clasificados como machos de acuerdo con su función (producción activa de espermatozoides), sin embargo, presentaron ovocitos primarios embebidos en la matriz activa de tejido gonadal masculino. Sus gónadas son muy pequeñas y compactas, con pesos de 0.4 y 0.5 g. No existieron evidencias de una maduración femenina previa en sus gónadas. Debido a la escasa representación de esta condición en los muestreos, no se consideraron para la descripción del ciclo gonádico.

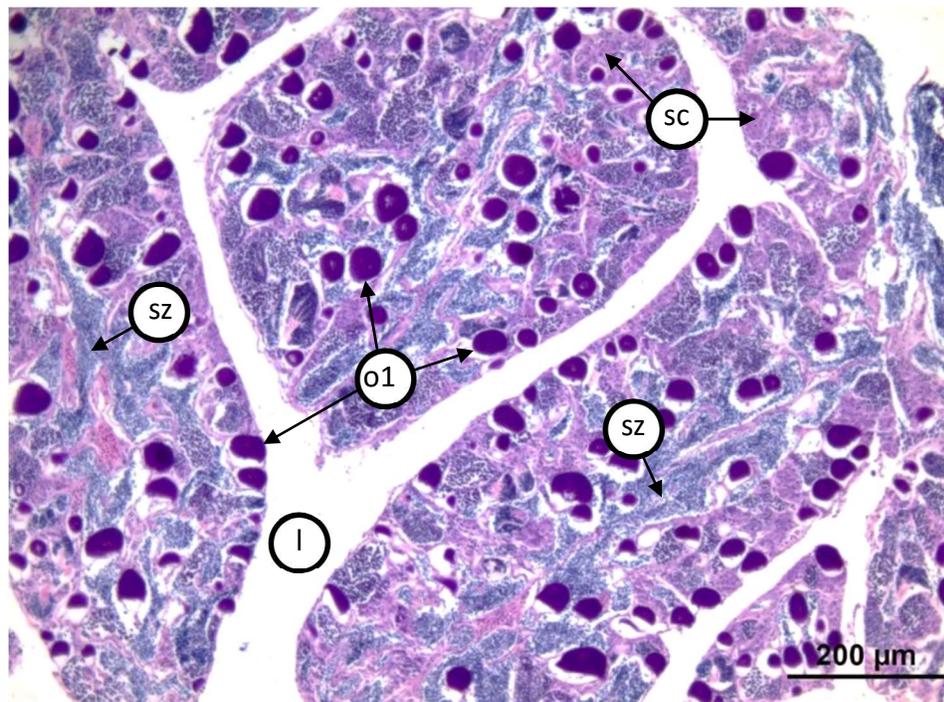


Figura 3. Corte transversal de la gónada de un ejemplar bisexual de *Cephalopholis colonus*. ec: espermatozoides; sz: espermatozoides; l: lumen; o1: ovocitos en crecimiento primario.

El análisis completo de las preparaciones histológicas permitió describir los ciclos gonádicos de cada sexo de *Cephalopholis colonus*. De manera general el ciclo de las hembras fue más complejo que el de los machos (Fig. 4).

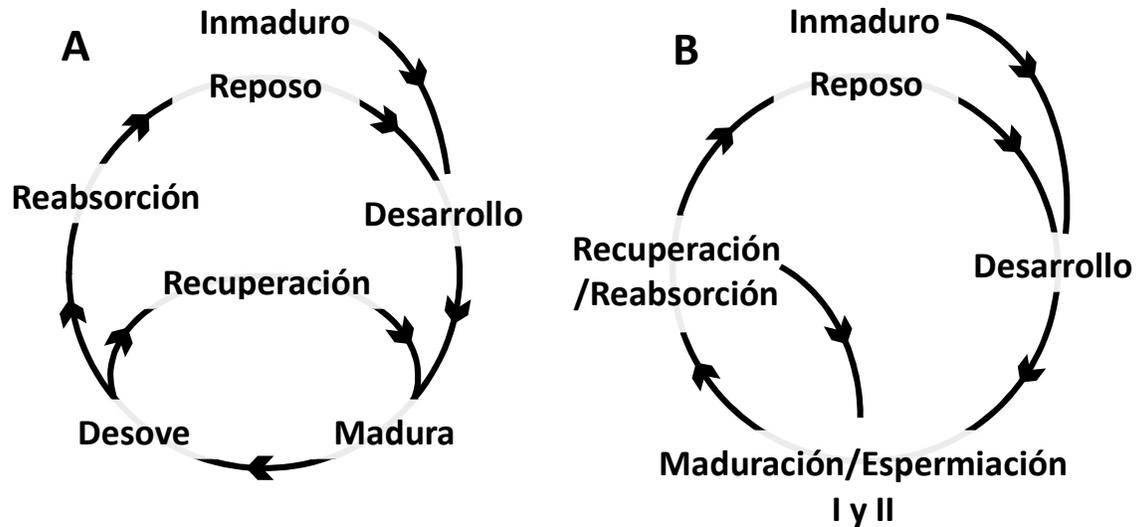


Figura 4. Ciclos gonádicos descritos para cada sexo de *Cephalopholis colonus*. A: hembras. B: machos

El ciclo gonádico de las hembras de *C. colonus* está formado por siete fases (Fig. 3A). La composición celular de las gónadas femeninas sugiere que la especie presenta un desarrollo asincrónico de ovocitos y se reproduce por lotes (ovocitos de diferentes tallas y en diferentes fases de desarrollo se encuentran en la misma gónada). En consecuencia, el ciclo descrito incluye un bucle menor (maduración, desove, recuperación) que se mantiene durante el período de reproducción activa (época reproductiva). Las fases del ciclo son:

Reposo: Las gónadas se caracterizaron por ser compactas, de poco peso, con lamelas ovígeras evidentes y presentar todos los ovocitos en crecimiento

primario. Los citoplasmas y núcleos de estas células tienen gran afinidad con la hematoxilina y se tiñen de azul intenso. Pueden quedar algunos remanentes de atresias de fases anteriores (Fig. 5A).

Desarrollo: Además de ovocitos primarios se observan ovocitos en alveolos corticales y/o en vitelogénesis temprana y media. Estos ovocitos en desarrollo son de mayor tamaño que sus predecesores y sus citoplasmas comienzan a perder afinidad con la hematoxilina (se muestran ante la tinción con tonalidades más claras de azul). Los ovocitos en crecimiento primario, sin embargo, siguen ocupando la mayor parte del campo (Fig. 5B).

Madurez: En esta fase se aprecia una predominancia de ovocitos en vitelogénesis tardía (el citoplasma está ocupado en su totalidad por gotas de lípidos y vesículas de vitelo) o maduros (el núcleo ya migró hacia la periferia de la célula). Pueden aparecer ovocitos con vesículas de vitelo fusionadas o con núcleos no visibles. El vitelo y las gotas de lípido son fuertemente eosinófilos. Esta característica les transfiere a los citoplasmas una coloración rosa ante la tinción. En algunas gónadas maduras pueden aparecer folículos posovulatorios viejos, lo cual indica que el pez ya desovó al menos una vez durante esa época reproductiva (Fig. 5C).

Desove: Las gónadas presentan ovocitos hidratados que se muestran con formas estrelladas o irregulares (consecuencia del proceso histológico de deshidratación). De manera general el campo de visión en esta fase muestra muchos espacios vacíos (resultado de la liberación de gametos) (Fig. 5D).

Recuperación: Las gónadas muestran numerosos ovocitos residuales en atresia avanzada (remanentes de un desove anterior) pero presentan al menos una generación de ovocitos en desarrollo o madurez que no muestra síntomas de atresias (Fig. 5E).

Reabsorción: Gónadas con abundantes atresias pero que no muestran evidencias de que ocurrirá otro desove. Pueden quedar rezagados unos pocos ovocitos maduros o en desarrollo que no hayan comenzado o estén iniciando la reabsorción (Fig. 5F).

En los machos la espermatogénesis ocurre dentro de cistos y la maduración de células germinales dentro de cada cisto es sincrónica. A medida que la gónada madura y se prepara para el desove, los cistos se rompen y los espermatozoides son liberados y almacenados en senos espermáticos que se encuentran en la periferia de los testis.

En el ciclo gonádico de los machos las fases no son tan evidentes como en el de las hembras debido a la producción constante de espermatozoides durante la actividad reproductiva. Las fases de maduración y espermiación fueron fusionadas dado que ocurren simultáneamente: mientras una lamela está madurando la otra está espermiando. Tampoco se pudo distinguir entre las fases de recuperación y reabsorción, ya que, a diferencia de lo ocurrido con las hembras, no existieron evidencias de si el animal se volvería a incorporar a la reproducción en esa época reproductiva. Las fases en el ciclo de los machos son:

Reposo: Gónadas de poco peso y con cistos contraídos y vacíos. Se observan espermatogonias y pueden aparecer estar presentes espermatocitos I y II, pero nunca espermátidas o espermatozoides. La mayoría de los elementos en esta fase son eosinófilos y se tiñen de diferentes intensidades de rosado (Fig. 6A).

Desarrollo: Aparecen evidencias claras de espermatogénesis. Se comienzan a producir espermátidas y espermatozoides dentro de los cistos que, aunque aún se ven huecos, comienzan a llenarse. Senos espermáticos contraídos y sin espermatozoides (Fig. 6 B y C).

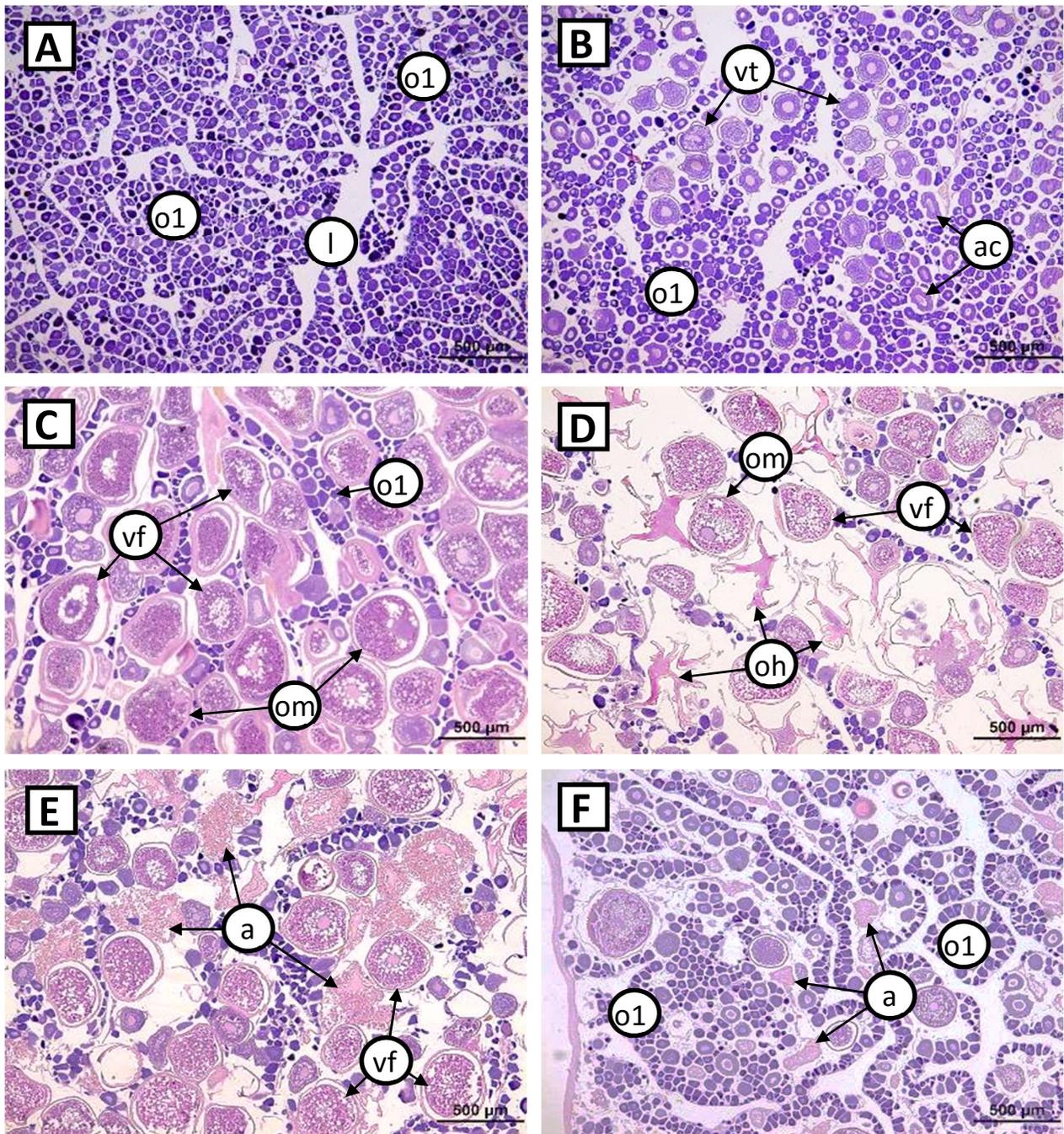


Figura 5. Cortes transversales de gónadas de hembras de *Cephalopholis colonus* en diferentes fases del ciclo gonádico. A: reposo; B: en desarrollo; C: madurez; D: desove; E: recuperación; F: reabsorción. a: atresias; ac: ovocitos en alveolos corticales; l: lumen; o1: ovocitos en crecimiento primario; oh: ovocitos hidratados; om: ovocitos maduros; vf: ovocitos en vitelogénesis final; vt: ovocitos en vitelogénesis temprana.

Maduración/Espermiación I y II: La gónada presenta actividad espermatogénica y simultáneamente los senos espermáticos están llenos de espermatozoides. Se establecieron dos etapas dentro de esta fase de acuerdo a la proporción en que se presentan los tipos celulares. En la maduración/espermiación I predominan los espermatoцитos I y II (teñidos de morado) sobre los espermatozoides y espermátidas (teñidos de azul). En esta fase la mayor parte de los espermatozoides están en los senos espermáticos. En la maduración/espermiación II los espermatozoides dominan sobre el resto de los tipos celulares presentes en la gónada. En los dos casos los senos espermáticos están dilatados y llenos. Ambas fases son fácilmente identificables (Fig. 6 D y E).

Recuperación/Reabsorción: Los cistos y senos espermáticos presentan espermatozoides en muy baja densidad y se encuentran contraídos. Se observan espacios vacíos (Fig. 6F).

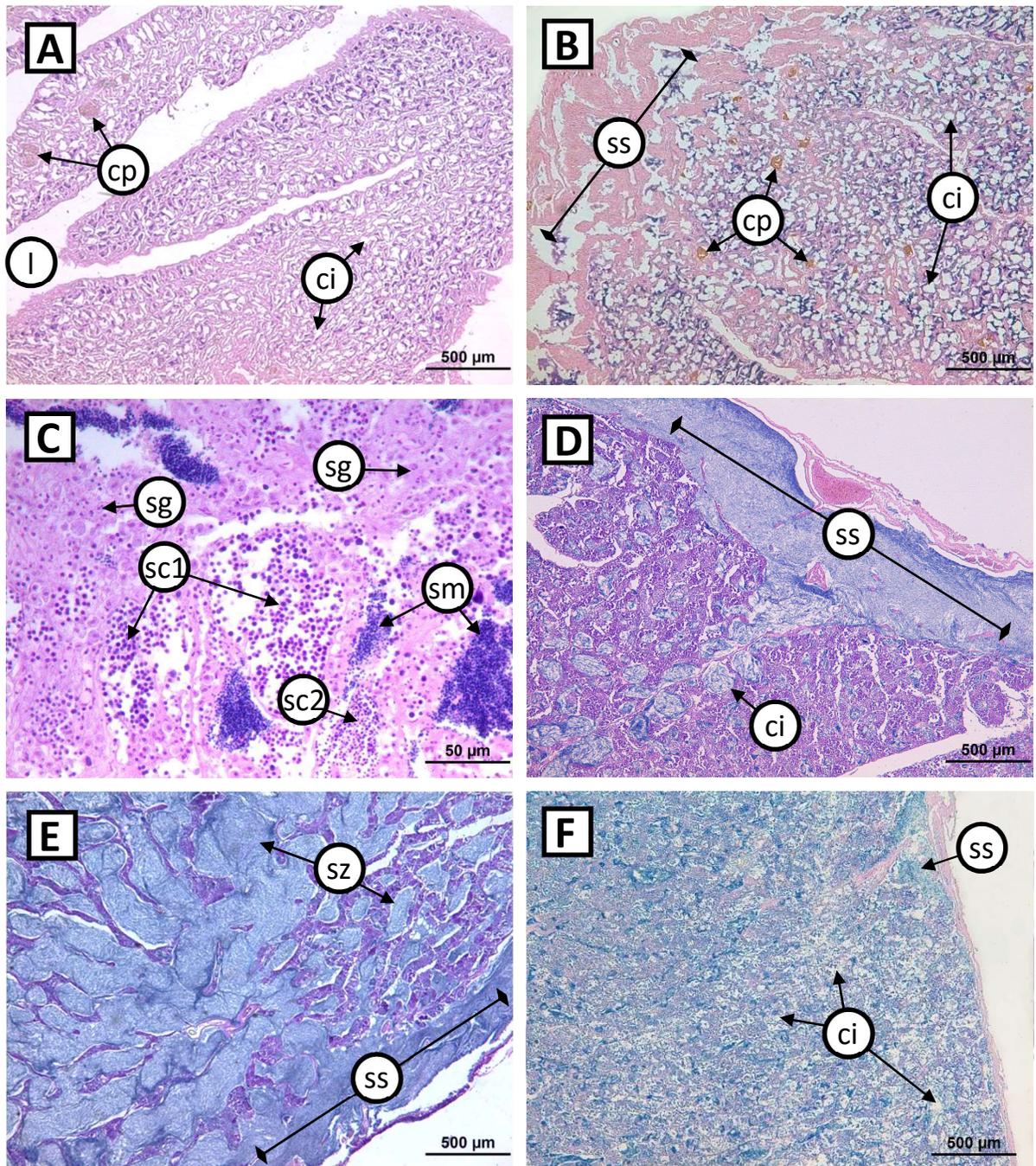


Figura 6. Cortes transversales de gónadas de machos de *Cephalopholis colonus* en diferentes fases del ciclo gonádico. A: reposo; B y C: en desarrollo; D: maduración/espermiación I; E: maduración/espermiación II; F: recuperación/reabsorción. ci: cistos; cp: cuerpos pardos; l: lumen; sc1: espermatocitos I; sc2: espermatocitos II; sg: espermatogonias; sm: espermatíidas; ss: senos espermáticos; sz: espermatozoides.

4.3- Ciclo reproductivo y variables ambientales

Los valores medios mensuales del índice gonadosomático fueron mucho mayores en los machos que en las hembras (U de Mann-Whitney; $z=-8.28$; $p=1.18E-16$) (Fig. 7). El índice en los machos osciló entre 0.39 y 8.04 mientras que en las hembras lo hizo entre 0.48 y 4.41. Para ambos sexos se mantiene en valores basales durante los meses febrero, abril y noviembre del 2012 y enero del 2015. Durante los restantes 6 meses muestreados del 2012 se presentó una meseta de valores elevados para hembras y machos, mientras que en el 2015 el índice comienza a ascender desde febrero.

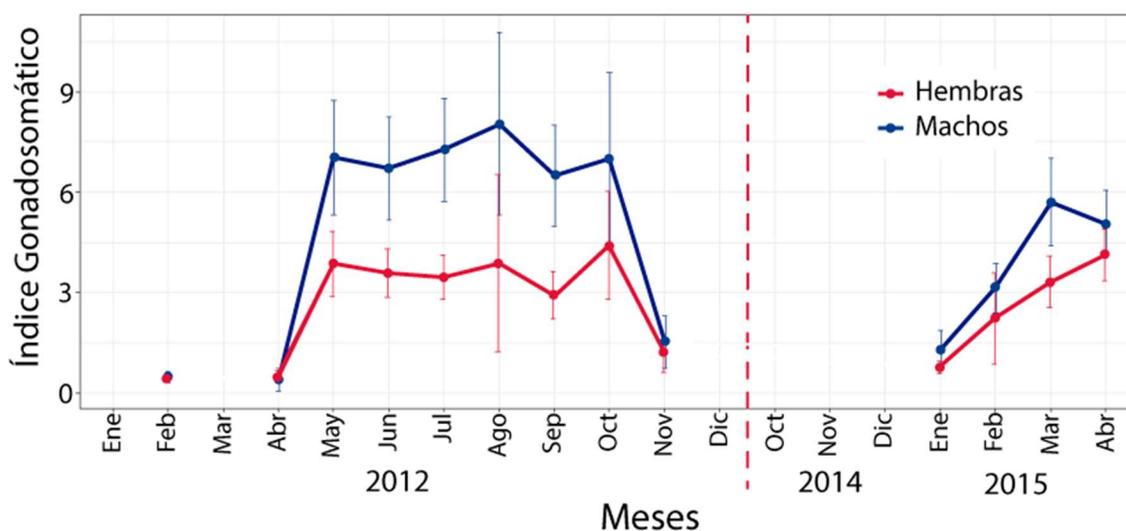


Figura 7. Variación temporal por sexos de los índices gonadosomáticos de *Cephalopholis colonus* en El Sargento, La Ventana y San Evaristo, Baja California Sur, México.

Las medias mensuales de los factores de condición fueron similares entre sexos, se movieron entre 0.0101 y 0.0136 para los machos y entre 0.01 y 0.0138 para las hembras (Fig.8). El valor máximo para ambos sexos tuvo lugar en mayo del 2012 mientras que los mínimos se presentaron en febrero y noviembre de ese año. Desde febrero hasta mayo del 2012 el índice muestra un

ascenso rápido para los dos sexos y desde mayo hasta noviembre de ese mismo año un descenso lento. Los valores iniciales en el 2015 fueron mayores que sus contrapartes del 2012, sin embargo, en el 2015 los valores máximos fueron menores.

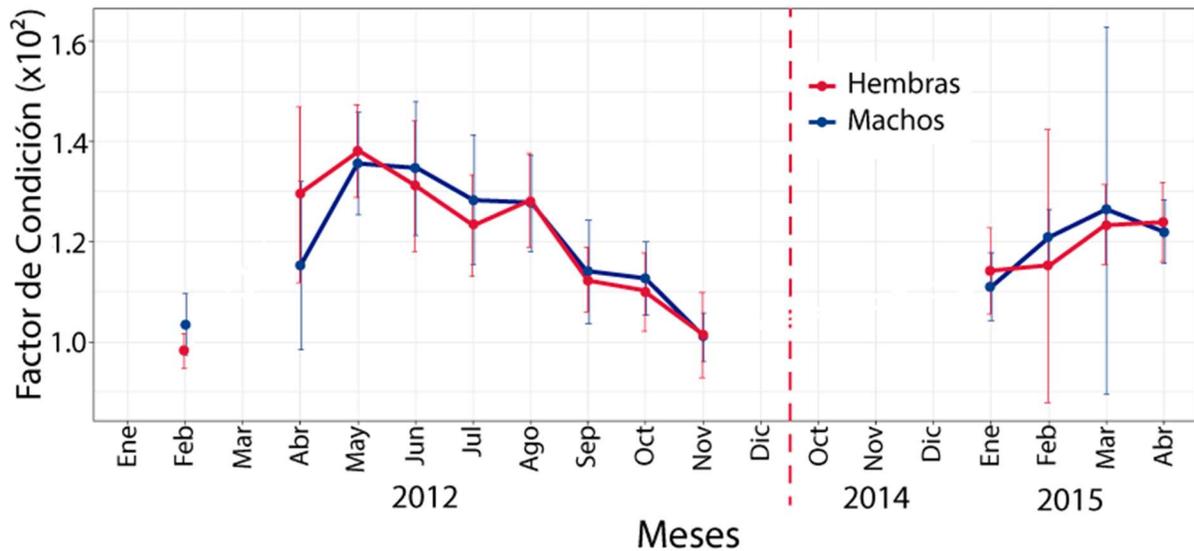


Figura 8. Variación temporal del factor de condición para cada sexo de *Cephalopholis colonus* en El Sargento, La Ventana y San Evaristo, Baja California Sur, México.

En el análisis de la proporción de estados de maduración por cada uno de los meses se encontró un patrón temporal para la reproducción semejante al descrito por el índice gonadosomático y el factor de condición (Fig. 9). Los estados de reproducción activa para las hembras (madurez, desove y recuperación) se presentan desde mayo hasta noviembre en el 2012 y a partir de febrero en el 2015. En noviembre del 2012, sin embargo, la mayor parte de las hembras está en fase de reabsorción. Las fases de reposo y desarrollo solo dominan en las hembras durante los meses de febrero y mayo del 2012 y enero del 2015. Los machos, por otro lado, se mantuvieron activos

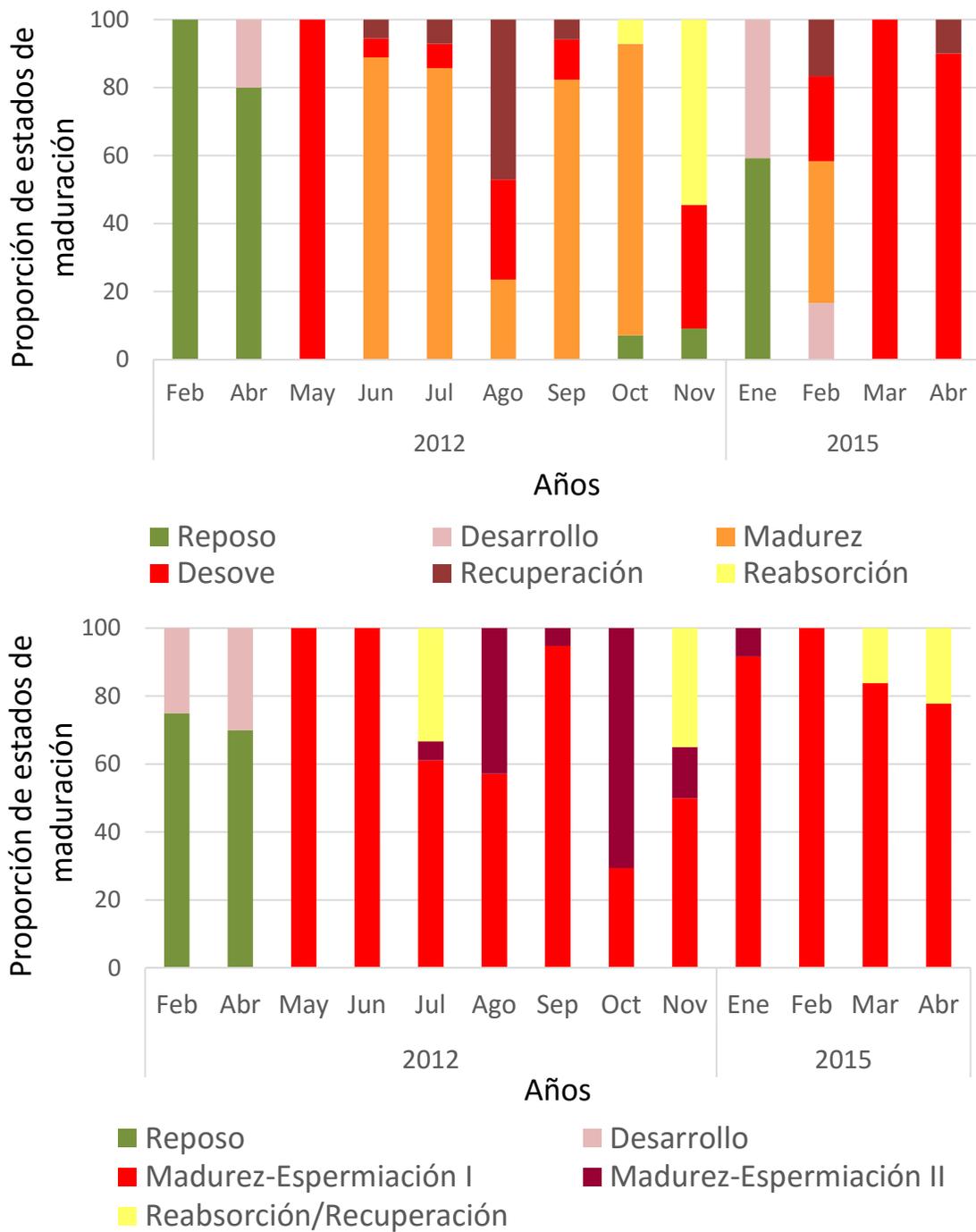


Figura 9. Proporción de estados de maduración mensual para cada sexo de *Cephalopholis colonus*. Arriba: hembras; abajo: machos.

durante casi todos los meses de muestreo. Las fases de espermiación/maduración dominaron en todos los meses excepto febrero y mayo del 2012. La presencia de peces en maduración/espermiación II solo fue dominante en octubre del 2012. A diferencia de lo ocurrido con las hembras, en enero del 2015 los machos ya se encontraban activos reproductivamente.

De acuerdo con las variaciones del índice gonadosomático, del factor de condición y de las proporciones mensuales de cada estado de maduración *C. colonus* se reprodujo de mayo a noviembre en el 2012. Su época reproductiva comenzó desde febrero en el 2015.

La temperatura superficial del mar mostró variaciones temporales similares a las descritas para el índice gonadosomático (Fig. 10). Durante el 2012 las temperaturas medias mensuales oscilaron entre 18.96 y 29.14 °C. Sus valores comenzaron a ascender en abril, fueron máximos de julio a octubre e iniciaron el descenso a partir de noviembre. Durante el 2015 las temperaturas fueron más elevadas. El mes de enero presentó las temperaturas más bajas de ese invierno (21.69°C), aunque estas fueron al menos dos grados mayores a las de su equivalente en el 2012. El ascenso de las temperaturas en el 2015 comenzó dos meses antes de lo ocurrido durante el primer año de muestreo. A pesar de las similitudes entre las variaciones del índice gonadosomático y de la temperatura superficial del mar, los coeficientes de determinación de las regresiones entre ambas variables fueron bajos (Hembras: $R^2=0.444$; Machos: $R^2=0.608$).

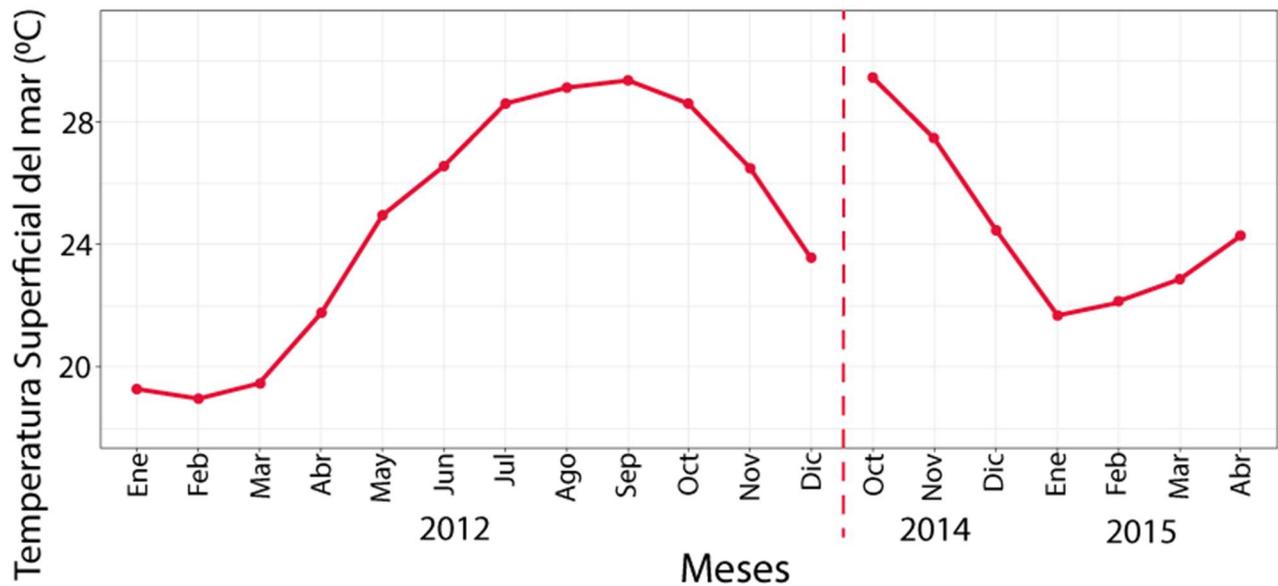


Figura 10. Variación temporal de la temperatura superficial del mar durante los años 2012 y 2015 en El Sargento, La Ventana y San Evaristo, Baja California Sur, México.

La concentración de clorofila *a* mostró cifras que oscilaron entre 0.24 y 2.01 mg/m³ durante el periodo de estudio (Fig. 11). En el 2012 se presentaron dos momentos con valores máximos: de enero a marzo y en el mes de junio. En la segunda mitad del año la concentración de clorofila *a* fue baja con valores inferiores a 1 mg/m³. Durante el 2015 la cantidad de clorofila en la superficie marina fue menor. El valor máximo para ese periodo apareció en enero y fue de solo 1.28 mg/m³. Los coeficientes de determinación de las regresiones realizadas entre el índice gonadosomático de cada sexo y la concentración de clorofila *a* fueron bajos (Hembras: R²=0.286; Machos: R²=0.235).

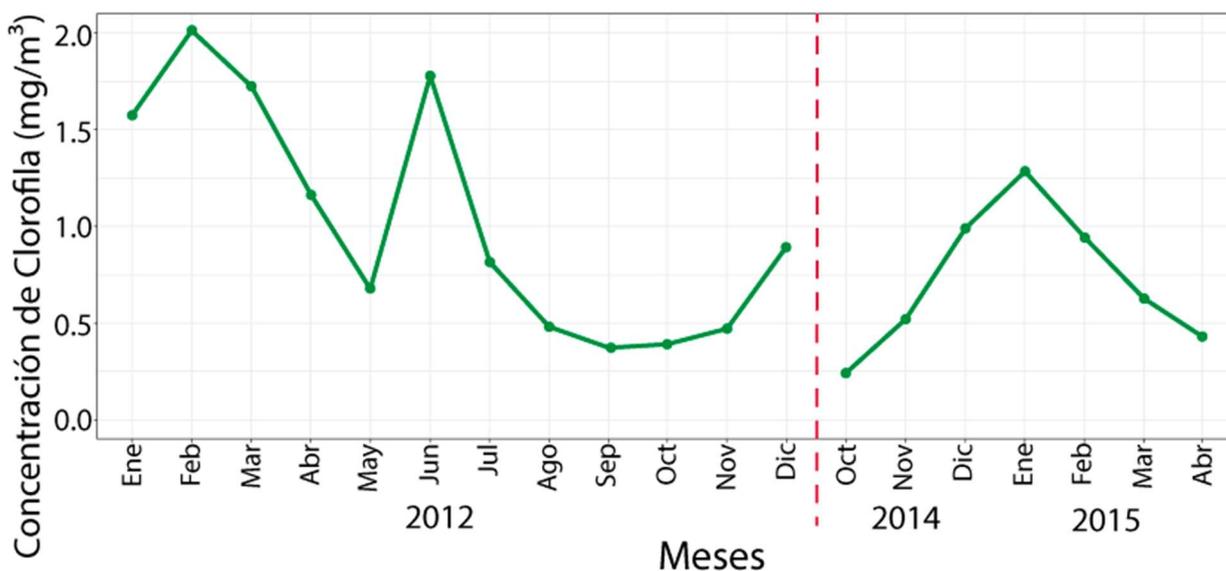


Figura 11. Variación temporal de la concentración de clorofila a durante los años 2012 y 2015 en El Sargento, La Ventana y San Evaristo, Baja California Sur, México.

Existieron variaciones entre los valores del índice gonadosomático de las diferentes fases del ciclo gonádico para cada sexo (Fig. 12). Tanto hembras como machos presentaron datos que no se ajustaron a la normalidad (Shapiro-Wilk; Hembras: Reposo, $W=0.92$, $p=0.52$; Desarrollo, $W=0.88$, $p=0.05$; Madurez, $W=0.97$, $p=0.09$; Desove, $W=0.95$, $p=0.02$; Recuperación, $W=0.91$, $p=0.21$; Reabsorción, $W=0.85$, $p=0.08$; Machos: Reposo, $W=0.93$, $p=0.37$; Desarrollo, $W=0.88$, $p=0.31$; Maduración/Espermiación I, $W=0.95$, $p=1.7E-4$; Maduración/Espermiación II, $W=0.9$, $p=0.022$; Recuperación/Reabsorción, $W=0.93$, $p=0.16$). La prueba Kruskal-Wallis mostró diferencias entre las fases de las hembras ($K=118.6$; $p=6.06E-24$). Estas diferencias se encontraron entre las fases de desove, madurez y recuperación que presentaron los valores significativamente más altos en comparación con las restantes fases, así como entre reposo con un valor significativamente menor que el de la reabsorción (Prueba de Dunn, $p<0.05$). Entre los machos también se encontraron diferencias (Kruskal-Wallis; $K=47.83$; $p=1.02E-9$). Las fases de reposo y desarrollo presentaron valores significativamente menores que las demás fases y en la fase

de maduración/espermiación II fue significativamente mayor que en la fase de recuperación/reabsorción.

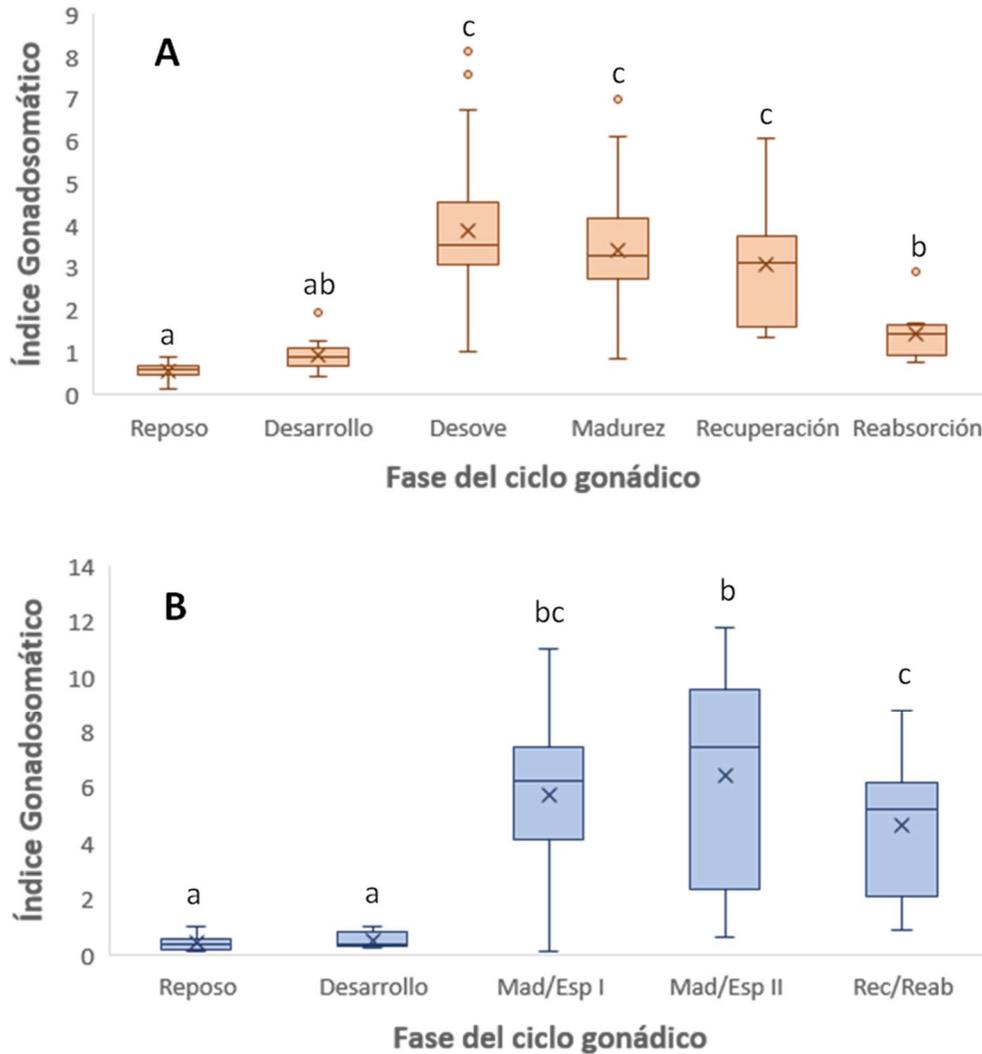


Figura 12. Índice gonadosomático en cada fase del ciclo gonádico de *Cephalopholis colonus*. A: hembras; B: machos. La x dentro de las cajas simboliza la media del grupo. Mad/Esp I y II: Maduración/Espermiación I y II respectivamente. Rec/Reab: Recuperación/Reabsorción. Letras diferentes indican diferencias estadísticas ($p < 0.05$).

4.4- Fecundidad parcial

Solamente tres ejemplares presentaron las características necesarias para el cálculo de la fecundidad parcial (con ovocitos hidratados y sin folículos posovulatorios). Sus tallas se encontraron entre 35.1 y 35.9 cm.

El análisis de la muestra mínima para el cálculo de la fecundidad parcial mostró un valor óptimo de 0.05 gramos. El valor del coeficiente de variación entre las tres réplicas a este peso es menor al 5% y su disminución al aumentar el peso no es significativa (Fig. 13).

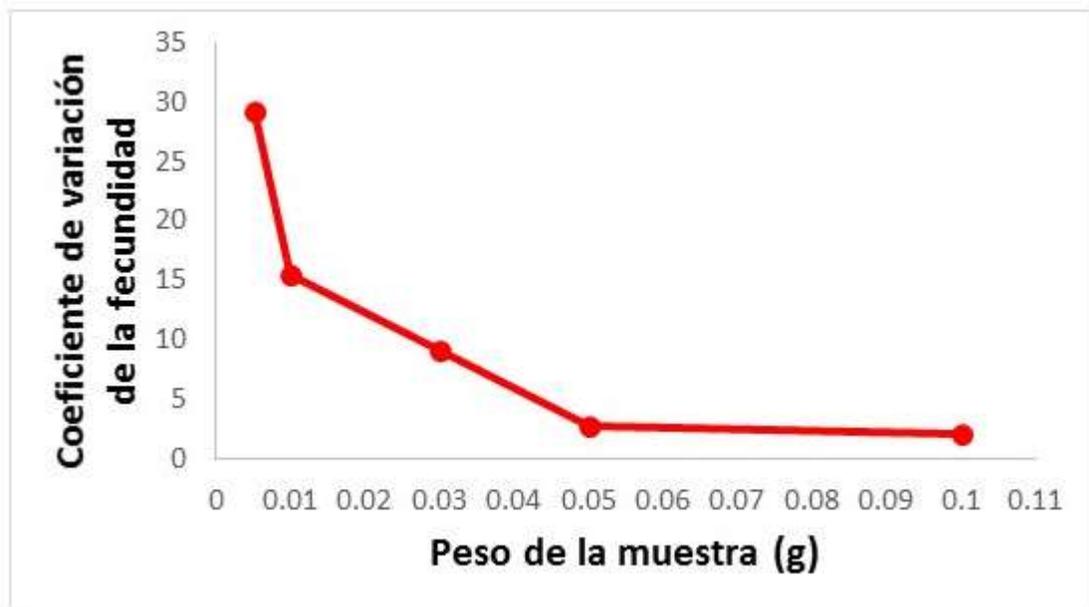


Figura 13. Coeficiente de variación de la fecundidad calculado con diferentes pesos de muestra durante la determinación del tamaño de muestra mínimo.

La fecundidad parcial media calculada fue de 76 304 ovocitos. El valor de fecundidad parcial para el ejemplar capturado en el 2012 fue más del doble de los valores calculados en el 2015 (Tabla 1).

Tabla 1. Valores de fecundidad parcial de *Cephalopholis colonus* con las tallas e índices gonadosomáticos correspondientes.

Año	Longitud total (cm)	IGS	Fecundidad parcial
2012	35.9	4.6	128 620
2015	35.1	3.3	43 597
2015	35.1	4.1	56 696

4.5- Razones sexuales

De los 484 animales capturados durante el estudio, 240 fueron hembras (49.6%) y 244 fueron machos (50.4%). La razón de sexos global no presentó diferencias respecto a la proporción 1:1 ($\chi^2=0.02$; $p=0.897$). En los meses de febrero a junio y en noviembre del 2012 se encontraron diferencias estadísticas en la proporción sexual respecto a la equidad ($p<0.05$). Lo mismo ocurrió para los meses enero, febrero y marzo del 2015. La dominancia de un sexo sobre otro no mostró ningún patrón temporal a lo largo del periodo analizado. Cada sexo fue más abundante que el otro durante aproximadamente la mitad de los meses muestreados (Tabla 2).

Tabla 2. Razones sexuales por meses observadas en las muestras de *Cephalopholis colonus*. χ^2 : estadístico Chi cuadrado. Se muestran coloreados los valores de p menores que 0.05.

Año	Mes	Hembras (%)	Machos (%)	H:M	χ^2	p
2012	Febrero	3.33	66.7	0.5:2	11.12	0.001
	Abril	60	40	1.5:0.7	4.01	0.045
	Mayo	37.5	62.5	0.6:1.7	6.26	0.012
	Junio	60	40	1.5:0.7	4.01	0.045
	Julio	43.8	56.2	0.8:1.3	1.57	0.210
	Agosto	54.8	45.2	1.2:0.8	0.95	0.331
	Septiembre	47.2	52.8	0.9:1.1	0.32	0.572
	Octubre	45.2	54.8	0.8:1.2	0.95	0.331
	Noviembre	35.5	64.5	0.6:1.8	8.44	0.004
2015	Enero	69.2	30.8	2.3:0.4	14.80	1.19E-04
	Febrero	85.7	14.3	6.0:0.2	51.03	9.09E-13
	Marzo	26.2	73.8	0.4:2.8	22.69	1.91E-06
	Abril	52.6	47.4	1.1:0.9	0.29	0.592
2017	Abril	57.7	42.3	1.7:0.7	2.38	0.123
	Septiembre	50	50	1:1	0.01	0.920
Total		49.6	50.4	1:1	0.02	0.897

4.6- Distribución de tallas

El rango de tallas encontrado fue superior a los 20 cm. Las tallas de las hembras oscilaron entre 25.2 y 41.4 cm, con una media de 34.9±3.0 cm. Los machos presentaron tallas entre 22.4 y 43.1 cm y su media fue de 34.5±3.5 cm. La distribución de tallas de los machos no cumplió con la premisa de normalidad

(Shapiro-Wilk; $W=0.98$; $p=0.01$). No se detectaron diferencias visuales (Fig. 14), ni estadísticas entre las distribuciones de tallas de los dos sexos (U de Mann-Whitney; $z=-1.04$; $p=0.3$).

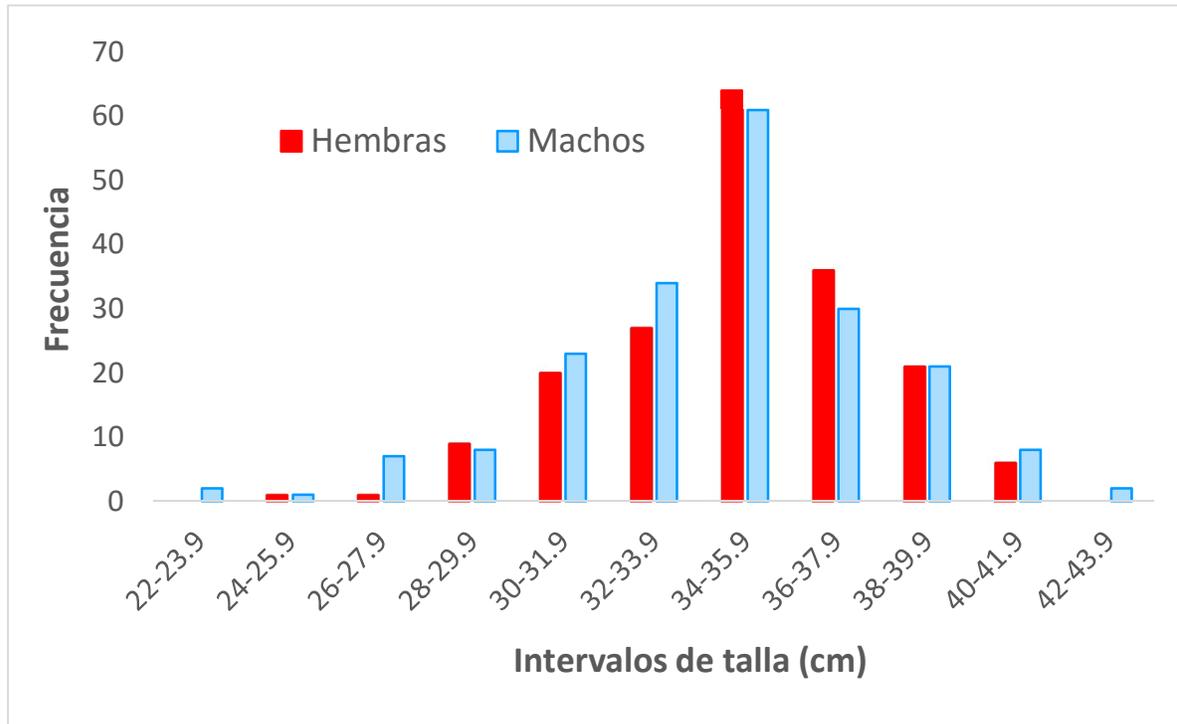


Figura 14. Distribución de tallas por sexos de los ejemplares de *Cephalopholis colonus* colectados en los años 2012 y 2017 en la región sudoeste del Golfo de California, México.

4.7- Frecuencia de aparición de cuerpos pardos

De los 197 machos revisados histológicamente el 80.2 % presentaron cuerpos pardos en sus gónadas. Estas masas celulares estuvieron presentes en todos los intervalos de tallas (Fig. 15 A). La proporción de gónadas con cuerpos pardos fue menor en el intervalo de 22.4-26.6 cm y mayor en el de 35.1-39.5 cm.

De manera general la frecuencia relativa de aparición de estos cuerpos aumentó con el aumento de la talla.

Se encontraron cuerpos pardos en gónadas bajo todas las fases del ciclo gonádico (Fig. 15 B). La mayor frecuencia relativa de aparición se observó en la fase de reposo. En las restantes fases esta frecuencia fue superior a 0.7.

Aparecieron gónadas con cuerpos pardos en peces colectados en los tres campos pesqueros (Fig. 15 C) y en los años 2012 y 2015 (2017 no fue incluido en este análisis) (Fig. 15 D). En cada uno de estos grupos las gónadas con cuerpos pardos fueron dominantes sobre aquellas en las que se ausentaron. La menor frecuencia relativa de aparición entre las localidades se observó en San Evaristo, y entre los años lo hizo en el 2015.

4.8 - Patrón sexual

No se encontraron individuos bisexuales con tejidos funcionales de cada sexo (hermafroditas simultáneos), ni individuos en transición sexual en todo el estudio. Esto, unido a la igualdad entre las distribuciones de talla de machos y hembras, a la aleatoriedad de la dominancia sexual entre meses, a la razón de sexos global y a la frecuencia de aparición de cuerpos pardos indica un patrón gonocórico para la especie.

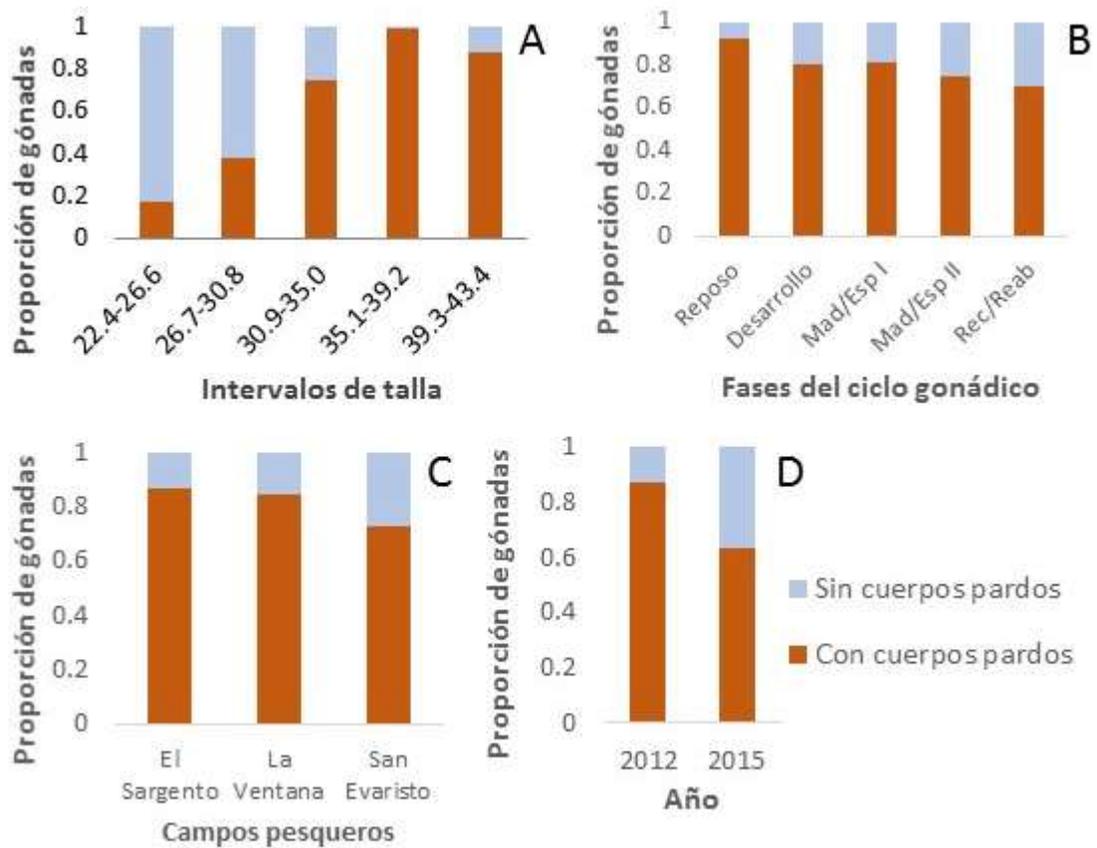


Figura 15. Frecuencia relativa de gónadas con cuerpos pardos de *Cephalopholis colonus*. A: por intervalos de talla; B: por fases del ciclo gonádico; C: por campos pesqueros; D: por años. Mad/Esp I y II: Maduración/Espermiación I y II respectivamente; Rec/Reab: Recuperación/Reabsorción.

5. Discusión

Los resultados evidencian una época reproductiva extensa con marcada variabilidad interanual para las poblaciones de *Cephalopholis colonus* del área estudiada. Su fecundidad parcial, aunque escasamente abordada, se mantiene en valores de entre 5 y 6 órdenes de magnitud y el patrón sexual en la región se identifica como gonocórico.

5.1- Descripción del ciclo gonádico

Uno de los principales problemas para la descripción de los ciclos gonádicos de peces es la variabilidad de términos utilizados, razón por la cual se han realizado varios intentos por desarrollar una terminología estandarizada. En este sentido, Brown-Peterson *et al.* (2011) describieron un conjunto de términos estandarizados para representar el ciclo gonádico de los peces en solo 4 ó 5 fases. Estos términos permiten comparar entre los ciclos de diferentes especies con diferentes estrategias reproductivas y entre los sexos. Otros autores como Grier *et al.* (2009) recomiendan evitar el uso de terminologías confusas como maduro y maduración (pueden referirse al momento único en que se alcanza la madurez reproductiva o a la fase del ciclo gonádico) o el término reposo (puede no hacer referencia a los eventos reales que ocurren en la gónada). Sin embargo, la finalidad en este estudio del ciclo gonádico de *C. colonus* no fue la comparación con los ciclos de otras especies, sino el estudio preciso del ciclo reproductivo encontrado, por lo que no se usaron las terminologías estandarizadas ni se evitó el uso de los términos mencionados (el significado de cada término fue descrito en resultados). De usar la terminología estandarizada propuesta por Brown-Peterson *et al.* 2011 se perdería resolución en el estudio, pues no identifica fases como la recuperación o el desove. No obstante, las fases aquí descritas se

podrían adaptar fácilmente al ciclo estandarizado propuesto. El término estandarizado “capaz de desovar” comprendería una fusión de las fases “desarrollo”, “madura” y “desove” en las hembras y haría referencia a las dos fases de “maduración/espermiación” en los machos, mientras que el término “regeneración” se referiría a la reabsorción y a la “reabsorción/recuperación” en hembras y machos respectivamente.

El ciclo gonádico de *C. colonus* descrito en este trabajo presenta varias modificaciones respecto al descrito por Ceballos-Vázquez y Elorduy-Garay (1998) para *Caulolatilus affinis*. En primer lugar, la fase de desarrollo descrita en *C. colonus* no incluyó ovocitos maduros ni la fase de madurez ovocitos hidratados. Estas células son características de las fases de madurez y desove respectivamente y su presencia, aunque sea en escasos números, indica que los animales están entrando en la siguiente fase de desarrollo gonadal. Particularmente, los ovocitos hidratados constituyen un buen indicador del momento del desove. Su aparición ha sido reportada en un lapso menor a 12 horas previas a la freza en varias especies de peces de aguas cálidas (Taylor & Murphy, 1992; Fitzhugh *et al.*, 1993; Sullivan *et al.*, 1997). En segundo lugar, la fase de posdesove en las hembras descrita para *Caulolatilus affinis* fue separada en recuperación y reabsorción para *C. colonus*. Ambas fases, aunque ocurren luego del desove, tienen implicaciones y posiciones diferentes dentro del ciclo gonádico de una especie que se reproduce por lotes. Sin embargo, no es común ver esta distinción en la literatura. El mayor acercamiento es una fase descrita por Burgos *et al.* (2007) para *Epinephelus morio* y llamada “desarrollo-desove previo”. Esta fase, aunque no identifica las atresias presentes, considera la presencia de folículos posovulatorios en conjunto con ovocitos en desarrollo. Al igual que la recuperación, indica que el pez participará una vez más en la reproducción durante esa época reproductiva. Finalmente, las fusiones de las fases maduración/espermiación y recuperación/reabsorción referidas en este trabajo no se describen para ninguna otra especie en la literatura. La decisión de usar estas fases fue describir el ciclo con los mismos términos para los dos sexos (desove y

espermiación son homólogos). No obstante, estas fases se corresponden con las fases de eyaculación (espermiación) y eyaculado (espermiado) utilizadas para otros serránidos.

La separación entre las fases maduración/espermiación I y II tuvo una base más morfológica que funcional. Las diferencias encontradas en la frecuencia de aparición mensual de ambas fases podrían indicar un pico en la producción de esperma dentro de la época reproductiva. Los cambios temporales en la producción de esperma han sido reportados para otras especies de peces como *Pagrus pagrus* (Mylonas et al., 2003) y *Pleuronectes americanus* (Shangguan & Crim, 1999). En estas especies las curvas de producción de esperma siempre fueron acampanadas e indicaron un período de producción máxima central dentro de la época reproductiva. Sin embargo, en *C. colonus* la distribución temporal de la frecuencia relativa de machos en maduración/espermiación II fue aleatoria (Fig. 9), por lo que la presencia de un periodo de producción mayor de esperma no parece ser la causa de la diferencia entre las fases. Quizás la aparición de la maduración/espermiación II responda a una escala temporal menor. Este estado podría aparecer simplemente unas horas antes de la freza semejante a lo que ocurre con los ovocitos hidratados en las hembras. De ser así, esta sería la causa de la aleatoriedad en la frecuencia mensual a lo largo del año. Otras razones podrían ser la talla o la condición corporal para enfrentar la reproducción de unos peces respecto a otros. De acuerdo con McBride *et al.* (2015) los peces más jóvenes ocupan hábitats más pobres y, por tanto, tendrán menores reservas de energía, lo cual podría limitar una producción elevada de espermatozoides como la observada en la maduración espermiación II. No obstante, esta causa no parece viable pues se encontraron machos en esta fase en todo el rango de tallas y factores de condición; más bien podría deberse a la continua liberación de gametos durante la temporada reproductiva.

5.2- Ciclo reproductivo

Los peces normalmente presentan sus periodos reproductivos en los momentos del año cuando las condiciones son óptimas para el reclutamiento (Wootton & Smith, 2014). Esta idea supone que peces con cortos periodos de desove se desarrollan en ambientes donde las condiciones oceanográficas favorables son predecibles, mientras que especies con prolongados periodos de desove a lo largo del año simplemente apuestan (“bet-hedging”) por el momento idóneo para la reproducción (Robertson, 1990).

La coincidencia entre las variaciones temporales del índice gonadosomático, el factor de condición y las proporciones mensuales de las fases de reproducción activa confirma el período reproductivo descrito para *C. colonus* (Figs. 7, 8 y 9). Solo en el mes de noviembre se presentaron diferencias entre las evidencias del ciclo reproductivo antes mencionadas. Ante tal caso se le otorgó mayor peso a la proporción de estados de maduración (dada su base histológica) y se incluyó a este mes dentro de la época reproductiva. Las diferencias entre los índices y los estados de maduración encontradas podrían deberse a que en noviembre la mayor parte de las hembras y una buena parte de los machos ya habían culminado con el desove y se encontraban en reabsorción (o recuperación/reabsorción en el caso de los machos) (Fig. 9), con el consiguiente menor tamaño de la gónada y peso corporal. Esto podría haber camuflado en los índices somáticos la presencia de individuos en desove.

De acuerdo con las evidencias encontradas, *C. colonus* se reprodujo en el 2012 durante 7 meses, desde mayo hasta noviembre. Esta época reproductiva extensa es frecuente en peces de arrecife de aguas tropicales (Wootton & Smith, 2014) y está relacionada con el patrón de desove por lotes encontrado. El período reproductivo descrito coincide con las observaciones de desoves en *C. colonus* realizadas por Sala *et al.* (2003) en mayo del 2000 y del 2001 y con datos no

publicados de Erisman y Aburto-Oropeza referidos en Erisman *et al.* (2010b), aunque para estos autores la reproducción culmina desde septiembre.

La larga duración de la época reproductiva encontrada en *C. colonus* no es un rasgo común en la mayoría de los serránidos. La mayor parte de ellos se reproducen en períodos que no exceden los 3 ó 4 meses (Erisman *et al.*, 2010a; Howard, 2012; SAGARPA, 2014; Ohta & Ebisawa, 2015). Incluso las poblaciones caribeñas de *C. furcifer* (especie hermana de *C. colonus*) solo se reproducen en noviembre y diciembre (Posada, 1996). Esta duración corta en otros serránidos podría deberse a que la mayoría de ellos forman agregaciones reproductivas y migran desde sus territorios de alimentación hasta los sitios de desove (Colin, 2012). Una vez allí, la reproducción se lleva a cabo a expensas de las reservas corporales almacenadas durante los meses previos, por lo que la duración del evento reproductivo debe ser limitada (Wootton & Smith, 2014). Sin embargo, de acuerdo con Sala *et al* (2003), *Cephalopholis colonus* no forma verdaderas agregaciones reproductivas, pues presenta densidades semejantes entre épocas de reproducción activa y épocas de reposo. Además, no se han descrito migraciones en la especie.

Aunque no se pudo comprobar una dependencia estadística entre los valores del índice gonadosomático y la temperatura superficial del mar, ambos indicadores oscilaron de manera semejante. La temperatura en el 2012 se dispara desde abril-mayo y comienza a disminuir en noviembre, justo como el IGS en ese año. En el 2014 comienzan a aparecer las anomalías térmicas producidas por “El Niño 2015” (Gómez-Ocampo *et al.*, 2017) y, en consecuencia, enero del 2015 presenta temperaturas mucho más cálidas que su contraparte del 2012. El aumento de estas temperaturas podría haber sido el factor detonante del adelanto en la reproducción de ese año respecto al 2012. Desde febrero del 2015 ya aparecen hembras en desove y el índice gonadosomático comienza a aumentar (Figs. 7 y 9). En ambos años la reproducción comenzó cuando la temperatura superficial del mar superó los 22°C. Esta dependencia entre la época reproductiva

y la temperatura ha sido reportada para otras especies de serránidos. Algunas especies como *Mycteroperca rosasea* (Maldonado-García *et al.*, 2018) y *Epinephelus guaza* (Özen & Balci, 2011) seleccionan los momentos de máximas temperaturas como *C. colonus*. Otros serránidos como *Epinephelus maculatus* (Rhodes *et al.*, 2016) y *Epinephelus fuscoguttatus* (Rhodes *et al.*, 2012) comienzan su reproducción cuando las temperaturas descienden. Esta variabilidad interanual es un criterio importante a considerar para la creación de pautas de manejo pesquero. A pesar de esto, la mayoría de los estudios sobre ciclos reproductivos de peces de la familia Serranidae se centran en describir un único ciclo anual. Entre los pocos trabajos con serránidos que abarcan varias épocas reproductivas se encuentra el de Scott y Pankhurst (1992), quienes analizaron la temporalidad de tres épocas de desove consecutivas de *Pagrus auratus* en Nueva Zelanda. Estos autores detectaron variaciones interanuales tanto en el comienzo como en la duración de tales épocas. Robinson *et al.* (2008) evaluaron la variabilidad interanual de la reproducción solo durante la época reproductiva de *Epinephelus polyphekadion* y *Epinephelus fuscoguttatus* en el Océano Índico. Ambas especies presentaron variaciones entre años en el inicio y fin de sus temporadas reproductivas. Las variaciones interanuales observadas en este trabajo estén relacionadas con la variabilidad ambiental existente entre los años de muestreo denotando que la temperatura es el principal factor que regula la reproducción de *C. colonus*.

La concentración de clorofila en el agua, por otro lado, podría tener dos implicaciones sobre el ciclo reproductivo. En primer lugar *C. colonus* se describe como una especie mayormente planctófaga (Flores *et al.*, 2004). Por esta razón, la clorofila podría ser un buen indicador de la disponibilidad de alimentos y consecuente almacenamiento de energías previos a la reproducción. En segundo lugar, los incrementos en la concentración de clorofila estarán asociados a aumentos en la biomasa zooplanctónica. Esto se traduce en mayores recursos

tróficos para larvas y juveniles (Sabatini, 2004). A pesar de esto, el ciclo reproductivo no mostró relación con las variaciones temporales en la concentración de clorofila. Es posible que, dada la elevada productividad primaria que caracteriza la región, los valores mínimos de esta productividad sean suficientes para el desarrollo adecuado de la especie y no constituyan una limitante para su reproducción.

El índice gonadosomático, por otro lado, relaciona la proporción que representa el peso de la gónada con respecto al peso corporal y tiene su base en los cambios de tamaño que sufre este órgano entre las diferentes fases del ciclo gonádico (Devlaming *et al.*, 1982). Este índice constituye una alternativa fácil y rápida para identificar y monitorear las épocas reproductivas de las especies, pero para darle este uso requiere previamente de una confirmación histológica (Devlaming *et al.*, 1982; Brewer *et al.*, 2008). Las diferencias encontradas entre los valores del índice de las fases de reproducción activa y los de las restantes fases sugieren que puede ser un buen indicador de la reproducción en *C. colonus* (Fig. 12).

Normalmente la variación del índice gonadosomático de los peces es mucho más marcada en las hembras que en los machos debido al mayor tamaño de los gametos femeninos (ovocitos) (Devlaming *et al.*, 1982). Sin embargo, los valores del índice gonadosomático de los machos de *C. colonus* son casi el doble que los de las hembras durante la época reproductiva del 2012. En el 2015, aunque las diferencias no llegan a tal magnitud, los valores del índice también son mayores en los machos. A excepción de lo reportado por Posada (1996) para *Cephalopholis furcifer* en el Caribe, la presencia de índices gonadosomáticos mayores en machos que en hembras no ha sido encontrado para ningún otro pez en la literatura. La única explicación posible para este fenómeno se basa en las competencias de esperma. Esta especie desova en grupos (Sala *et al.*, 2003), de manera que existe una fuerte competencia entre los machos por la fertilización de los gametos femeninos. Quizás la presencia de gónadas masculinas de mayor

tamaño sea un resultado de la acción de la selección natural sobre esta competencia. Tal hipótesis se sustenta en los trabajos de Stockley *et al.* (1997) y Molloy *et al.* (2007) quienes relacionan el aumento en la intensidad de las competencias de esperma con los mayores valores del índice gonadosomático de los machos.

5.3- Fecundidad parcial

La observación de la dinámica de desarrollo de los ovocitos en las preparaciones histológicas sugiere un tipo de fecundidad indeterminado para *C. colonus*. Esta característica está asociada a peces con periodos reproductivos extensos e implica que se mantiene un reclutamiento de ovocitos en crecimiento primario a la vitelogénesis durante la época reproductiva (Wootton & Smith, 2014). En las preparaciones histológicas de las gónadas de *C. colonus* se observaron ovocitos en alveolos corticales y vitelogénesis inicial a lo largo de todo el período. Este tipo de fecundidad en conjunto con un patrón de desoves por lotes puede ser una estrategia en especies altamente fecundas. En ellas la cavidad del cuerpo podría constituir una limitante morfológica para el almacenamiento simultáneo de los huevos (Fordham & Trippel, 1999; Wootton & Smith, 2014).

La mayoría de las gónadas con ovocitos hidratados mostraron signos de desoves recientes. Esto redujo considerablemente el tamaño de muestra, lo cual impide la descripción adecuada de la fecundidad parcial en *C. colonus*. No obstante, los valores de fecundidad reportados se encuentran dentro del rango de valores descrito para la familia. García-Díaz *et al.* (2006) reportaron valores de fecundidad parcial para *Serranus atricauda* de entre 21 774 y 369 579 ovocitos, mientras que Samoily (2000) encontró valores de entre 87 244 y 157 702 ovocitos para *Plectropomus leopardus*. De manera general, los intervalos de variación de la fecundidad parcial en otros serránidos oscilan entre los 5 y 6 órdenes de

magnitud (Samoilys, 2000; Thurman *et al.*, 2004; Whiteman *et al.*, 2005; García-Díaz *et al.*, 2006). Particularmente para *C. furcifer* no se han reportado valores de fecundidad parcial. Posada (1996) encontró valores de fecundidad total que oscilaron entre 177378 y 640066 ovocitos con al menos dos desoves durante la época reproductiva. Otros autores consideran que la especie ejecuta desoves totales (Nelson *et al.*, 1986).

El valor de la fecundidad parcial encontrado en el 2012 fue más del doble de los valores encontrados en el 2015. Esto podría deberse a la variabilidad intrínseca de la fecundidad que existe entre peces de una misma especie. La fecundidad puede variar de acuerdo al tamaño de las hembras, a su condición corporal o simplemente a su experiencia reproductiva (Wootton & Smith, 2014). Quizás las diferencias encontradas son un efecto del azar y del reducido tamaño de muestra sobre esta variabilidad. Estas diferencias también podrían deberse a variaciones entre las condiciones ambientales de ambos años. Los efectos de “El Niño 2015” comenzaron a observarse desde el verano del 2014 en la región y trajeron consigo un cambio en la estructura de las comunidades de plancton. Aumentó la diversidad de especies y comenzaron a dominar los grupos gelatinosos (cnidarios, ctenóforos, quetognatos, etc.) (Gómez *et al.*, 2015). Tales grupos tienen un mayor contenido de agua y un menor contenido energético que los no gelatinosos (Lee *et al.*, 2006; Parrish, 2013). Estos cambios podrían implicar una baja condición nutricional para enfrentarse a la reproducción en especies que se alimentan de plancton como *C. colonus*.

5.4- Patrón sexual

El estudio del patrón sexual de los serránidos es complejo (Sadovy & Domeier, 2005). En la familia no solo se presentan la mayoría de los patrones posibles, sino que muchas veces no existe correspondencia entre la función

sexual y la morfología gonadal. Peces bisexuales se pueden comportar como gonocóricos (Sadovy & Domeier, 2005) y machos primarios presentan gónadas con características morfológicas femeninas (senos espermáticos, lamelas ovígeras y lumen ovárico) (Sadovy & Liu, 2008). Ante tal escenario se requiere de la integración de todas las evidencias disponibles para un diagnóstico acertado (Sadovy & Shapiro, 1987).

Las razones sexuales en los peces pueden estar influidas de manera general por factores genéticos, ambientales, fisiológicos, evolutivos o conductuales (Guerrero-Estévez & Moreno-Mendoza, 2010). En *C. colonus* la razón de sexos global encontrada es igual a la equidad (1:1). Esta proporción es la más común en la naturaleza (Guerrero-Estévez & Moreno-Mendoza, 2010) y sugiere la ausencia de reversiones sexuales (Molloy *et al.*, 2007). En especies con tales reversiones (hermafroditas secuenciales) normalmente el sexo inicial domina en abundancia sobre el derivado (Sadovy & Shapiro, 1987). Por ejemplo, se ha reportado una razón de 6 hembras por cada macho en poblaciones hermafroditas protógenas monándricas del serránido *Hyporthodus quernus* en Hawái (DeMartini *et al.*, 2011). Esta misma relación en poblaciones gonocóricas del serránido *Paralabrax clathratus* es de 0.95 hembras por macho (Sadovy & Domeier, 2005). Particularmente para *C. colonus* no existen registros de razones sexuales en la literatura; no obstante, la razón encontrada en este trabajo difiere de la reportada por Posada (1996) para poblaciones caribeñas de *C. furcifer* (su especie hermana de acuerdo con Craig y Hasting (2007)). En estas poblaciones la razón sexual está sesgada ligeramente hacia las hembras, con valores de 1.31 hembras por macho. A pesar de que este sesgo es característico de especies hermafroditas protógenas (Wootton & Smith, 2014), los autores describen a *C. furcifer* como gonocórica. Esto se corresponde con una revisión realizada por Sadovy y Shapiro (1987) donde refiere que la razón sexual en los peces podría no reflejar el patrón sexual real de las especies y por tanto no constituye una evidencia decisiva para el diagnóstico de éste.

Las razones de sexo mensuales se encontraron relativamente balanceadas. La ausencia de un patrón temporal en la dominancia de un sexo sobre otro durante el muestreo podría indicar que machos y hembras no se segregan espacialmente en ningún momento del año. Esto coincide con lo reportado por Sala *et al.* (2003), quienes refieren que la especie se encuentra todo el tiempo formando agregaciones de densidades más o menos constantes sobre el arrecife.

Las semejanzas o diferencias entre las distribuciones de tallas por sexos han sido usadas como evidencias del patrón sexual en numerosos trabajos con serránidos (Trott, 2006; Erisman *et al.*, 2008; Erisman *et al.*, 2010a). Normalmente estas distribuciones no presentan diferencias entre sí en especies gonocóricas (Erisman *et al.*, 2008). Por el contrario, en especies hermafroditas secuenciales la reversión sexual provoca que la proporción de sexos cambie de acuerdo a la talla (SAGARPA, 2014). En consecuencia, las distribuciones en estas especies muestran un desfase, con el sexo inicial dominando hacia las tallas menores y el derivado hacia las mayores (Sadovy & Liu, 2008). Por tanto, para detectar la presencia o ausencia de tal desfase se requiere de muestras que abarquen el espectro de tallas presentes en la especie. En este estudio, no obstante, los ejemplares capturados presentaron tallas sesgadas, más del 80% de ellas estuvieron entre 30 y 40 cm. Si se tiene en cuenta que el tamaño máximo registrado para la especie es de 35 cm (Froese & Pauly, 2018a), se puede inferir entonces que los muestreos se encontraron hacia la derecha de la distribución natural de tallas. Bajo esta premisa, la igualdad encontrada entre las distribuciones de cada sexo sugiere un patrón gonocórico para *C. colonus*. No obstante, las distribuciones encontradas no deben considerarse evidencias decisivas en el diagnóstico del patrón sexual, pues podrían responder a factores ajenos a este. De acuerdo con Sadovy y Shapiro (1987) podrían ser un efecto de tasas de crecimiento diferentes en cada sexo, de una mortalidad diferencial entre los sexos, de la segregación espacial, de migraciones o simplemente de un muestreo selectivo de acuerdo con el arte de pesca.

La presencia de cuerpos pardos en los testículos debe ser manejada con cautela durante la detección del patrón sexual (Sadovy y Shapiro (1987). Estos cuerpos, que aparecieron en más del 80% de los testículos de *C. colonus*, podrían ser ovocitos en atresia de grado 4 e indicar la ocurrencia de una reversión sexual. Estos cuerpos han sido usados para identificar cambios de sexo en otros trabajos con serránidos. Por ejemplo, DeMartini *et al.* (2011) utilizaron la presencia de cuerpos pardos en gónadas de machos maduros como evidencia de hermafroditismo protógeno en el serránido *Hyporthodus quernus*. Lo mismo fue referido por Costa *et al.* (2016) para *Cephalopholis taeniops* en el archipiélago Cape Verde. Sin embargo, en ambas especies además de cuerpos pardos se encontraron animales en transición sexual, los cuales confirmaron el patrón supuesto. Debe considerarse que los cuerpos pardos podrían formarse, además, por enquistamientos de parásitos, degeneración de esperma, hemorragias internas o reabsorción de tejidos (Sadovy & Shapiro, 1987). De ser en realidad ovocitos en atresia se esperaría que solo aparecieran en los testículos de machos pequeños, no obstante, aparecieron cuerpos pardos en machos de todos los intervalos de talla y sus proporciones fueron mayores con el aumento de ésta. Si bien esto no excluye un origen atrésico para los cuerpos pardos en las muestras, indica al menos que se deben tener en cuenta otras causas para su presencia.

En algunas ocasiones se encontraron cuerpos pardos con una organización concéntrica que se rodearon a su vez de cuerpos pardos de organización irregular (Anexo 3). Quizás estos podrían ser parásitos enquistados que fueron cortados transversalmente durante la preparación histológica y que todavía no han sido degradados. Esta hipótesis se sustenta en la observación macroscópica de nemátodos en las gónadas de varios peces (Anexo 4) y en la cantidad de parásitos reportados para la especie (Mendoza-Cruz *et al.*, 2013; Knoff *et al.*, 2015). Quizás esta también sea la razón de la elevada aparición de cuerpos pardos independientemente del tamaño del pez, del estado de maduración gonádico, la región o el año. La observación de estos cuerpos en los testículos, por tanto, no se consideró una prueba de cambio de sexo en la especie.

La presencia de individuos en transición sexual constituye la evidencia más fuerte de reversión sexual en los serránidos (Sadovy & Domeier, 2005). La ausencia de tales individuos en los muestreos de *C. colonus* sugiere que la especie no desarrolla cambios de sexo y que, por tanto, mantiene un patrón sexual gonocórico. No obstante, debe considerarse la posibilidad de que esta ausencia sea un efecto del azar y del tamaño de muestras utilizado. Tal idea podría apoyarse en la baja frecuencia relativa de aparición de estos peces en estudios similares con serránidos. En *Cephalopholis panamensis* solo el 1.1% de la muestra se encontró en transición sexual (Erisman *et al.*, 2010a), en *Cephalopholis fulva* el 13.8 % (Trott, 2006) y en *Epinephelus morio* el 1.0% (Brulé *et al.*, 2016). Posada (1996) solo detectó en *C. furcifer* dos posibles individuos como transicionales. Sin embargo, el autor no encontró evidencias de tejido gonadal femenino en reabsorción, lo cual es clave para la identificación de esta fase (Sadovy & Shapiro, 1987; Sadovy & Domeier, 2005).

La integración de todas estas evidencias indicó un patrón sexual gonocórico para *C. colonus*. Esto coincide con el patrón reportado por Posada (1996) para poblaciones de *C. furcifer* en el Caribe, aunque de manera general, es un patrón sexual raro en los serránidos. El gonocorismo solo se ha reportado en cinco de los 153 géneros que agrupa la familia: *Micteroperca*, *Paralabrax*, *Epinephelus*, *Cephalopholis* y *Othos* (Sadovy & Liu, 2008; French *et al.*, 2014). Debe tenerse en cuenta, no obstante, que el patrón sexual de una especie puede variar entre diferentes regiones. Por ejemplo, *Paralabrax maculatofasciatus* fue diagnosticada como hermafrodita protogínica en las costas de Sonora (Hastings, 1989) y en la bahía de Ventura en California (Oda *et al.*, 1993), mientras que en la bahía de San Diego se describe como gonocórica (Sadovy & Domeier, 2005). Esto implica que el alcance de estos resultados podría estar limitado a la región de estudio. Por esta razón se requiere de trabajos que confirmen el patrón encontrado en *C. colonus* en poblaciones que se distribuyan hacia latitudes más bajas.

A pesar del patrón sexual descrito, se detectaron dos animales con gónadas en desarrollo clasificados como bisexuales. El pequeño tamaño de estos animales respecto al resto de la muestra, el poco peso de sus gónadas y la falta de evidencias de un desove previo indican que se encontraban saliendo de la fase juvenil (organismos subadultos). Esto podría sugerir la presencia de inmaduros bisexuales en la especie, lo cual ha sido descrito para otros serránidos con patrón sexual gonocórico. Esta característica podría justificar la presencia de características ováricas (estructura lamelar, senos espermáticos y lumen) en los testículos de *C. colonus*, rasgo distintivo de machos secundarios. La presencia de juveniles bisexuales ha sido descrita en especies gonocóricas como *Mycteroperca rosacea*. En ella los juveniles se muestran primero como hembras inmaduras, luego pasan por una fase inmadura bisexual y finalmente derivan en machos inmaduros (Erisman *et al.*, 2008). Dado que el cambio de sexo ocurre antes de la primera maduración sexual, *M. rosacea* se clasifica como gonocórica. Esta fase inmadura bisexual también ha sido descrita para varias especies del género *Paralabrax*, aunque en estas especies los adultos pueden retener características bisexuales (Sadovy & Domeier, 2005). Posada (1996) detectó cinco individuos bisexuales de pequeño tamaño en una muestra de *C. furcifer*. Al menos tres de estos individuos no mostraron evidencias de un desove previo, en los otros dos las evidencias fueron inconclusas.

El sistema de apareamiento de los peces está relacionado con su patrón sexual y permite realizar inferencias sobre este en ausencia de datos histológicos. La protoginia es característica de especies que se reproducen por pares o formando harenes, donde los machos de mayor talla son capaces de monopolizar a las hembras y excluir a los machos pequeños del evento reproductivo (Warner, 1984; Munday *et al.*, 2006a). El gonocorismo, por otro lado, se presenta en peces que desovan por grupos. En estas especies los machos de mayor tamaño son incapaces de monopolizar a las hembras durante el desove y, por tanto, se desarrollan fuertes competencias de esperma (Muñoz & Warner, 2003; Erisman & Allen, 2006). A pesar de que este trabajo no abarcó la etología reproductiva de

C. colonus, existe al menos un testimonio publicado sobre observaciones de desoves en la región. De acuerdo con Sala *et al.* (2003) la especie desova en grupos de 8 a 20 ejemplares, que a su vez forman parte de agregaciones mayores sobre el arrecife (más de 1000 individuos). Esta evidencia confirma el patrón sexual diagnosticado en este trabajo.

5.5- Limitaciones e implicaciones del estudio

Los muestreos estuvieron caracterizados por un fraccionamiento temporal que generó vacíos de información y dio lugar a algunas incertidumbres durante la interpretación de los resultados. No se contó con muestras durante varios meses de la época no reproductiva en el 2012, sin embargo, el patrón general pudo observarse gracias a que los meses de inicio y fin de la reproducción estuvieron representados. En el 2015 solo se contó con ejemplares durante los primeros cuatro meses. Estos fueron suficientes para detectar una variabilidad interanual en la reproducción de la especie, pero no permitieron la completa descripción de tal variabilidad. Las diferencias encontradas entre las épocas reproductivas de los años estudiados podrían hacer cuestionable cualquier extrapolación temporal. Esto impone la necesidad de muestrear durante otros ciclos reproductivos para la toma de cualquier decisión respecto al manejo pesquero de la especie.

Los meses de febrero y abril de los años 2012 y 2015 presentaron tamaños de muestra pequeños que quizás no lograron describir efectivamente la variabilidad de la población. No obstante, se prefirió incluirlos en el estudio dados los vacíos temporales existentes. Estos meses fueron analizados con cautela, aunque de manera general, no rompieron con el patrón mostrado por el ciclo reproductivo.

La distribución de tallas durante las capturas estuvo sesgada. El tamaño de los anzuelos utilizados impuso restricciones de tamaño que dejaron a los juveniles fuera de la muestra. Además, la presencia de arrecifes en las zonas de captura hizo poco viable el uso de redes. La ausencia de individuos juveniles generó un vacío en la descripción del ciclo gonádico y dejó interrogantes sin responder a lo largo del estudio. ¿Son todos los juveniles bisexuales o solo algunos de ellos?, ¿ocurre un cambio de sexo durante la fase juvenil como en *Mycteroperca rosacea*?, ¿aparecen cuerpos pardos en los juveniles?, ¿a que talla alcanza cada sexo la madurez sexual? Sin lugar a duda dar respuesta a preguntas como estas fortalecería el trabajo y permitiría un mayor entendimiento de la biología reproductiva de la especie.

El análisis de la fecundidad de *C. colonus* presentó varias limitantes. El tamaño de muestras utilizado para el cálculo de la fecundidad parcial fue demasiado pequeño. Las muestras útiles para este análisis no lograron describir la variabilidad intra ni interanual de la especie. Además, en este estudio no se pudo generar información sobre la frecuencia de desoves, razón principal de que no se calculara la fecundidad anual de la especie. No obstante, durante los muestreos se observó una alta tasa de aparición de folículos posovulatorios. Esto podría indicar que la especie desova con bastante frecuencia o simplemente que los folículos tardan en degenerarse. A pesar de las limitantes mencionadas, se decidió incluir estos resultados en el trabajo dada su utilidad en pesquerías.

En la región estudiada no existen planes de manejo para *C. colonus*, sin embargo, los resultados obtenidos sobre la biología reproductiva de la especie indican que al menos en ese aspecto podría ser resistente a la explotación pesquera. Primeramente, el largo período reproductivo permite abarcar un amplio espectro de condiciones ambientales, lo cual disminuye la probabilidad de un fracaso en el reclutamiento. A la vez, impide la sobreexplotación de las poblaciones durante el evento reproductivo, aspecto frecuente en especies que desovan durante períodos cortos y específicos del año (Erisman *et al.*, 2010b;

Tobin *et al.*, 2013). En segundo lugar, aunque la fecundidad parcial sea semejante a la de otros serránidos la frecuencia de desoves podría ser mucho mayor dada la duración de la época reproductiva. Esto podría indicar una elevada tasa de reclutamiento para la especie en la región. En tercer lugar, el patrón sexual descrito implica que la razón de sexos no se verá afectada por diferentes presiones pesqueras a lo largo del espectro de tallas. Finalmente, todas las tallas capturadas en las localidades de estudio (y en otras de la región), llamadas comúnmente “sarteneras”, son de individuos que ya fueron reclutados a la reproducción de la especie. A pesar de todo esto, se requiere integrar la información aquí generada a planes de manejo pesquero y realizar monitoreos que detecten posibles cambios (principalmente interanuales) en la biología reproductiva de la especie.

6. Conclusiones

Cephalopholis colonus tiene un ciclo reproductivo anual. Su época reproductiva es prolongada (7 meses) y muestra variabilidad entre los años. La especie tiene una fecundidad parcial similar a la de otros serránidos (entre 43 mil y 128 mil ovocitos) y presenta un patrón sexual gonocórico.

7. Recomendaciones

- Monitorear las variaciones interanuales en el ciclo reproductivo de *Cephalopholis colonus* a partir del análisis de la variación temporal del índice gonadosomático. Esto es imprescindible para la toma la elaboración de planes de manejo efectivos.
- Repetir el cálculo de la fecundidad parcial con un tamaño de muestra mayor que permita describir efectivamente la variabilidad presente en la especie.
- Realizar colectas diarias durante la época reproductiva para identificar la frecuencia de desoves en la especie. Con esta información y la referente a la fecundidad parcial calcular la fecundidad potencial anual.
- Comprobar la presencia de inmaduros bisexuales en la especie.
- Comparar los resultados generados en este trabajo con datos de poblaciones de latitudes menores.

8. Literatura Citada

- Abderrazik, W., A. Baali, Y. Schahrakane & O. Tazi, 2016. Study of reproduction of sardine, *Sardina pilchardus* in the North of Atlantic Moroccan area. *AAFL Bioflux*, 9(3): 507-517.
- Aburto-Oropeza, O., B. Erisman, V. Valdez-Ornelas, G. Danemann, E. Torreblanca-Ramírez, J. T. Silva Ramírez & G. O. Manzanares, 2008. Commercially important serranid fishes from the Gulf of California: ecology, fisheries, and conservation. *Ciencia y Conservación*, 1: 1-44.
- Adams, S., 2003. Morphological ontogeny of the gonad of three plectropomid species through sex differentiation and transition. *Journal of fish biology*, 63(1): 22-36.
- Alonso-Fernández, A., J. Alós, A. Grau, R. Domínguez-Petit & F. Saborido-Rey, 2011. The use of histological techniques to study the reproductive biology of the hermaphroditic Mediterranean fishes *Coris julis*, *Serranus scriba*, and *Diplodus annularis*. *Marine and Coastal Fisheries*, 3(1): 145-159.
- Alvarez-Filip, L. & H. Reyes-Bonilla, 2006. *Comparison of community structure and functional diversity of fishes at Cabo Pulmo coral reef, western Mexico between 1987 and 2003*. 16-225. In: Proceedings of 10th International Coral Reef Symposium (Vol. 2).
- Avise, J. C. & J. E. Mank, 2009. Evolutionary perspectives on hermaphroditism in fishes. *Sexual Development*, 3(2-3): 152-163.
- Baali, A., H. Bourassi, S. Falah, W. Abderrazik, I. El Qoraychy, K. Amenzoui & A. Yahyaoui, 2017. Study of reproduction of anchovy *Engraulis encrasicolus* (Actinopterygii, Engraulidae) in the central area of the Moroccan Atlantic coast. *Journal of Materials and Environmental Sciences*, 8(12): 4467-4474.

- Bent-Hooker, H., A. Santos-Martinez, G. Peñaloza & E. Taylor, 2011. Agregaciones Reproductivas de Grandes Serranidos en el Amp Centro de la Reserva de Biosfera Seaflower. *Proceedings of the 63rd Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 63: 166-173.
- Berkeley, S. A., C. Chapman & S. M. Sogard, 2004. Maternal age as a determinant of larval growth and survival in a marine fish, *Sebastes melanops*. *Ecology*, 85(5): 1258-1264.
- Birkeland, C. & P. K. Dayton, 2005. The importance in fishery management of leaving the big ones. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(7): 356-358.
- Borg, B., 2010. *Photoperiodism in fishes*. 371-398. In: Nelson, R. J., D. L. Deminger & D. E. Somers (Eds.), *Photoperiodism*. Oxford University Press. Oxford.
- Bornestaf, C. & B. Borg, 2000. Endogenous breeding cycles in male threespine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Behaviour*, 137(7): 921-932.
- Brewer, S. K., C. F. Rabeni & D. M. Papoulias, 2008. Comparing histology and gonadosomatic index for determining spawning condition of small-bodied riverine fishes. *Ecology of freshwater fish*, 17(1): 54-58.
- Bromage, N., M. Porter & C. Randall, 2001. The environmental regulation of maturation in farmed finfish with special reference to the role of photoperiod and melatonin. *Aquaculture*, 197: 63-98.
- 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*, 3(1): 52-70.

- Brulé, T., D. Caballero-Arango, X. Renan & T. Colas-Marrufo, 2016. Confirmation of functional hermaphroditism in six grouper species (Epinephelidae: Epinephelinae) from the Gulf of Mexico. *CYBIUM*, 40(1): 83-92.
- Bull, J. J. & E. L. Charnov, 1985. On irreversible evolution. *Evolution*, 39(5): 1149-1155.
- Burgos, J. M., G. R. Sedberry, D. M. Wyanski & P. J. Harris, 2007. Life history of red grouper (*Epinephelus morio*) off the coasts of North Carolina and South Carolina. *Bulletin of Marine Science*, 80(1): 45-65.
- Carrier, J. C., H. L. Pratt & J. I. Castro, 2004. *Reproductive biology of elasmobranchs*. 269-286. In: Carrier, J. C., J. A. Musick & H. M. R (Eds.), *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press. New York.
- Ceballos-Vázquez, B. P. & J. F. Elorduy-Garay, 1998. Gonadal development and spawning of the golden-eyed tilefish *Caulolatilus affinis* (Pisces: Branchiostegidae) in the Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 63(3): 469-479.
- Cervantes-Hernández, P., M. I. Gallardo-Berumen, S. Ramos-Cruz, M. A. Gómez-Ponce & A. Gracia Gasca, 2008. Análisis de las temporadas de veda en la explotación marina de camarones del Golfo de Tehuantepec, México. *Revista de biología marina y oceanografía*, 43(2): 285-294.
- Colin, P. L., 2012. *Timing and Location of Aggregation and Spawning in Reef Fishes*. 117-158. In: Sadovy, Y. & P. L. Colin (Eds.), *Reef Fish Spawning Aggregations: Biology, Research and Management*. Springer. New York.
- Condini, M. V., L. F. Fávaro, A. S. Varela & A. M. Garcia, 2014. Reproductive biology of the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) at the southern limit of its distribution in the south-western Atlantic. *Marine and Freshwater Research*, 65(2): 142-152.

- Costa, E. F. S., J. F. Dias & H. Murua, 2017. *Diplectrum radiale* (Quoy & Gaimard, 1824)(Serranidae): A rare case of simultaneous hermaphroditism in a teleost fish. *Acta Zoologica*: 1-14. doi: 10.1111/azo.12206
- Costa, M. P. V., L. A. Sampaio, R. B. Robaldo & J. C. B. Cousin, 2016. Seasonal changes in sex ratio and size-related sex reversal of the protogynous hermaphroditic bluespotted seabass *Cephalopholis taeniops* (Valenciennes, 1828). *Journal of Applied Ichthyology*, 32(5): 943-947.
- Craig, M. T. & P. A. Hastings, 2007. A molecular phylogeny of the groupers of the subfamily Epinephelinae (Serranidae) with a revised classification of the Epinephelini. *Ichthyological Research*, 54(1): 1-17.
- Chan, S. T. H. & W. S. B. Yeung, 1983. *Sex control and sex reversal in fish under natural conditions*. 171-222. In: Hoar, W. S., C. Randall & E. M. Donaldson (Eds.), *Fish Physiology* (Vol. 9B). Academic Press. New York.
- Charnov, E. L., 1982. *The theory of sex allocation* (Vol. 18). Princeton University Press. Princeton.
- DeMartini, E. E., A. R. Everson & R. S. Nichols, 2011. Estimates of body sizes at maturation and at sex change, and the spawning seasonality and sex ratio of the endemic Hawaiian grouper (*Hyporthodus quernus*, F. Epinephelidae). *Fishery Bulletin*, 109(1): 123-134.
- Devlaming, V., G. Grossman & F. Chapman, 1982. On the use of the gonosomatic index. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 73(1): 31-39.
- Erisman, B., M. Craig & P. Hastings, 2010a. Reproductive biology of the Panama graysby *Cephalopholis panamensis* (Teleostei: Epinephelidae). *Journal of fish biology*, 76(6): 1312-1328.

- Erisman, B., I. Mascarenas, G. Paredes, Y. S. de Mitcheson, O. Aburto-Oropeza & P. Hastings, 2010b. Seasonal, annual, and long-term trends in commercial fisheries for aggregating reef fishes in the Gulf of California, Mexico. *Fisheries Research*, 106(3): 279-288.
- Erisman, B., J. A. Rosales-Casián & P. A. Hastings, 2008. Evidence of gonochorism in a grouper, *Mycteroperca rosacea*, from the Gulf of California, Mexico. *Environmental Biology of Fishes*, 82(1): 23-33.
- Erisman, B. & L. Allen, 2006. Reproductive behaviour of a temperate serranid fish, *Paralabrax clathratus* (Girard), from Santa Catalina Island, California, USA. *Journal of fish biology*, 68(1): 157-184.
- Estrada-Godínez, J. A., M. Maldonado-García, V. Gracia-López & M. Carrillo, 2011. Reproductive cycle of the leopard grouper *Mycteroperca rosacea* in La Paz Bay, Mexico. *Ciencias Marinas*, 37(4): 425-441.
- Estrada, F. E. & M. C. Uribe, 2002. *Atlas de histología de vertebrados*. PUniversidad Autonoma de México.
- Feitosa, C. V., S. Marques, M. E. de Araújo & B. P. Ferreira, 2016. Reproduction of French angelfish *Pomacanthus paru* (Teleostei: Pomacanthidae) and implications for management of the ornamental fish trade in Brazil. *Marine and Freshwater Research*, 67(5): 586-593.
- Fischer, W., I. Sousa, C. Silva, A. de Freitas, J. M. Poutiers, W. Schneider, T. C. Borges, J. P. Feral & A. Massinga, 1990. Fichas FAO de identificação de espécies para actividades de pesca. Guia de campo das espécies comerciais marinhas e de águas salobras de Moçambique. Publicação preparada em colaboração com o Instituto de Investigação Pesqueira de Moçambique, com financiamento do Projecto PNUD/FAO MOZ/86/030 e de NORAD. Roma, FAO. 1990. 424 p.

- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter & V. H. Niem, 1995. *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca: pacífico centro-oriental*.
- Fitzhugh, G. R., B. A. Thompson & T. G. Snider III, 1993. Ovarian development, fecundity, and spawning frequency of black drum *Pogonias cromis* in Louisiana. *Fisheries Bull.*, 91: 244-253.
- Flores, O., J. P. Aguilar & C. Gómez, 2004. Aspectos alimentarios de *Paranthias colonus* en la región de la bahía de Navidad, Jalisco, México. Resumen Congreso Nacional de Ictiología. UJAT, Sociedad Ictiológica Mexicana, A.C. 13-16 septiembre. Villahermosa Tabasco.
- Fordham, S. E. & E. A. Trippel, 1999. Feeding behaviour of cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning. *J. Appl. Ichthyol.*, 15: 1-9.
- Freitas, M. O., M. Previero, C. V. Minte-Vera, H. L. Spach, R. B. Francini-Filho & R. L. Moura, 2018. Reproductive biology and management of two commercially important groupers in the SW Atlantic. *Environmental Biology of Fishes*, 101(1): 79-94.
- French, B., I. C. Potter, S. A. Hesp, P. G. Coulson & N. G. Hall, 2014. Biology of the harlequin fish *Othos dentex* (Serranidae), with particular emphasis on sexual pattern and other reproductive characteristics. *Journal of fish biology*, 84(1): 106-132.
- Froese, R. & D. Pauly (Eds.) 2018a. FishBase. *Paranthias colonus* (Valenciennes, 1846). Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=282083> on 2018-04-12.
- Froese, R. & D. Pauly (Eds.) 2018b. FishBase. Serranidae Swainson, 1839. Accessed through: World Register of Marine Species at:

- <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=125561> on 2018-04-12.
- Fukuda, K., H. Manabe, M. Sakurai, S.-i. Dewa, A. Shinomiya & T. Sunobe, 2017. Monogamous mating system and sexuality in the gobiid fish, *Trimma marinae* (Actinopterygii: Gobiidae). *Journal of Ethology*, 35(1): 121-130.
- García-Díaz, M., J. A. González, M. J. Lorente & V. M. Tuset, 2006. Spawning season, maturity sizes, and fecundity in blacktail comber (*Serranus atricauda*) (Serranidae) from the eastern-central Atlantic. *Fishery Bulletin*, 104(2): 159-166.
- Gardner, A., D. J. Allsop, E. L. Charnov & S. A. West, 2005. A dimensionless invariant for relative size at sex change in animals: explanation and implications. *The American Naturalist*, 165(5): 551-566.
- Goldstein, E. D., E. K. D'Alessandro & S. Sponaugle, 2016. Demographic and reproductive plasticity across the depth distribution of a coral reef fish. *Scientific reports*, 6: 34077. doi: 10.1038/srep34077
- Gómez-Ocampo, E., G. Gaxiola-Castro, R. Durazo & E. Beier, 2017. Effects of the 2013-2016 warm anomalies on the California Current phytoplankton. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography.
- Gómez, J., D. I. Castro, A. R. Sánchez, R. J. Saldierna-Martínez, A. L. Ahern, O. Aburto-Oropeza, B. Erisman, C. A. Sánchez-Ortiz & H. Lozano, 2015. Sucesión estacional de los grupos taxonómicos del zooplancton de Cabo Pulmo mediante serie de tiempo semanal (2014-2015). Resumen Simposio 20 años de investigación y manejo para la conservación del Parque Nacional Cabo Pulmo. 4-6 noviembre, La Paz, Baja California Sur, México.
- Grier, H. J., C. L. Neidig & I. Quagio-Grassiotto, 2017. Development and fate of the postovulatory follicle complex, postovulatory follicle, and observations

- on folliculogenesis and oocyte atresia in ovulated common snook, *Centropomus undecimalis* (Bloch, 1792). *Journal of morphology*, 278(4): 547-562.
- Grier, H. J. & R. G. Taylor, 1998. Testicular maturation and regression in the common snook. *Journal of fish biology*, 53(3): 521-542.
- Grier, H. J., M. C. Uribe-Aranzábal & R. Patino, 2009. *The ovary, folliculogenesis, and oogenesis in teleosts*. 25-84. In: Jamieson, B. G. M. (Ed.), *Reproductive biology and phylogeny of fishes (agnathans and bony fishes)* (Vol. 8). Science Publishers. Enfield, New Hampshire.
- Guerrero-Estévez, S. & N. Moreno-Mendoza, 2010. Sexual determination and differentiation in teleost fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 20(1): 101-121.
- Hastings, P. A., 1989. Protogynous hermaphroditism in *Paralabrax maculatofasciatus* (Pisces: Serranidae). *Copeia*, 1: 184-188.
- Hesp, S. A., I. C. Potter & N. G. Hall, 2004. Reproductive biology and protandrous hermaphroditism in *Acanthopagrus latus*. *Environmental Biology of Fishes*, 70(3): 257-272.
- Hixon, M. A., D. W. Johnson & S. M. Sogard, 2013. BOFFFFs: on the importance of conserving old-growth age structure in fishery populations. *ICES Journal of Marine Science*, 71(8): 2171-2185.
- Howard, J., 2012. *Spawning Aggregations in Reef Fishes; Ecological and Evolutionary Processes*. 85-116. In: Sadovy, Y. & P. L. Colin (Eds.), *Reef Fish Spawning Aggregations: Biology, Research and Management*. Springer. New York.

- Hunter, J. R., 1992. Fecundity, spawning and maturity of female Dover sole *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumption and precision. *Fish. Bull.*, 90: 101-128.
- İlkyaz, A. T., G. Metin, O. Soykan & H. T. Kinacigil, 2018. Spawning Season, First Maturity Length and Age of 21 Fish Species from the Central Aegean Sea, Turkey. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 18(1): 211-216.
- Kamler, E., 2005. Parent–egg–progeny relationships in teleost fishes: an energetics perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 15(4): 399.
- Kjesbu, O. S., P. R. Witthames, P. Solemdal & M. G. Walker, 1998. Temporal variations in the fecundity of Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua*) in response to natural changes in food and temperature. *Journal of Sea Research*, 40(3-4): 303-321.
- Knoff, M., S. C. Cohen, M. Q. Cárdenas, J. M. Cárdenas-Callirgos & D. C. Gomes, 2015. A new species of diplectanid (Monogenoidea) from *Paranthias colonus* (Perciformes, Serranidae) off Peru. *Parasite*, 22: 1-6.
- Lambert, Y., 2008. Why should we closely monitor fecundity in marine fish populations. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 41: 93-106.
- Lampert, K. P. & M. Scharl, 2008. The origin and evolution of a unisexual hybrid: *Poecilia formosa*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1505): 2901-2909.
- Lee, R. F., W. Hagen & G. Kattner, 2006. Lipid storage in marine zooplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 307: 273-306.
- Leite, J. R., M. O. Freitas, E. G. Sanches, M. L. M. Gomes, M. Hostim-Silva & K. S. Cole, 2016. Rediscovering hermaphroditism in Grammatidae with the description of the testicular gland in Brazilian Basslet *Gramma brasiliensis*. *Brazilian Journal of Biology*, 76(3): 743-749.

- Leonard, J. L., 2006. Sexual selection: lessons from hermaphrodite mating systems. *Integrative and Comparative Biology*, 46(4): 349-367.
- Levin, P. S. & C. B. Grimes, 2002. *Reef fish ecology and grouper conservation and management*. 377-390. In: Sale, P. F. (Ed.), *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Academic Press. Amsterdam.
- Liu, M. & Y. Sadovy, 2004. The influence of social factors on adult sex change and juvenile sexual differentiation in a diandric, protogynous epinepheline, *Cephalopholis boenak* (Pisces, Serranidae). *Journal of Zoology*, 264(3): 239-248.
- Lowerre-Barbieri, S. K., K. Ganas, F. Saborido-Rey, H. Murua & J. R. Hunter, 2011. Reproductive timing in marine fishes: variability, temporal scales, and methods. *Marine and Coastal Fisheries*, 3(1): 71-91.
- Luers, M. A., E. E. DeMartini & R. L. Humphreys, 2018. Seasonality, sex ratio, spawning frequency and sexual maturity of the opakapaka *Pristipomoides filamentosus* (Perciformes: Lutjanidae) from the Main Hawaiian Islands: fundamental input to size-at-retention regulations. *Marine and Freshwater Research*, 69(2): 325-335.
- Madhu, K. & R. Madhu, 2006. Protandrous hermaphroditism in the clown fish *Amphiprion percula* from Andaman and Nicobar islands. *Indian Journal of Fisheries*, 53(4): 373-382.
- Maldonado-García, M., V. Gracia-López, M. Kiewek-Martínez, M. Carrillo & S. Zanuy, 2018. Reproductive cycle of leopard grouper *Mycteroperca rosacea* (Streets, 1877) held in captivity: relationship between gonad development and sex steroid concentration. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 46(1): 83-90.

- Manabe, H., M. Ishimura, A. Shinomiya & T. Sunobe, 2007. Field evidence for bi-directional sex change in the polygynous gobiid fish *Trimma okinawae*. *Journal of fish biology*, 70(2): 600-609.
- Mbizi-Jiri, Z., L. Marufu, S. Muyambo & O. Jiri, 2018. Aspects of the reproductive biology of *Oreochromis macrochir* (Boulenger) and *Oreochromis niloticus* (L.)(Cichlidae) in Lake Chivero, Zimbabwe. *Southern Africa Journal of Education, Science & Technology*, 3(1): 19-31.
- McBride, R. S., S. Somarakis, G. R. Fitzhugh, A. Albert, N. A. Yaragina, M. J. Wuenschel, A. Alonso-Fernández & G. Basilone, 2015. Energy acquisition and allocation to egg production in relation to fish reproductive strategies. *Fish and Fisheries*, 16(1): 23-57.
- McCormick, M. I., 2016. Protogyny in a tropical damselfish: females queue for future benefit. *PeerJ*, 4: e2198. doi: doi.org/10.7717/peerj.2198
- Mendoza-Cruz, M., I. Valles-Vega, H. Lozano-Cobo, M. C. Gómez del Prado-Rosas & P. N. C. Castro-Moreno, 2013. Parasite fauna of *Paranthias colonus* (valenciennes, 1846) from El Sargento, Baja California Sur, Mexico. *Neotropical Helminthology*, 7(1): 13-28.
- Molloy, P. P., N. B. Goodwin, I. M. Côté, J. D. Reynolds & M. J. Gage, 2007. Sperm competition and sex change: a comparative analysis across fishes. *Evolution*, 61(3): 640-652.
- Morris, A. V., C. M. Roberts & J. P. Hawkins, 2000. The threatened status of groupers (Epinephelinae). *Biodiversity & Conservation*, 9(7): 919-942.
- Munday, P. L., 2002. Bi-directional sex change: testing the growth-rate advantage model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(3): 247-254.
- Munday, P. L., P. M. Buston & R. R. Warner, 2006a. Diversity and flexibility of sex-change strategies in animals. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(2): 89-95.

- Munday, P. L., J. W. White & R. R. Warner, 2006b. A social basis for the development of primary males in a sex-changing fish. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1603): 2845-2851.
- Munro, A. D., A. P. Scott & T. J. Lam, 1990. *Reproductive seasonality in teleosts: environmental influences*. PCRC press. Boca Ratón, Florida.
- Muñoz, R. C. & R. R. Warner, 2003. A new version of the size-advantage hypothesis for sex change: incorporating sperm competition and size-fecundity skew. *The American Naturalist*, 161(5): 749-761.
- Murua, H., G. Kraus, F. Saborido-Rey, P. Witthames, A. Thorsen & S. Junquera, 2003. Procedures to estimate fecundity of marine fish species in relation to their reproductive strategy. *Journal of Northwest Atlantic fishery science*, 33: 33-54.
- Murua, H. & F. Saborido-Rey, 2003. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic fishery science*, 33(1): 23-31.
- Musa, A. & A. S. Bhuiyan, 2007. Fecundity on *Mystus bleekeri* (Day, 1877) from the River Padma Near Rajshahi City. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 7(2): 161-162.
- Mustafa, S., M. H. Hajini, S. Senoo & A. Y. S. Kian, 2015. Conditioning of broodstock of tiger grouper, *Epinephelus fuscoguttatus*, in a recirculating aquaculture system. *Aquaculture Reports*, 2: 117-119.
- Mylonas, C. C., M. Papadaki & P. Divanach, 2003. Seasonal changes in sperm production and quality in the red porgy *Pagrus pagrus* (L.). *Aquaculture Research*, 34(13): 1161-1170.

- Nagahama, Y., 1983. *The Functional Morphology of Teleost Gonads*. 223-265. In: Hoar, W. S., D. J. Randall & E. M. Domnaldson (Eds.), *Fish physiology* (Vol. 9). Academic Press New York. London.
- Nakamura, M., T. Kobayashi, X. T. Chang & Y. Nagahama, 1998. Gonadal sex differentiation in teleost fish. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 281(5): 362-372.
- Nelson, R. S., C. S. Manooch & D. L. Mason, 1986. *Ecological effects of energy development on reef fish of the Flower Garden Banks: Reef fish bioprofiles*. . 251. Final report. Southeast Fish. Cent. Beaufort Lab., Natl. Mar. Fish. Serv., NOAA, Beaufort, NC 28516-9722.
- Niparajá & ProNatura Noroeste AC, 2015. *Información para el Manejo. Resumen de resultados del monitoreo pesquero. Zona costera Agua Verde y La Paz, B. C. S. México 2011-2013*.
- Oda, D. L., R. J. Lavenberg & J. M. Rounds, 1993. Reproductive biology of three California species of *Paralabrax* (Pisces: Serranidae). *CalCOFI Rep*, 34: 122-132.
- Ohta, I. & A. Ebisawa, 2015. Reproductive biology and spawning aggregation fishing of the white-streaked grouper, *Epinephelus ongus*, associated with seasonal and lunar cycles. *Environmental Biology of Fishes*, 98(6): 1555-1570.
- Ohta, I. & A. Ebisawa, 2016. Age-based demography and sexual pattern of the white-streaked grouper, *Epinephelus ongus* in Okinawa. *Environmental Biology of Fishes*, 99(10): 741-751.
- Okumura, S., 2001. Evidence of sex reversal towards both directions in reared red spotted grouper *Epinehpelus akaara*. *Fisheries science*, 67(3): 535-537.

- Ota, K., T. Kobayashi, K. Ueno & T. Gojobori, 2000. Evolution of heteromorphic sex chromosomes in the order Aulopiformes. *Gene*, 259(1): 25-30.
- Özen, M. R. & B. A. Balci, 2011. Reproductive characteristics of dusky grouper (*Epinephelus guaza*, Linnaeus, 1758) in Antalya Bay of Eastern Mediterranean. *Pak Vet J*, 31(3): 215-218.
- Parrish, C. C., 2013. Lipids in marine ecosystems. *ISRN Oceanography*, 2013: 2-16.
- Posada, J., 1996. *Life-history, reproductive biology and sexual pattern of the creole fish, Paranthias furcifer, (Valenciennes, 1828) (Pisces: Serranidae)*. Ph.D. Thesis. University of Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico. 210 p.
- Ravaglia, M. A. & M. C. Maggese, 1995. Melano-macrophage centres in the gonads of the swamp eel, *Synbranchus marmoratus* Bloch, (Pisces, Synbranchidae): histological and histochemical characterization. *Journal of Fish Diseases*, 18(2): 117-125.
- Rey, M., S. I. Bezzi, G. A. Verazay & J. Oribe Stemmer, 1996. Areas de veda para la protección de los juveniles de merluza (*Merluccius hubbsi*) en la zona común de pesca, hasta diciembre de 1993. *Frente Marítimo*, 16: 7-27.
- Rhodes, K., B. Taylor, D. Hernandez-Ortiz & J. Cuetos-Bueno, 2016. Growth and reproduction of the highfin grouper *Epinephelus maculatus*. *Journal of fish biology*, 88(5): 1856-1869.
- Rhodes, K. L., J. McIlwain, E. Joseph & R. S. Nemeth, 2012. Reproductive movement, residency and fisheries vulnerability of brown-marbled grouper, *Epinephelus fuscoguttatus* (Forsskål, 1775). *Coral Reefs*, 31(2): 443-453.
- Rickman, S. J., N. K. Dulvy, S. Jennings & J. D. Reynolds, 2000. Recruitment variation related to fecundity in marine fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(1): 116-124.

- Robertson, D. R., 1972. Social control of sex reversal in a coral-reef fish. *Science*, 177(4053): 1007-1009.
- Robertson, D. R., 1990. Differences in the seasonalities of spawning and recruitment of some small neotropical reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 144(1): 49-62.
- Robin, R. C., 1995. Groupers of the World (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae). An Annotated and Illustrated Catalogue of the Grouper, Rockcod, Hind, Coral Grouper and Lyretail Species Known to Date. *Bulletin of Marine Science*, 56(1): 346-347.
- Robinson, J., R. Aumeeruddy, T. L. Jörgensen & M. C. Öhman, 2008. Dynamics of camouflage (*Epinephelus polyphekadion*) and brown marbled grouper (*Epinephelus fuscoguttatus*) spawning aggregations at a remote reef site, Seychelles. *Bulletin of Marine Science*, 83(2): 415-431.
- Rodríguez Gutiérrez, M., 1992. *Técnicas de evaluación cuantitativa de la madurez gonádica en peces*. PAGT S.A. Distrito Federal, México.
- Russell, M. W., Y. Sadovy, B. E. Erisman, R. J. Hamilton, B. E. Luckhurst & R. S. Nemeth, 2014. *Status Report–World’s Fish Aggregations 2014*. . 2. Science and Conservation of Fish Aggregations, California, USA. International Coral Reef Initiative. California, USA.
- Sabatini, M., 2004. Características ambientales, reproducción y alimentación de la merluza (*Merluccius hubbsi*) y la anchoíta (*Engraulis anchoita*) en su habitat reproductivo patagónico. Síntesis y perspectivas. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 16: 5-25.
- Sadovy, Y. & M. L. Domeier, 2005. Perplexing problems of sexual patterns in the fish genus *Paralabrax* (Serranidae, Serraninae). *Journal of Zoology*, 267(2): 121-133.

- Sadovy, Y. & M. Liu, 2008. Functional hermaphroditism in teleosts. *Fish and Fisheries*, 9(1): 1-43.
- Sadovy, Y. & D. Y. Shapiro, 1987. Criteria for the diagnosis of hermaphroditism in fishes. *Copeia*, 1: 136-156.
- Sáenz–Arroyo, A., C. M. Roberts, J. Torre & M. Cariño-Olvera, 2005. Using fishers' anecdotes, naturalists' observations and grey literature to reassess marine species at risk: the case of the Gulf grouper in the Gulf of California, Mexico. *Fish and Fisheries*, 6(2): 121-133.
- SAGARPA, 2008. Acuerdo por el que se establece veda temporal para la captura de las especies de lobina y bagre en las aguas continentales de jurisdicción federal de los diferentes embalses del Estado de Chihuahua. *Diario Oficial*: 66-96.
- SAGARPA, 2014. Acuerdo por el que se da a conocer el Plan de Manejo Pesquero de Mero (*Epinephelus morio*) y especies asociadas en la Península de Yucatán. *Diario Oficial*: Primera Sección.
- Sakakura, Y., K. Soyano, D. L. Noakes & A. Hagiwara, 2006. Gonadal morphology in the self-fertilizing mangrove killifish, *Kryptolebias marmoratus*. *Ichthyological Research*, 53(4): 427-430.
- Sala, E., O. Aburto-Oropeza, G. Paredes & G. Thompson, 2003. Spawning aggregations and reproductive behavior of reef fishes in the Gulf of California. *Bulletin of Marine Science*, 72(1): 103-121.
- Sala, E., O. Aburto-Oropeza, M. Reza, G. Paredes & L. G. López-Lemus, 2004. Fishing down coastal food webs in the Gulf of California. *Fisheries*, 29(3): 19-25.
- Salinas-de-León, P., A. Bertolotti, C. Chong-Montenegro, M. Gomes-Do-Régo & R. Preziosi, 2017. Reproductive biology of the Endangered white-spotted

- sand bass *Paralabrax albomaculatus* endemic to the Galapagos Islands. *Endangered Species Research*, 34: 301-309.
- Samoilys, M. A., 2000. *Reproductive dynamics of an exploited serranid on the Great Barrier Reef*. Ph.D. Thesis. James Cook University, Queensland, Australia. 106 p.
- Scott, S. G. & N. W. Pankhurst, 1992. Interannual variation in the reproductive cycle of the New Zealand snapper *Pagrus auratus* (Bloch & Schneider)(Sparidae). *Journal of fish biology*, 41(5): 685-696.
- Schemmel, E., M. Donovan, C. Wiggins, M. Anzivino & A. Friedlander, 2016. Reproductive life history of the introduced peacock grouper *Cephalopholis argus* in Hawaii. *Journal of fish biology*, 89(2): 1271-1284.
- Schönhofen-Longoni, L., J. Giora & C. Bernhardt Fialho, 2018. Development of secondary sexual characters and their relationship to ontogeny and seasonal reproductive period in *Hyphessobrycon igneus* (Ostariophysi: Characiformes). *Journal of fish biology*, 92(1): 131-149.
- Shangguan, B. & L. W. Crim, 1999. Seasonal variations in sperm production and sperm quality in male winter flounder, *Pleuronectes americanus*: the effects of hypophysectomy, pituitary replacement therapy, and GnRH-A treatment. *Marine Biology*, 134(1): 19-27.
- Smith, C. L., 1975. *The evolution of hermaphroditism in fishes*. 295-310. In: Reinboth, R. (Ed.), *Intersexuality in the animal kingdom*. Springer-Verlag. Berlin.
- Smith, C. L. & P. H. Young, 1966. Gonad structure and reproductive cycle of kelp bass *Paralabrax clathratus* (Girard) with comments on relationships of serranid genus *Paralabrax*. *California Fish and Game*, 52(4): 283.

- Stockley, P., M. J. G. Gage, G. A. Parker & A. P. Møller, 1997. Sperm competition in fishes: the evolution of testis size and ejaculate characteristics. *The American Naturalist*, 149(5): 933-954.
- Strüssmann, C. A. & M. Nakamura, 2002. Morphology, endocrinology, and environmental modulation of gonadal sex differentiation in teleost fishes. *Fish physiology and biochemistry*, 26(1): 13-29.
- Sulak, K. J., C. A. Wenner, G. R. Sedberry & L. V. Guelpen, 1985. The life history and systematics of deep-sea lizard fishes, genus *Bathysaurus* (Synodontidae). *Canadian Journal of Zoology*, 63(3): 623-642.
- Sullivan, C. V., D. L. Berlinsky & R. G. Hodson, 1997. *Reproduction*. 11-73. In: Harrel, R. M. (Ed.), *Striped bass and other Morone culture*. Elsevier Science. New York.
- Tanaka, H., K. Hirose, K. Nogami, K. Hattori & N. Ishibashi, 1990. Sexual maturation and sex reversal in red spotted grouper, *Epinephelus akaara*. *Bull. Natl. Res. Inst. Aquacult.*, 17: 1-15.
- Tao, J., D. He, M. J. Kennard, C. Ding, S. E. Bunn, C. Liu, Y. Jia, R. Che & Y. Chen, 2018. Strong evidence for changing fish reproductive phenology under climate warming on the Tibetan Plateau. *Global change biology*. doi: 10.1111/gcb.14050
- Taylor, R. G. & M. D. Murphy, 1992. Reproductive biology of the swordfish *Xiphias gladius* in the Straits of Florida and adjacent waters. *Fishery Bulletin*, 90(4): 809-816.
- Thomson, D. A., L. T. Findley & A. N. Kerstitch, 2000. *Reef fishes of the Sea of Cortez: the rocky-shore fishes of the Gulf of California* (2 ed. Vol. 44). PUniversity of Texas Press. Austin.

- Thomson, D. A., L. T. Findley & A. N. Kerstitch, 2010. *Reef fishes of the Sea of Cortez: The rocky-shore fishes of the Gulf of California* (Vol. 44). PUniversity of Texas Press.
- Thurman, P. E., R. S. McBride, K. J. Sulak & G. D. Dennis III, 2004. *Age & reproduction in three reef-dwelling serranid fishes of the northeastern Gulf of Mexico outer continental shelf: *Pronotoqrammus martinicensis*, *Hemanthias vivanus* & *Serranus phoebe* (with preliminary observations on the Pomacentrid fish, *Chromis enchrysurus*)*. 2004-5162. USGS Scientific Investigation Report.
- Tobin, A., L. Currey & C. Simpfendorfer, 2013. Informing the vulnerability of species to spawning aggregation fishing using commercial catch data. *Fisheries Research*, 143: 47-56.
- Trott, T. M., 2006. Preliminary analysis of age, growth, and reproduction of coney (*Cephalopholis fulva*) at Bermuda. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 57: 385-400.
- Tsuboi, M. & Y. Sakai, 2016. Polygamous mating system and protogynous sex change in the gobiid fish *Fusigobius neophytus*. *Journal of Ethology*, 34(3): 263-275.
- Tyler-Jedlund, A. J. & J. J. Torres, 2015. Age, growth, and reproduction of the littlehead porgy, *Calamus proridens*, from the eastern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 91(2): 101-123.
- Tyler, C. R. & J. P. Sumpter, 1996. Oocyte growth and development in teleosts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 6(3): 287-318.
- Wang, N., F. Teletchea, P. Kestemont, S. Milla & P. Fontaine, 2010. Photothermal control of the reproductive cycle in temperate fishes. *Reviews in Aquaculture*, 2(4): 209-222.

- Warner, R. R., 1984. Mating behavior and hermaphroditism in coral reef fishes. *American Scientist*, 72(2): 128-136.
- Whiteman, E. A., C. A. Jennings & R. S. Nemeth, 2005. Sex structure and potential female fecundity in a *Epinephelus guttatus* spawning aggregation: applying ultrasonic imaging. *Journal of fish biology*, 66(4): 983-995.
- Wingfield, J. C., 2008. Organization of vertebrate annual cycles: implications for control mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1490): 425-441.
- Wittenrich, M. L. & P. L. Munday, 2005. Bi-directional sex change in coral reef fishes from the family Pseudochromidae: an experimental evaluation. *Zoological science*, 22(7): 797-803.
- Wootton, R. J. & C. Smith, 2014. *Reproductive biology of teleost fishes*. PJohn Wiley & Sons. Oxford, United Kingdom.
- Wu, G. C. & C. F. Chang, 2013. The switch of secondary sex determination in protandrous black porgy, *Acanthopagrus schlegeli*. *Fish physiology and biochemistry*, 39(1): 33-38.

9. Anexos

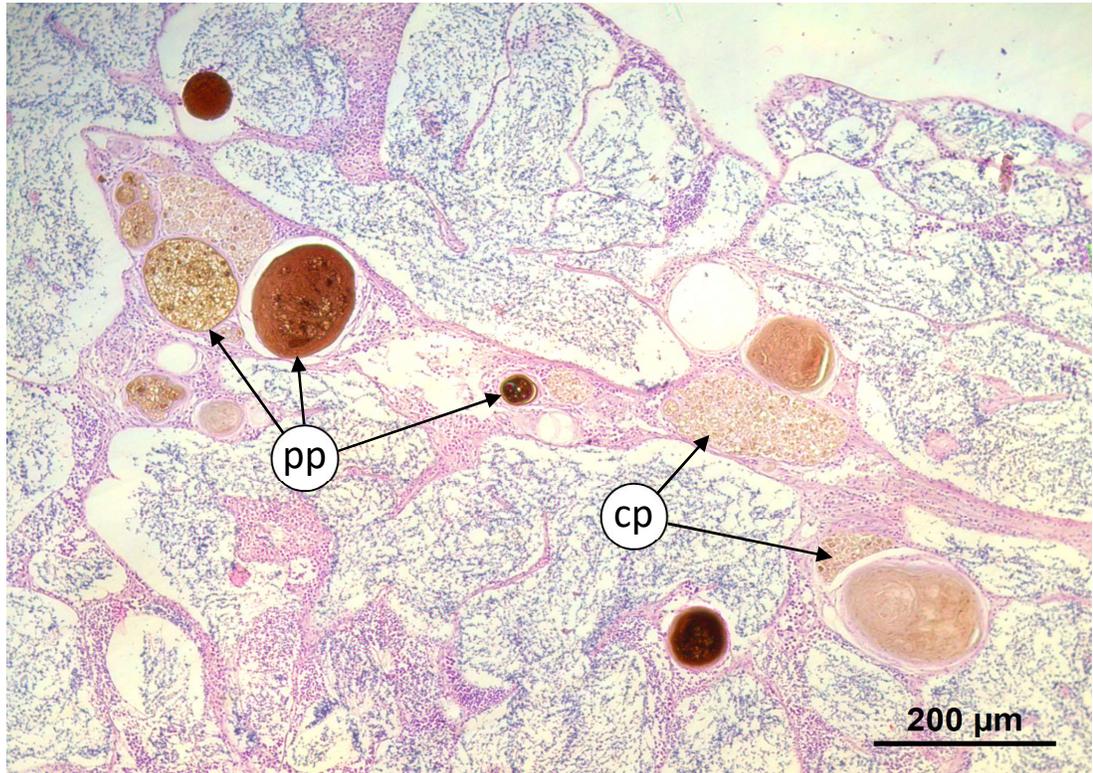
Anexo 1. Tiempos de inmersión para el procesamiento histológico de las gónadas de *Cephalopholis colonus*. Abreviaciones: 70, 96 y 100: concentraciones de alcohol (%); h: horas; min: minutos; OH-HE: mezcla 1:1 de alcohol-*HemoDe*®; HE: *HemoDe*®; HE-PA: mezcla 1:1 de *HemoDe*®- *paraplast*®; PA I, PA II, PA III y PA IV: pasos de *paraplast*® 100%.

Proceso	Reactivo	Tiempo de inmersión
Deshidratación	70	1 h
	96 I	1 h
	96 II	1 h
	96 III	1 h
	100 I	1 h
	100 II	1 h
	100 III	1 h
Aclarado	OH-HE	10 min
	HE I	5 min
	HE II	5 min
	HE III	5 min
Inclusión	HE-PA	15 min
	PA I	1 h
	PA II	2 h
	PA III	2 h
	PA IV	2 h

Anexo 2. Tiempos de inmersión para el proceso de tinción con hematoxilina-eosina.

Proceso	Solución	<i>Tiempo de inmersión</i>
Desparafinado	HemoDe®	3 minutos
	HemoDe®	3 minutos
	HemoDe®	3 minutos
Hidratación	Alcohol 96 I	3 minutos
	Alcohol 96 II	3 minutos
	Alcohol 70 I	3 minutos
	Alcohol 70 II	3 minutos
	Agua	1 minuto
Tinción	Hematoxilina	8 minutos
	Agua corriente	1 minuto
	Alcohol ácido	1 segundo
	Agua corriente	5 segundos
	Agua Amoniacal	2 minutos
	Agua corriente	1 minuto
	Eosina Y	30 segundos
Deshidratación	Alcohol 96	4 minutos
	Alcohol 100	3 minutos
	Alcohol 100	4 minutos
	HemoDe®	3 minutos
	HemoDe®	3 minutos
	HemoDe®	3 minutos

Anexo 3. Corte histológico de gónada masculina de *Cephalopholis colonus*. cp: cuerpos pardos; pp: posibles parásitos



Anexo 4 Nemátodo endoparásito en gónada masculina de *Cephalopholis colonus*.

