

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA SUR
Área Interdisciplinaria de Ciencias del Mar
Posgrado en Ciencias Marinas y Costeras



“Análisis Comparativo de la biología reproductiva y algunos aspectos de dinámica poblacional de *Lythrypnus dalli* (Gilbert,1890) y *L. pulchellus* (Ginsburg,1938) (Perciformes: Gobiidae) en la Bahía de La Paz, B.C.S.”

TESIS

Como Requisito Para Obtener el Título de:
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

BIOL. MAR. MANUEL CALDERÓN PARRA



UABCS

Posgrado en Ciencias Marinas y Costeras

BIOLOGÍA MARINA
Plan de Estudios Acreditado
CIMACO
PNP

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA SUR
comprometidos con la comunidad

Fecha: 2 de Diciembre del 2008.

M. EN C. MARTHA VICENCIO AGUILAR
ENCARGADA DEL DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA MARINA
PRESENTE.

Los abajo firmantes comunicamos a Usted, que habiendo revisado el trabajo de Tesis que realizó:

Biol. Mar. Manuel Calderón Parra

Con el Titulo: "Análisis comparativo de la biología reproductiva y algunos aspectos de dinámica poblacional de *Lythrypnus dalli* (Gilbert,1980) y *L. pulchellus* (Ginsburg,1938)

(Perciformes: Gobiidae) en la Bahía de La Paz, B.C.S."

Otorgamos nuestro voto aprobatorio y consideramos que dicho Trabajo está listo para su defensa a fin de obtener el grado de Maestro en Ciencias, con orientación en Manejo Sustentable dentro del Posgrado en Ciencias Marinas y Costeras (CIMACO).

Dr. Oscar Arispe Covarrubias

Nombre Completo

Firma

Presidente

Dr. Eduardo F. Balart Páez

Nombre Completo

Firma

Secretario

Dr. Héctor Reves Bonilla

Nombre Completo

Firma

Vocal

Dr. Luis Hernandez Moreno

Nombre Completo

Firma

Suplente

M. en C. Ma. del Carmen

Rodríguez Jaramillo

Nombre Completo

Firma

Suplente

Dr. Eduardo F. Balart Páez

Nombre Completo

Firma

Director

C.c.p. Sergio Flores Ramírez Ph.D., Responsable de CIMACO.
c.c.p. Archivo

EN MEMORIA DE:

Luchy

Cuando dormiste comprendí:

Tu ausencia física duele,
La ausencia de tu voz daña mis oídos,
Sin tu mirada, mi presencia es menos,
Sentir un abrazo tuyo era mágico y extraordinario
Ahora, escapa de mi realidad.

En este momento quisiera que estuvieras aquí. No estás físicamente, se que me acompañas, lo has hecho desde el momento que escapaste de este mundo, de mi realidad. Ahora estas en mí, en silencio, eres luz y energía, maravillosamente puedes volar y abrazarme con tus alas. Discúlpame, en ocasiones me ciego y dejo de lado mis sueños. De alguna forma consigues sacarme de mi letargo, me recuerdas.... solo te permiten visitarme en sueños. Te pido sigas formando parte de mis sueños, de este sueño. Sigue enviando señales y mensajes que me permitan saber de ti.

*"Por más lejos que salga de este mundo,
Más allá del sueño, de nuestra piel,
Donde no hay nada.....solo nuestros espíritus....
Siempre podremos encontrarnos..."*

† L.C.C.P.

AGRADECIMIENTOS

A mis Padres: Jesús Calderón Manríquez y Luz Ma. Parra Herrera, y Hermanos: Luz del Carmen Calderón Parra, Ma. Isabel Calderón Parra y Jesús Calderón Parra; por seguir unidos y saber que juntos casi todo tiene solución. Y con cariño para ese rayito de vida: Luz Jimena.

Al Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento otorgado al proyecto 35103-V "*Peces crípticos asociados a coral, rocas y estructuras artificiales: un análisis comparativo*", a cargo del Dr. Eduardo Balart Páez del CIBNOR, del cual deriva parte de este trabajo de tesis. A la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), por el apoyo otorgado al proyecto CT001, a cargo del Dr. Eduardo Balart Páez y Dr. Alfredo Ortega Rubio del CIBNOR, del cual deriva parte de este trabajo de tesis.

Al Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado a través de una beca que me permitió cursar la Maestría en la Universidad Autónoma de Baja California Sur.

A la Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS) por los cursos y las facilidades durante el desarrollo de Maestría en el programa de CIMACO. Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), por el apoyo con recursos e instalaciones, especialmente a través del Laboratorio de Necton, la Colección Ictiológica, Laboratorio de Histología e Histoquímica, y Laboratorio de Buceo y Embarcaciones, así como por el proyecto 910-0 y EP3 para el desarrollo de la investigación.

A mi director de tesis, Dr. Eduardo F. Balart Páez (CIBNOR), por su profesionalismo y tiempo dedicado a la orientación y desarrollo de este trabajo, por sus comentarios objetivos y gran paciencia que permitieron avanzar constructivamente durante el desarrollo de esta investigación y llegar finalmente a la meta.

Al comité tutorial y revisor, Dr. Héctor Reyes Bonilla, Dr. Oscar Arispe Covarrubias, Dr. Luis Hernández Moreno y M. en C. Ma. Del Carmen Jaramillo, por sus revisiones, sugerencias y comentarios acertados durante todo el proceso, y las correcciones y recomendaciones para la integración e interpretación de la información generada en esta investigación.

Al Dr. Juan Antonio De Anda Montañez, por su amistad y gran ayuda en los análisis de dinámica poblacional. A la M. en C. Ma. del Carmen Jaramillo y Ma. Eulalia Meza Chávez por su amabilidad y profesionalismo dedicado durante el procesamiento histológico de las muestras; agradecerles en especial, la transmisión de los conocimientos y técnicas histológicas utilizadas en este trabajo. A la Ma. en C. Lucía Campos Dávila, por su apoyo y facilidades brindadas durante el trabajo de laboratorio. Al personal de apoyo técnico del CIBNOR y asociados a los proyectos de investigación, M. en C. Horacio Bervera, Juan José Ramírez, Mario Cota, M. en C. Ismael Mascareñas Osorio, M. en C. Alfredo Zayas Álvarez, Dr. Luis Hernández Moreno y Dr. Eduardo F. Balart, por el apoyo en el trabajo de campo y obtención de muestras.

A mi compadre: M. en C. Ismael Mascareñas Osorio, momentos felices y más difíciles de mi vida y la de mi familia. Un sincero reconocimiento Hermano.

ÍNDICE

	Página
Lista de Tablas.....	i
Lista de Figuras.....	ii
RESUMEN.....	vi
INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES.....	3
JUSTIFICACIÓN.....	5
HIPÓTESIS.....	6
OBJETIVOS.....	6
ÁREA DE ESTUDIO.....	7
METODOLOGÍA.....	9
RESULTADOS.....	19
DINÁMICA POBLACIONAL	
Estructura de tallas de <i>Lythrypnus dalli</i>.....	19
Estructura de tallas de <i>L. pulchellus</i>.....	24
Parámetros de crecimiento.....	28
Relación Longitud-Peso.....	31
Curvas de crecimiento de von Bertalanffy convertida en peso.....	32
Estructura de edades relativas.....	34
Mortalidad total.....	35
BIOLOGÍA REPRODUCTIVA	
Caracteres sexuales externos y proporción sexual.....	36
Tallas y pesos por sexo funcional.....	38

Análisis histológico.....	42
Evidencia de hermafroditismo.....	42
Fase hembra: Estadios ováricos y tipos de ovocitos.....	42
Fase Macho: Clases reproductivas en machos (tejido espermático).....	51
Ciclo reproductivo.....	56
Distribución de estadios de madurez con la talla.....	57
Talla de primera madurez.....	60
Cambio generacional promedio.....	62
DISCUSIÓN.....	63
CONCLUSIONES.....	73
ANEXO I.....	83
ANEXO II.....	84

LISTA DE TABLAS

	Página
<p>Tabla I. Número de individuos (n) obtenidos por periodo (2005-2006) para <i>L. dalli</i>. Se presentan medidas de tendencia central: media, moda, y medidas de dispersión: Varianza (σ); así como tallas máximas y mínimas (LT mm).....</p>	23
<p>Tabla II. Número de individuos (n) por cada periodo (2005-2006) para <i>L. pulchellus</i>. Se presentan medidas de tendencia central: media, moda, y medidas de dispersión: Varianza (σ); así como tallas máximas y mínimas (LT mm).....</p>	28
<p>Tabla III. Proporción de sexos por mes en <i>L. dalli</i> en Punta Diablo, Bahía de La Paz, B.C.S.....</p>	37
<p>Tabla IV. Proporción de sexo por mes en <i>L. pulchellus</i> en Punta Diablo, Bahía de La Paz, B.C.S.....</p>	38
<p>Tabla V. Pruebas t' Cochran para la diferencia del diámetro promedio (μm) de los tipos de ovocitos <i>L. dalli</i> y <i>L. pulchellus</i>.....</p>	49
<p>Tabla VI. Estimación del cambio generacional promedio [CGP] para <i>L. dalli</i> (a) y <i>L. pulchellus</i> (b). La determinación de CGP se realizó empleando las edades relativas de cada factor, utilizando la ecuación de Von Bertalanffy para la conversión de talla a edad. TMP = edad de madurez poblacional de las hembras; TMM = Edad de la hembra madura mas longeva.....</p>	62
<p>Tabla VII. Parámetros estimados en diferentes especies de Gobiidae marinos. Fuentes= 1: Hernaman y Munday, 2005; 2: Depczynsky y Belwood 2006 ; 3: Kritzer, 2002; 4: Fabi y Giannetti, 1985; 5: Azevedo y Simas, 2006; 6: Fonds, 1973; 7: La Mesa, 2001; 8: La Mesa, 1999; 9: Iglesias et al., 1997; 10: este estudio.....</p>	66

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Ubicación de el área de estudio “Punta Diablo”: 24°18’45.02” latitud norte y 110°20’11.01” de longitud oeste, dentro de la Bahía de La Paz, B.C.S.....	8
Figura 2. Distribución de tallas (LT mm) de <i>L. dalli</i> presentes en los muestreos de Punta Diablo, Bahía de La Paz, B.C.S. a) 2005, b) 2006 y c) 2005-2006.....	20
Figura 3. Distribución mensual de frecuencias de tallas (LT mm) de <i>L. dalli</i> , en porcentaje, durante 2005 en Punta Diablo, Bahía de La Paz, B.C.S.....	21
Figura 4. Distribución mensual de frecuencias de tallas (LT mm) de <i>L. dalli</i> , en porcentaje, durante 2006 en Punta Diablo, Bahía de La Paz, B.C.S.....	22
Figura 5. Estructura de tallas (LT mm) de <i>L. pulchellus</i> presentes en Punta Diablo, Bahía de La Paz, B.C.S. a) 2005, b) 2006 y c) 2005-2006.....	25
Figura 6. Distribución mensual de frecuencias de tallas (LT mm) de <i>L. pulchellus</i> , en porcentaje, durante 2005 en Punta Diablo, Bahía de La Paz, B.C.S.....	26
Figura 7. Distribución mensual de frecuencias de tallas (LT en mm) de <i>L. pulchellus</i> , en porcentaje, durante 2006 en Punta Diablo, Bahía de La Paz, B.C.S....	27
Figura 8. Distribuciones mensuales de frecuencias de tallas y curvas de crecimiento ajustadas a la progresión modal detectada por la rutina ELEFAN I. Los puntos negros marcan las frecuencias valoradas por el ajuste del modelo. a) <i>L. dalli</i> y b) <i>L. pulchellus</i>	29
Figura 9. Gráficos de von Bertalanffy utilizados para el cálculo de T0. a) <i>L. dalli</i> , b) <i>L. pulchellus</i>	30
Figura 10. Curvas de crecimiento individual de von Bertalanffy. Las flechas indican la edad relativa correspondiente a la talla máxima observada para cada especie, y las líneas punteadas corresponden a la L_{∞} estimada por la rutina ELEFAN I. a) <i>L. dalli</i> ; b) <i>L. pulchellus</i>	31
Figura 11. Relación longitud-peso. a) <i>L. dalli</i> ; b) <i>L. pulchellus</i>	32
Figura 12. Curvas de crecimiento en peso de von Bertalanffy. a) <i>L. dalli</i> ; b) <i>L. pulchellus</i>	33

Figura 13. Estructuras de edades relativas, en meses, durante el periodo 2005-2006. a) <i>L. dalli</i> ; b) <i>L. pulchellus</i>	34
Figura 14. Curvas de sobrevivencia para <i>L. dalli</i> y <i>L. pulchellus</i>	35
Figura 15. Micrografías de la papila urogenital. a) Papila característica de macho, aumento: 15x; b) radios prolongados de la primera aleta dorsal en machos, aumento: 2x; c) papila característica de hembra, aumento 15x; d) papila no desarrollada, aumento: 15x.....	36
Figura 16. Frecuencia de la distribución de tallas de sexos funcionales para <i>L. dalli</i> . Individuos indiferenciados (barras blancas), Hembras funcionales (barras grises) y machos funcionales (barras negras); correspondientes al periodo junio 2005 – noviembre 2006.....	39
Figura 17. Longitud promedio mensual de hembras (línea punteadas) y machos (línea continua) de <i>L. dalli</i> correspondientes al periodo junio 2005- noviembre 2006.....	39
Figura 18. Peso promedio mensual de hembras (línea punteada) y machos (línea continua) de <i>L. dalli</i> correspondientes al periodo junio 2005- noviembre 2006.....	40
Figura 19. Frecuencia de la distribución de tallas de sexos funcionales para <i>L. pulchellus</i> durante el periodo junio 2005–noviembre 2005. Individuos indiferenciados (barras blancas), hembras funcionales (barras grises), y machos funcionales (barras negras).....	41
Figura 20. Longitud promedio mensual de hembras (línea punteadas) y machos (línea continua) de <i>L. pulchellus</i> durante el periodo junio 2005-octubre 2006.....	41
Figura 21. Peso promedio mensual de hembras (línea punteada) y machos (línea continua) de <i>L. dalli</i> correspondientes al periodo junio 2005- octubre 2006.....	42
Figura 22. Estadio I: Gónada inmadura, <i>L. dalli</i> . A) Ovocitos en crecimiento primario, B) Nucleolo cromatina, C) Perinucléolo temprano y D) Perinucléolo tardío. Aumento: A) = 30x; B),C) y D) = 120x. Escala: A)= 200 μm ; B), C) y D) = 50 μm	43
Figura 23. Estadio II: Madurando, <i>L. dalli</i> . A) Alvéolo cortical, B) Inclusión lipídica, C) Gránulo de vitelo temprano, y D) Gránulo de vitelo tardío. Aumento: A) y B) = 60x ; C) y D) = 30x. Escala: A) y B) = 100 μm ; C) y D) = 200 μm	44
Figura 24. Estadio III: Gónada madura, <i>L. dalli</i> . A) Gónada madura, B) Ovocitos maduros. Aumento: A) = 12x, B) = 30x.Escala: A) y B) = 200 μm	44

Figura 25. Estadio IV: Desove parcial, <i>L. dalli</i> . A) Gónada con ovocitos hidratados, B) Ovocito hidratado, C) Gónada con ovocitos hidratados y atresias, D) Ovocito en atresia, E) Gónada con folículos postovulatorios y F) Folículos postovulatorios. Aumento: A), C) y E) = 12x; B), E) y F) = 30x. Escala: A), B, C, D) y E) = 200 μm	45
Figura 26. Estadio I: Gónada inmadura, <i>L. pulchellus</i> . A) Ovocitos en crecimiento primario, B) Nucleolo cromatina, C) Perinucleólo temprano y D) Perinucleólo tardío. Aumento: A) = 30x; B),C) y D) = 120x. Escala: A)= 200 μm ; B), C) y D) = 50 μm	46
Figura 27. Estadio II: Madurando, <i>L. pulchellus</i> . A) Alvéolo cortical, B) Inclusión lipídica, C) Gránulo de vítelo temprano, y D) Gránulo de vítelo tardío. Aumento: A) y B) = 60x; C) y D) = 30x. Escala: A) y B) = 100 μm ; C) y D) = 200 μm	47
Figura 28. Estadio III: Gónada madura, <i>L. pulchellus</i> . A) Gónada madura, B) Ovocitos maduros. Aumento: A) = 12x, B) = 30x. Escala: A) y B) = 200 μm	47
Figura 29. Estadio IV: Desove parcial, <i>L. pulchellus</i> . A) Gónada con ovocitos hidratados, B) Ovocito hidratado, C) Gónada con ovocitos hidratados y atresias, D) Ovocito en atresia, E) Gónada con folículos postovulatorios y F) Folículos postovulatorios. Aumento: A), C) y E) = 12x; B), E) y F) = 30x. Escala: A), B, C, D) y E) = 200 μm	48
Figura 30. Tejido gonádico presente en hembras funcionales de A) <i>L. dalli</i> ; aumento: 30x y B) <i>L. pulchellus</i> ; aumento: 60x. En estas imágenes se aprecia el desarrollo simultáneo de : 1. Tejido ovárico [TO], con ovocitos en maduración [OM] y 2. Tejido espermático [TE], con espermias completamente desarrollados [Ez].....	49
Figura 31. Comparación del diámetro, en micras, de los tipos de ovocitos identificados en el desarrollo gonádico de <i>L. dalli</i> (línea continua) y <i>L. pulchellus</i> (línea punteada).....	50
Figura 32. Macho Clase II- maduración temprana, <i>L. dalli</i> . A) Se distingue epitelio germinal continuo [EGC] y ovocitos previtelogénicos viables [OPv]; aumento 30x. B) Espermatozoides conteniendo: Espermatozonias [EG], espermatozoides primarios [Ep], Espermatozoides secundarios [Es], Espermatozoides [Ed] y Espermatozoides [Ez]; aumento: 120x.....	52
Figura 33. Macho Clase IV- maduración avanzada, <i>L. dalli</i> . A) Lóbulo gonádico de macho funcional, se observa: Epitelio germinal discontinuo [EGD] y la estructura gonadal accesoria [EGA], típica de machos. Aumento: 12x. B) Estructura gonadal	

accesoria, conteniendo espermatozoos libres; aumento: 120x.....	53
Figura 34. Macho Clase II- maduración temprana, <i>L. pulchellus</i> . A) Se distingue epitelio germinal continuo [EGC] y ovocitos previtelogénicos viables [OPv]; aumento 30x. B) Espermatocistos conteniendo, espermatocitos primarios [Ep], Espermatocitos secundarios [Es], Espermatidas [Ed] y Espermatozoos [Ez]; aumento: 120x.....	54
Figura 35. Macho Clase IV- maduración avanzada, <i>L. pulchellus</i> . A) Lóbulo gonádico de macho funcional, se observa: Epitelio germinal discontinuo (EGD) y la estructura gonadal accesoria (EGA), típica de machos; aumento 30x. B) Estructura gonadal accesoria, conteniendo espermatozoos libres; aumento 180x.....	55
Figura 36. Variación mensual de los estadios de desarrollo ovárico y testicular en hembras y machos funcionales de <i>L. dalli</i>	56
Figura 37. Variación mensual de los estadios de desarrollo ovárico y testicular en hembras y machos funcionales de <i>L. pulchellus</i>	57
Figura 38. Distribución de los estadios de madurez en las gónadas de <i>L. dalli</i> . A) Tejido ovárico; B) Tejido espermático.....	58
Figura 39. Distribución de los estadios de madurez en las gónadas de <i>L. pulchellus</i> . A) Tejido ovárico; B) Tejido espermático.....	59
Figura 40. Talla de primera madurez poblacional para hembras de <i>L. dalli</i>	60
Figura 41. Talla de primera madurez poblacional para machos de <i>L. dalli</i>	60
Figura 42. Talla de primera madurez poblacional para hembras de <i>L. pulchellus</i>	61
Figura 43. Talla de primera madurez poblacional para hembras de <i>L. pulchellus</i>	61
Figura 44. Sitios muestreados en la región de La Paz, B.C.S., México. 1) San Dieguito, 2) Las Ánimas, 3) San Evaristo, 4) Los Cayos, 5) San José, 6) La Lobera, 7) San Francisquito, 8) El portugués, 9) Los Islotes, 10) La Ballena, 11) San Gabriel, 12) Punta Lobos, 13) La Bonanza, 14) Punta Diablo, 15) Puerto Mexía. (Tomado de González-Cabello, 2003).....	64

RESUMEN

Recientes investigaciones en el sur del Golfo del California destinadas a caracterizar las comunidades de peces crípticos asociada a arrecifes naturales y artificiales, demostró que los góbidos son un grupo importante por su frecuencia de ocurrencia como por sus densidades, destacando *Lythrypnus dalli* como la más abundante en las paredes. *L. dalli* coexiste en las paredes y cabezas de coral con otra especie congénérica, *L. pulchellus*, la cual no es abundante pero sí frecuente en ambos habitats. El presente trabajo presenta un análisis comparativo entre estas dos especies simpátricas congénéricas en términos de dinámica poblacional y biología reproductiva. Con ambos enfoques pretende iniciar la exploración de algunos de los mecanismos que expliquen el predominio numérico de una especie sobre la otra, así como de la permanencia de ambas en los arrecifes del sur del Golfo de California. Los organismos fueron colectados de junio 2005 a noviembre 2006 directamente de cajas ostrícolas, colocadas expofeso para este estudio en la Granja Submarina de CIBNOR ubicada en Punta Diablo, B.C.S. Se determinaron los parámetros poblacionales mediante métodos indirectos a partir del análisis de la frecuencia de tallas mediante el paquete computacional FAO-ICLARM FiSAT II. La biología reproductiva se abordó mediante análisis de la morfología de la papila urogenital y procesamiento histológico de las gónadas con la técnica de tinción de Hematoxilina-Eosina. El rango de talla varió entre 10.03 y 37.7 mm de LT para *L. dalli* (n= 404) y entre 10.01- 37.2 mm LT para *L. pulchellus* (n= 269). En ambas especies la distribución de tallas fue unimodal. Los parámetros de crecimiento del modelo de Von Bertalanffy para *L. dalli* fueron: $L_{\infty} = 39.10$ mm, $K = 1.30$ años⁻¹, $T_0 = -0.0053$ años; y para *L. pulchellus*: $L_{\infty} = 38.85$ mm, $K = 1.8$ años⁻¹ y $T_0 = 0.0049$ años. La relación longitud-peso en ambas especies demostró un crecimiento isométrico ($b = 3.0094$ y 3.1689 para *L. dalli* y *L. pulchellus* respectivamente). La estructura de edades de *L. dalli* indica que el 91% corresponde a individuos entre 3 meses y 1 año de edad, 8.5% para individuos entre 1.08 y 1.8 años, y solamente el 0.5% para el grupo de edad relativa de 2.6 años. Para *L. pulchellus* el 98% correspondió a edades entre los 2 meses y un 1 año de edad, y solo el 2% para individuos entre 1.08 y 1.6 años. Se estimó una mortalidad instantánea (Z) de 3.91 para *L. dalli* y de 5.36 para *L. pulchellus*. Ambas especies presentan dimorfismo sexual en la papila urogenital y en los primeros radios de la primera aleta dorsal. La proporción sexual de machos a hembras fue de 1: 2.36 para *L. dalli*, y de 1: 2.43 para *L. pulchellus*. El análisis histológico demostró que ambas especies son anatómicamente hermafroditas simultáneos, con ovotestis presente en el 100% de los organismos analizados. Funcionalmente son hermafroditas secuenciales, pero con capacidad de cambiar de sexo bi-direccionalmente. Los ovocitos de *L. pulchellus* presentan mayor talla promedio que los de *L. dalli* en todas las fases de desarrollo. La estructura testicular de *L. dalli* y *L. pulchellus* es atípica, pues hay paquetes de células espermáticas en la misma etapa distribuidos de forma irregular por toda la gónada. El ciclo reproductivo que en ambas especies hay hembras maduras y con desoves parciales durante todo el año, y lo mismo ocurre en los machos. La talla de primera madurez poblacional se estimó en 27.7 mm LT (Fig. 41) para *L. dalli* y en 25.21 mm para *L. pulchellus*. El cambio generacional promedio (CGP) estima que la población de *L. dalli* es reemplazada en un periodo aproximado de 12 meses, y de 9 meses para *L. pulchellus*. Las diferencias en parámetros poblacionales explican el mayor grado de dominancia numérica de *L. dalli* sobre *L. pulchellus* en los ambientes arrecifales. El menor tamaño de *L. pulchellus* sugiere una mayor tasa de mortalidad por depredación, debido a su menor competitividad frente a *L. dalli* por refugios. La combinación de menor CGS y capacidad de desovar durante todo el año en *L. pulchellus* parece ser un mecanismo mediante el cual persisten sus poblaciones, compensando la menor fecundidad y mayor mortalidad.

INTRODUCCIÓN

Las comunidades de peces arrecifales son consideradas como una de las más diversas entre los vertebrados, ya que en pequeñas áreas es posible encontrar un gran número de especies de variados tamaños, diseños y colores (Choat y Bellwood, 1991; Caley, 1995; Ackerman y Bellwood, 2000). Aunque esta impresión deriva de trabajos basados en áreas tropicales y coralinas, aún es válida para áreas subtropicales e incluso templadas, guardando la debida distancia derivada de las diferencias en la complejidad estructural del hábitat (arrecifes coralinos vs rocosos), estabilidad climática y oceanográfica (mayor en ambientes tropicales que en los templados), y probablemente en la historia geológica y biológica de estas áreas. Así la riqueza específica del Golfo de California queda agrupada entre las de baja diversidad comparada con la fauna íctica de los arrecifes del archipiélago Indo-Australiano (Bellwood y Wainwright, 2002).

En el Golfo de California se han registrado 891 especies de peces (Brusca et al., 2005), de las cuales 281 especies son consideradas arrecifales por Thomson et al. (2000). Estos últimos autores consideran que una especie es arrecifal si durante su vida se asocia estrechamente con los sustratos duros (principalmente rocosos en el Golfo) ya sea para alimentarse, protegerse y reproducirse.

Entre los peces de arrecife podemos distinguir los denominados conspicuos, fácilmente identificables y enumerables por su tamaño, coloración y ubicación dentro del arrecife, características que los hacen "visibles", y los denominados crípticos, que son aquellas especies que por su pequeño tamaño, por permanecer ocultos la mayor parte del tiempo, o por mimetizarse con el área circundante no son tan fácilmente observables ni cuantificables y por lo tanto no son incluidos en los censos visuales (Brock, 1982; Allen et al., 1992; Ackerman y Bellwood, 2000; Willis, 2001). Las dificultades prácticas para la cuantificación e identificación de las especies crípticas explican la escasa documentación de sus comunidades y poblaciones, pero es cada vez mas evidente que los peces crípticos deben de ser incluidos en la caracterización ecológica, ya que se encuentran involucrados de modo importante como intermediarios en el flujo y almacenamiento de energía de estos ambientes arrecifales, están representados por un gran número de especies (Depczynski et al., 2007), y en la mayoría de las localidades poseen un alto endemismo.

Los estudios en el Golfo de California, al igual que en otras áreas arrecifales en el mundo, se han concentrado en las especies conspicuas, y de ellos la mayoría caracterizan las asociaciones de peces de localidades particulares al tiempo que exploran los factores responsables de su estructura (p. ej., Pérez-España et al., 1996; Aburto y Balart, 2001; Arreola-Robles y Elorduy-Garay, 2002; Rodríguez-Romero et al., 2005; Alvarez-Filip y Reyes-Bonilla, 2006; Alvarez-Filip et al., 2006; Viesca et al., 2008). Entre los trabajos enfocados a peces crípticos en el Golfo de California el más amplio es el de Thomson y Gilligan (1983), quienes utilizando el ictiocida roténona muestrearon buena parte de él, logrando caracterizar diferentes habitats, principalmente de tipo arrecifal. Otro trabajo de gran extensión espacial fue el de Gilligan (1991), quien exploró la relación talla-latitud (regla de Bergmann) utilizando cuatro especies de Tripterygiidae en el Golfo de California.

En el sur del Golfo del California, recientes investigaciones destinadas a caracterizar las comunidades de peces crípticos asociada a arrecifes artificiales y naturales, como parches de coral y paredes en arrecifes básicamente rocosos, demostró que los góbidos son un grupo importante por su frecuencia de ocurrencia como por sus densidades (Balart et. al., 2002; Romero Ponce, 2002; González Cabello, 2003; Calderón Parra, 2004; Zayas, 2006). Entre los góbidos tenemos a *Lythrypnus dalli*, especie que emergió como la mas abundante en las paredes, con el 18.3%, y no así en las cabezas de coral, donde no alcanza al 3%. *L. dalli* coexiste en las paredes de los arrecifes con otra especie congénérica, *L. pulchellus*, la cual no es abundante ($\leq 3\%$) pero si frecuente en ambos habitats (González Cabello, 2003).

La familia Gobiidae ocupa el segundo lugar entre los peces en cuanto al número de especies, ya que se estiman al menos 1,950 (Nelson, 2006). Aunque están presentes en prácticamente en todos los ambientes, es en el medio marino donde están mejor representados, siendo numéricamente una de las especies dominantes en los ambientes bentónicos. Se caracterizan por poseer aletas pélvicas unidas, generalmente formando un disco adhesivo; la primera aleta dorsal (espinosa), cuando está presente, separada de la segunda dorsal (radios blandos) y con 2 a 8 espinas flexibles; cinco branquiostegales; su cuerpo es alargado y robusto, con una cabeza corta y ancha y rostro redondeado; cabeza con poros y papilas sensoriales pero sin línea lateral en el cuerpo (Nelson, 2006; Robertson y Allen, 2008). Aunque hay el registro de de talla máxima de 50 cm

(*Glossogobius giuris*; Hoese, 1986), la mayoría de las especies son de reducido tamaño, no sobrepasando los 10 cms, siendo en esta familia donde se han registrado los peces mas pequeños del mundo (Depczynski y Bellwood, 2005). En las agua marinas costeras del Pacifico oriental tropical están representados 27 géneros y 86 especies, de las cuales 55 han sido registradas en el Golfo de California (Thomson et al, 2000; Robertson y Allen, 2008).

Conociendo las características que identifican la historia de vida en los peces arrecifales y la importancia ecológica que representan los peces crípticos sobre estas comunidades de peces, el presente trabajo se realizó con el fin de comparar las diferencias y similitudes que presentan estas dos especies simpátricas congénicas en términos de dinámica poblacional y biología reproductiva. Con ambos enfoques se pretende iniciar la exploración de algunos de los mecanismos que expliquen el predominio numérico de una especie sobre la otra, así como de la permanencia de ambas en los arrecifes del sur del Golfo de California.

ANTECEDENTES

El género *Lythrypnus* lo integran 20 especies, 10 en el Océano Pacifico y 10 en el Atlántico-Caribe (Bohlke y Robin, 1960; Acero, 1981; Greenfield, 1988; Bussing, 1990). *L. dalli* se distribuye desde las costas de California, E.U.A, hasta Panamá, incluyendo las islas Malpelo (Colombia) y las Galápagos (Ecuador) (Grove y Lavenberg, 1997; Robertson y Allen, 2008). Se encuentra en aguas someras aunque hay registros hasta los 75 m de profundidad. Alcanza una longitud máxima de 6.4 cm. (Allen y Robertson, 1994; Robertson y Allen, 2008) aunque en Bahía de La Paz, B.C.S., no sobrepasa los 4.8 cm (Balart et al., 2006). Por su parte *L. pulchellus* se distribuye al sur de Baja California y Golfo de California (Allen y Robertson, 1994). Bussing (1990) y Grove y Lavenberg (1997) sugieren que probablemente *L. pulchellus* es un sinónimo de *L. rhizophora*. Si esto fuera confirmado, la distribución se ampliaría hasta Panamá e incluiría las islas Cocos y Galápagos (Ecuador) (Robertson y Allen, 2008). Esta especie se encuentra entre 2-70 m de profundidad. Alcanza una longitud máxima de 4.5 cm (Allen y Robertson, 1994) aunque en Bahía de La Paz, B.C.S., no sobrepasa los 3.4 cm (Balart et al., 2006).

De *L. dalli* tenemos varios antecedentes de su biología, la mayoría en las costas de California, E.U.A. (Turner et al., 1969; Behrents, 1983, 1989; Hobson y Chess, 2001) y Punta Banda, B.C., en México (Wiley, 1976). En esas localidades habita principalmente en las paredes de los arrecifes y se asocia con mantos de algas de *Macrocytes*. Allí es una especie común, alcanzando densidades de hasta 25 ind/m², y tiene una expectativa de vida de cerca de 2 años (Wiley, 1976). Se alimenta primariamente de microcrustáceos que toma del plancton (copépodos planctónicos, larvas cypris, nauplios de balanos y larvas cifonautas) pero también incluye aquellos del bentos. La proporción sexual registrada de machos a hembras es de 1:1.61 (Wiley, 1976). Los machos son más grandes que las hembras; las hembras maduras miden sobre 22 mm y más de 23 mm los machos. Hay dimorfismo sexual, distinguiéndose los machos por la forma de la papila (aguda y alargada) y los radios alargados en la primera aleta dorsal (Wiley, 1976). En estas costas se reproduce a partir de marzo-abril hasta septiembre-octubre. Un macho dominante puede tener un harem de hasta 7-10 hembras (Rodgers et al., 2007). Los huevos se ponen en nidos (conchas vacías de moluscos) que el macho protege por 7 a 10 días, que es cuando eclosionan las larvas y entran al plancton. Las larvas planctónicas derivan en la columna de agua durante 2-3 meses antes de su asentamiento en el arrecife, a una longitud patrón entre 9-11 mm (Behrents 1987). Esta especie es hermafrodita. Luego de la descripción inicial de Fishelson (1989), se han desarrollado una serie de trabajos acerca de la estructura de las gónadas y sus implicaciones en la estrategia reproductiva, concluyendo que esta especie es anatómicamente hermafrodita simultánea y funcionalmente hermafrodita secuencial, pero con la capacidad de cambiar bidireccionalmente de sexo (St. Mary 1993, 1994, 1996, 1998). Los estudios más recientes se han dirigido a estudiar los mecanismos involucrados en esta plasticidad para el cambio de sexo, encontrando que las interacciones sociales (como ausencia o presencia de macho) son uno de los detonantes (Reavis and Grover, 1999; Black et al., 2005; Rodger et al, 2005, 2007). Información acerca de su ciclo reproductivo, talla de primera madurez, y estimaciones de mortalidad natural en ambientes naturales no ha sido generada.

De *L. pulchellus* solo existen menciones de su presencia en algunas localidades y la información generada en el estudio de comunidades de peces crípticos en Bahía de La Paz, B.C.S. (González Cabello, 2003).

JUSTIFICACIÓN

L. dalli y *L. pulchellus* son dos especies endémicas del Pacífico oriental tropical. La importancia ecológica que presentan en las comunidades de peces arrecifales del Golfo de California deriva de la abundancia y dominancia que presentan en parches de coral y paredes rocosas.

Por otro lado desconocemos si las generalizaciones conocidas para la estructuración de las comunidades y coexistencia entre especies conspicuas en los arrecifes aplican también en las comunidades de peces crípticos. Dada la naturaleza de estos peces, algunos autores han cuestionado la extrapolación del comportamiento de lo macro a este mundo micro, enfatizando la necesidad de probar estas generalizaciones y de generar nuevas hipótesis (Ackerman y Bellwood, 2000).

Recientemente se proyecta, dentro de la Bahía de La Paz y la de Loreto, el desarrollo de pesquerías alternativas sustentables basadas en el manejo de especies de ornato (Balart Paez y Reyes Bonilla, 2006). De manera particular *L. dalli* presentan una gran demanda acuarística a nivel nacional e internacional. En el mercado internacional *L. dalli* tiene un costo entre 22 y 27 dólares. Considerando que la talla comercial de un individuo tiene un peso de 0.20 grs, esto significa que el precio correspondiente a 1 kg estaría entre 110,000 y 135,000 dólares. Por eso, aunque pequeños, son objeto evidente de explotación potencial en este tipo de proyectos. Sin embargo, poco sabemos de la ecología de la especie en aguas del Golfo de California.

Es necesario por tanto conocer los aspectos básicos de las especies como las analizadas en este estudio. Hay que describir las características de su ciclo de vida si se quiere entender las probables consecuencias de su extracción y así contribuir a sentar las bases ecológicas y biológicas que ayuden al diseño de un manejo adecuado sobre su uso, y ampliar también las perspectivas para su conservación.

HIPOTESIS

Deben existir características específicas durante los ciclos de vida que permiten el mantenimiento de las poblaciones dentro de las comunidades.

La dinámica poblacional y la biología reproductiva deben ser responsables, al menos en parte, de los mecanismos que permiten entender la dominancia de *L. dalli* sobre *L. pulchellus* en los arrecifes del sur Golfo de California, así como explicar la persistencia de la especie menos abundante en dichos ambientes.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Comparar la dinámica poblacional y biología reproductiva sobre la coexistencia y dominancia de *L. dalli* y *L. pulchellus* en la Bahía de La Paz, B.C.S. México.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Estimar los parámetros de crecimiento, mortalidad y estructuras de edades en ambas especies.
- Estimar la proporción de sexos.
- Describir el ciclo gonádico de ambas especies.
- Estimar la talla de primera madurez individual y poblacional.
- Estimar el cambio generacional promedio.

ÁREA DE ESTUDIO

Los muestreos se realizaron en la Granja Submarina del CIBNOR ubicada en Punta Diablo, al sureste de la Bahía de La Paz, entre el paralelo $24^{\circ}18'45.02''$ de latitud norte y el meridiano $110^{\circ}20'11.01''$ de longitud oeste (Fig. 1).

El sitio se ubica en una caleta semiprotégida de marejadas y fuertes vientos que se presentan en la bahía durante el otoño e invierno (Zayas-Álvarez, 2005). La zona costera de esta región se caracteriza por presentar una pendiente pronunciada, alcanzando los 10 metros de profundidad a una distancia aproximada de 15 metros de la costa. En la zona de playa el sustrato es irregular, rocoso principalmente, donde existen oquedades o agujeros, predominando grandes afloramientos de basaltos. A partir de los 15 m, el sustrato se torna plano y arenoso por completo (Saucedo y Monteforte, 1997).

La granja submarina se encuentra ubicada aproximadamente a 30 metros de la costa, a 12 m de profundidad sobre un fondo arenoso de escasa corriente. Adyacente a la granja se localizan habitas arrecifales de tipo rocoso (paredes y algunos bloques), y en el estrato superior (los primeros 3 metros) una angosta terraza provista de parches y cabezas aisladas de coral (*Pocillopora* spp.).

INTRODUCCIÓN

Colección de imágenes

Se realizó la recolección de imágenes aéreas por satélite para el estudio de la zona de estudio, entre junio 2005 y noviembre del 2005, con el fin de determinar la ubicación de la granja de cultivo.

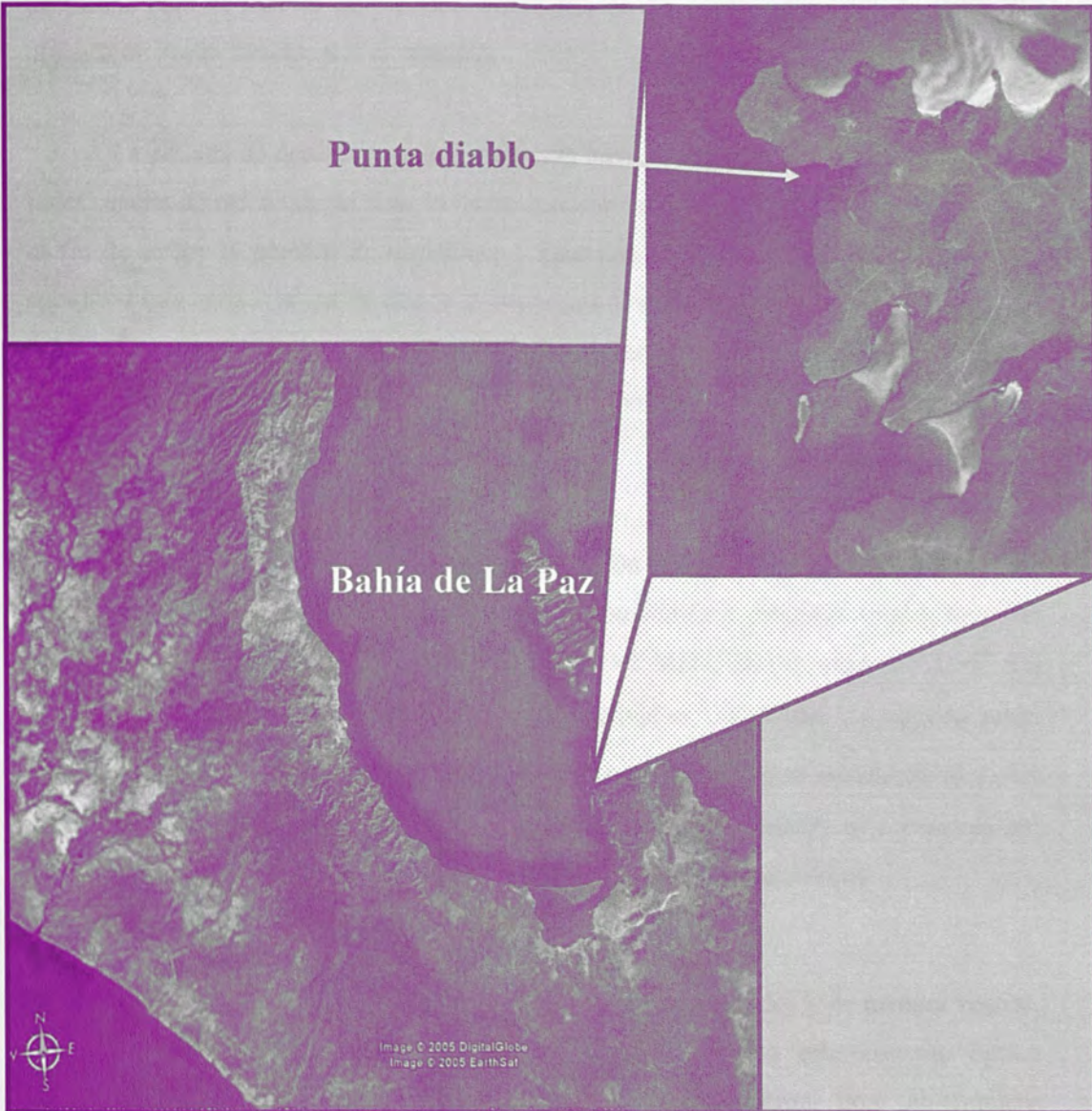


Figura 1. Ubicación de la granja de cultivo en el área de estudio “Punta Diablo”: $24^{\circ}18'45.02''$ de latitud norte y $110^{\circ}20'11.01''$ longitud oeste en la Bahía de La Paz, B.C.S.

METODOLOGÍA.

Colecta de organismos

Se realizaron muestreos mensuales en el periodo comprendido entre junio 2005- Noviembre del 2006. Los organismos fueron colectados directamente de cajas ostrícolas, utilizadas para el cultivo de ptéridos, colocadas en la granja submarina de CIBNOR ubicada en Punta Diablo, B.C.S. México.

La colecta de peces, se realizó mediante buceo autónomo y con la ayuda de una bolsa hecha de red de malla fina; la cual cubrió en su totalidad las cajas ostrícolas, con el fin de evitar la pérdida de organismos. Una vez en la superficie, las cajas fueron subidas a una embarcación en donde se separaron las muestras correspondientes a cada especie y se colocaron en frascos con fijador Davidson (solución compuesta por: glicerina, alcohol y formol; Leslie, 1984). Los frascos fueron etiquetados, con el lugar y fecha de colecta.

Posteriormente, las muestras se trasladaron al Laboratorio de Ictiología de CIBNOR. Ahí se obtuvieron biometrías correspondientes a longitud total y longitud patrón en milímetros, mediante un vernier digital MITUTOYO modelo CD-6" CS ($\pm 1\text{mm}$); así como el peso en gramos de cada individuo, utilizando una balanza semi-analítica OHAUS modelo E 400 D ($\pm 0.001\text{g}$). Los organismos se separaron en viales individuales y se etiquetaron con un código del tipo: LP-1-Jun-05, que consiste en: primera letra del genero y especie, número de individuo y mes de colecta.

Todos los individuos fueron fotografiados, por ambos lados y de manera ventral, utilizando una cámara digital CoolSNAP-Pro adaptada a un estereoscopio óptico OLYMPUS BX41. Las imágenes obtenidas se codificaron con el número correspondiente a cada etiqueta. Posteriormente cada muestra (individuo) fue utilizado para su procesamiento histológico.

ANÁLISIS DE ASPECTOS POBLACIONALES

Se determinaron los parámetros poblacionales, mediante métodos indirectos a partir del análisis de la frecuencia de tallas.

Frecuencia de Tallas. Se estructuró utilizando la longitud total (LT) de los individuos obtenidos para cada especie, durante el periodo de muestreo entre 2005 y 2006. Inicialmente el arreglo se realizó agrupando intervalos de 2, 3, 4 y 5mm; después de un proceso de selección, se determinó que el intervalo de 3mm presentó una mejor definición modal con distribución de tipo normal. Con esto, se obtuvo el tipo de archivo requerido por el paquete computacional FAO-ICLARM FiSAT II 2002-2004; para su posterior análisis mediante la rutina ELEFAN I (Electronic Length Frequency Analysis).

Estructura de Tallas. Se analizó a partir de histogramas de frecuencia (expresados en porcentaje), generados a partir del intervalo de 3mm LT (definido anteriormente) comprendiendo 10 clases de talla. Los histogramas se generaron anual y mensualmente para ambas especies. Considerando la LT de los individuos presentes en cada muestra (mensual y anual), se obtuvieron medidas de tendencia central y dispersión (media, moda y varianza), así como tallas máximas y mínimas.

Crecimiento. Para describir el crecimiento de *L. dalli* y *L. pulchellus* se utilizó el modelo de von Bertalanffy, que expresa la talla o longitud [L], como una función de la edad del pez [t] (Sparre y Venema, 1995):

$$L(t) = L_{\infty} * [1 - e^{(-K * (t - t_0))}]$$

Donde:

L_{∞} = Longitud asintótica promedio.

K = Coeficiente de crecimiento de von Bertalanffy.

t_0 = Tiempo en el cual la longitud es igual a cero.

Para poder desarrollar el modelo de crecimiento, de cada especie, se determinaron los parámetros de crecimiento L_{∞} y K a partir de la rutina ELEFAN I mediante el paquete computacional FAO-ICLARM FiSAT II 2002-2004.

Análisis computacional ELEFAN I. Este método, nos permitió encontrar la combinación de parámetros (L_{∞} y K) que mostraron un mejor ajuste para los modelos crecimiento de cada especie. Los parámetros se identificaron utilizando la rutina de búsqueda automática (Automatic Search Routine), incluida en el modulo de ELEFAN I. Este procedimiento consiste en un análisis electrónico de la frecuencia de clases de tallas (determinadas anteriormente en intervalos de 3 mm), y consta de dos etapas: I) Reestructuración de clases de tallas y II) Ajuste de la curva de crecimiento.

*Etapa I. En este paso los datos sometidos al análisis fueron reordenados por el programa con el fin de atenuar pequeñas irregularidades. En este proceso se obtiene promedios móviles de los diferentes sets o grupos de datos comprendidos en los intervalos de tallas de cada muestra (para este caso, presente en cada mes), con el fin de remarcar los valores máximos y mínimos presentes en cada muestra. De esta manera, los datos son reestructurados de manera homogénea.

*Etapa II. En esta parte se determinó el mejor ajuste de la curva de crecimiento para la serie de datos reestructurados (de cada especie). Este ajuste es el resultado de la relación SME/SMD (Suma de Máximos Esperada/ Suma de Máximos Disponibles), y sirve para medir que tan cerca está nuestra curva del mejor ajuste posible. Este cociente representó la bondad de ajuste de la curva (R_n), e incluyó la combinación de parámetros que mejor definieron los modelos de crecimiento de cada especie.

Una vez obtenidos los valores definitivos de L_{∞} y K , se determinó t_0 a partir del método gráfico de von Bertalanffy (Sparre y Venema, 1995). Finalmente con la integración de estos parámetros, se realizaron las curvas de crecimiento de *L. dalli* y *L. pulchellus*.

Relación Longitud -Peso. Con base en la relación funcional isométrica, se estimó la relación entre la longitud total y el peso del organismo. A partir de la ecuación:

$$W_{(i)} = q * L_{(i)}^b$$

Donde:

$W_{(i)}$ = peso corporal del pez.

$L_{(i)}$ = Longitud.

q = Factor de condición que se obtiene del exponencial "a".

b = Pendiente de la curva

Crecimiento en Peso. El crecimiento en peso se determinó a partir de la relación longitud/peso, transformando L_{∞} en peso infinito [W_{∞}] (Sparre y Venema, 1995), a partir de la fórmula:

$$W(t) = W_{\infty} * [1 - e^{(-K * (t-t_0))^b}]$$

Donde:

W_{∞} = Peso asintótico promedio.

b = Pendiente de la curva de la relación Longitud/peso.

Estructura de edades relativas de la población. Los parámetros de crecimiento, obtenidos para ambas especies durante el periodo junio del 2005 - noviembre del 2006, se utilizaron para determinar la composición por edades correspondiente a la estructura de tallas de cada población. A partir de la ecuación inversa de von Bertalanffy:

$$t(L) = t_0 - 1/K * \ln(1 - [L/L_{\infty}])$$

Donde:

$t_{(L)}$ = Intervalo de edad para el grupo de talla L (años).

K = Parámetro de crecimiento de von Bertalanffy (años⁻¹).

t_0 = Tiempo en el cual la longitud es igual a 0.

L_{∞} = Longitud asintótica promedio.

Mortalidad. La tasa de mortalidad se obtuvo mediante el programa computacional FAO-ICLARM FiSAT II 2002-2004; para su cálculo se utilizó el modelo propuesto por Hoenig, y Lawing (1982), que emplea la fórmula:

$$Z = 1 / (c1 \cdot (t_{\text{máx}} - t_c))$$

Y el error estándar (s.e.) proviene de la relación:

$$\text{s.e. (Z)} = \text{raíz } (c2 \cdot Z^2)$$

Donde:

$t_{\text{máx}}$ = Edad máxima observada.

t_c = Edad de la clase de talla más pequeña registrada.

C1 y C2. Corresponde a valores pre-programados mediante FiSAT y provienen de valores tabulados en función de N (número de individuos presentes en la clase de talla máxima) (Hoenig y Lawin 1982). Sus autores recomiendan la utilización de este modelo, para poblaciones de peces de vida corta y rápido crecimiento. Además se considera, que estas poblaciones no presentan explotación (referida a la pesca) o pueden estar ligeramente explotados; y determinan que la mortalidad instantánea Z se aproxima satisfactoriamente a una tasa de mortalidad natural instantánea M.

Sobrevivencia. Una vez obtenida Z se expresó el porcentaje de sobrevivencia, con respecto al tiempo (Sparre y Venema, 1995), a partir de la fórmula:

$$\% \text{ de sobrevivientes} = 100 * \exp (-Z * (t - Tr))$$

Donde:

t = edad de la cohorte (o de la clase de talla).

Tr = Edad de reclutamiento (Edad de la clase de talla mas pequeña).

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

Identificación de sexos. Se determinó el sexo funcional de los individuos de cada especie, de acuerdo a la morfología que presentó la papila urogenital de cada individuo, según el patrón de dimorfismo sexual (hembras [H]: papila robusta tipo lobular; machos [M]: delgada y puntiaguda, así como radios de la primer aleta dorsal prolongados; Indiferenciados [I]: papila ausente o extremadamente pequeña sin forma definida) identificado en *L. dalli* reportado por Beherents (1987) y confirmado posteriormente, como criterio válido para este tipo de hermafroditas, por St. Mary (1998, 2000).

Proporción de sexos. Se determinó la proporción de sexos en ambas especies, de manera global y mensual, dividiendo el número total de hembras funcionales entre el número total de machos funcionales. La proporción total de sexos obtenida se comparó contra una proporción de 1:1 (una hembra por cada macho), para determinar cual es la probabilidad de encontrar un mayor número de hembras que machos dentro de las poblaciones de cada especie. A partir de una prueba estadística de probabilidad Z (Daniel, 2006), para la proporción de la muestra:

$$Z = \frac{p^{\wedge} - p}{\text{raíz} (p(1- p)/ n)}$$

Donde:

p^{\wedge} = proporción esperada.

p = proporción observada.

n = número de individuos presentes en la muestra.

Distribución y abundancia de tallas por sexos. Con la LT de los organismos se realizó el análisis de distribución de frecuencia de tallas por sexos, identificados por el tipo de papila (H:M:I), con intervalos de 3 mm; determinando las tallas máximas y mínimas en cada tipo de organismo.

Comparación de tallas y pesos por sexos. Se compararon las tallas y pesos promedios entre machos y hembras funcionales, mediante la prueba estadística "t" propuesta por Cochran para la diferencia de medias poblacionales con varianza distinta (Daniel, 2006). Así mismo se determinaron las tallas y pesos promedio registrados mensualmente.

Extracción de gónadas. Se realizó la extracción de gónadas de todos los individuos colectados de cada especie, ya previamente fijados con solución Davidson. Debido al tamaño pequeño de los organismos, se manipularon ayudados con un estereoscopio óptico ZEISS Stemi DV4. Los organismos se colocaron sobre una base de corcho en posición ventral hacia arriba, se sujetaron colocando agujas en la cabeza y tronco caudal. La cavidad ventral se abrió iniciando un corte del tejido abdominal en la base anterior del ano y terminando en la base del istmo branquiostego de los peces, con precaución de no afectar las gónadas. Los cortes se realizaron usando agujas para insulina U-100 (medidas: 29 g, 0.33mm diámetro x 12.7mm longitud) modificadas a manera de bisturí.

Procesamiento histológico. Las gónadas extraídas fueron deshidratadas en una serie progresiva de etanol al 70%, 80%, 90%, 96% y 100% por 1 h en cada una de las concentraciones (Anexo 1). Posteriormente los tejidos de los organismos fueron aclarados en xileno e incluidos en Paraplast X-Tra con punto de fusión de 54-56°C (Anexo 1). De las inclusiones en parafina se obtuvieron cortes longitudinales seriados, de los dos lóbulos gonádicos, de 4 µm de grosor con un micrótomo de rotación Leica RM 2155. Los cortes obtenidos se procesaron posteriormente con la técnica de tinción de Hematoxilina-Eosina (H-E) (Sheehan y Hrapchak 1973, Humason 1979) (Anexo 2). Finalmente se obtuvieron 1200 laminillas, montadas como preparaciones permanentes de resina sintética.

Procesamiento de imágenes. Los cortes histológicos teñidos fueron observados y fotografiados individualmente (se generaron de 4 a 6 imágenes por laminilla y tipo de aumento). Las imágenes se obtuvieron con una cámara digital Cool SNAP-Pro adaptada a un microscopio compuesto marca Olympus BX41. Simultáneamente la cámara digital se encontraba conectada a una computadora Pentium III, en donde las imágenes obtenidas fueron procesadas mediante el software digital de análisis de Imágenes "Image Pro Plus" (v 5.1.0.20). Las fotografías se utilizaron para la caracterización cualitativa y morfométrica de la estructura gonádica. Las imágenes corresponden a los objetivos de 4x, 10x, 20x, 40x y 60x, sin embargo la cámara presentó un aumento de 3x (por lo que el valor del objetivo se triplica).

Desarrollo gonádico. Después de analizar las laminillas, se confirmó la funcionalidad de la gónada como una ovotestis en el 100% de los individuos de cada especie; lo cual significa la presencia simultánea de tejido espermático y ovárico dentro de la gónada. Por lo tanto, la caracterización del desarrollo gonádico integró el grado de desarrollo de cada tipo de tejido (espermático y ovárico) identificado dentro de la gónada.

Desarrollo del tejido ovárico. Para caracterizar la fase de hembra de la ovotestis, se siguieron los criterios morfológicos del desarrollo de la sección de tejido ovárico y sus ovocitos según las características histológicas de las etapas del ciclo ovárico en peces teleósteos. Se consideraron 4 fases o estadios ováricos como indicadores histológicos con base en la escala de maduración sexual para peces de Nikolsky (1963). Cada estadio ovárico, se determinó por categorías ovocitarias que lo describen, y se establecieron con base en las descripciones del crecimiento y desarrollo de ovocitos en teleósteos, que identifica 9 tipos ovocitarios, propuestas por Yamamoto (1956), reconocida y utilizada por diversos autores (p. ej., Wallace y Selman, 1981; De Vlaming, 1983; Nagahama, 1983; West, 1990): Estadio I (inmadura): presencia ovocitos previtelogénicos [nucleolo-cromatina, perinucleolos tempranos y tardíos]; Estadio II (madurando): presencia de ovocitos en maduración [ovocitos con alvéolos corticales, ovocitos con inclusiones lipídicas, ovocitos con gránulos de vítelo temprano y ovocitos con granulo de vítelo avanzado]; Estadio III (madura): caracterizado por la presencia de ovocitos postvitelogénicos [ovocitos maduros]; Estadio IV (desove parcial): caracterizado por la presencia de ovocitos hidratados, y estructuras indicadoras de desove como: folículos postovulatorios y atresias.

Análisis morfométrico. Después de haber identificado los tipos ovocitarios por sus características morfológicas, se determinó el área real en micras de cada ovocito. Para su obtención, se utilizó un software analizador de imágenes "Image Pro Plus". El proceso requirió de una calibración correspondiente a cada aumento, mediante una reglilla digital micrométrica; después se delimitó el perímetro de cada ovocito con el apuntador del ratón y el software automáticamente calculó el área, contando el número de píxeles contenidos en la imagen. Solamente aquellos ovocitos que mostraron un nucleoplasma bien definido, cortados aproximadamente en un plano medio, fueron considerados para la determinación del diámetro teórico y análisis estadístico.

El diámetro teórico se determinó a partir del área de cada ovocito, estandarizando el diámetro de cada ovocito al diámetro de un círculo, según lo propuesto por Saout et al. (1999), a partir de la fórmula:

$$DT = \sqrt{\frac{4Ao}{\pi}}$$

Donde:

DT = diámetro teórico.

Ao = Área real del ovocito.

Una vez obtenido el diámetro de cada tipo ovocitario, se compararon entre las dos especies, para determinar si existían diferencias entre las tallas observadas en cada especie mediante la prueba estadística "t" propuesta por Cochran para la diferencia de medias poblacionales con varianza distinta (Daniel, 2006).

Desarrollo de tejido espermático. La clasificación del grado de desarrollo del tejido espermático se definió utilizando el criterio de desarrollo descrito para teleósteos por Grier (1981). Este criterio maneja cinco clases reproductivas para machos: I. Quiescencia, II. Maduración temprana, III. Maduración intermedia, IV. Maduración avanzada y VI regresión. Las clases se fundamentan en la definición de epitelio germinal continuo o discontinuo, y en los estadios de las células germinales presentes (Grier y Taylor, 1998). En el epitelio germinal continuo, hay una población continua de células germinales, espermáticas y de Sertoli. Las células espermáticas son espermatogonias, espermatocitos meióticos o espermátidas en maduración mediante espermiogénesis, o espermatozoos. Las células germinales se dividen y desarrollan sincrónicamente dentro de estructuras llamadas espermatocisto, cuyos bordes están formados por células de Sertoli. En el epitelio germinal discontinuo, los espermatozoos maduran y ocurre la espermiación (su liberación a la luz del lóbulo). La alternancia de epitelio germinal continuo y discontinuo, y los estadios de las células espermáticas asociadas con las células de Sertoli, en el epitelio germinal, son los criterios que se utilizaron para determinar las clases reproductivas en los machos.

Tallas de primera madurez, individual y poblacional.

En las hembras la talla de primera madurez, o madurez individual, se determinó a partir del individuo de menor talla que presento ovocitos en el estado de madurez más avanzado, y la talla de madurez poblacional se determino a partir del 50% obtenido de las frecuencias acumuladas de todas las hembras maduras presentes en la muestra (Saborido, 2004). En el caso de los machos la talla de madurez individual se definió con el macho de menor talla que presentó características de madurez, y la talla de madurez poblacional en machos, consistió en el 50 % de los machos maduros, obtenidos de sus frecuencias acumuladas.

Cambio Generacional Promedio

Se determinó a partir de la formula propuesta por Gaillard et al. (2005), aplicada en poblaciones de especies del genero Eviota (Gobiidae), encontradas en el Arrecife de la Gran Barrera Australiana (Depczynski y Bellwood, 2006). Esta formula nos indica el tiempo estimado de duración del ciclo de vida, considerando la longevidad de las hembras y su madurez dentro de una población:

$$CGP = TMP + ((TMM - TMP)/2)$$

Donde:

CGP = Cambio generacional promedio.

TMP = Edad de madurez poblacional.

TMM = Edad de madurez máxima.

RESULTADOS

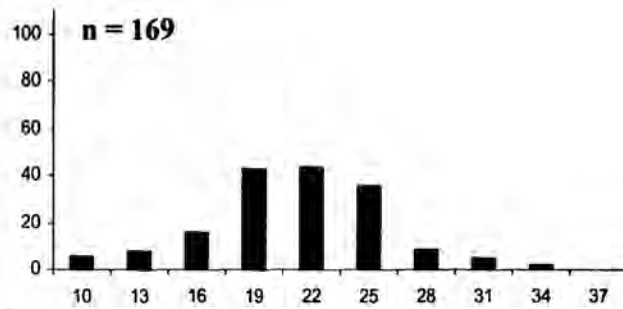
DINÁMICA POBLACIONAL.

Estructura de tallas de *Lythrypnus dalli*.

Se muestrearon un total de de 404 individuos de *L. dalli* durante el periodo de junio 2005 a noviembre 2006 en Punta Diablo, Bahía de La Paz. El rango de talla varió entre 10.03 y 37.7 mm de LT, con una talla promedio de 21.6 mm y una moda de 22 mm (Tabla 1). El arreglo de la estructura de tallas, en intervalos de 3mm, resultó en 10 clases de talla con una distribución unimodal (Fig. 2C). Al separar las muestras por año calendario, se observó que el arreglo de las clases de talla mantuvo una distribución unimodal (Fig. 2. A-B). Para el año 2005 se muestrearon un total de 169 individuos, con una media de 21.18 mm y una moda de 22 mm; y para el año 2006 por 235 individuos con una media de 21.6 mm y una moda de 22 mm (Tabla 1).

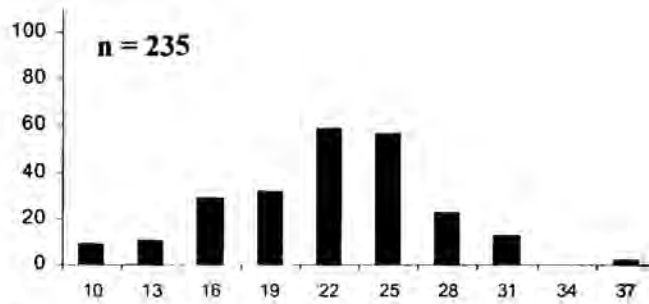
El análisis mensual durante 2005, indicó que el mes de julio fue el mejor representado ($n = 77$), disminuyendo considerablemente hacia el mes de diciembre ($n = 8$) (Fig. 3). Las clases de tallas por encima de 22 mm comenzaron a desaparecer en el mes de octubre y estuvieron ausentes en el mes de diciembre. A partir de la presencia de tallas pequeñas (10-13 mm LT) sugerimos que el evento de reclutamiento se presentó en junio y terminó en octubre de ese año. En el año 2006 la muestra poblacional fue baja en el mes de enero ($n = 5$) y se incrementó gradualmente hacia el mes de junio ($n = 54$), siendo este último mes el mejor representado, al igual que lo observado en el año 2005. Posteriormente la muestra poblacional disminuyó gradualmente hacia el mes de noviembre ($n = 5$). Considerando las tallas pequeñas en el muestreo, el reclutamiento aparentemente ocurrió desde febrero a octubre, considerando así un periodo de 9 meses de reclutamiento para esta especie (Fig. 4).

a)

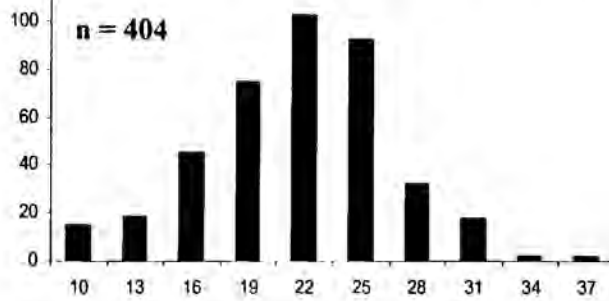


b)

Frecuencia (n)



c)



Clases de tallas

Figura 2. Distribución de tallas (LT mm) de *L. dalli* presentes en los muestreos de Punta Diablo, Bahía de La Paz, B.C.S. a) 2005, b) 2006 y c) 2005-2006.

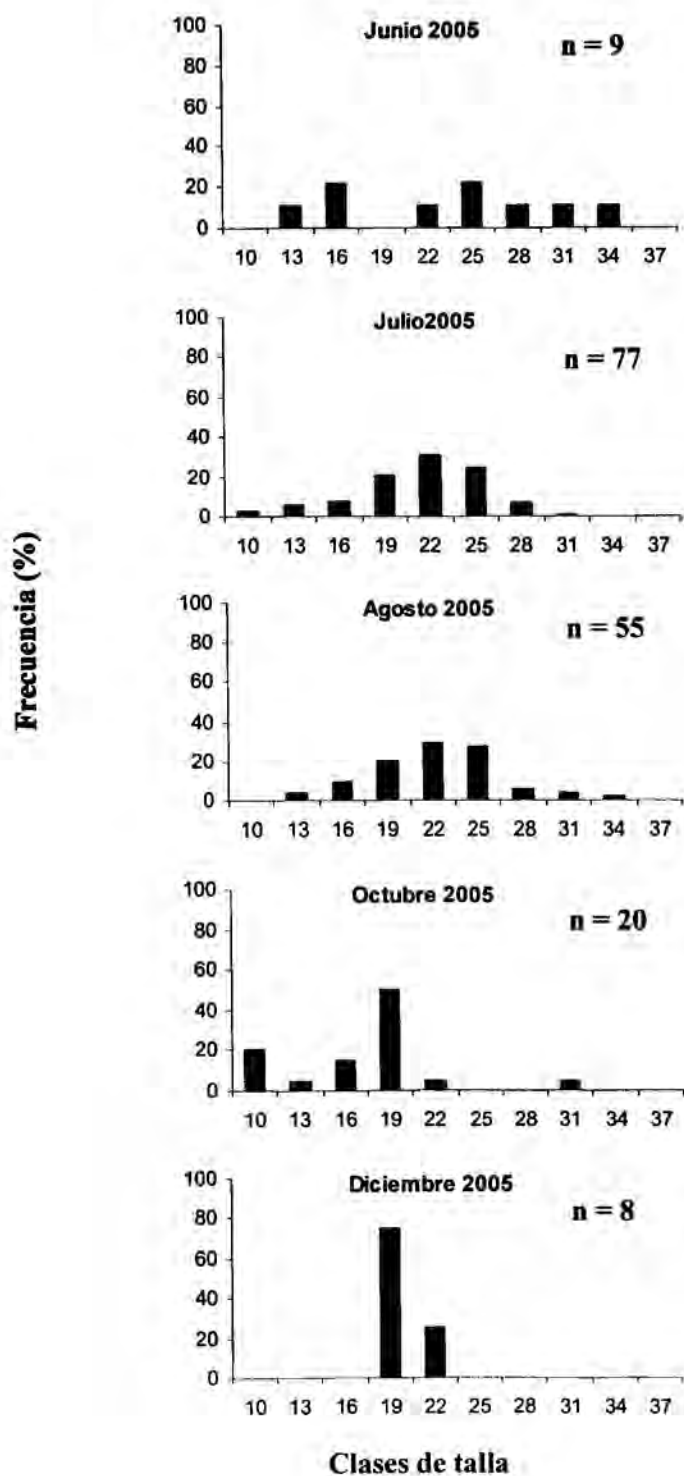


Figura 3. Distribución mensual de frecuencias de tallas (LT mm) de *L. dalli*, en porcentaje, durante 2005 en Punta Diablo, Bahía de La Paz, B.C.S.

081421

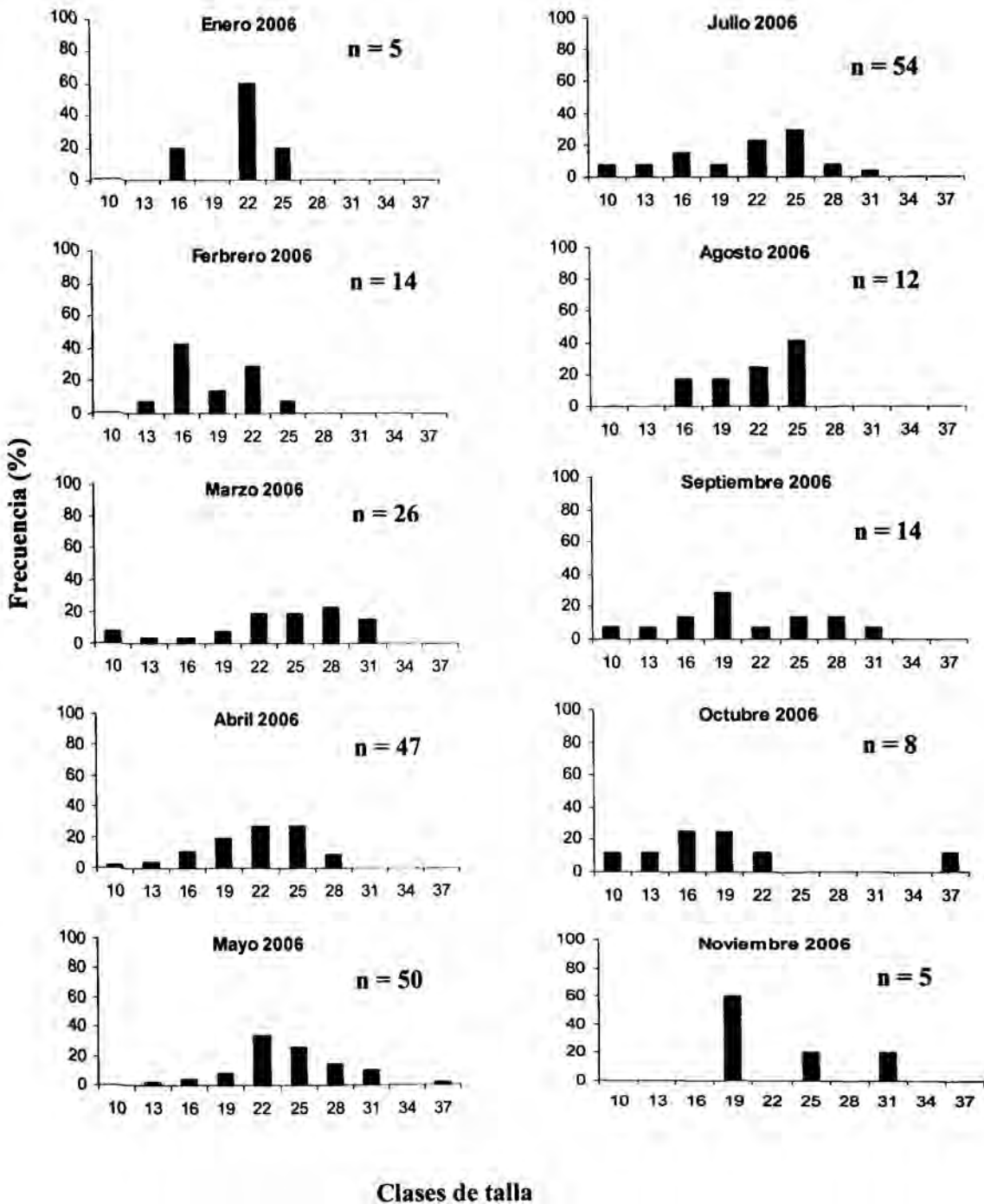


Figura 4. Distribución mensual de frecuencias de tallas (LT mm) de *L. dalli*, en porcentaje, durante 2006 en Punta Diablo, Bahía de La Paz, B.C.S.

Tabla I. Número de individuos (n) obtenidos por periodo (2005-2006) para *L. dulli*. Se presentan medidas de tendencia central: media, moda, y medidas de dispersión: Varianza (σ); así como tallas máximas y mínimas (LT mm).

Fecha	n	Media	Moda	σ	LT máx.	LT min.
2005	169	21.18	22	4.70	34.43	10.23
Junio-05	9	23.3	16	4.20	34.43	13.07
Julio-05	77	21.4	22	4.07	31.46	10.23
Agosto-05	55	22.2	22	4.28	34.17	13.45
Octubre-05	20	17.2	19	5.00	31.07	10.18
Diciembre-05	8	19.8	19	1.39	22.38	19.15
2006	235	21.6	22	5.02	37.7	10.03
Enero -06	5	21.4	22	3.29	25.37	16.44
Febrero-06	14	18.6	16	3.50	25.67	13.21
Marzo -06	26	24.2	31	6.13	31.39	10.03
Abril-06	47	21.4	22	4.24	28.86	10.9
Mayo-06	50	24.2	22	4.41	37.7	13.83
Julio-06	54	21.0	25	5.53	31.24	10.36
Agosto-06	12	21.8	25	3.49	25.17	16.22
Septiembre-06	14	20.7	19	6.08	37.53	10.14
Octubre-06	8	19.0	16	8.18	22.14	10.04
Noviembre-06	5	22.6	19	5.37	31.72	19.36
2005-2006	404	21.6	22	5.01	37.7	10.03

Estructura de tallas de *L. pulchellus*.

Para *L. pulchellus* se colectaron 269 individuos durante el periodo de muestreo junio 2005- octubre 2006 (Fig. 5-C). El arreglo de la estructura de tallas en intervalos de 3 mm, presentó una distribución unimodal similar a la de *L. dalli*, con clases de tallas representadas entre los 10.01- 37.2 mm LT, talla promedio de 21.27 mm y moda de 22 mm (Tabla II). Al separar los años, la distribución unimodal fue consistente con el valor de 22 mm LT observado durante todo el periodo (Fig. 5 A-B). La talla promedio fue de 21.94 mm para 2005 y de 20.90 mm para 2006 (Tabla II).

El análisis mensual de estructura de tallas para el 2005 (Fig. 6), indicó que las mayores clases de talla observadas (34 y 37 mm LT), se presentaron sólo en el mes de junio. Las mayores abundancias se presentaron en los meses de julio (n = 35) y agosto (n = 45). Hacia los meses de octubre y diciembre, la muestra poblacional disminuyó y aparecieron mejor representadas las clases de tallas por debajo de los 22 mm LT. Para el año 2006 (Fig. 7), durante enero y febrero se mantuvieron bien representadas las clases de talla por debajo de los 22mm LT. A partir de marzo aparecieron las clases de tallas por encima de los 25 mm LT, siendo hasta julio cuando se presentó clase de talla mayor para este año (34 mm LT). Aunado a la aparición de clases de talla por encima de los 25 mm, se observó un incremento en el número de individuos, siendo en los meses de marzo y abril los más abundantes con n=39 individuos. Con respecto al reclutamiento, se sugiere una duración aproximada de 10 meses, iniciando con la aparición de la clase de talla de 10 mm LT en el mes de junio del 2005, y terminando en abril del 2006. Posteriormente se observó otro pulso de reclutamiento entre los meses de agosto a octubre del 2006.

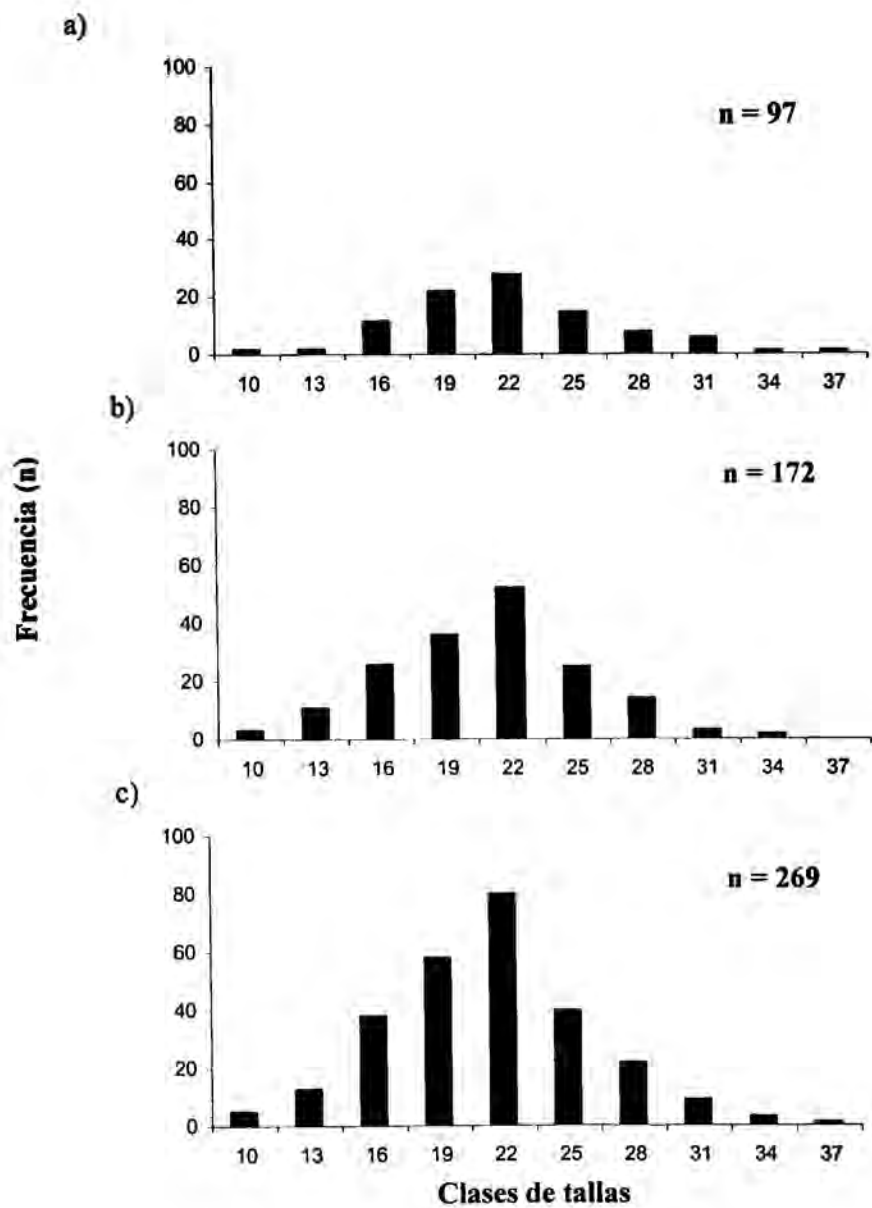


Figura 5. Estructura de tallas (LT mm) de *L. pulchellus* presentes en Punta Diablo, Bahía de La Paz, B.C.S. a) 2005, b) 2006 y c) 2005-2006.

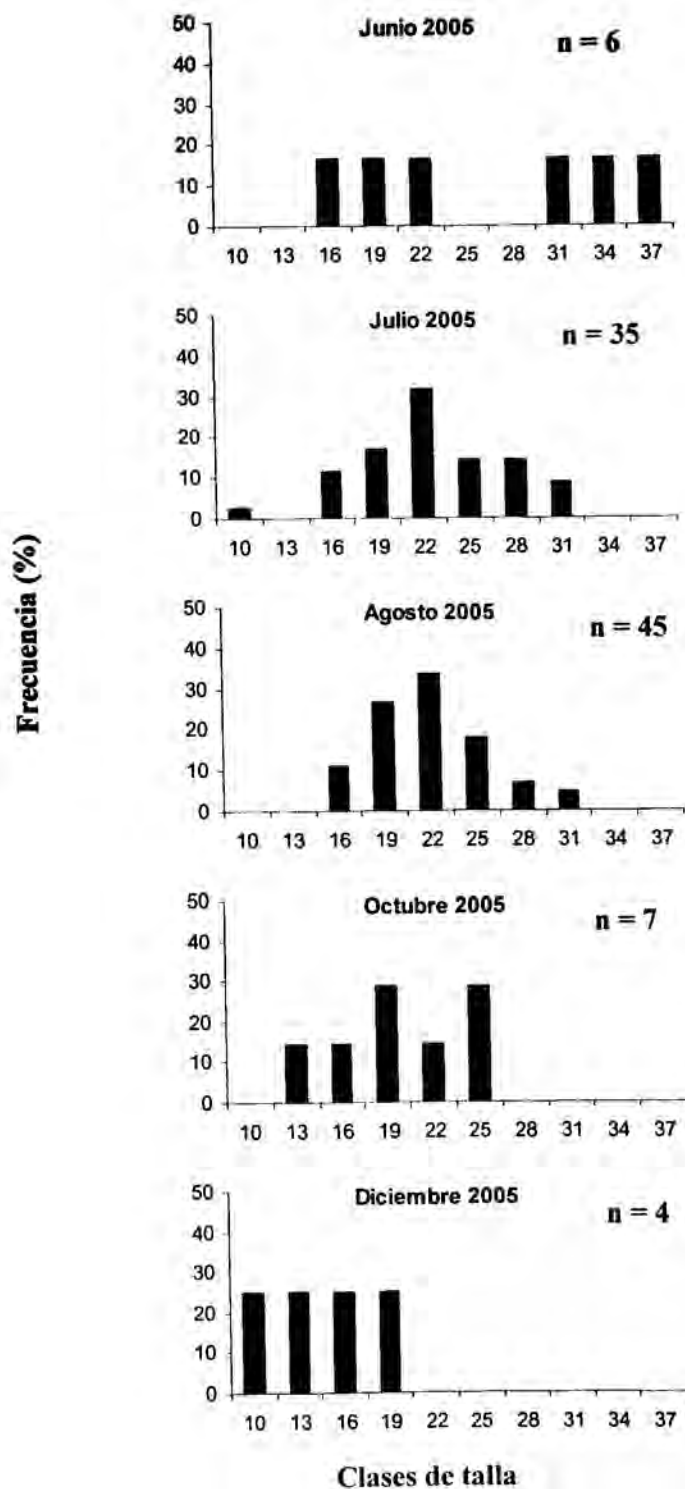


Figura 6. Distribución mensual de frecuencias de tallas (LT mm) de *L. pulchellus*, en porcentaje, durante 2005 en Punta Diablo, Bahía de La Paz, B.C.S.

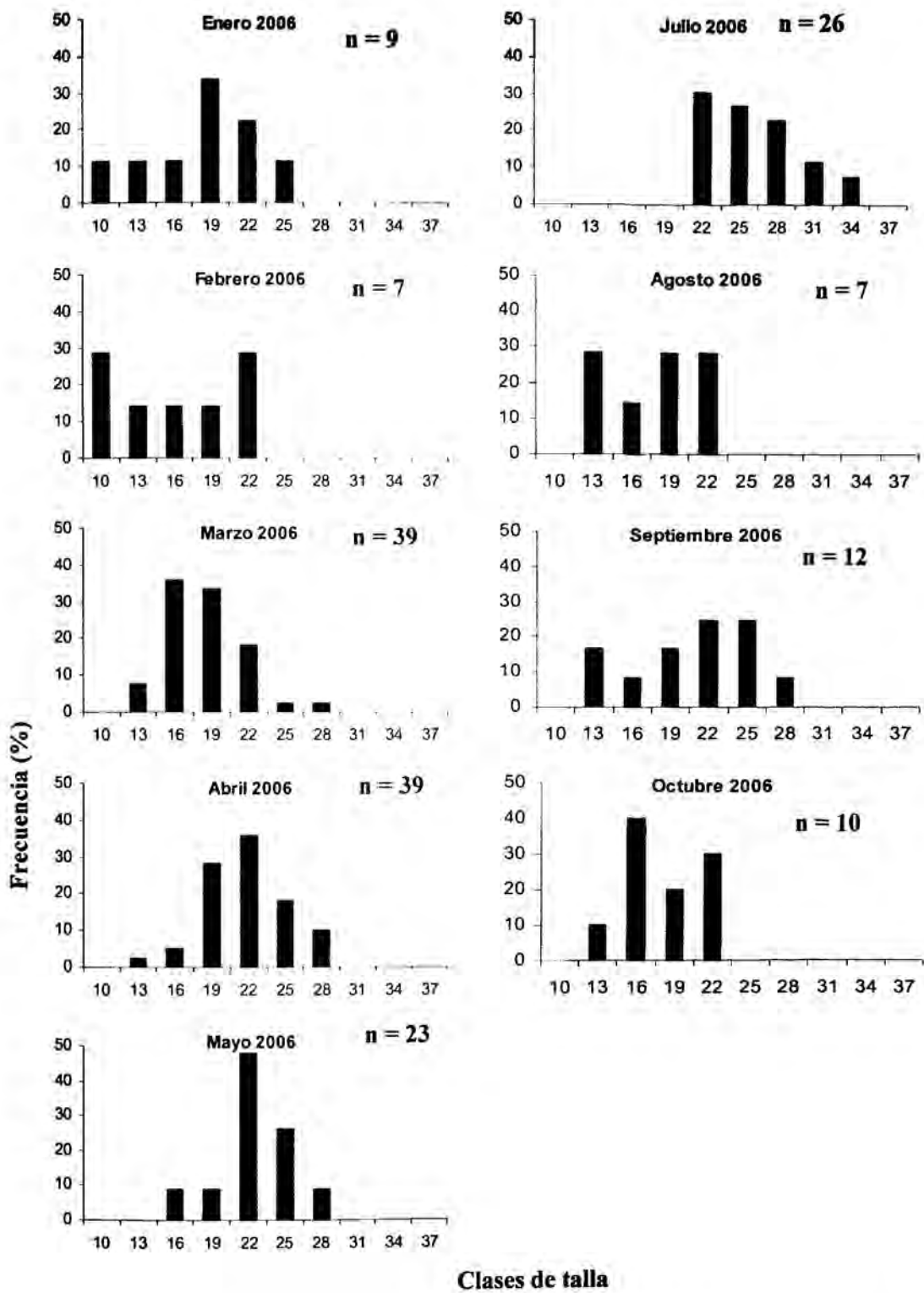


Figura 7. Distribución mensual de frecuencias de tallas (LT en mm) de *L. pulchellus*, en porcentaje, durante 2006 en Punta Diablo, Bahía de La Paz, B.C.S.

Tabla II. Número de individuos (n) por cada periodo (2005-2006) para *L. pulchellus*. Se presentan medidas de tendencia central: media, moda, y medidas de dispersión: Varianza (σ); así como tallas máximas y mínimas (LT mm).

Fecha	n	Media	Moda	σ	LT max	LT min
2005	97	21.94	22	4.95	37.2	10.01
Junio-05	6	26.5	24	8.64	37.2	16.36
Julio-05	35	22.51	22	4.85	31.23	10.24
Agosto-05	45	21.866	22	3.78	31.14	16.08
Octubre-05	7	19.89	19	4.48	25.34	13.05
Diciembre-05	4	14.5	14	3.87	19.07	10.31
2006	172	20.9	22	4.61	34.32	10.06
Enero -06	9	18.33	19	4.69	25.23	10.06
Febrero-06	7	15	10	4.9	22.43	10.32
Marzo -06	39	18.38	16	3.24	28.52	13.21
Abril-06	39	21.35	22	2.88	25.48	13.32
Mayo-06	23	22.43	22	3.2	28.36	16.26
Julio-06	26	26.15	22	3.8	34.16	22.07
Agosto-06	7	17.71	13	3.82	22.47	13.32
Septiembre-06	12	20.75	22	4.86	28.73	13.17
Octubre-06	10	18.1	16	3.18	22.36	13.31
2005-2006	269	21.27	22	4.55	37.2	10.01

Parámetros de crecimiento.

Los parámetros de crecimiento estimados para *L. dalli* fueron: $L_{\infty} = 39.10$ mm, $K = 1.30$ años⁻¹; y para *L. pulchellus*: $L_{\infty} = 38.85$ mm, $K = 1.8$ años⁻¹. En la figura 8 se presentan las distribuciones mensuales de las clases de tallas, sobre las cuáles se ajustaron las curvas de crecimiento a partir de la progresión modal detectada por la rutina ELEFAN I. La curva generada para *L. dalli* presentó un ajuste de $R_n = 0.304$ (Fig. 8-a), en el caso de *L. pulchellus* el ajuste de la curva fue de $R_n = 0.272$ (Fig. 8-b).

Los parámetros de condición inicial, estimados por el método de von Bertalanffy a partir de los parámetros de crecimiento L_{∞} y K de cada especie, fueron $T_0 = -0.0053$ años para *L. dalli* (Fig. 9-a), y de $T_0 = 0.0049$ años para *L. pulchellus* (Fig. 9-b).

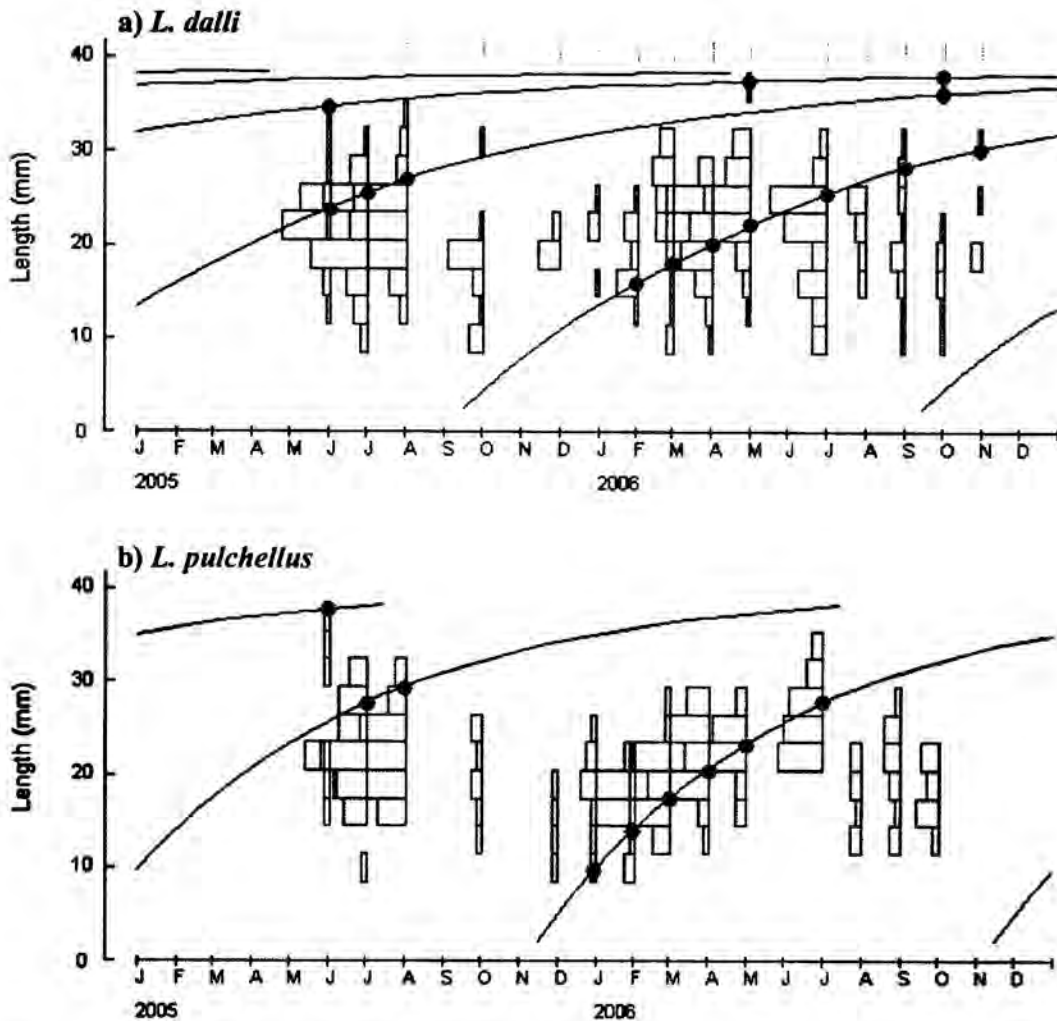


Figura 8. Distribuciones mensuales de frecuencias de tallas y curvas de crecimiento ajustadas a la progresión modal detectada por la rutina ELEFAN I. Los puntos negros marcan las frecuencias valoradas por el ajuste del modelo. a) *L. dalli* y b) *L. pulchellus*.

00

Las curvas de crecimiento individual de von Bertalanffy, nos indican que *L. dalli* es una especie relativamente más longeva y de mayor talla que *L. pulchellus*. Los “parámetros de curvatura” (K), determinaron la rapidez con la cual cada especie “alcanzó” su L_{∞} . En este contexto *L. dalli* presentó un crecimiento más lento, y alcanzó la talla máxima observada a los 2.6 años (31.2 meses), aunque el modelo estimó que la L_{∞} fue alcanzada a los 7 años (84 meses) (Fig. 10-a). *L. pulchellus* alcanzó la longitud total máxima observada a los 1.7 años (20.4 meses) y la L_{∞} a los 5 años (60 meses) (Fig. 10-b).

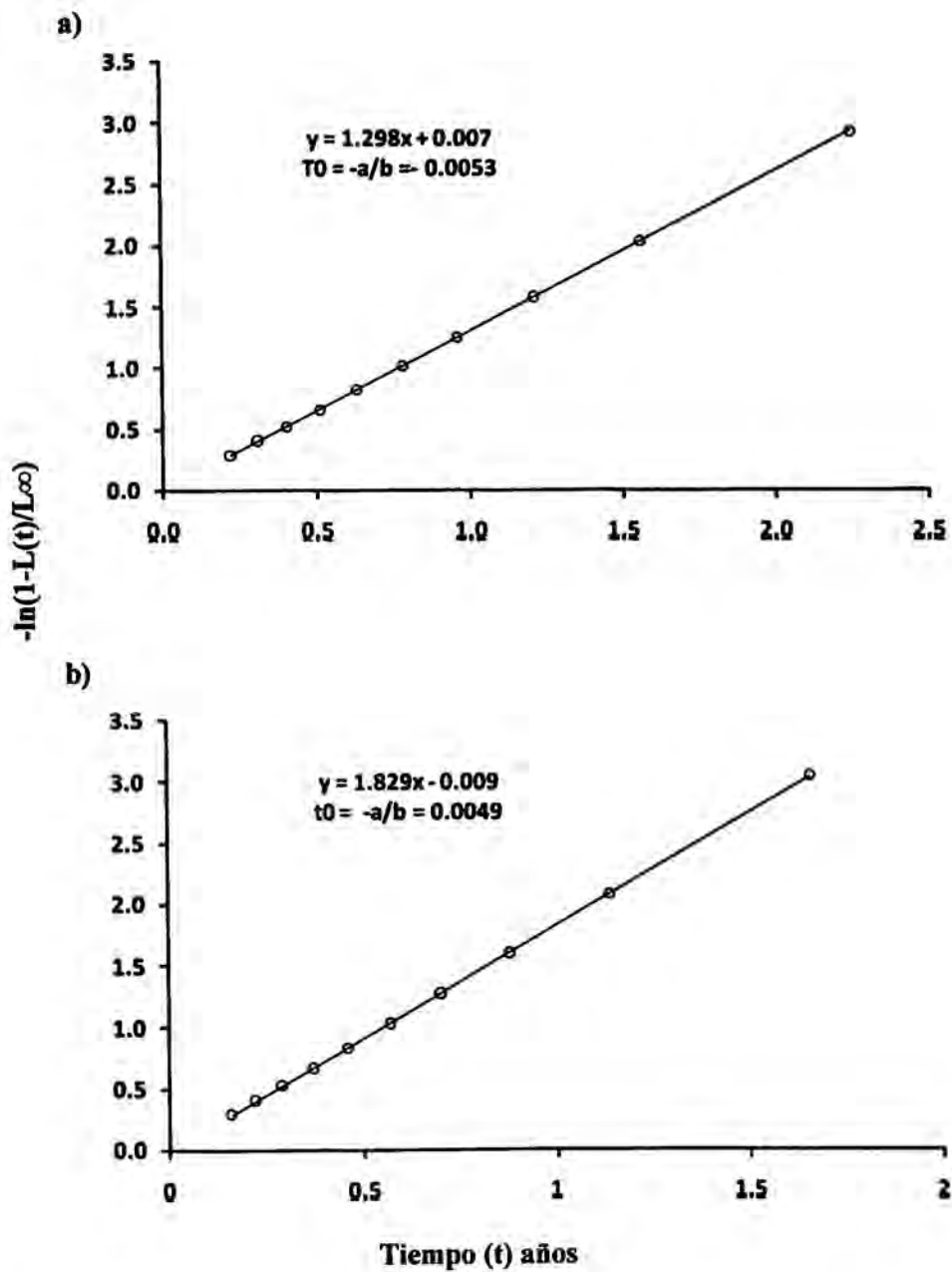


Figura 9. Gráficos de von Bertalanffy utilizados para el cálculo de T_0 . a) *L. dalli*, b) *L. pulchellus*.

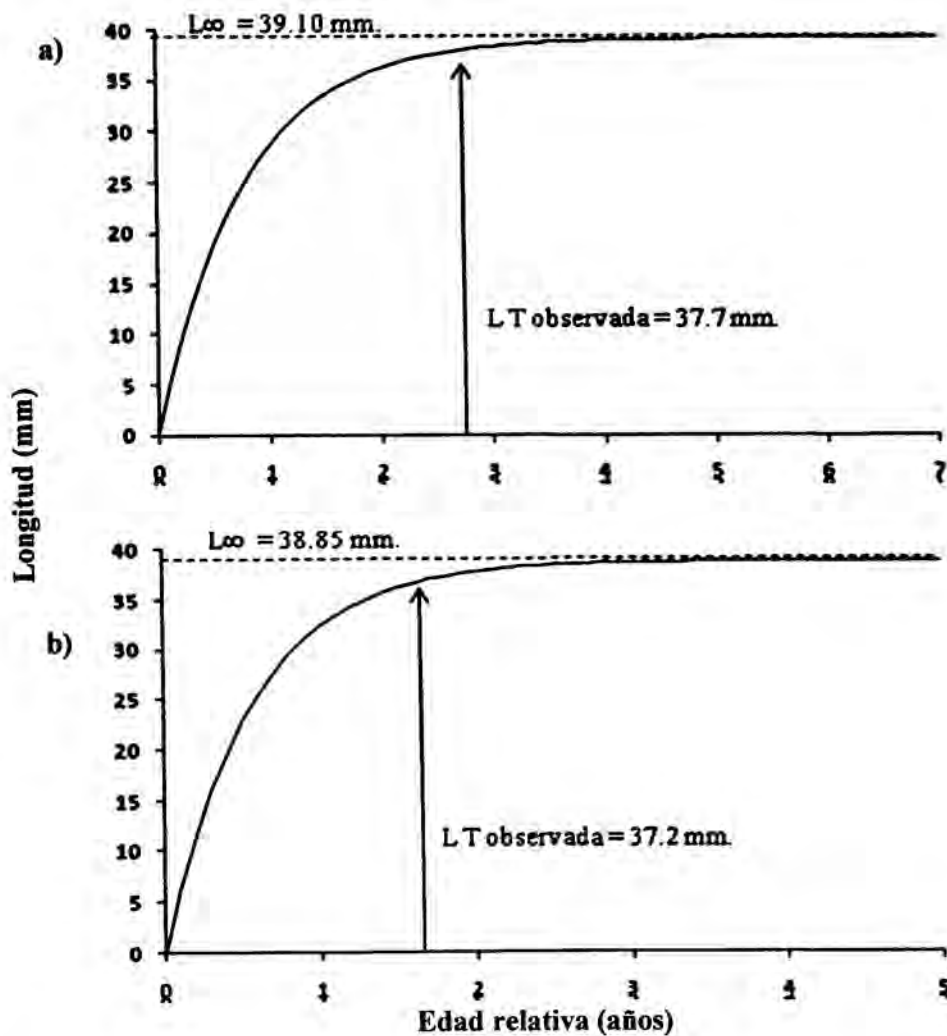


Figura 10. Curvas de crecimiento individual de von Bertalanffy. Las flechas indican la edad relativa correspondiente a la talla máxima observada para cada especie, y las líneas punteadas corresponden a la L_{∞} estimada por la rutina ELEFAN I. a) *L. dalli*; b) *L. pulchellus*.

Relación Longitud-Peso.

La relación longitud-peso de ambas especies mostró un crecimiento isométrico (Fig.11). Los intervalos de confianza obtenidos al 95% mediante una prueba t-de-student, sugieren que el valor de la pendiente obtenido en las curvas de cada especie puede considerarse cúbica. Para *L. dalli* el valor de la pendiente fue de 3.0094 con intervalos de confianza de 2.92 y 3.09 [$t=1.96$, con 402 g.l.] (Fig. 11-a). En el caso de

L. pulchellus la pendiente fue de 3.1689, con intervalos de confianza de 2.98 y 3.35 [t = 1.96 y 267 g.l.] (Fig. 11-b).

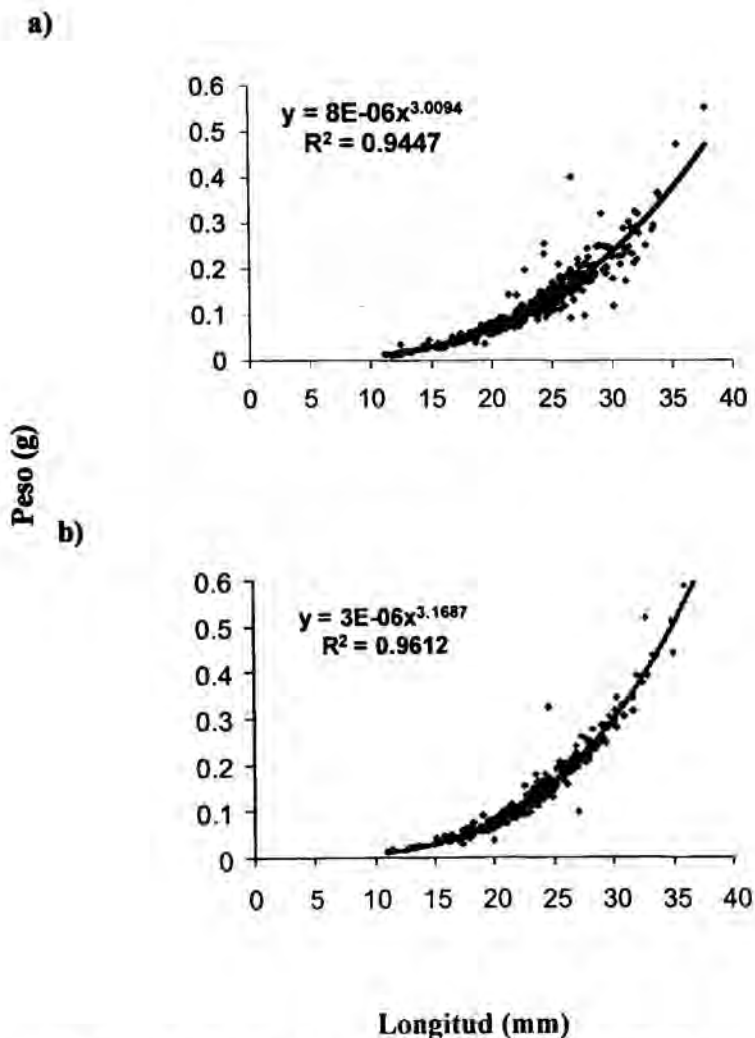


Figura 11. Relación longitud-peso. a) *L. dalli*; b) *L. pulchellus*.

Curvas de crecimiento de von Bertalanffy convertida en peso.

Utilizando la relación longitud-peso, se generaron las curvas de crecimiento en peso para cada especie de acuerdo al modelo de von Bertalanffy. El peso asíntótico promedio para *L. dalli* fue de $W_{\infty} = 0.495$ g, estimado se alcance a los 7 años (Fig. 12-a); mientras que para *L. pulchellus* fue de $W_{\infty} = 0.326$ g, alcanzado a los 5 años (Fig. 12-b).

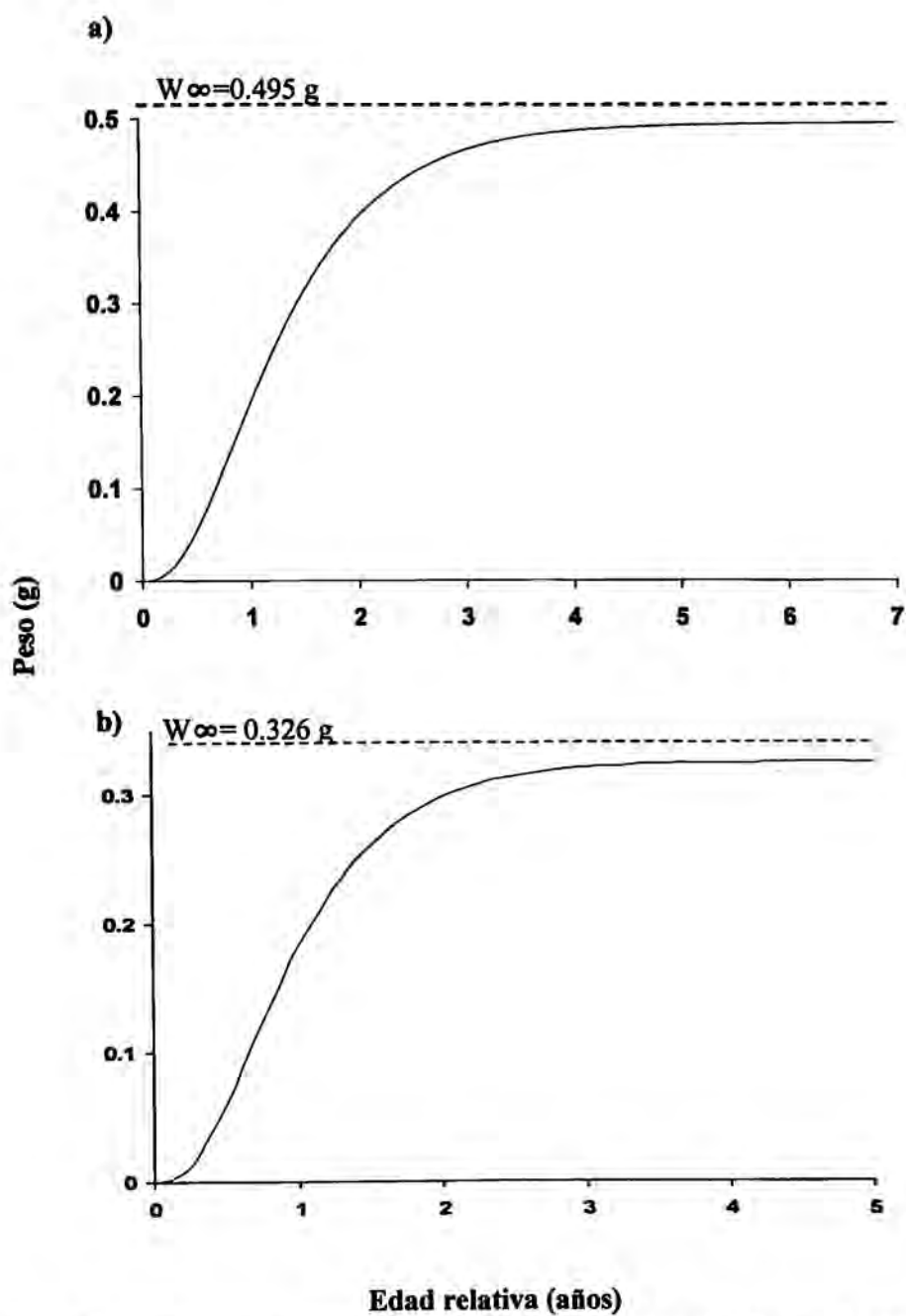


Figura 12. Curvas de crecimiento en peso de von Bertalanffy. a) *L. dalli*; b) *L. pulchellus*.

Estructura de edades relativas.

La composición de edades relativas estimadas para cada especie, demuestra que corresponden a poblaciones de peces con ciclos de vida muy cortos (menores a 2 años). La estructura de edades de *L. dalli* indica que el 91% corresponde a individuos con edades entre 3 meses y 1 año de edad, seguido del 8.5% para individuos con edades entre 1.08 y 1.8 años, y solamente el 0.5% para el grupo de edad relativa de 2.6 años (Fig. 13-a). En el caso de *L. pulchellus* el 98% correspondió a edades entre los 2 meses y un 1 año de edad, y solamente el 2% para individuos entre 1.08 y 1.6 años (Fig. 13-b).

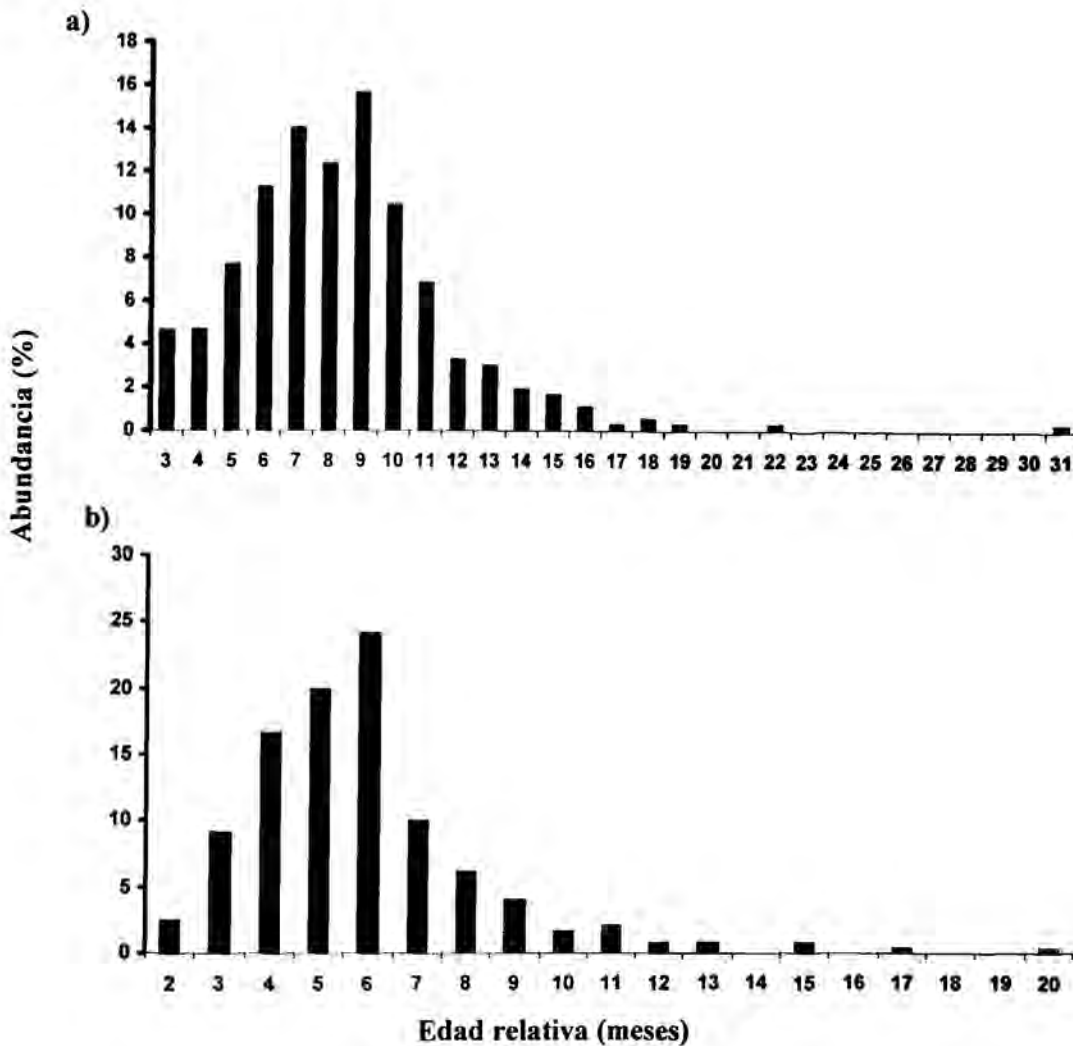


Figura 13. Estructuras de edades relativas, en meses, durante el periodo 2005-2006. a) *L. dalli*; b) *L. pulchellus*.

Mortalidad total

Conociendo las edades relativas de las tallas máximas observadas, así como la edad relativa correspondiente a la menor talla registrada, se calculó la mortalidad (Z) durante todo el periodo de muestreo, considerando el número de individuos presentes en la clase de talla máxima. Se estimó una mortalidad $Z = 3.91 \pm 0.71$ para *L. dalli*, lo cual significa una sobrevivencia poblacional del 1 % al alcanzar los 1.2 años de vida. Por su parte *L. pulchellus* presentó una $Z = 5.36 \pm 0.93$, que implica una sobrevivencia poblacional del 1 % al alcanzar los 11.39 meses de vida (Fig. 14).

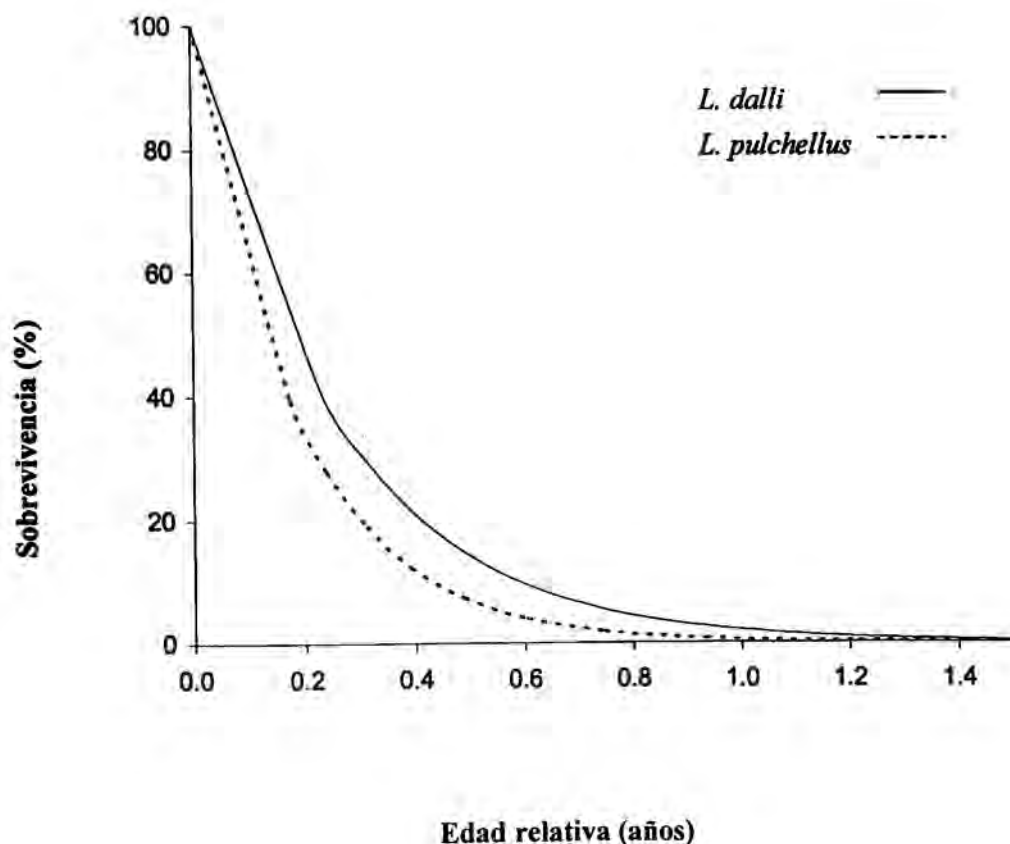


Figura 14. Curvas de sobrevivencia para *L. dalli* y *L. pulchellus*.

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

Caracteres sexuales externos y proporción sexual

En ambas especies las hembras presentaron papila robusta de tipo lobular (Fig. 15-c). La mayoría de los machos presentaron una papila delgada y puntiaguda, así como una prolongación de los tres primeros radios de la primera aleta dorsal (Fig. 15-a y b). Sin embargo los individuos mas pequeños no presentaron caracteres sexuales secundarios, como presencia de papila (Fig. 15-d) o radios dorsales anteriores prolongados, aunque algunos resultaron ser machos funcionales al ser examinados histológicamente. Por lo tanto este carácter debe ser utilizado con precaución, ya que su presencia es señal inequívoca del sexo funcional del individuo, pero no lo es su ausencia.

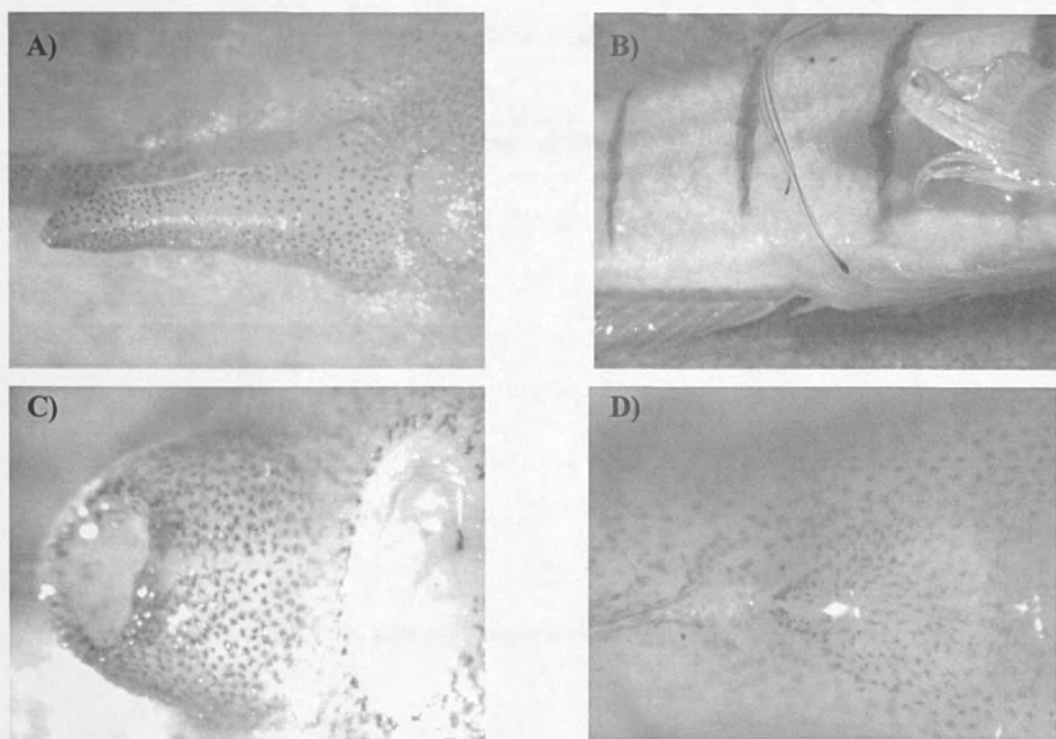


Figura 15. Micrografías de la papila urogenital. a) Papila característica de macho, aumento: 15x; b) radios prolongados de la primera aleta dorsal en machos, aumento: 2x; c) papila característica de hembra, aumento 15x; d) papila no desarrollada, aumento:15x.

El uso de este carácter permitió sexar a todos los individuos muestreados. Tanto para *L. dalli* como para *L. pulchellus*, se observó un mayor número de hembras que de machos. Para *L. dalli* se identificaron 260 hembras (H), 110 machos (M) y 34 individuos indiferenciados (I= papila no desarrollada). En el caso de *L. pulchellus* se identificaron 178 hembras, 73 machos y 18 organismos indiferenciados. En términos de proporción esto es 1: 2.36: 0.33 (M:H:I) para *L. dalli*, y de 1: 2.43: 0.25 para *L. pulchellus*. Esta proporción a favor de las hembras es estadísticamente diferente de 1:1 en ambas especies (*L. dalli*, $Z = -8.36$; *L. pulchellus*, $Z = -7.29$). En ambos casos la probabilidad de encontrar más de una hembra por cada macho fue de $P = 0.9999$. Sin embargo, la proporción de sexos varió mensualmente en ambas especies. Para *L. dalli* los valores fluctuaron entre 1: 0.88 (M:H) y 1:5 (Tabla III), y para *L. pulchellus* entre 1:1.44 y 1: 5 (Tabla IV).

Tabla III. Proporción de sexos por mes en *L. dalli* en Punta Diablo, Bahía de La Paz, B.C.S.

Mes	Machos (n)	Hembras (n)	Proporción
Jun-05	2	6	1:3
Jul-05	19	52	1:2.73
Ago-05	10	43	1:4.3
Oct-05	8	7	1:0.875
Dic-05	4	4	1:1
Ene-06	1	4	1:4
Feb-06	5	8	1:1.6
Mar-06	11	11	1:1
Abr-06	8	36	1:4.5
May-06	15	34	1:2.26
Jul-06	14	32	1:2.28
Ago-06	2	10	1:5
Sep-06	5	7	1:1.4
Oct-06	3	4	1:1.33
Nov-06	3	2	1:0.66

Tabla IV. Proporción de sexo por mes en *L. pulchellus* en Punta Diablo, Bahía de La Paz, B.C.S.

Mes	Machos (n)	Hembras (n)	Proporción
Jun-05	1	5	1:5
Jul-05	11	23	1:2.09
Ago-05	12	32	1:2.66
Oct-05	0	6	-
Dic-05	4	0	-
Ene-06	0	5	-
Feb-06	1	3	1:3
Mar-06	11	25	1:2.27
Abr-06	12	27	1:2.25
May-06	9	13	1:1.44
Jul-06	6	20	1:3.33
Ago-06	0	5	-
Sep-06	3	8	1:2.66
Oct-06	3	6	1:2

Tallas y pesos por sexo funcional

Las hembras de *L. dalli* presentaron tallas entre los 16.03 y 31.45 mm LT, y los machos entre los 16.5 y 37.7 mm LT. Los individuos indiferenciados correspondieron a las clases de tallas más pequeñas, entre los 10.03 y 15.82 mm LT (Fig.16).

Al comparar las tallas promedio entre machos ($\bar{x} = 26.02$ mm) y hembras ($\bar{x} = 23.15$ mm) de *L. dalli*, se demostró estadísticamente que los machos presentaron una mayor talla que las hembras [$\bar{x}_1 - \bar{x}_2 = 2.87$, $t'_{1-(\alpha/2)} = \pm 1.97$, s.e. = 0.49; i.c. = 1.88, 3.85]. Las tallas de los machos fluctuaron de manera mensual entre los 21.34 y 33.82 mm LT, y la de las hembras entre los 19.35 y 24.03 mm LT (Fig.17). De igual forma, el peso promedio de los machos ($\bar{x} = 0.1684$ g) fue mayor que el de las hembras ($\bar{x} = 0.1192$ g) [$\bar{x}_1 - \bar{x}_2 = 0.05$, $t'_{1-(\alpha/2)} = \pm 1.97$, s.e. = 0.010; i.c. = 0.029, 0.069]. Los pesos promedio variaron mensualmente, para las hembras entre 0.05 y 0.15 g, y para los machos entre 0.09 y 0.34 g (Fig.18).

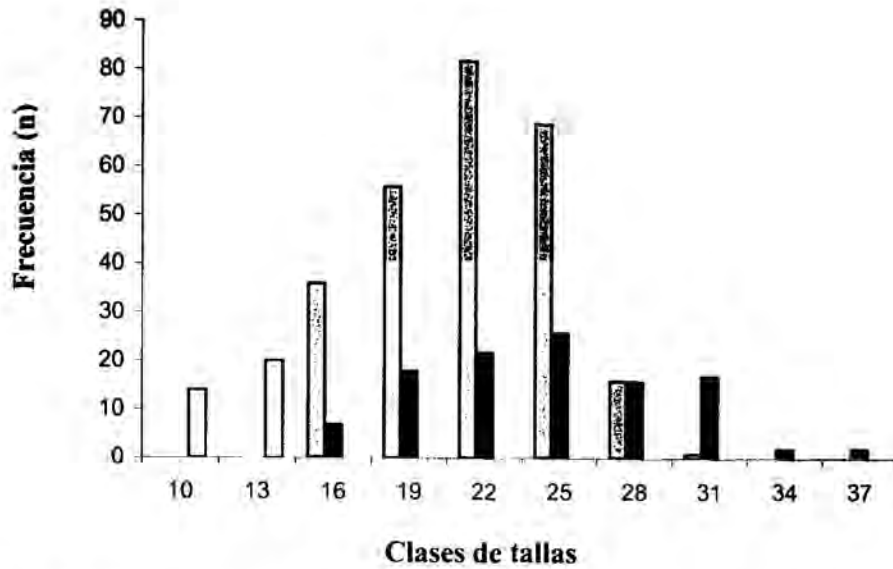


Figura 16. Frecuencia de la distribución de tallas de sexos funcionales para *L. dalli*. Individuos indiferenciados (barras blancas), Hembras funcionales (barras grises) y machos funcionales (barras negras); correspondientes al periodo junio 2005 – noviembre 2006.

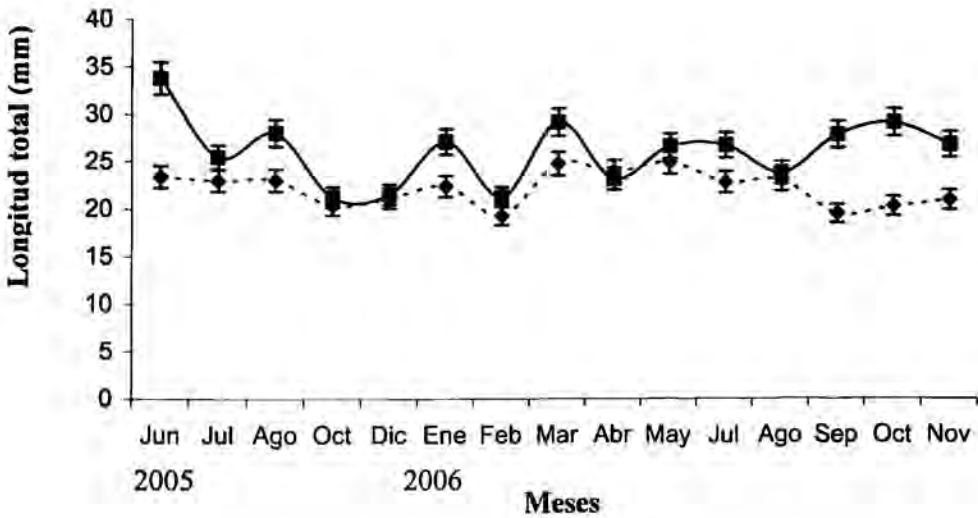


Figura 17. Longitud promedio mensual de hembras (línea punteadas) y machos (línea continua) de *L. dalli* correspondientes al periodo junio 2005- noviembre 2006.

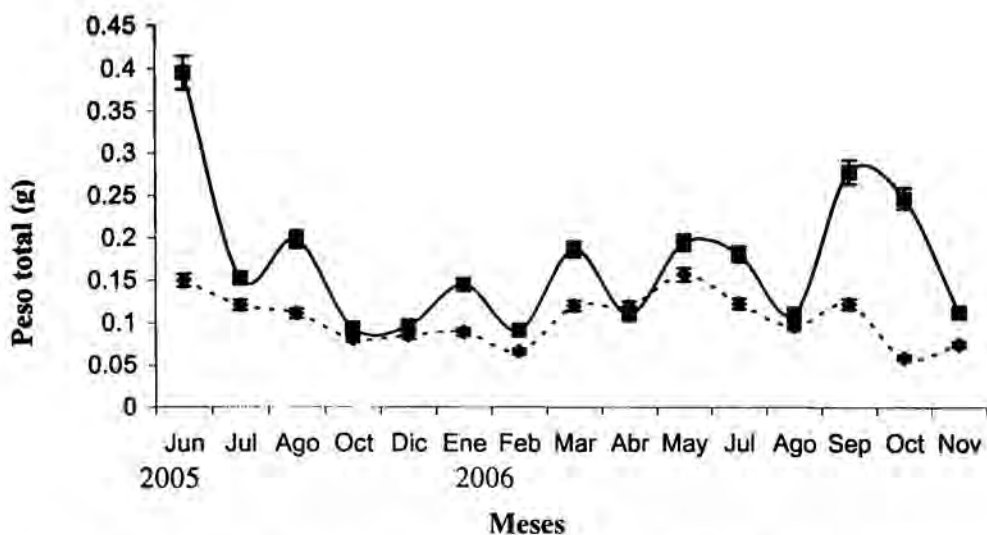


Figura 18. Peso promedio mensual de hembras (línea punteada) y machos (línea continua) de *L. dalli* correspondientes al periodo junio 2005- noviembre 2006.

En el caso de *L. pulchellus* las hembras presentaron tallas entre los 16.36 y 32.46 mm LT, y los machos entre los 16.85 y 37.2 mm LT. Los individuos indiferenciados presentaron tallas entre los 10.01 y 15.96 mm LT (Fig. 19).

La muestra analizada de *L. pulchellus* demostró que los machos presentaron una mayor talla y peso que las hembras. La talla promedio de los machos fue de $\bar{x} = 25.59$ mm, mientras que las hembras presentaron una talla promedio $\bar{x} = 22.41$ mm [$\bar{x}_1 - \bar{x}_2 = 3.18$, $t'_{1-(\alpha/2)} = \pm 1.98$, s.e. = 0.62; i.c. = 1.93, 4.42]. El promedio de las tallas varió de manera mensual, para los machos entre los 21.99 y 32.56 mm LT, y para las hembras entre los 18.17 y 26.54 mm LT (Fig. 20).

Con respecto al peso, los machos presentaron un promedio de $\bar{x} = 0.2022$ g, y las hembras de $\bar{x} = 0.1299$ g [$\bar{x}_1 - \bar{x}_2 = 0.07$, $t'_{1-(\alpha/2)} = \pm 1.98$, s.e. = 0.016; i.c. = 0.04, 0.10]. El peso promedio mensual fluctuó entre 0.098 y 0.59 g para los machos, y para las hembras entre 0.058 y 0.186 g (Fig. 21).

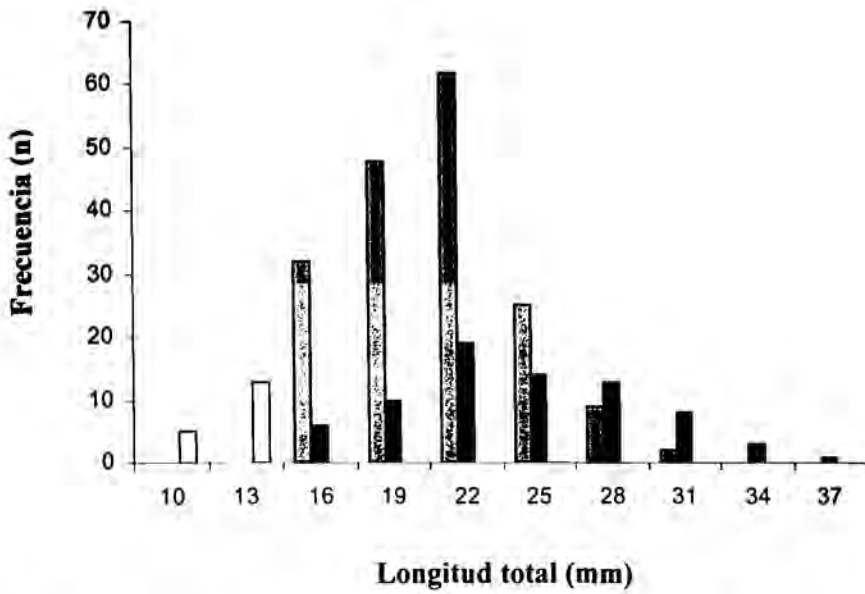


Figura 19. Frecuencia de la distribución de tallas de sexos funcionales para *L. pulchellus* durante el periodo junio 2005–noviembre 2005. Individuos indiferenciados (barras blancas), hembras funcionales (barras grises), y machos funcionales (barras negras).

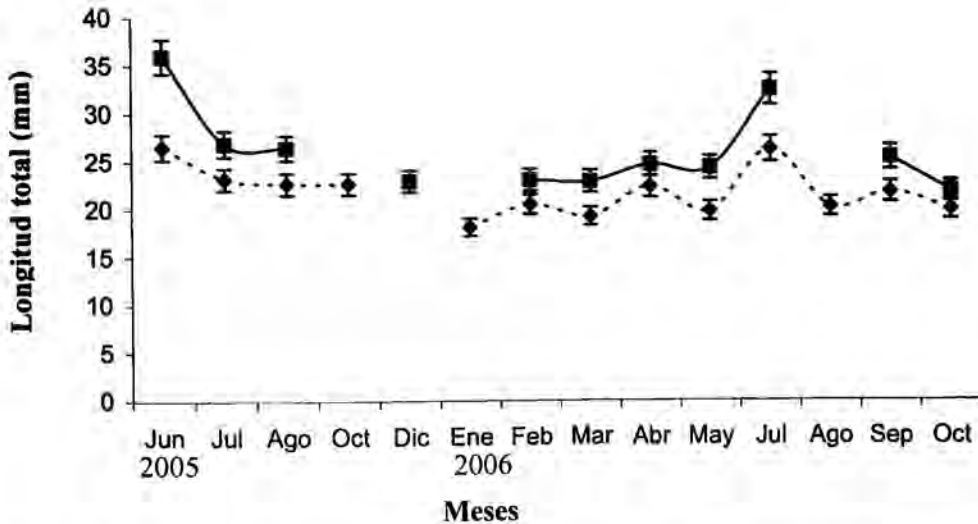


Figura 20. Longitud promedio mensual de hembras (línea punteadas) y machos (línea continua) de *L. pulchellus* durante el periodo junio 2005–octubre 2006.

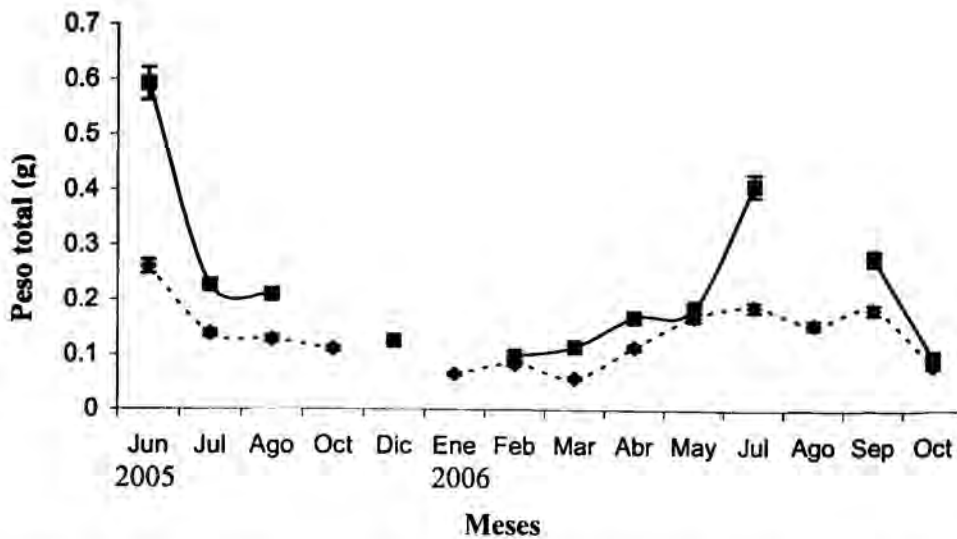


Figura 21. Peso promedio mensual de hembras (línea punteada) y machos (línea continua) de *L. dalli* correspondientes al periodo junio 2005- octubre 2006.

ANÁLISIS HISTOLÓGICO

Evidencia de Hermafroditismo

Mediante el análisis microscópico de los dos lóbulos gonádicos, se determinó que estos organismos presentan características típicas de hermafroditas funcionales simultáneos (*sensu* Sadovy y Liu, 2008), en los cuales el ovotestis está presente en el 100 % de los organismos analizados, para ambas especies (Figs. 22 A, B y C; 26 A y B; 30 A y B).

Fase hembra

Estadios ováricos y tipos de ovocitos:

Estadio I (inmadura): Es la fase inicial del crecimiento de los ovocitos previtelogénicos, se distinguen tres tipos: nucleolo-cromatina, perinucleolares tempranos y tardíos, el ovoplasma es uniforme y fuertemente basófilo, de forma ovalada a poligonal, se observan varios nucleolos (Figs. 22 y 26).

Estadio II (madurando): Es la fase intermedia de crecimiento, caracterizada por la aparición de ovocitos con alvéolos corticales (son pequeñas vesículas esféricas que se observan distribuidas por el ovoplasma), ovocitos con inclusiones lipídicas, ovocitos

con granulo de vítelo temprano y ovocitos con granulo de vítelo tardío. La zona pelúcida es muy delgada y poco aparente (Figs. 23 y 27).

Estadio III (madurez): La fase de vitelogénesis ha llegado a su fin, se observan ovocitos maduros (vitelo denso). No se observa diferencia en el grosor de la zona pelúcida entre los tipos de ovocitos del estadio anterior. (Figs. 24 y 28)

Estadio IV (desove parcial): La fase de ovulación (época de desove), se caracteriza por la presencia de ovocitos hidratados, pueden observarse folículos postovulatorios, atresias y ovocitos en todas las etapas de previtelogénesis y vitelogénesis (Figs. 25 y 29).

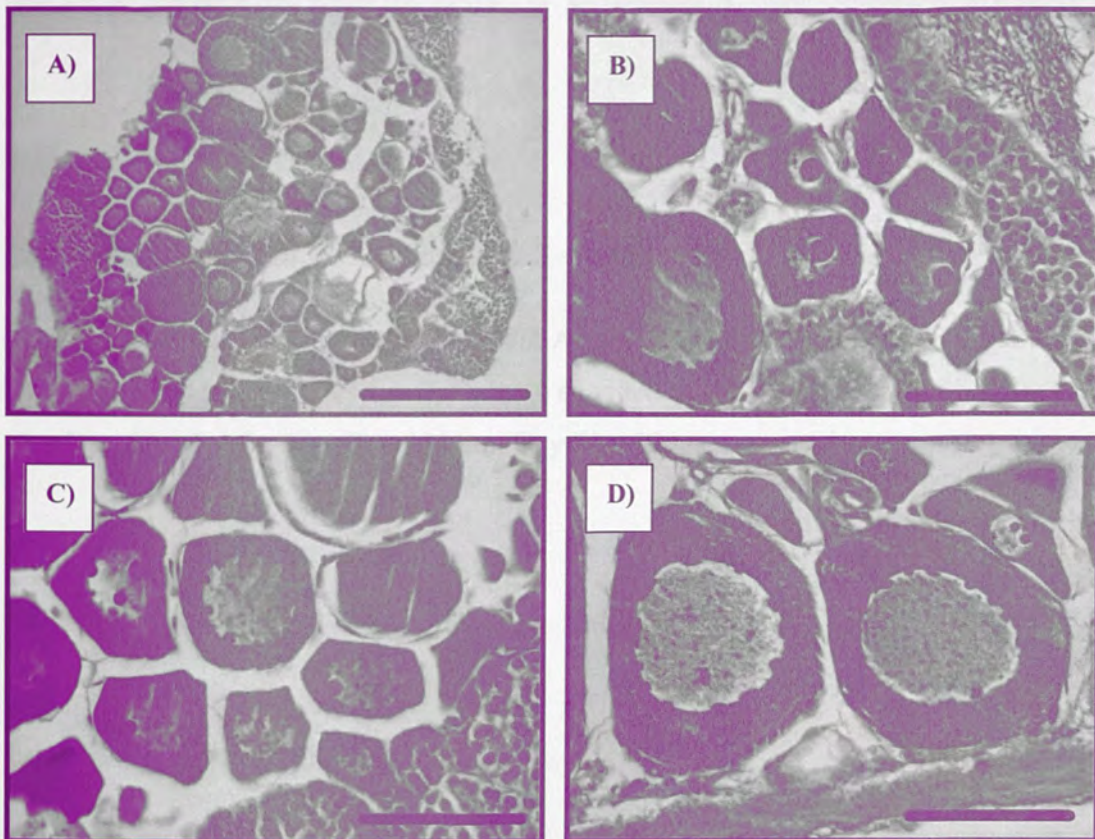


Figura 22. Estadio I: Gónada inmadura, *L. dalli*. A) Ovocitos en crecimiento primario, B) Nucleolo cromatina, C) Perinucleólo temprano y D) Perinucleólo tardío. Aumento: A) = 30x; B), C) y D) = 120x. Escala: A) = 200 μm ; B), C) y D) = 50 μm .

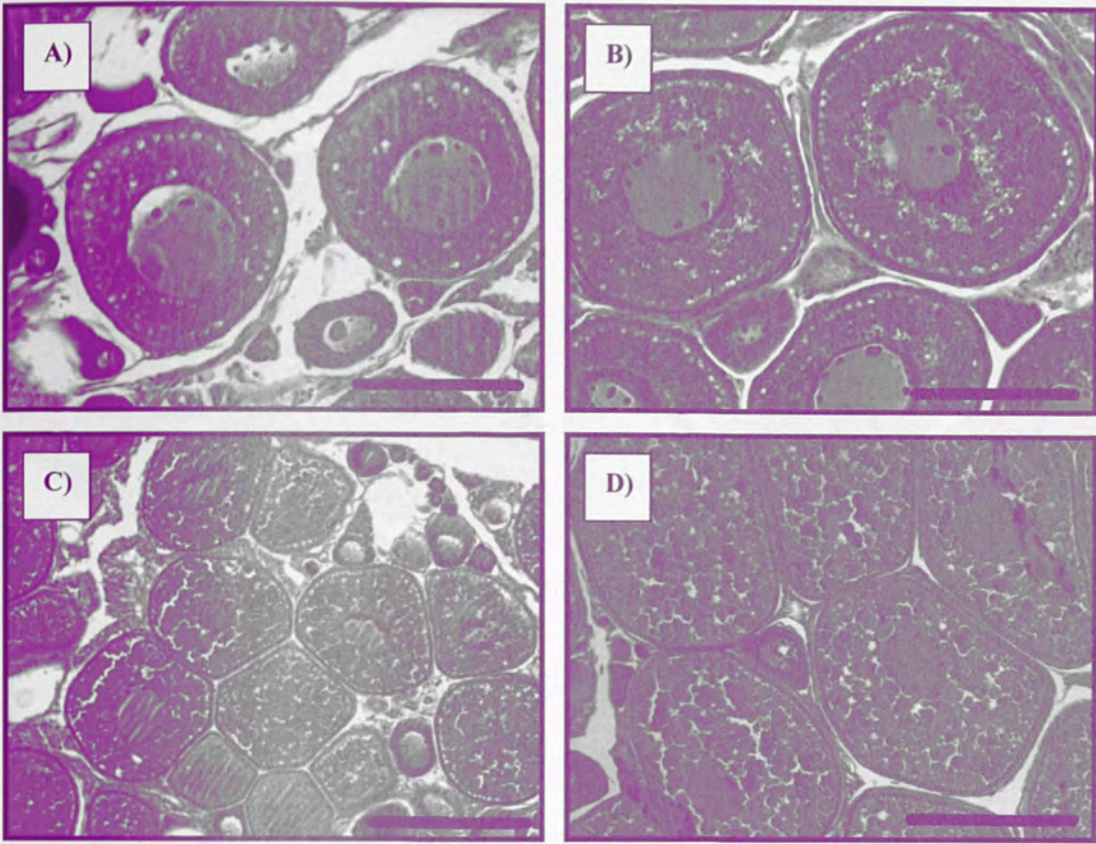


Figura 23. Estadio II: Madurando, *L. dalli*. A) Alvéolo cortical, B) Inclusión lipídica, C) Gránulo de vitelo temprano, y D) Gránulo de vitelo tardío. Aumento: A) y B) = 60x ; C) y D) = 30x. Escala: A) y B) = 100 μm ; C) y D) = 200 μm .

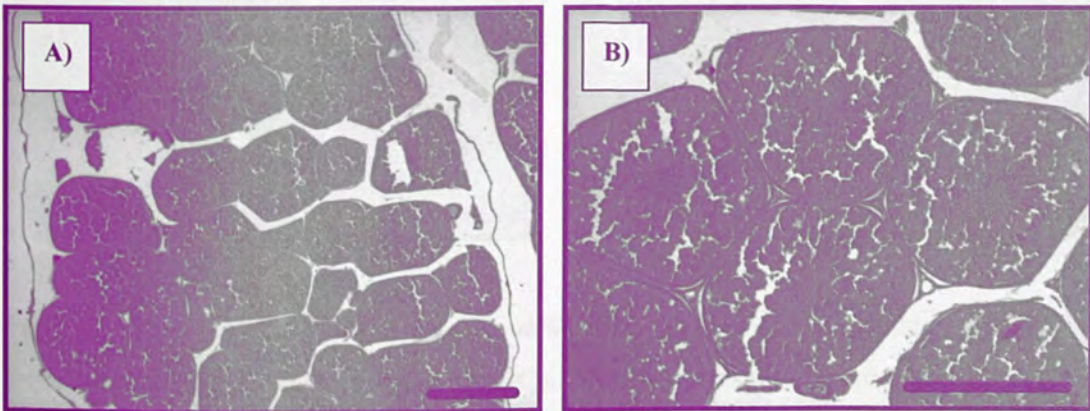


Figura 24. Estadio III: Gónada madura, *L. dalli*. A) Gónada madura, B) Ovocitos maduros. Aumento: A) = 12x, B) = 30x. Escala: A) y B) = 200 μm .

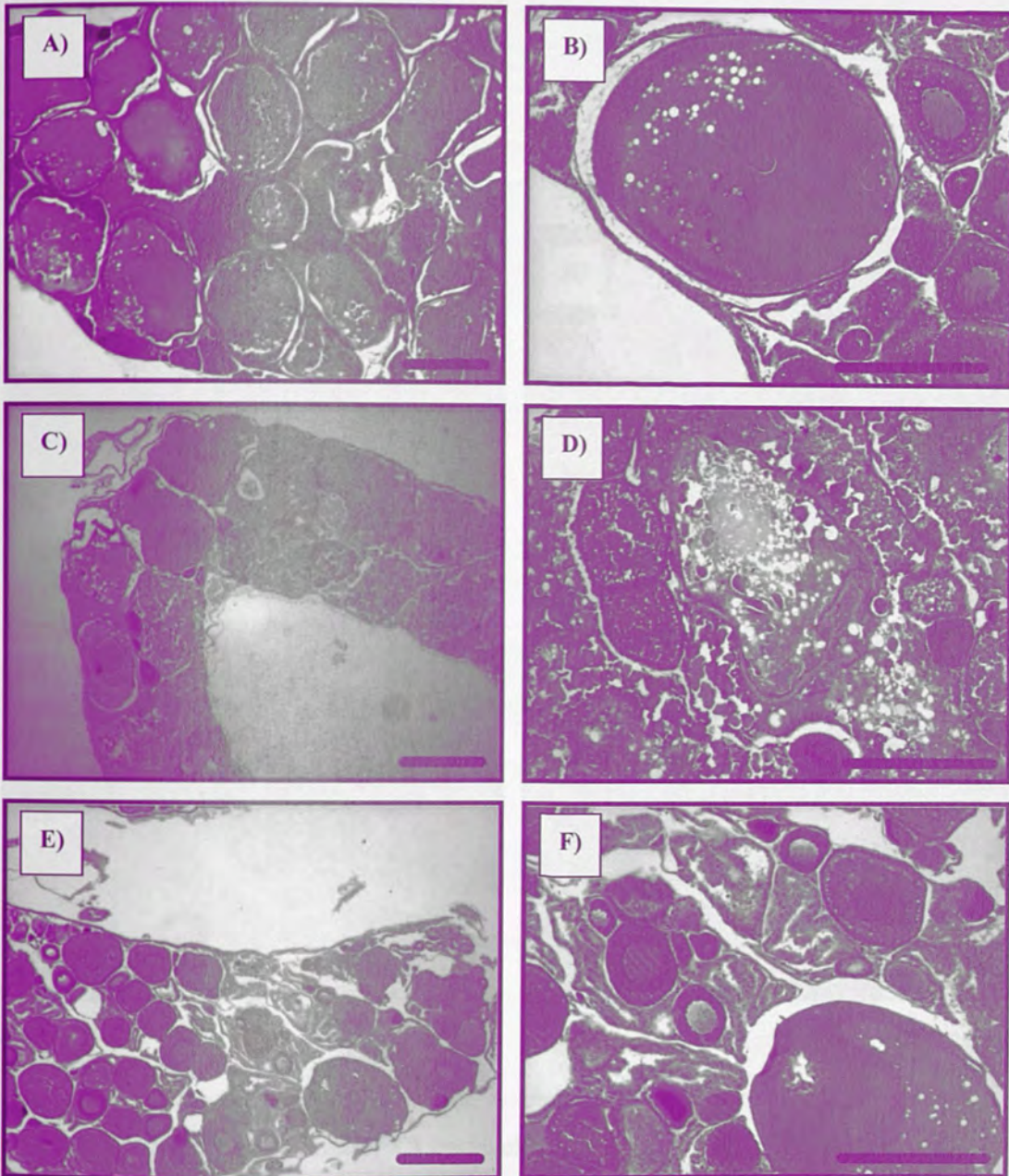


Figura 25. Estadio IV: Desova parcial, *L. dalli*. A) Gónada con ovocitos hidratados, B) Ovocito hidratado, C) Gónada con ovocitos hidratados y atresias, D) Ovocito en atresia, E) Gónada con folículos postovulatorios y F) Folículos postovulatorios. Aumento: A), C) y E) = 12x; B), E) y F) = 30x. Escala: A), B, C, D) y E) = 200 μ m.

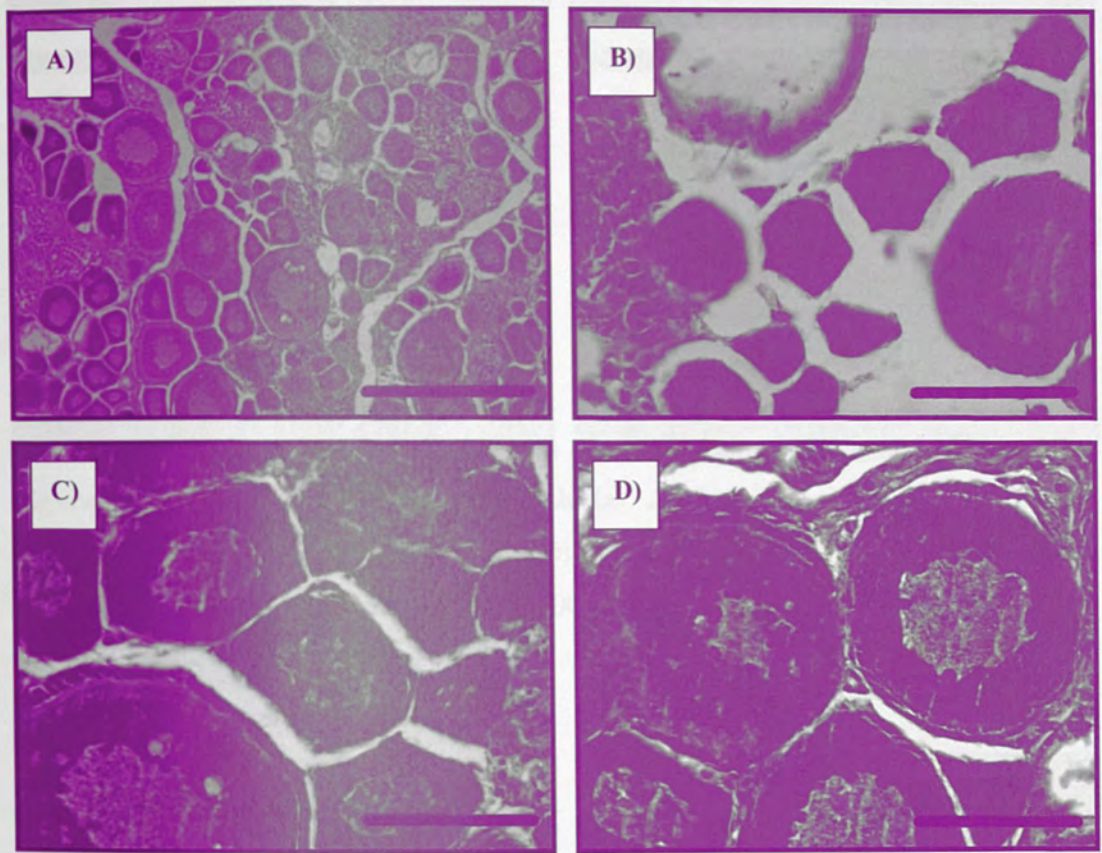


Figura 26. Estadio I: Gónada inmadura, *L. pulchellus*. A) Ovocitos en crecimiento primario, B) Nucleolo cromatina, C) Perinucleolo temprano y D) Perinucleolo tardío. Aumento: A) = 30x; B),C) y D) = 120x. Escala: A)= 200 μ m; B), C) y D) = 50 μ m.

Figura 26. Estadio I: Gónada inmadura, *L. pulchellus*. A) Gónada inmadura, B) Ovocitos en crecimiento primario, C) Nucleolo cromatina, D) Perinucleolo temprano y E) Perinucleolo tardío. Aumento: A) = 30x, B) = 120x. Escala: A) y B) = 200 μ m.

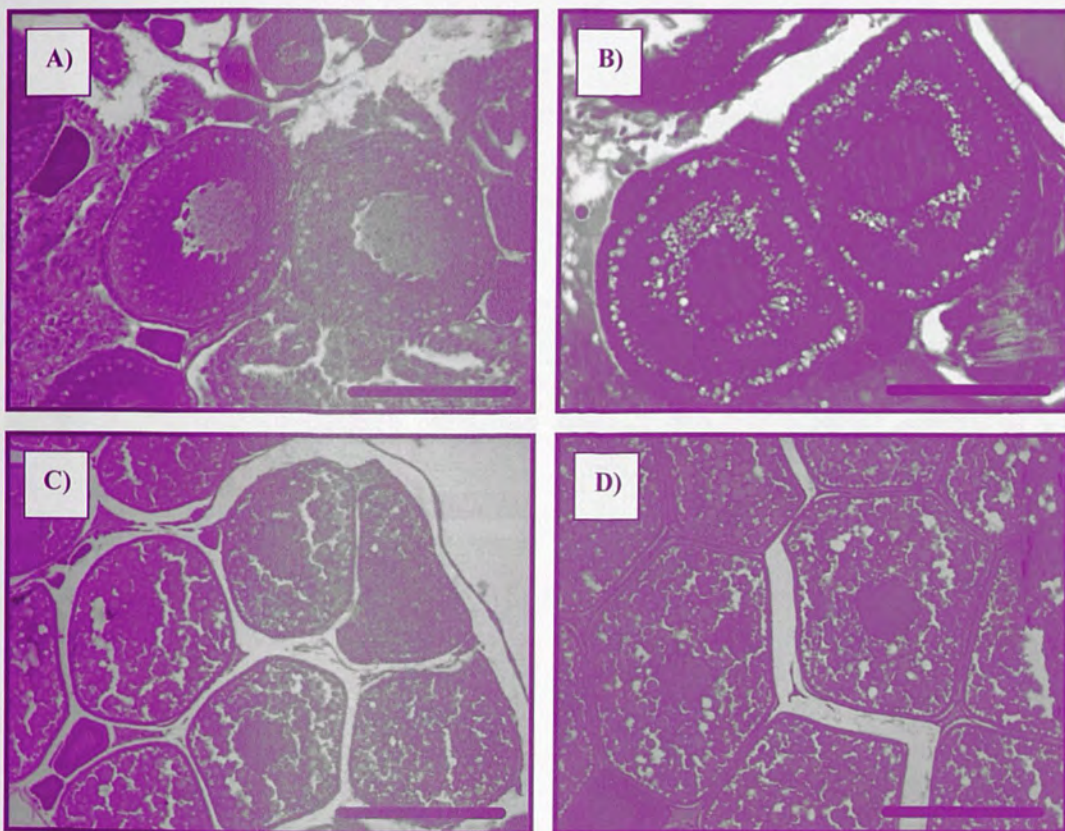


Figura 27.Estadio II: Madurando, *L. pulchellus*. A) Alvéolo cortical, B) Inclusión lipídica, C) Gránulo de vitelo temprano, y D) Gránulo de vitelo tardío. Aumento: A) y B) = 60x; C) y D) = 30x. Escala: A) y B) = 100 μm ; C) y D) = 200 μm .

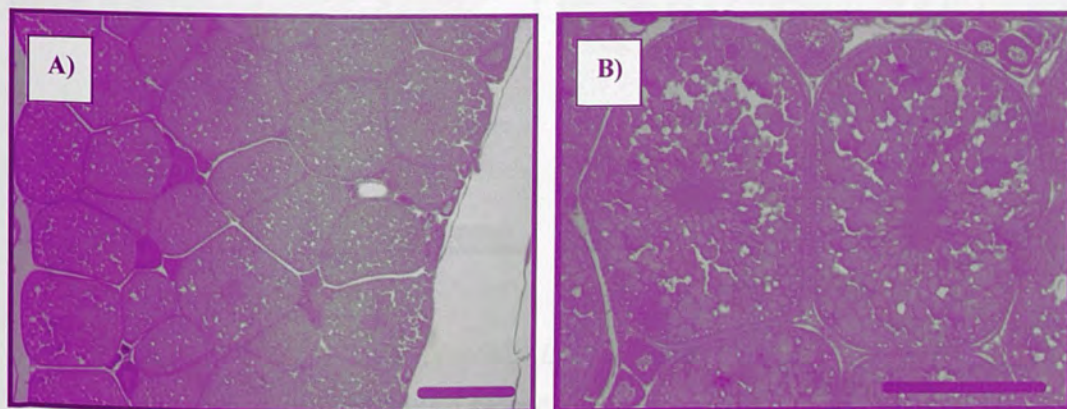


Figura 28. Estadio III: Gónada madura, *L. pulchellus*. A) Gónada madura, B) Ovocitos maduros. Aumento: A) = 12x, B) = 30x. Escala: A) y B) = 200 μm .

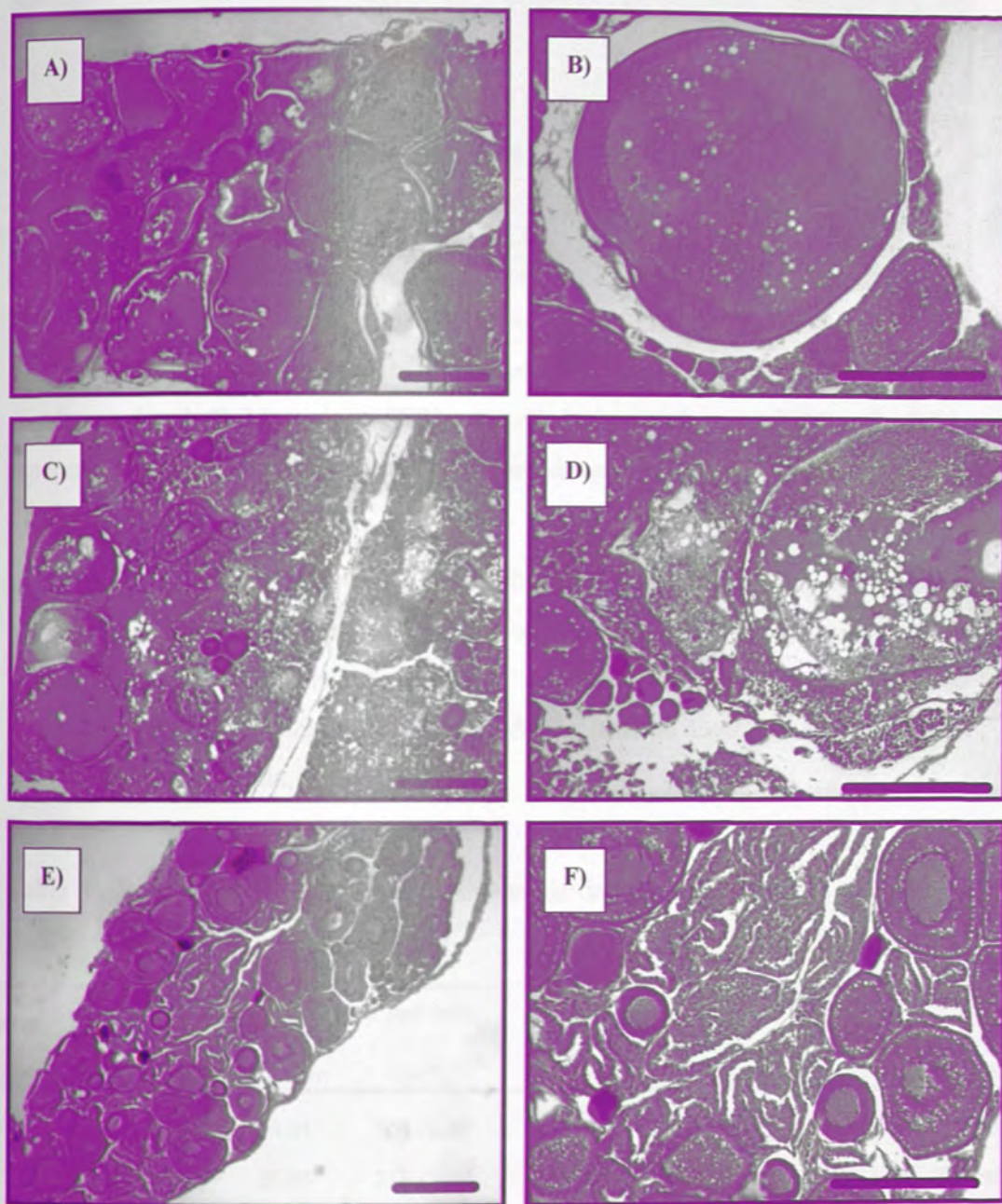


Figura 29. Estadio IV: Desova parcial, *L. pulchellus*. A) Gónada con ovocitos hidratados, B) Ovocito hidratado, C) Gónada con ovocitos hidratados y atresias, D) Ovocito en atresia, E) Gónada con folículos postovulatorios y F) Folículos postovulatorios. Aumento: A), C) y E) = 12x; B), E) y F) = 30x. Escala: A), B, C, D) y E) = 200 μ m.

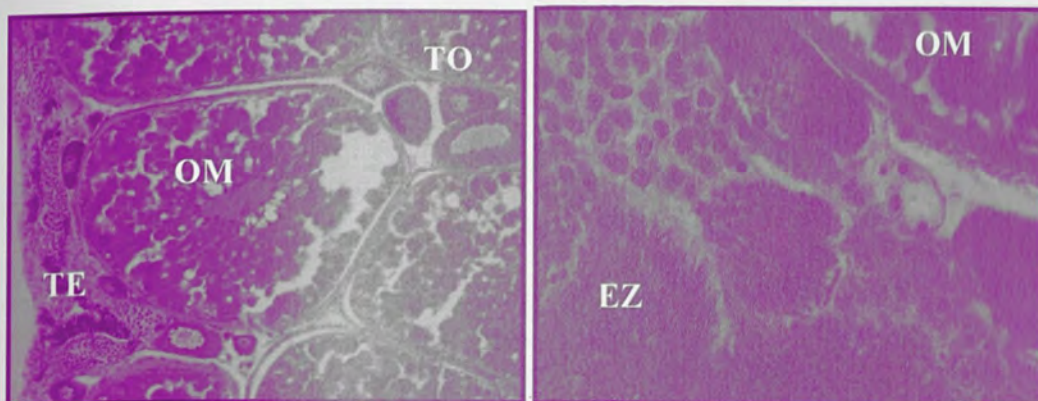


Figura 30. Tejido gonádico presente en hembras funcionales de A) *L. dalli*; aumento: 30x y B) *L. pulchellus*; aumento:60x. En estas imágenes se aprecia el desarrollo simultáneo de : 1. Tejido ovárico [TO], con ovocitos en maduración [OM] y 2. Tejido espermático [TE], con espermias completamente desarrollados [Ez].

Se obtuvieron los diámetros promedio (en micras), de los 9 tipos ovocitarios identificados a partir de su morfología, en ambas especies (Fig. 31). Así mismo, se demostró mediante pruebas estadísticas “t” que los ovocitos de *L. pulchellus* presentaron una mayor talla promedio, en todas las fases de desarrollo, en comparación con los de *L. dalli* (Tabla. V).

Tabla V. Pruebas t’ Cochran para la diferencia del diámetro promedio (μm) de los tipos de ovocitos *L. dalli* y *L. pulchellus*.

Tipo de Ovocito	<i>L. pulchellus</i> diámetro	<i>L. dalli</i> diámetro	<i>L. pulchellus</i> n y (S) ²	<i>L. dalli</i> n y (S) ²	Coef. Conf. $t'_{1-(\alpha/2)}$	intervalo de confianza	decisión estadística
NUC-CRO	18.37	13.65	349, (6.0) ²	255; (3.3) ²	1.96	3.97, 5.47	Diferentes
PER-TEM	36.77	21.69	233, (3.4) ²	164; (3.2) ²	1.96	14.41, 15.73	Diferentes
PER-TAR	73.77	38.04	493, (24.1) ²	353; (11.6) ²	1.97	63.96, 73.95	Diferentes
ALV-COR	136.77	77.73	317, (13.6) ²	99; (11.0) ²	1.97	56.38, 61.69	Diferentes
INC-LIP	178.20	116.95	243, (10.7) ²	208, (13.4) ²	1.96	58.98, 63.51	Diferentes
VIT-TEM	217.96	149.35	152, (14.2) ²	98, (20.3) ²	1.97	63.96, 73.25	Diferentes
VIT-TAR	260.35	233.95	150, (8.1) ²	113, (23.0) ²	1.97	21.91, 30.87	Diferentes
MAD	308.73	247.49	370, (24.2) ²	119, (17.9) ²	1.97	57.15, 65.31	Diferentes
HID	330.50	304.88	17, (15.8) ²	14, (22.3) ²	2.12	10.56, 40.68	Diferentes

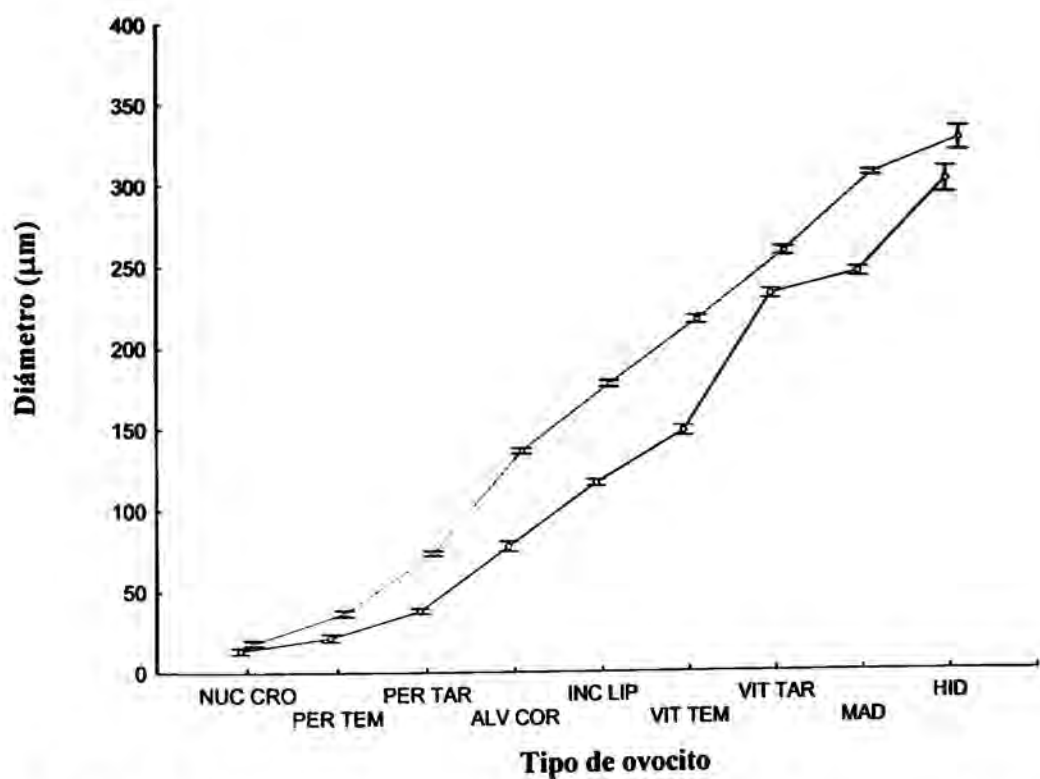


Figura 31. Comparación del diámetro, en micras, de los tipos de ovocitos identificados en el desarrollo gonádico de *L. dalli* (línea continua) y *L. pulchellus* (línea punteada).

Fase machos

Clases reproductivas en machos (tejido testicular)

En el caso particular de estas dos especies, no se observa la típica estructura de testículo en teleósteos, ya sea lobular o tubular. La estructura de *L. dalli* y *L. pulchellus* es atípica, pues se observan paquetes (tipo espermatocistos) de células espermáticas, que se encuentran en la misma etapa distribuidos de forma irregular por toda la gónada. Las células espermáticas son espermatogonias, espermatocitos meióticos o espermatidas en maduración mediante espermiogénesis, o espermatozoos, que maduran por paquetes en cada espermatocisto. En el epitelio germinal continuo, los espermatozoides maduran y posteriormente pueden ser liberados hacia la estructura gonadal accesoria característica de este género de peces.

Se identificaron sólo dos de las cinco clases de desarrollo de la espermatogénesis descrita para teleósteos:

II.- Clase de maduración temprana (madurando): en esta clase reproductiva se lleva a cabo la espermatogénesis. Se observa epitelio germinal continuo en los espermatocistos de cada tipo de célula espermática: espermatogonias en grupos o nidos de 4 o más células, espermatocitos primarios, con núcleos basófilos y escaso citoplasma, otros paquetes de células espermáticas presentan una reducción en tamaño (espermatozoides secundarios) en los cuales es difícil distinguir la frontera entre el citoplasma y el núcleo, espermatidas y espermatozoos (Figs. 32 y 34).

IV.- Clase de maduración avanzada (maduro): se caracteriza por la presencia de epitelio germinal discontinuo en gran proporción de la región de los espermatocistos distribuidos por el tejido testicular, y observa la presencia de una estructura gonadal accesoria conteniendo espermatozoos libres (Figs. 33 y 35).

En todos los organismos que presentaron sexo funcional como machos, siempre se observaron presentes ovocitos previtelogénicos viables.

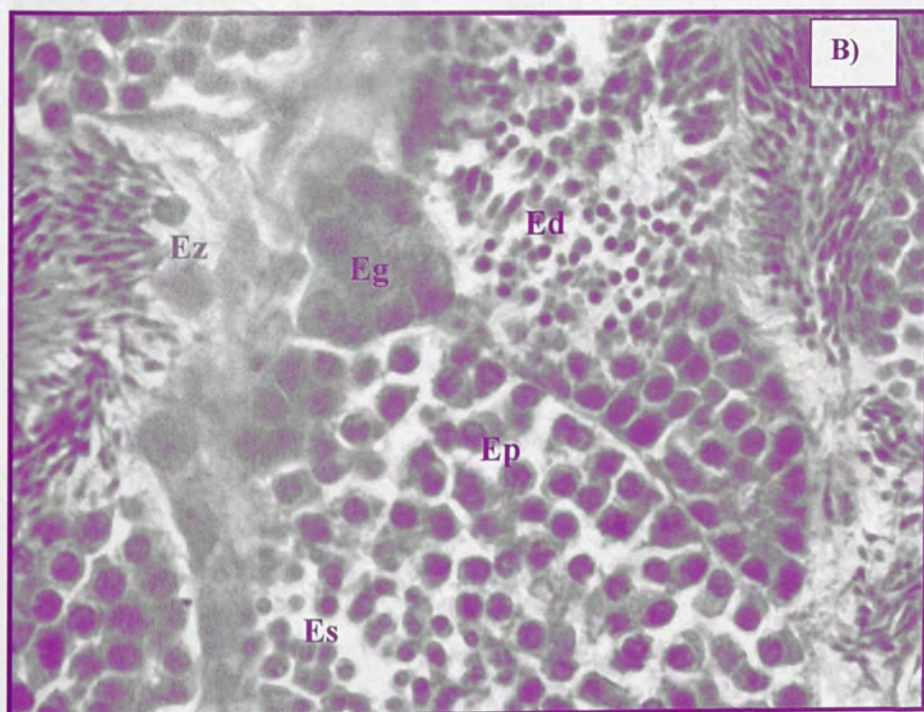
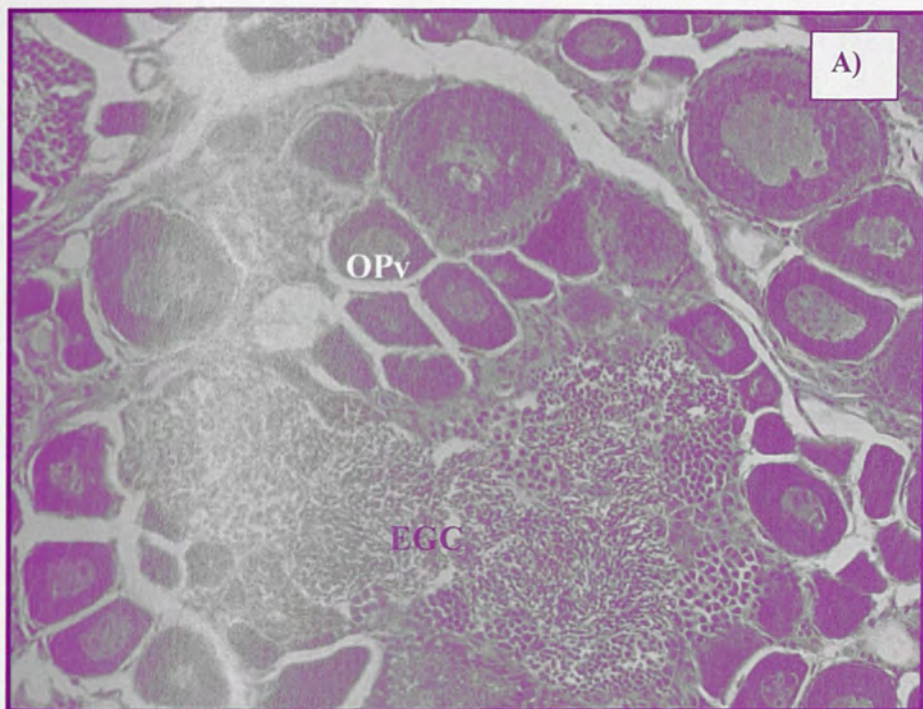


Figura 32. Macho Clase II- maduración temprana, *L. dalli*. A) Se distingue epitelio germinal continuo [EGC] y ovocitos previtelogénicos viables [OPv]; aumento 30x. B) Espermatozoides conteniendo: Espermatogonias [EG], espermatocitos primarios [Ep], Espermatocitos secundarios [Es], Espermatidas [Ed] y Espermatozoos [Ez]; aumento: 120x.

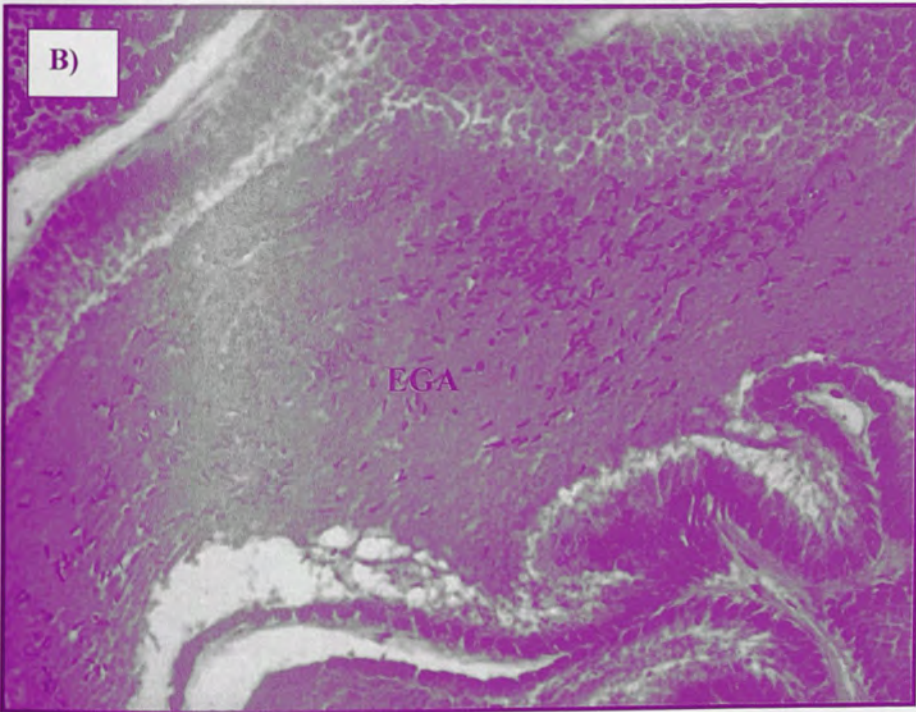
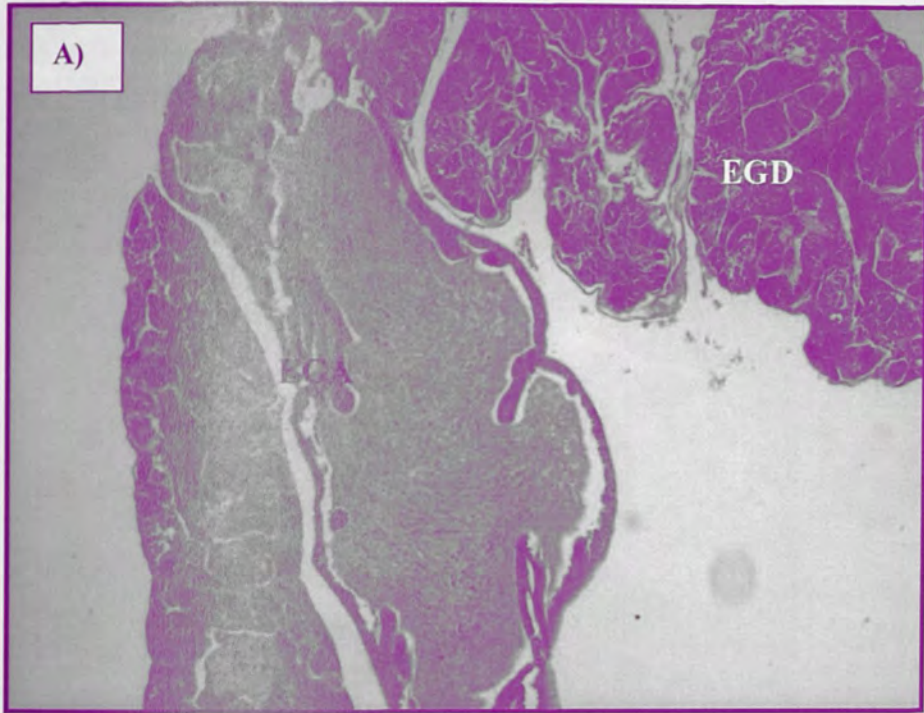


Figura 33. Macho Clase IV- maduración avanzada, *L. dalli*. A) Lóbulo gonádico de macho funcional, se observa: Epitelio germinal discontinuo [EGD] y la estructura gonadal accesoria [EGA], típica de machos. Aumento: 12x. B) Estructura gonadal accesoria, conteniendo espermatozoos libres; aumento: 120x.

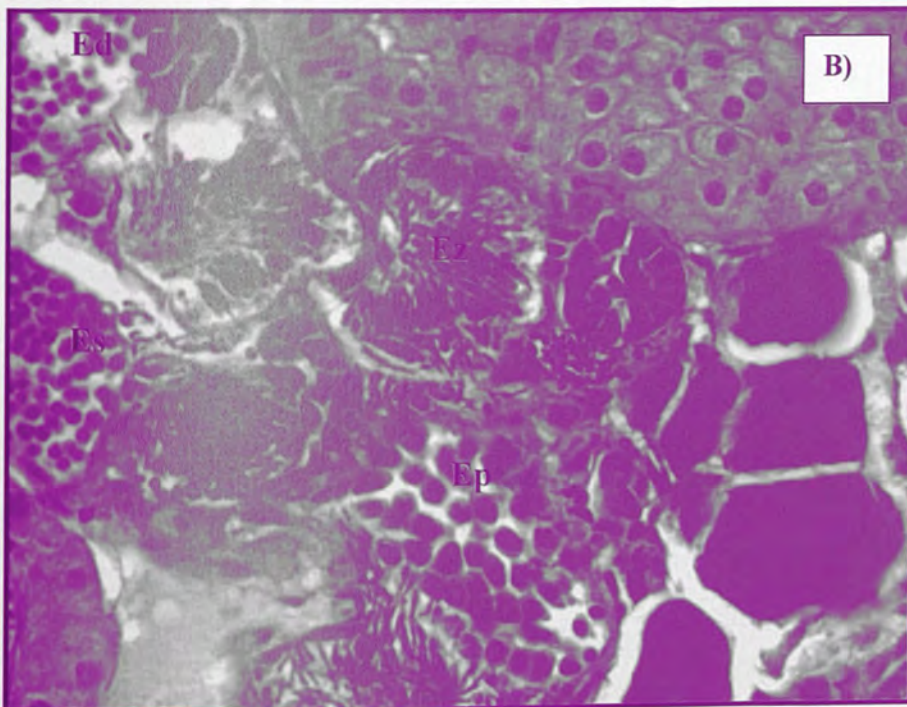
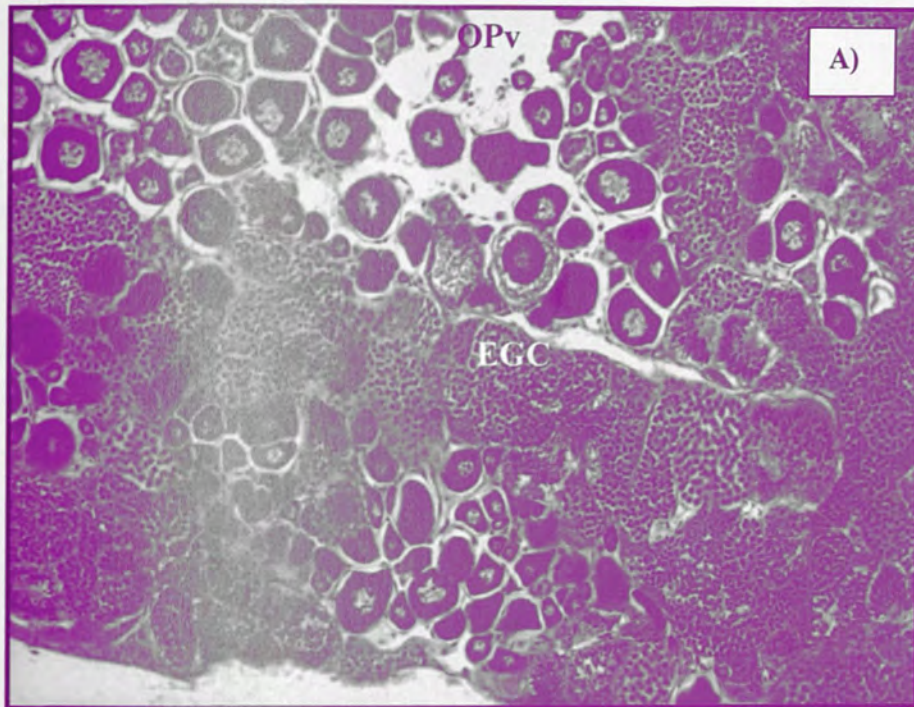


Figura 34. Macho Clase II- maduración temprana, *L. pulchellus*. A) Se distingue epitelio germinal continuo [EGC] y ovocitos previtelogénicos viables [OPv]; aumento 30x. B) Espermatocistos conteniendo, espermatoцитos primarios [Ep], Espermatoцитos secundarios [Es], Espermátidas [Ed] y Espermatozoos [Ez]; aumento : 120x.

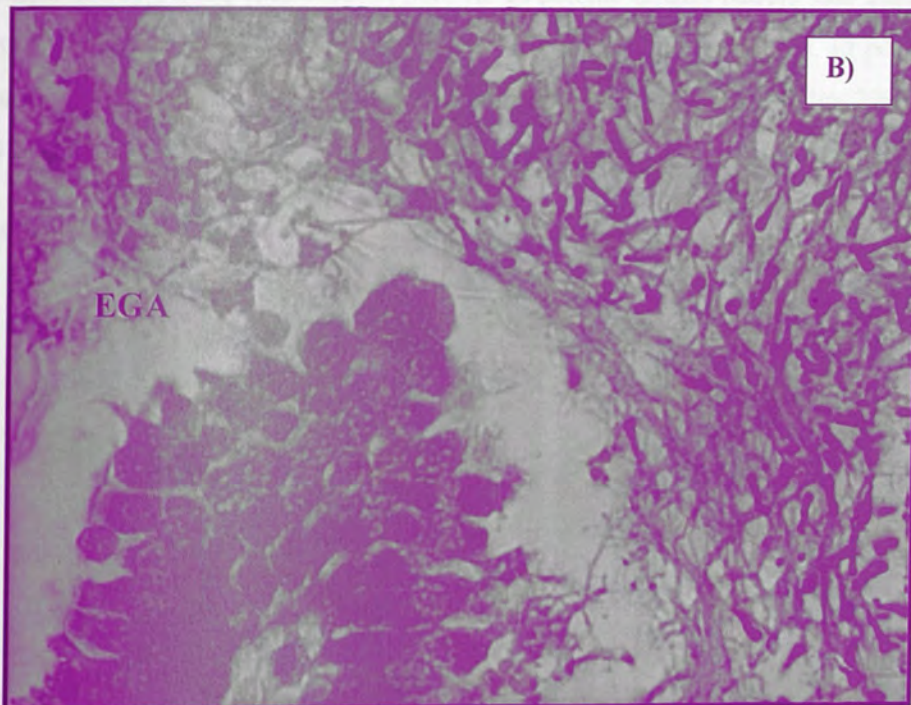
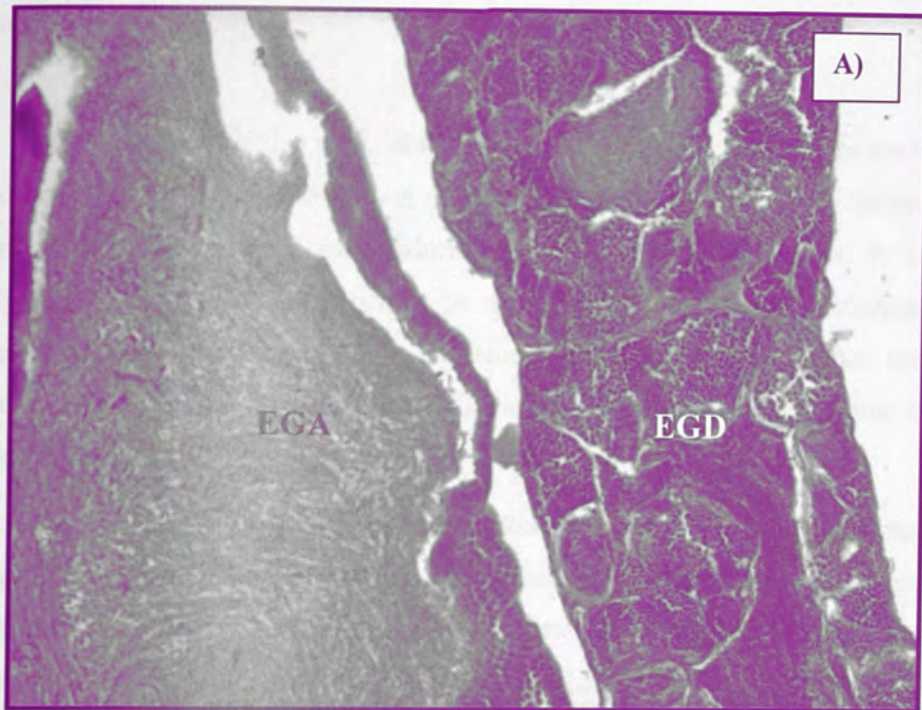


Figura 35. Macho Clase IV- maduración avanzada, *L. pulchellus*. A) Lóbulo gonádico de macho funcional, se observa: Epitelio germinal discontinuo (EGD) y la estructura gonadal accesoria (EGA), típica de machos; aumento 30x. B) Estructura gonadal accesoria, conteniendo espermatozoos libres; aumento 180x.

Ciclo Reproductivo

El análisis histológico de *L. dalli* demostró la presencia de hembras maduras y con desoves parciales durante todo el año, excepto durante los meses de diciembre a febrero. El porcentaje de hembras maduras fluctuó de 13 % (Julio 2006) a 51% (abril 2006) pero no es patente ningún patrón. Se registró presencia de machos maduros y en maduración durante todo el periodo de estudio. El porcentaje de machos maduros fluctuó de 16 % (agosto 2006) a 60% (noviembre 2006) pero no es patente ningún patrón (Fig. 36).

El análisis histológico de *L. pulchellus* demostró la presencia de hembras maduras durante casi todo el año, excepto en los meses de junio (2005) y diciembre (2005). Los desoves parciales se observaron durante todo el periodo de estudio excepto diciembre (2005) y febrero (2006). El porcentaje de hembras maduras fluctuó entre 5.12 % (marzo 2006) y 50% (junio 2005) pero no es patente ningún patrón. Los machos se registraron maduros y en maduración durante todo el periodo de estudio. El porcentaje de machos maduros fluctuó de 14.3 % (febrero 2006) al 100% (diciembre 2005) pero no es patente ningún patrón (Fig. 37).

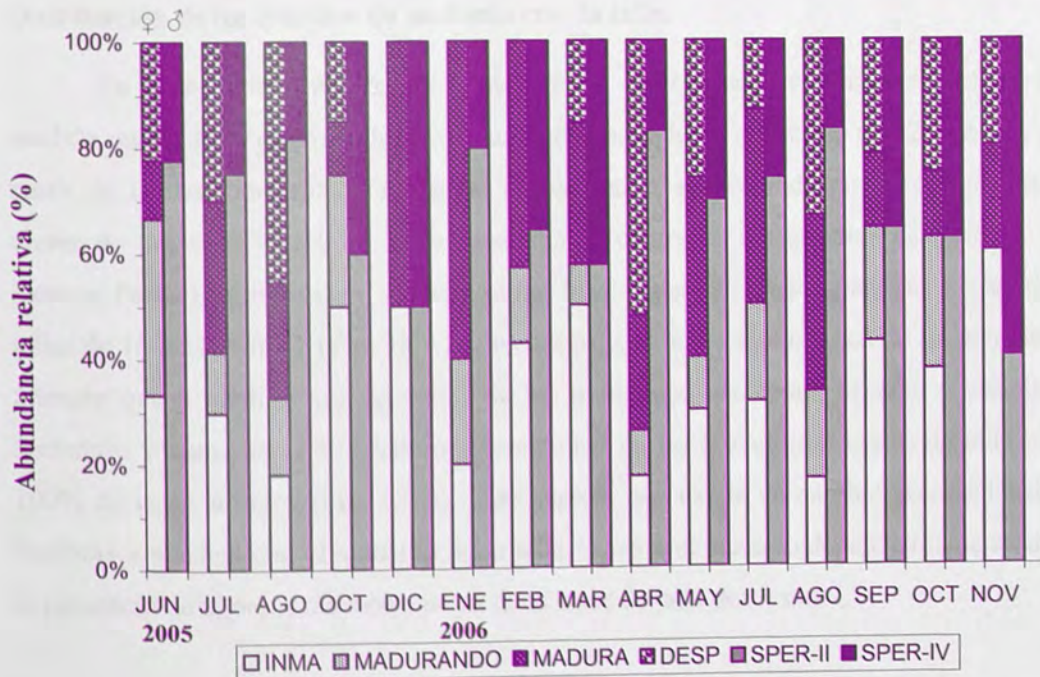


Figura 36. Variación mensual de los estadios de desarrollo ovárico y testicular en hembras y machos funcionales de *L. dalli*.



Figura 37. Variación mensual de los estadios de desarrollo ovárico y testicular en hembras y machos funcionales de *L. pulchellus*.

Distribución de los estadios de madurez con la talla.

En el tejido ovárico de las gónadas de *L. dalli* el estadio Inmaduro decrece a medida que la talla de los individuos aumenta, hasta llegar a la clase de 22 mm LT, a partir de la cual comienza a aumentar el porcentaje, encontrando en las dos últimas clases de tallas un 100% de Inmaduros. Por el contrario, los estadios de Maduro y Desove Parcial, que definen a las hembras funcionales, se sitúan entre las clases de tallas de 16 a 31 mm LT (Fig. 38 A). En contraste, el tejido espermático de las gónadas muestra que a medida que las tallas de los individuos aumentan, decrece el estadio Inmaduro y aumenta el de Maduro, encontrando en las dos últimas clases de talla un 100% de estos últimos (Fig. 38 B). Esto sugiere que existe un cambio secuencial de hembras a machos con el aumento de la talla, o sea protoginia, independientemente de la presencia de algunos machos a partir de la clase de talla de 13 mm LT.

En *L. pulchellus* ocurre exactamente lo mismo que se describió para *L. dalli*, por lo que se concluye que también son protogínicos, aunque existen machos a partir de la clase de talla de 13 mm LT (Fig. 39 A y B).

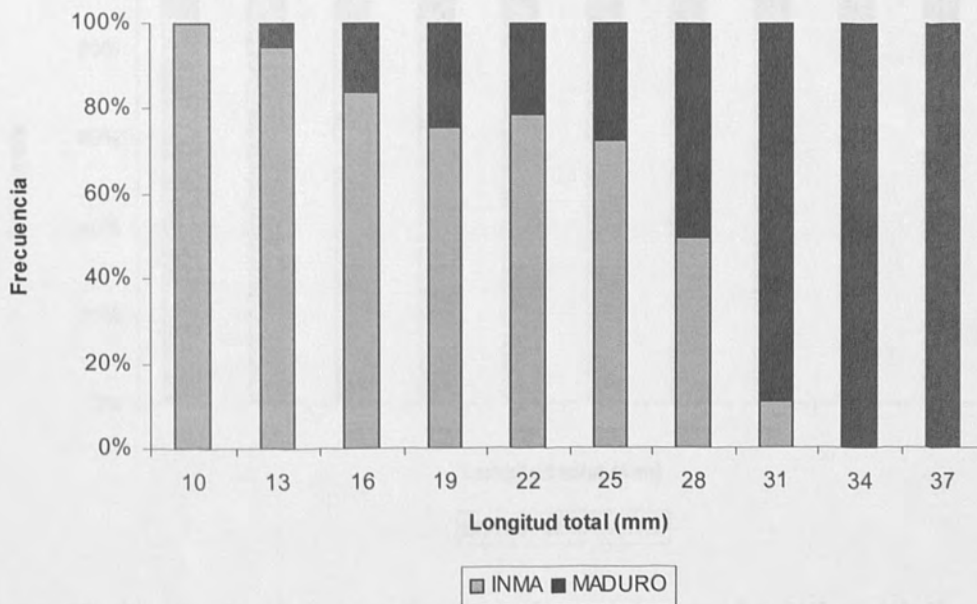
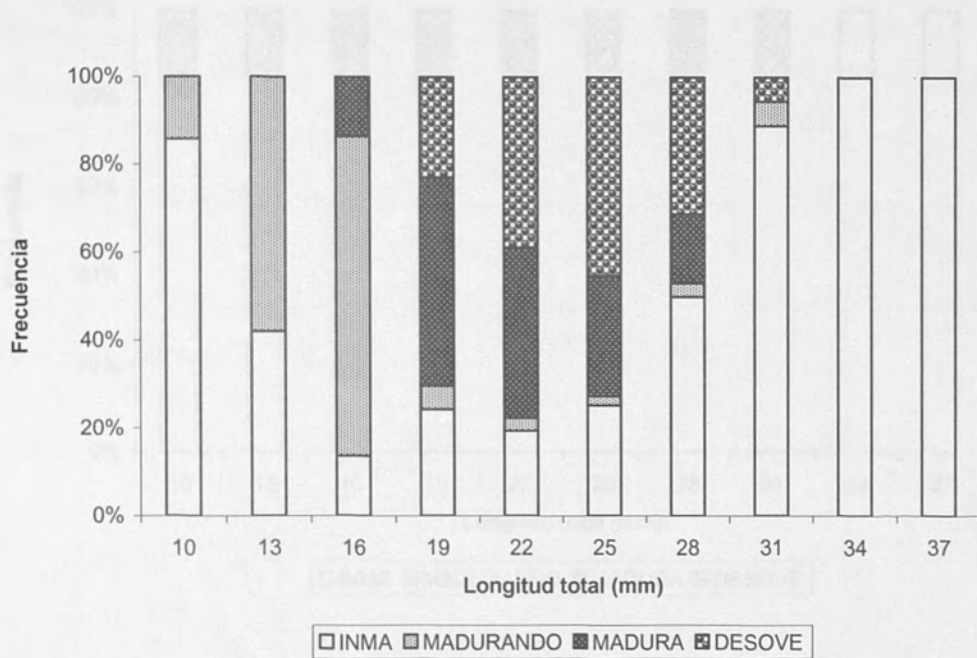


Figura 38. Distribución de los estadios de madurez en las gónadas de *L. dalli*. A) Tejido ovárico; B) Tejido espermático.

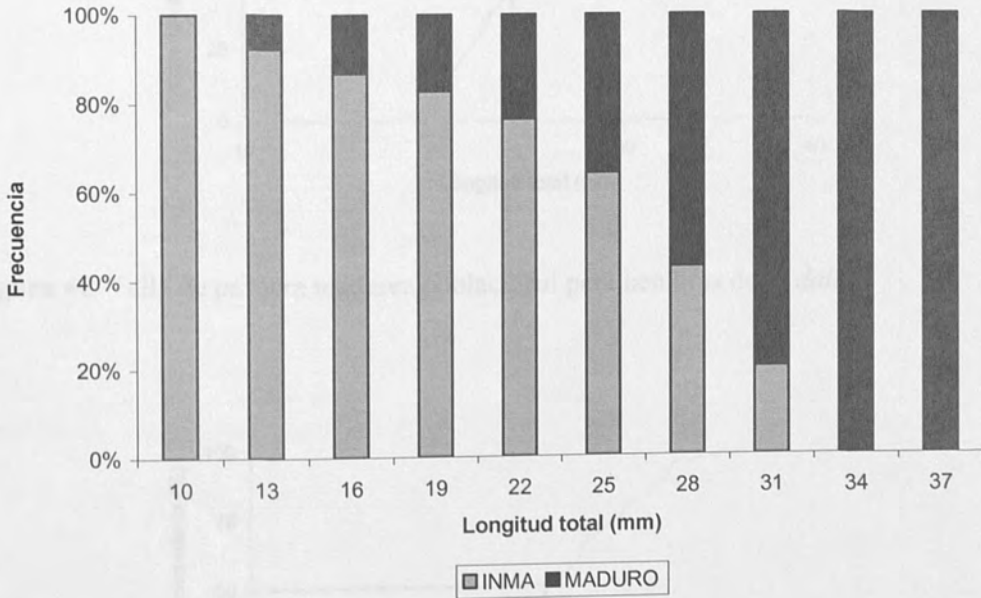
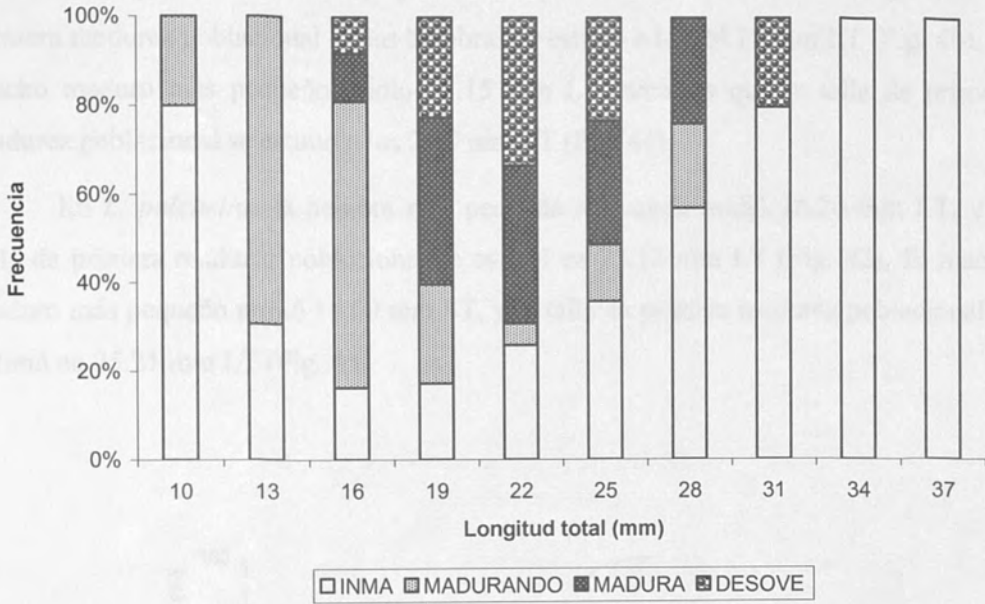


Figura 39. Distribución de los estadios de madurez en las gónadas de *L. pulchellus*. A) Tejido ovárico; B) Tejido espermático.

Talla de primera madurez

La hembra madura mas pequeña de *L. dalli* midió 18.22 mm LT. La talla de primera madurez poblacional de las hembras se estimó a los 24.12 mm LT (Fig. 40). El macho maduro más pequeño midió 13.15 mm LT mientras que la talla de primera madurez poblacional se estimó a los 27.7 mm LT (Fig. 41).

En *L. pulchellus* la hembra mas pequeña registrada midió 16.20 mm LT, y la talla de primera madurez poblacional se estimó en 23.18 mm LT (Fig. 42). El macho maduro más pequeño midió 14.00 mm LT, y la talla de primera madurez poblacional se estimó en 25.21 mm LT (Fig. 43).

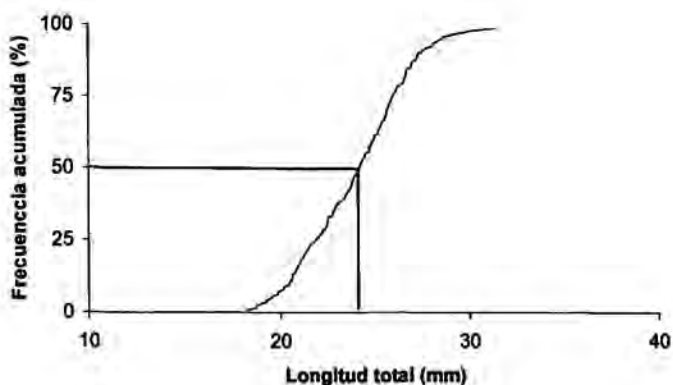


Figura 40. Talla de primera madurez poblacional para hembras de *L. dalli*.

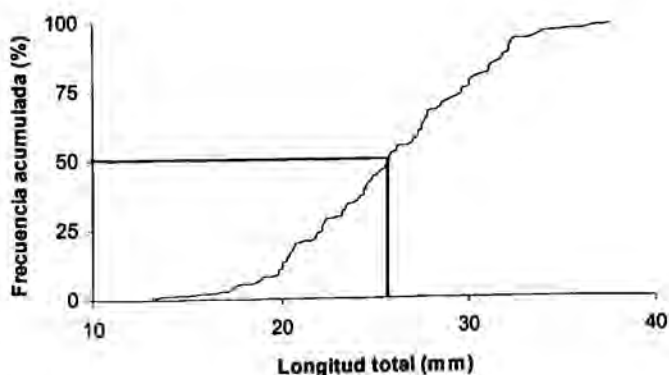


Figura 41. Talla de primera madurez poblacional para machos de *L. dalli*

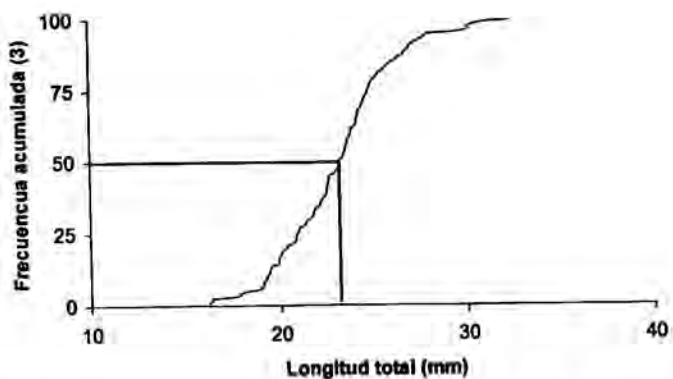


Figura 42. Talla de primera madurez poblacional para hembras de *L. pulchellus*.

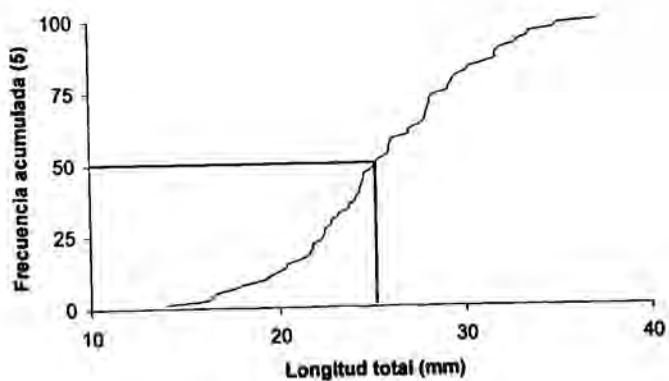


Figura 43. Talla de primera madurez poblacional para hembras de *L. pulchellus*.

Cambio generacional promedio

El cambio generacional promedio (CGP) de ambas especies se obtuvo a partir de la fórmula utilizada por Depczynski y Bellwood (2006). Esta fórmula emplea la edad relativa correspondiente a las hembras maduras de mayor talla (TMM) y la edad correspondiente a la talla de primera madurez poblacional (TMP).

De este modo se estima que para *L. dalli* la población es reemplazada en un periodo aproximado de 12 meses, y de 9 meses para *L. pulchellus* (Tabla VI).

Tabla VI. Estimación del cambio generacional promedio [CGP] para *L. dalli* (a) y *L. pulchellus* (b). La determinación de CGP se realizó empleando las edades relativas de cada factor, utilizando la ecuación de Von Bertalanffy para la conversión de talla a edad. TMP = edad de madurez poblacional de las hembras; TMM = Edad de la hembra madura mas longeva.

Especie	Factor	Talla	Edad (meses)	relativa CGP $TMP + ((TMM - TMP) / 2)$	=
a) <i>L. dalli</i>					
	TMP	24.12	* 8.78		
	TMM	31.45mm	* 15.22		
	CGP	-----	-----		12 meses
b) <i>L. pulchellus</i>					
	TMP	23.18 mm	* 6.023		
	TMM	32.46 mm	* 11.97		9 meses
	CGP	-----	-----		

DISCUSIÓN

El gobio bonito, *L. dalli*, presentó mayor abundancia que el gobio coquetón, *L. pulchellus*, durante prácticamente todos los meses de muestreo en nuestra área de estudio. Esta situación de predominio numérico ha sido confirmada en todos los sitios de Bahía de La Paz y alrededores, desde Las Cruces hasta San Evaristo, incluyendo los de Isla Espiritu Santo-La Partida y San Dieguito y Las Animas (Fig. 44) donde los peces cripticos han sido incluidos en el análisis de la comunidad (Romero-Ponce, 2002; González-Cabello, 2003; Calderón-Parra, 2004; Viesca Lobatón, 2004; Zayas-Álvarez, 2005; Balart y Ortega-Rubio, 2004, 2005, 2006). Aquí *L. dalli* prácticamente triplica en abundancia a *L. pulchellus* (González-Cabello, 2003). Este predominio también ha sido observado en las islas del área de Loreto (Balart y Ortega-Rubio, 2004, 2005, 2006, 2007) en el Golfo de California. Más al norte, en Bahía de Los Ángeles, solo *L. dalli* ha sido registrada, considerándola como una especie importante en la comunidad por su abundancia y frecuencia de ocurrencia en la mayoría de los sitios (Viesca et al., 2008). En las costas de California, E.U.A., donde *L. dalli* coexiste con *L. zebra* (Stephens et al., 2006), también es una de las especies de peces cripticos importante de la comunidad, alcanzando al 39% de la abundancia mientras que *L. zebra* solo llega al 9% (Allen et al., 1992). En esas costas ha sido también documentada experimentalmente, su dominancia numérica sobre especies del género *Coryphopterus*, un gobiido común en la interfase roca-arena del arrecife (Steele, 1999; Forrester y Steele, 2000). Aunque estas observaciones sugieren que a macro escala el origen biogeográfico parece ser importante para entender esta disparidad en abundancias, ya que *L. dalli* es una especie que prefiere aguas mas frías, bajando a mayor profundidad durante el verano (Thomson et al., 2000), y por tanto mejor adaptada a las condiciones templadas y subtropicales que *L. pulchellus*, especie de afinidad Panámica, hay que intentar buscar en la biología de estas especies algunas respuestas para la situación prevaleciente al menos en nuestra área de estudio en Bahía de La Paz, B.C.S.

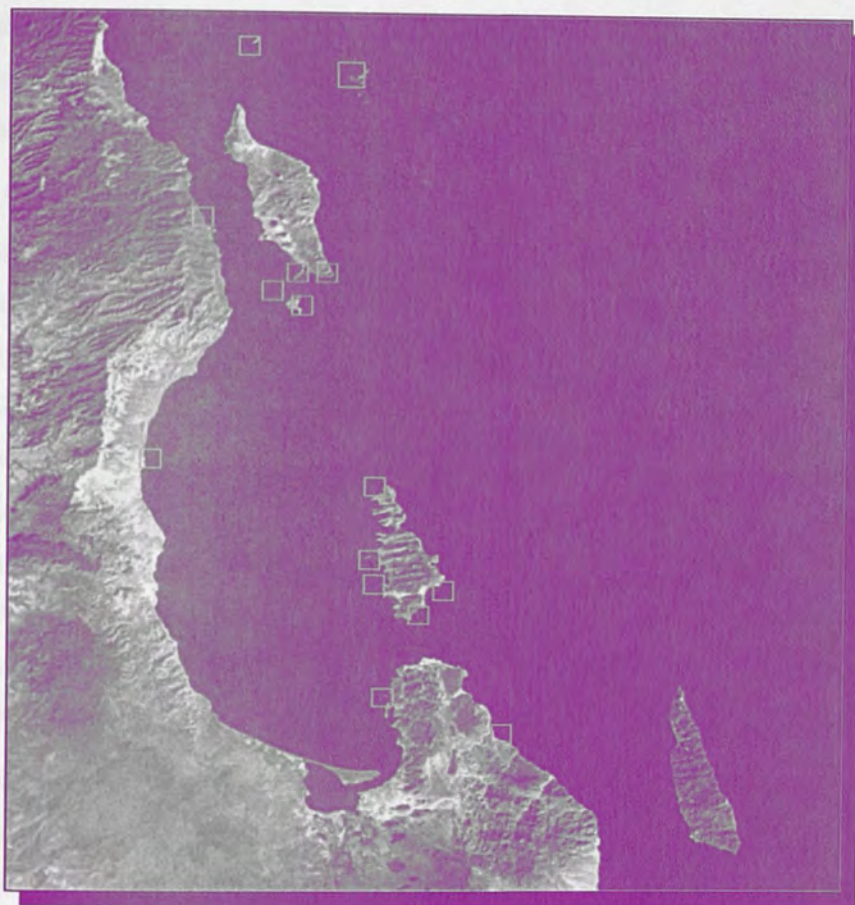


Figura 44. Sitios muestreados en la región de La Paz, B.C.S., México. 1) San Dieguito, 2) Las Ánimas, 3) San Evaristo, 4) Los Cayos, 5) San José, 6) La Lobera, 7) San Francisquito, 8) El portugués, 9) Los Islotes, 10) La Ballena, 11) San Gabriel, 12) Punta Lobos, 13) La Bonanza, 14) Punta Diablo, 15) Puerto Mexía. (Tomado de González-Cabello, 2003).

Las especies analizadas, *L. dalli* y *L. pulchellus*, se caracterizaron por su reducido tamaño (menor a 50 mm LT), presentar altas tasas de mortalidad natural instantánea (M), altas tasas de crecimiento (k), y una reducida longevidad. Estos valores caen, en lo general, entre los descritos para las especies de Gobiidae asociados a arrecifes (CR: criptobénticos) como para especies pelágicas (P) (Tabla VII), aunque obviamente hay algunas diferencias que se discutirán mas adelante. Estos valores son muy diferentes a los registrados para otros peces típicos de arrecifes, conspicuos y de mayor tamaño - sobre los 150 mm LT como adultos- como pomacéntridos (p.e., Fowler y Doherty, 1992), acanthúridos (p.e., Hart y Russ, 1996), lábridos (p.e., Choat et al., 2006) o

serránidos (Bullock et al., 1992; Ferrira y Russ, 1992; Craig et al., 1999; Pondella et al., 2001), donde la tasa de crecimiento es menor, los valores de mortalidad son al menos un orden de magnitud menor, y la longevidad va de los 10 a más de 50 años.

Las diferencias en mortalidad entre los góbidos marinos parecen estar asociadas al comportamiento y tipo de hábitat de la especie. Kritzer (2002) observó que la mortalidad no se correspondía directamente con la talla del pez, esto es, que a menor talla no necesariamente la mortalidad era mayor; encontró que hay un gradiente en el riesgo de ser depredado para las especies pequeñas como los góbidos: si los individuos presentan un comportamiento criptobéntico, escondiéndose en agujeros en las paredes, entre las rocas o entre los corales, la mortalidad suele ser menor, si el comportamiento es de tipo cavador o viviendo asociado a agujeros en la arena hechos por otras especies (generalmente crustáceos), la depredación es mayor, mientras que las especies pelágicas que se aventuran en la columna de agua poseen una mortalidad sensiblemente mayor (Munday y Jones, 1998).

Las longevidades estimadas para los góbidos van desde los 1.96 meses, estimado para *Eviota sigillata*, quizás la especie mas pequeña y con menor longevidad descrita entre los peces (Depezyński y Bellwood, 2005b), hasta los 31.2 meses estimado para *L. dalli* (Tabla VII). Aparentemente un factor asociado a estas diferencias –además de la depredación–corresponde a las condiciones oceanográficas, y entre ellas la temperatura es la más evidente. Especies presentes en áreas tropicales como la Gran Barrera de Coral en Australia presentan baja longevidad mientras que las especies marinas de áreas templadas o subtropicales crecen más lento y son más longevas. Estas diferencias en longevidad han de influir decisivamente en su estrategia reproductiva, ya que a menor tiempo de vida deben optimizar su producción de gametos y el éxito reproductivo.

Tabla VII. Parámetros estimados en diferentes especies de Gobiidae marinos. Fuentes= 1: Hernaman y Munday, 2005 a y b; 2: Depczynsky y Belwood 2006 ; 3: Kritzer, 2002; 4: Fabi y Giannetti, 1985; 5: Azevedo y Simas, 2006; 6: Fonds, 1973; 7: La Mesa, 2001; 8: La Mesa, 1999; 9: Iglesias et al., 1997; 10: este estudio. Hábitat: Criptobénticos [CB]; Epibéntico [EB]; Pelágico [P].

Especie	Talla máx. observada (mm)	Loo (mm)	Sexo	k (año ⁻¹)	M (años ⁻¹)	Edad máxima (meses)	Talla 1a. madurez (mm)	Edad 1a. madurez (meses)	CGP (meses)	Región	Hábitat	Fuente
<i>Asterropteryx sempunctatus</i>	56	77.1	M	1.095	4.2	16	25.5	5.4		GBR	CB	1
	45	47.2	H	2.19	4.8	14	27.7	5.6	9.8	GBR	CB	1
	64	98.1	M	1.095	4.2	13	30	5.5		GBR	CB	1
<i>Istigobius goldmani</i>	55	64.8	H	1.46	5.04	11	30.7	5.8	8.4	GBR	CB	1
	98	117.1	M	1.46	4.08	13	38.4	4.6		GBR	CB	1
<i>Amblygobius bynoensis</i>	94		H		3.84	12	48.7	5.4	8.7	GBR	CB	1
	102	114.4	M	1.825	3.72	14	49.5	4.8		GBR	CB	1
<i>Amblygobius phalaena</i>	105		H		3.84	14	59.9	6	10	GBR	CB	1
	116	106.1	M	2.555	4.68	12	52.5	3.9		GBR	CB	1
<i>Valencienna muralis</i>	113		H		4.92	12	53.9	4.7	8.35	GBR	CB	1
	18		M		3.29	1.96	11.1	1.2		GBR	CB	2
<i>Eviota sigillata</i>			H				11.2	1.13	1.55	GBR	CB	2
	27.1		M		2.76	3.3	13.1	1.66		GBR	CB	2
<i>Eviota queenstandica</i>			H			3.23	13.9	1.63	2.28	GBR	CB	2
	25.7		M		2.78		10.9	1.43		GBR	CB	2
<i>Eviota melasma</i>			H			9	11.5	1.33	2.46	GBR	CB	3
<i>Istigobius decoratus</i>	84		M	0.3	5.92						CB	4
<i>Gobius niger</i>		185	M								CB	4
		169	F	0.19							CB	4
<i>Gobius paganellus</i>		138	MF	0.73			70	12	6	A	CB	5
<i>Pomatoschistus minutus</i>		89	MF	0.92							EB	6
<i>Crystallogobius linearis</i>	41		M			7.5		5	6.25	MA	P	7

Aunque los parámetros estimados para *L. dalli* y *L. pulchellus* son similares si los comparamos con otras especies, como las presente en Australia, si hay diferencias que señalan inequívocamente la presencia de dos patrones. *L. pulchellus* aunque crece más rápido, tiene una mortalidad mayor, una longevidad menor, y alcanza una talla menor que *L. dalli* (Tabla VII). Esto significa que si supusiéramos que ambas especies poseen una población similar, inexorablemente habría mayor número de individuos de *L. dalli* sencillamente porque la mortalidad es diferencial. Una especie de mayor tamaño, aunque sea una diferencia menor pero presente de modo sistemático, aparentemente tendrá menor mortalidad por depredación ya que competiría mejor a la hora de escoger un agujero, grieta o escondite en el arrecife. Behrents (1987) documentó este punto en la Isla Santa Catalina en California, utilizando arrecifes artificiales como hábitat para *L. dalli*, demostrando que la densidad y supervivencia de los juveniles está supeditada a la depredación (p.e., cabrillas como *Paralabrax clathratus*, lábridos como *Halichoeres semicinctus* y *Oxyjulis californica*) y a la presencia de adultos, ya que se establece una jerarquía y los individuos de mayor talla monopolizan los mejores refugios; también demostró que la intensidad de la mortalidad baja con la disponibilidad de refugios. En este sentido Behrents (1987) y posteriormente Steele (1997, 1999) consideran que la mortalidad es denso-dependiente; a mayor número de individuos mayor demanda de sitios que ofrezcan protección, y siendo estos finitos, implicará mayor mortalidad por depredación.

En el sitio de estudio y otros monitoreados en la bahía de La Paz, se han registrado varios depredadores potenciales como *Paralabrax auroguttatus*, *Haemulon sexfasciatus*, *Hoplopagrus guentheri*, *Lutjanus argentiventris*, e incluso se ha documentado depredación de góbidos por parte de pequeños peces crípticos como son el halconcito *Cirrhitichthys oxycephalus* (Balart et al., 2003) y *Scorpaenodes xyris* (Romero-Ponce, 2004). Por otro lado hay muchas observaciones que evidencian que los individuos de *L. dalli* poseen comportamiento territorial, defendiendo su refugio de los intrusos (Thresher, 1984; Behrents, 1987). Este comportamiento se vuelve especialmente agresivo entre los machos durante la época reproductiva, quienes defienden el nido celosamente de otros machos y también de otras especies de peces, pero no de las hembras (Black et al., 2005). Experimentalmente ha sido documentado en *L. dalli* que este aumento en el comportamiento agresivo ocurre cuando una hembra dominante, de un grupo estable, se transforma en macho funcional (proceso que puede

tomar de 7 a 10 días) como respuesta al estímulo social que representa la ausencia o desaparición del macho, involucrando cambios morfológico-anatómicos además de neuroendocrinos; internamente este cambio es mediado por las aromatasas, una enzima asociada al metabolismo de los esteroides (Black et al., 2005).

La población de ambas especies muestreada en Bahía de La Paz tiene una baja longevidad, menor a los dos 2.6 años para *L. dalli* y de 1.7 años para *L. pulchellus*, y no se encontraron individuos que alcancen las tallas y edad predichas por el modelo de Von Bertalanffy (L_{∞} se alcanza a los 7 y 5 años respectivamente). Wiley (1976) también encontró solo dos grupos de edad para *L. dalli* en Punta Banda, estimando que pocos individuos sobreviven durante el segundo año. Esta longevidad diferencial menor implica que *L. pulchellus* debe empezar pronto su vida reproductiva, y así encontramos que la talla y la edad estimada de primera madurez (L_{50}) es menor para *L. pulchellus* (Tabla VII). Sin embargo el análisis de la tallas de los ovocitos nos demuestra que los de esta última especie son más grandes que los de *L. dalli* (Tabla VII). Combinando ambas características, menor talla y huevos más grandes, implica que la fecundidad debe ser menor, o que los desoves de *L. pulchellus* han de incluir un número menor de huevos, lo que en el mediano plazo significaría una población de menor tamaño que la de *L. dalli*.

Dentro de la familia Gobiidae existen casi todas las posibilidades en cuanto a estrategia reproductiva. Así tenemos especies que son gonocóricas, con sexos separados durante toda la vida como *Gobiosoma illecebrosum* y *G. saucrum* (Robertson y Justines, 1982), otras son hermafroditas secuenciales protoginicas (cambiando de sexo de hembra a macho) como la mayoría de las especies de *Coryphopterus* (Cole, 1983; Cole y Robertson, 1988; Cole y Shapiro, 1990), *Paragobiodon* (Lassig, 1976) y *Gobiosoma multifasciatum* (Robertson y Justines, 1982), o protándricos (cambiando de sexo de macho a hembra) en el transcurso de su vida. Algunas especies son monandrias (con machos secundarios únicamente) y otras son diandrias (con machos primarios y secundarios). Algunas especies como *Paragobiodon echinocephalus*, *Valenciennea strigata*, *V. longipinnis*, *V. muralis* o *Amblygobius phalaena* son monógamas (*sensu* Barlow, 1984) estrictas o en algunas áreas o la mayor parte de su vida (Kuwahara et al., 1994; Reavis, 1997; Reavis y Barlow, 1998; Takegaki y Nakazono, 1999; Takegaki, 2000; Hernaman y Munday, 2005b) y otras como *Pomatoschistus minutus*,

Asterropteryx semipunctatus, *Istigobius goldmanni* son polígamas (Lindstrom, 1992; Hemaman y Munday, 2005).

En el caso de las especies bajo estudio, *L. dalli* y *L. pulchellus*, el análisis histológico demuestra que anatómicamente son hermafroditas simultáneos ya que siempre poseen tejido ovárico y espermático en la gónada (= ovotestis). Esto parece ser la regla dentro del género, ya que ha sido descrito para las poblaciones de *L. dalli* y *L. zebra* en California, y también en representantes del Atlántico y Caribe como *L. nesiotis*, *L. phorellus* y *L. spilus* (St. Mary, 1993, 1998, 2000), aunque con gran variabilidad en las proporciones de tejido espermático y ovárico. Al respecto St. Mary (1993) menciona que algunos individuos de *L. dalli* y *L. zebra* poseen un solo tipo de tejido gonádico, ovárico (Tipo I en su nomenclatura) o espermático (Tipo VI) y que se corresponde con la presencia de papila obtusa (hembra) o aguda (macho). Funcionalmente ambas especies son hermafroditas secuenciales con un marcado sesgo hacia las hembras (proporción de machos a hembras de 1:2.36 en *L. dalli* y de 1:2.43 en *L. pulchellus*). Por lo mismo tradicionalmente han sido considerados hermafroditas protoginicos, aunque desde hace más de una década se ha ido acumulando evidencia señalando que *L. dalli*, y también *L. zebra*, poseen la capacidad de cambiar de sexo bidireccionalmente, normalmente de hembra a macho, pero también de macho a hembra (St. Mary, 1994, 1996), y que el cambio de sexo es una respuesta a estímulos sociales (p. ej., presencia o no de macho) más que a una rígida regulación gonádico-endocrina (Black et al., 2005; Rodgers et al., 2005). Esta plasticidad para cambiar de sexo en ambas direcciones ha sido recientemente documentada para otros góbidos, como las especies del género *Gobiodon* (Nakashima et al., 1996; Munday et al., 1998; Cole and Hoese, 2001; Munday, 2002; Munday and Molony, 2002), *Paragobiodon* (Kuwahara et al., 1994; Nakashima et al., 1995; Munday, 2002) y *Trimma* (Sunobe y Nakazono, 1993).

Aunque ambas especies son anatómicamente hermafroditas simultáneos y funcionalmente hermafroditas secuenciales, hay algunos detalles en la biología reproductiva de *L. dalli* y *L. pulchellus* con implicaciones poblacionales. Por ejemplo, *L. dalli* está maduro y presenta evidencia de desoves parciales casi todo el año, excepto durante el periodo frío de enero a marzo, mientras que el ciclo reproductivo de *L. pulchellus* indica que está maduro y desova parcialmente durante todo el año. Esto aunado a un Cambio Generacional Promedio (CGP) más corto (9 vs 12 meses) parece

ser un mecanismo mediante el cual persisten, compensando la menor fecundidad (evidenciada por su menor tamaño corporal y ovocitos de mayor tamaño como fue señalado anteriormente) y la mayor mortalidad derivada de su menor tamaño.

Tanto en *L. dalli* como en *L. pulchellus* fue registrada la presencia de machos funcionales pequeños además de los machos grandes harémicos (de 6 a 10 hembras). Estos mini machos carecen de los caracteres sexuales secundarios típicos, como son la papila cónica alargada y radios dorsales elongados, pero si poseen la estructura gonadal accesoria (AGS). Drilling y Grober (2005) documentaron esta situación para *L. dalli* en California, donde establecieron que los mini machos aprovechan su similitud física con hembras para fertilizar huevos, pero aparentemente carecen de la agresividad para defender el nido y del comportamiento de cuidado parental de los machos grandes.

La coexistencia de ambas especies en hábitat similares, aunque a diferentes niveles de tamaño poblacional, no es explicada cabalmente con los análisis anteriores. Mas bien lo inverso queda bien establecido, esto es, el predominio de *L. dalli* sobre *L. pulchellus*. Una de las líneas a investigar es la probable existencia de hábitos alimentarios diferenciales, como ocurre entre *L. dalli* y *L. zebra* en las costas de California. Allí se observó que *L. dalli* se alimenta de crustáceos planctónicos (como copepodos calanoides y cyclopoides) que captura en rápidas incursiones en la columna de agua además de crustáceos bentónicos (p. ej. gamáridos) que encuentra en el sustrato, mientras *L. zebra* se alimenta principalmente de presas bentónicas y solo ocasionalmente de planctónicas (Hobson y Chess, 2001), evitando así la competencia mediante la repartición de recursos. Cabe la posibilidad sin embargo, que la disponibilidad de alimento para peces pequeños como ellos no sea un problema. También en el análisis del probable uso de microhábitat diferenciales se puede encontrar respuesta a la coexistencia: el arrecife rocoso presenta una estructura heterogénea donde pueden existir variados microhábitat como grietas, agujeros, rocas, conchas, salientes, algas, e incluso el uso de otros habitantes como erizos corales blandos y pétreos, quizás con diferentes valores como sitios de protección, pero que permitirían la existencia de las especies mas pequeñas y menos agresiva a menores densidades poblacionales. Una observación interesante en los muestreos en Bahía de La Paz (Tabla 1 de González-Cabello, 2003), es que *L. pulchellus* fue mas frecuente en cabezas de coral en la costa peninsular y *L. dalli* en la insular, lo cual sugiere un reparto de recursos (espacio para protección) pero en un microhábitat que no es aparentemente el óptimo para ellos, ya

que no son abundantes ahí. Sin embargo en otras latitudes, donde los arrecifes son predominantes coralinos, y por lo tanto con mayor complejidad estructural, es posible el acomodo de un gran número de especies de una misma taxa en una comunidad diversa, muchas de las cuales son especialistas, como los góbidos del mar Rojo o en la Gran Barrera Arrecifal en Australia (Munday et al, 1997, 2001; Depczynski y Bellwood, 2005; Herler, 2007).

CONCLUSIONES

- Las diferencias en los parámetros poblacionales de ambas especies explican el mayor grado de dominancia numérica de *L. dalli* sobre *L. pulchellus* en los ambientes arrecifales.
- El menor tamaño de *L. pulchellus* sugiere una mayor tasa de mortalidad por depredación, debido probablemente a su menor competitividad frente a *L. dalli* por refugios.
- Una talla corporal menor asociada a la producción de huevos más grandes en *L. pulchellus* implican una fecundidad menor, o que los desoves parciales de *L. pulchellus* incluyen un número menor de huevos, lo que en el mediano plazo significaría una menor producción de larvas y poblaciones menos abundantes que *L. dalli*.
- *L. pulchellus* está maduro y desova parcialmente durante todo el año, lo que aunado a un Cambio Generacional Promedio (CGP) mas corto que *L. dalli* parece ser un mecanismo mediante el cual persisten sus poblaciones, compensando la menor fecundidad y la mayor mortalidad derivada.
- Ambas especies exhiben un patrón gonádico de hermafroditas simultáneos y funcionalmente secuenciales con sesgo hacia las hembras, con una talla reducida de primera madurez y maduración asincrónica poblacional, que les permite reproducirse desde temprana edad, y así optimizar su corta vida en términos de crecimiento y procesos reproductivos.
- Para entender la coexistencia de estas dos especies congénicas en hábitat similares, es necesario ampliar los estudios a la repartición de recursos como microhabitats y alimento.

BIBLIOGRAFÍA

- Acero P., A. 1981. Two new species of gobiid fishes from the Colombian Pacific. *Japan. J. Ichthyol.* 28(3): 243-246.
- Ackermann, J.L. & D.R. Bellwood. 2000. Reef fish assemblages: a re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 206: 227-237.
- Aburto-Oropeza, O. & E.F. Balart. 2001. Community structure of reef fish in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California. *Mar. Ecol.* 22(4): 283-305.
- 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. Proc. 10th Internat. Coral Reef Symp. 216-225.
- Alvarez-Filip, L., H. Reyes-Bonilla & L.E. Calderon-Aguilera. 2006. Community structure of fishes in Cabo Pulmo Reef, Gulf of California. *Mar. Ecol.* 27: 253-262.
- Allen, L.G., L.S. Bouvier & R.E. Jensen. 1992. Abundance, diversity and seasonality of cryptic fishes and their contribution to a temperate reef fish assemblage of Santa Catalina Island, California. *Bull. So. Calif. Acad. Sci.* 91(2): 55-69.
- Allen, G.R. & D.R. Robertson. 1994. **Fishes of the tropical eastern Pacific.** University of Hawaii Press. E.U.A. 327 pp.
- Arreola-Robles, J.L. & J.F. Elorduy-Garay. 2002. Reef fish diversity in the region of La Paz, Baja California Sur, Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 70(1): 1-18.
- Azevedo, J.M.N. & A.M.V. Simas. 2000. Age and growth, reproduction and diet of a sublittoral population of the rock goby *Gobius paganellus* (Teleostei, Gobiidae). *Hydrobiologia* 440:129-135.
- Balart, E.F. & A. Ortega Rubio. 2004. Primer Informe Semestral de Actividades del proyecto CT001/04. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Parte 1: Programa de monitoreo de la restauración de arrecife coralino afectado por el buque tanque Lázaro Cardenas II, Baja California Sur; Parte 2: Programa de monitoreo de las comunidades arrecifales de la región del Parque de Loreto, Baja California Sur. Financiado por CONABIO. 52 pp.
- Balart Páez, E. F. & A. Ortega Rubio. 2005. Consejo Nacional para la Biodiversidad. Programa de Monitoreo de la restauración de arrecife coralino afectado por el Buque Tanque Lázaro Cárdenas II, y de las comunidades arrecifales de la región del Parque de Loreto, Baja California Sur. Financiado por CONABIO. Segundo Informe Técnico. 86 pp.
- Balart Páez, E. F. & A. Ortega Rubio. 2006. Consejo Nacional para la Biodiversidad. Programa de Monitoreo de la restauración de arrecife coralino afectado por el Buque Tanque Lázaro Cárdenas II, y de las comunidades arrecifales de la región del Parque de Loreto, Baja California Sur. Financiado por CONABIO. Tercer Informe de Actividades. 76 pp.
- Balart Páez, E. F. & A. Ortega Rubio. 2007. Consejo Nacional para la Biodiversidad. Programa de Monitoreo de la restauración de arrecife coralino afectado por el Buque Tanque Lázaro Cárdenas II, y de las comunidades arrecifales de la región

del Parque de Loreto, Baja California Sur. Financiado por CONABIO. Cuarto Informe de Actividades. 80 pp.

- Balart Páez, E.F. & H. Reyes-Bonilla. 2006. Comunidad y Biodiversidad, A.C. Informe Final del proyecto "Uso y manejo de especies de peces e invertebrados de ornato en el Parque Nacional Marino Bahía de Loreto". Financiado por Comunidad y Biodiversidad, A.C. (COBI). 10 pp. + 2 CD's.
- Balart, E.F., Romero R., Aburto O., Campos L., Castro-Aguirre J.L., L.T. Findley, E. Amador, González G., A. & G. Paredes-Ríos. 2002. Reef fish diversity and abundance on isolated coral heads in Bahía de La Paz, Gulf of California, México. 88-89 pp. En: **Resúmenes del 2002 Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists**. University of Kansas. E.U.A.
- Balart, E.F., Aburto-Oropeza, O., González-Cabello, A., Romero-Ponce, R.C., & L. Campos-Dávila. 2003. Dynamic population of Hawkfish *Cirrhilichthys oxycephalus* in *Pocillopora* head corals from the Gulf of California. **Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists. 26 junio-1 julio 2003**. Manaus, Brasil.
- Balart, E.F., A. González-Cabello, R.C. Romero-Ponce, A. Zayas-Álvarez, M. Calderón-Parra, L. Campos-Dávila & L.T. Findley. 2006. Length-weight relationships of cryptic reef fishes from the southwestern Gulf of California, México. *J. Appl. Ichthyol.* 22: 316-318.
- Barlow, G.W. 1984. Patterns of monogamy among teleost fishes. *Arch. Fisch. Wiss.* 35: 75-123.
- Behrents, K.C. 1983. The comparative ecology and interactions between two sympatric gobies (*L. dalli* and *L. zebra*). **Doctoral dissertation**. University of Southern California. Los angeles, U.S.A. 320 pp.
- Behrents, K.C. 1983. The influence of shelter availability on recruitment and early juvenile survivorship of *Lythrypnus dalli* Gilbert (Pisces: Gobiidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 107:45-59.
- Behrents, K.C. 1987. The influence of shelter availability on recruitment and early juvenile survivorship of *Lythrypnus dalli* Gilbert (Pisces: Gobiidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 107: 45-59.
- Behrents, K.C. 1989. The foraging ecology of two sympatric gobiid fishes: importance of behavior in prey type selection. *Env. Biol. Fish.* 26: 105-118.
- Bellwood, D.R. & P.C. Wainwright. 2002. The history and biogeography of fishes on coral reefs. Pp. 5-32. En: P.F. Sale (Ed.), **Coral reef fishes**. Dynamics and diversity in a complex ecosystem. Academic Press. Amsterdam.
- Black, M.P., J. Balthazart, M. Baillien, & M.S. Grober. 2005. Socially induced and rapid increases in aggression are inversely related to brain aromatase activity in a sex-changing fish, *Lythrypnus dalli*. *Proceedings of the Royal Society, ser. B*, 272:2435-2440.
- Black, M.P., Canario A.V.M., Ford D., Reavis R. & M.S. Grober. 2005. Reproduction in context: field testing a lab model of socially controlled sex change in *Lythrypnus dalli* (Gilbert). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 318: 127-143.

- Bohlke, J.E. & C.R. Robin. 1960. Western Atlantic gobioid fishes of the genus *Lythrypnus*, with notes on *Quisquilius hipoliti* and *Garmannia pullens*. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 112: 73-101.
- Brock, R.E. 1982. A critique of visual census method for assessing coral reef fish populations. *Bull. Mar. Sci.* 32: 269-275 pp.
- Brusca, R.C., L.T. Findley, P.A. Hastings, M.E. Hendrickx, J. Torre Cosio & A.M. van der Heiden. 2005. Macrofaunal diversity in the Gulf of California. Pp. 179-203. En: J-L.E. Cartron, G. Ceballos & R.S. Felger (Eds.), **Biodiversity, ecosystems, and conservation in the northern Mexico**. Oxford University Press, Oxford.
- Bullock, L.H., M.D. Murphy, F. Godcharles & M.E. Mitchell. 1992. Age, growth and reproduction of jewfish, *Epinephelus itajara*, in the eastern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.* 90:243-249.
- Bussing, W.A. 1990. New species of gobiid fishes of the genera *Lythrypnus*, *Elacatinus* and *Chriolepis* from the eastern tropical Pacific. *Rev. Biol. Trop.* 38(1): 99-118.
- Calderón-Parra, M. 2004. Ictiofauna asociada a dispositivos agregadores de peces dentro de la Bahía de La Paz B.C.S. México. **Tesis de licenciatura**. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 78 pp.
- Caley, M.J. 1995. Community dynamics of tropical reef fishes: local patterns between latitudes. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 129: 7-18.
- Choat, J. H., C. R. Davies, J. L. Ackerman, & B. D. Mapstone, 2006. Age structure and growth in a large teleost, *Cheilinus undulatus*, with a review of size distribution in labrid fishes. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 318: 237-246.
- Choat, J.H. & D.R. Bellwood. 1991. Reef fishes: their history and evolution. Pp. 39-66. En: P.F. Sale (Ed.), **The ecology of fishes on coral reefs**. Academic Press, San Diego, Ca.
- Cole, K.S. 1983. Protogynous hermaphroditism in a temperate territorial marine goby, *Coryphopterus nicholsi*. *Copeia* 1983: 809-812.
- Cole, K.S. & D.F. Hoese. 2001. Gonad morphology, colony demography and evidence for hermaphroditism in *Gobiodon okinawae* (Teleostei, Gobiidae). *Environ. Biol. Fish.* 61: 161-173.
- Cole, K.S. & D.R. Robertson. 1988. Protogyny in a Caribbean reef goby, *Coryphopterus personatus*: gonad ontogeny and social influences on sex change. *Bull. Mar. Sci.* 42: 317-333.
- Cole, K.S. & D.Y. Shapiro. 1990. Gonad structure and hermaphroditism in the gobiid genus *Coryphopterus* (Teleostei: Gobiidae). *Copeia* 1990(4): 996-1003.
- Craig, M.T., D.J. Pondella, II & J.C. Hafner. 1999. Analysis of age and growth in two eastern Pacific groupers (Serranidae: Epinephelinae). *Bull. Mar. Sci.* 65(3):807-814.
- Daniel, W.W. 2006. **Bioestadística**. Edit. LIMUSA. México. 878 pp.
- De Vlaming, V. 1983. Oocyte development patterns and hormonal involvements among teleosts. In: **control processes in fish physiology**. (Ed) J.C. Rankin, T. J. Pitcher and R. T. Duggan. Croom Helm. London: 176-199.

- Depczynski M. & D.R. Bellwood. 2004. Microhabitat utilization in cryptobenthic coral reef fish communities. *Mar. Biol.* 145: 455-463.
- Depczynski M. & D.R. Bellwood. 2005a. Shortest recorded vertebrate lifespan founding a coral reef fish. *Curr. Biol.* 5(8): 288-289.
- Depczynski, M. & D.R. Bellwood, 2005b. Wave energy and spatial variability in community structure of small cryptic coral reef fishes. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 303:283-293.
- Depczynski, M. & D.R. Bellwood. 2006. Extremes, plasticity, and invariance in vertebrate life history traits: insights from coral reef fishes. *Ecol.* 87(12): 3119-3127.
- Depczynski, M., C.J. Fulton, M.J. Marnane & D.R. Bellwood. 2007. Life history patterns shape energy allocation among fishes on coral reefs. *Oecology* 153: 111-120.
- Drilling, C.C. & M.S. Grober. 2005. An initial description of alternative male reproductive phenotypes in the bluebanded goby, *Lythrypnus dalli* (Teleostei, Gobiidae). *Environ. Biol. Fish.* 72: 361-372.
- Fabi, G. & G. Giannetti. 1985. Growth parameters of the black goby (*Gobius niger* L.) in the Adriatic Sea, based on otolith reading. *Rapport P-v. Reun. Commn. Int. Explor. Scient. Mer mediterr.* 29(8):87-90.
- Ferreira, B.P. & G.R. Russ. 1992. Age validation and estimation of growth rate of the coral trout, *Plectropomus leopardus* (Lacepede 1802), from Lizard Island, Northern Great Barrier Reef. *U.S. Fish Bull.* 92:46-57.
- Fonds, M. 1973. Sand gobies of the Dutch Wadden Sea (*Pomatoschistus*, Gobiidae, Pisces). *Netherland J. Sea Res.* 6:417-478.
- Forrester, G.E. & M.A. Steele. 2000. Variation in the presence and cause of density-dependent mortality in three species of reef fishes. *Ecol.* 81(9): 2416-2427.
- Fowler, A.J. & P.J. Doherty. 1992. Validation of annual growth increments in the otoliths of two species of damselfish from the southern Great Barrier Reef. *Australian J. Mar. Freshwat. Res.* 43:1057-1068.
- Gaillard, J-M., N. G. Yoccoz, J-D. Lebreton, C. Bonenfant, S. Devillard, A. Loison, D. Pontier & D. Allaine. 2005. Generation time: a reliable metric to measure life-history variation among mammalian populations. *Amer. Nat.* 166: 119-123.
- Gilligan, M.R. 1991. Bergmann ecogeographic trends among triplefin blennies (Teleostei: Tripterygiidae) in the Gulf of California, Mexico. *Environ. Biol. Fish.* 31: 301-305.
- Greenfield, D.W. 1988. A review of the *Lythrypnus mowbrayi* complex (Pisces: Gobiidae), with the description of a new species. *Copeia* 1988(2): 460-470.
- Grier, H.J. 1981. Cellular organization of the testis y spermatogenesis in fishes. *Amer. Zool.* 21: 345-357.
- Grier, H.J. & R.G. Taylor. 1998. Testicular maturation and regression in the common snook. *J. fish. Biol.* 53: 521-542.
- González-Cabello, A. 2003. Variabilidad espacio-temporal de las asociaciones de peces cripticos en áreas arrecifales coralinas y rocosas de la región de La Paz, B.C.S.

Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 84 pp.

- Grove, J.S. & R.J. Lavenberg. 1997. **The fishes of the Galápagos islands.** Stanford University Press. Stanford, 683 pp.
- Hart, A.M. & G.R. Russ. 1996. Response of herbivorous fishes to crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* outbreaks. II. Age, growth, mortality and maturity indices of *Acanthurus nigrofuscus*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 136:23-35.
- Herler, J. 2007. Microhabitats and ecomorphology of coral-and coral rock- associated gobiid fish (Teleostei: Gobiidae) in the northern Red Sea. *Mar. Ecol.* 28 (Suppl. 1):82-94.
- Hernaman, V. & P.L. Munday. 2005a. Life-history characteristics of coral reef gobies. I. Growth and life-span. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 290: 207-221.
- Hernaman, V. & P.L. Munday. 2005b. Life-history characteristics of coral reef gobies. II. Mortality rate, mating system and timing of maturation. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 290: 223-237.
- Hobson, E.S. y J.R. Chess. 2001. Influence of trophic relations on form and behavior among fishes and benthic invertebrates in some California marine communities. *Environ. Biol. Fish.* 60:411-457.
- Hoening, J.M. & W.D. Lawing, 1982. Estimating the total mortality rate using the maximum-order statistic for age. *ICES C.M./1982/D 7*, 13 pp.
- Hoesé, 1986. En: *Smith, mm & P.C. Hemstra (Eds.), Smith's sea fishes.* Macmillan South Africa, Johannesburg, 1047 pp.
- Humason, G. 1979. **Animal tissue techniques.** Ed. W. H. Freeman and Company. San Francisco, 661 pp.
- Iglesias, M., E.B. Brothers, & B. Morales-Nim. 1997. Validation of daily increment deposition in otoliths. Age and growth determination of *Aphia minuta* (Pisces: Gobiidae) from the northwest Mediterranean. *Mar. Biol.* 129: 279-287.
- Kritzner, J.P. 2002. Stock structure, mortality and growth of the decorated goby, *Istogobius decoratus* (Gobiidae), at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Environ. Biol. Fish.* 63: 211-216.
- Kuwahara, T., Y. Nakasima & Y. Yogo. 1994. Sex-change in either direction by growth-rate advantage in the monogamous coral goby, *Paragobiodon echinocephalus*. *Behav. Ecol.* 5: 434-438.
- La Mesa, M. 1999. Age and growth of *Aphia minuta* (Pisces, Gobiidae) from the central Adriatic Sea. *Scient. Mar.* 63(2):147-155.
- La Mesa, M. 2001. Age and growth of *Cristallogobius linearis* (von Düben, 1845) (Teleostei: Gobiidae) from the Adriatic Sea. *Sci. Mar.* 65(4): 375-381.
- Lassig, B.R. 1976. Field observations on the reproductive behaviour of *Paragobiodon* spp. (Osteichthyes: Gobiidae) at heron island great barrier reef. *Mar. Freshwater Behav and Physiol.* 3(4): 283-293.
- Lindstrom, K. 1992. Female spawning patterns and male mating success in the sand goby *Pomatoschistus minutus*. *Mar. Biol.* 113: 475-480.

- Munday, P.L. 2002. Bi-directional sex change: testing the growth-rate advantage model. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52: 247-254.
- Munday, P.L. & B.W. Molony. 2002. Energetic costs of protogyny versus protandry in the bidirectional sex changing fish, *Gobiodon histrio*. *Mar. Biol.* 141: 1011-1017.
- Munday, P.L., G.P. Jones & M.J. Caley. 1997. Habitat specialization and the distribution and abundance of coral-dwelling gobies. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 152: 227-239.
- Munday, P.L., G.P. Jones & M.J. Caley. 2001. Interspecific competition and coexistence in a guild of coral-dwelling fishes. *Ecol.* 82(2): 2177-2189
- Munday, P.L., M.J. Caley & G.P. Jones. 1998. Bi-directional sex change in a coral-dwelling goby. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43: 371-377.
- Munday, P.L. & G.P. Jones. 1998. The ecological implications of small body size among coral-reef fishes. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 36:373-411.
- Nagahama, Y. 1983. The functional morphology of teleost gonads. In: Hoar, W.S., Randall D.J. and Donaldson, E.M. **Fish Physiology**. Vol. IX. Part A, Cap. 6.
- Nakashima, Y., T. Kuwahara & Y. Yogo. 1995. Why be a both-ways sex changer. *Ethology* 101: 301-307.
- Nakashima, Y., T. Kuwahara & Y. Yogo. 1996. Both-ways sex-change in monogamous coral gobies, *Gobiodon* spp. *Environ. Biol. Fish.* 46: 281-288.
- Nelson, J.S. 2006. **Fishes of the world**. 4th ed. John Wiley & Sons, Inc. Hoboken, New Jersey. 601 pp.
- Pérez-España, H., F. Galván-Magaña and L. A. Abitia-Cárdenas. 1996. Variaciones temporales y espaciales en la estructura de la comunidad de peces de arrecifes rocosos del Suroeste del Golfo de California, México. *Cienc. Mar.* 22(3): 273-294.
- Pondella, D.J., II, L.G. Allen, J.A. Rosales-Casian & T.E. Hovey. 2001. Demographic parameters of golden spotted rock bass *Paralabrax auroguttatus* from the northern Gulf of California. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 130:686-691.
- Reavis, R.H. 1997. The natural history of a monogamous coral reef fish, *Valenciennea strigata* (Gobiidae). 2. Behavior, mate fidelity, and reproductive success. *Environ. Biol. Fish.* 49: 247-257.
- Reavis, R.H. & G.W. Barlow. 1998. Why is the coral-reef fish *Valenciennea strigata* (Gobiidae) monogamous? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43: 229-237.
- Reavis, R.H. & M.S. Grober. 1999. An integrative approach to sex change: Social, behavioural and neurochemical changes in *Lythrypnus dalli* (Pisces). *Acta Ethol.* 2:51-60.
- Robertson, D.R. & G. Justines. 1982. Protogynous hermaphroditism and gonochorism in four Caribbean reef gobies. *Environ. Biol. Fish.* 7: 137-142.
- Robertson, D.R. y G.R. Allen. 2008. Shorefishes of the tropical eastern Pacific online information system. Version 1.0 (2008). Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. www.neotropicalfishes.org/sfstep

Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 84 pp.

- Grove, J.S. & R.J. Lavenberg. 1997. **The fishes of the Galápagos islands.** Stanford University Press. Stanford, 683 pp.
- Hart, A.M. & G.R. Russ. 1996. Response of herbivorous fishes to crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* outbreaks. II. Age, growth, mortality and maturity indices of *Acanthurus nigrofuscus*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 136:23-35.
- Herler, J. 2007. Microhabitats and ecomorphology of coral-and coral rock- associated gobiid fish (Teleostei: Gobiidae) in the northern Red Sea. *Mar. Ecol.* 28 (Suppl. 1):82-94.
- Hernaman, V. & P.L. Munday. 2005a. Life-history characteristics of coral reef gobies. I. Growth and life-span. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 290: 207-221.
- Hernaman, V. & P.L. Munday. 2005b. Life-history characteristics of coral reef gobies. II. Mortality rate, mating system and timing of maturation. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 290: 223-237.
- Hobson, E.S. y J.R. Chess. 2001. Influence of trophic relations on form and behavior among fishes and benthic invertebrates in some California marine communities. *Environ. Biol. Fish.* 60:411-457.
- Hoening, J.M. & W.D. Lawing, 1982. Estimating the total mortality rate using the maximum-order statistic for age. *ICES C.M./1982/D 7*, 13 pp.
- Hoese, 1986. En: *Smith, mm & P.C. Hemstra (Eds.), Smith's sea fishes.* Macmillan South Africa. Johannesburg, 1047 pp.
- Humason, G. 1979. **Animal tissue techniques.** Ed. W. H. Freeman and Company. San Francisco, 661 pp.
- Iglesias, M., E.B. Brothers, & B. Morales-Nim. 1997. Validation of daily increment deposition in otoliths. Age and growth determination of *Aphia minuta* (Pisces: Gobiidae) from the northwest Mediterranean. *Mar. Biol.* 129: 279-287.
- Kritzner, J.P. 2002. Stock structure, mortality and growth of the decorated goby, *Istogobius decoratus* (Gobiidae), at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Environ. Biol. Fish.* 63: 211-216.
- Kuwahara, T., Y. Nakasima & Y. Yogo. 1994. Sex-change in either direction by growth-rate advantage in the monogamous coral goby, *Paragobiodon echinocephalus*. *Behav. Ecol.* 5: 434-438.
- La Mesa, M. 1999. Age and growth of *Aphia minuta* (Pisces, Gobiidae) from the central Adriatic Sea. *Scient. Mar.* 63(2):147-155.
- La Mesa, M. 2001. Age and growth of *Cristallogobius linearis* (von Düben, 1845) (Teleostei: Gobiidae) from the Adriatic Sea. *Sci. Mar.* 65(4): 375:381.
- Lassig, B.R. 1976. Field observations on the reproductive behaviour of *Paragobiodon* spp. (Osteichthyes: Gobiidae) at heron island great barrier reef. *Mar. Freshwater Behav and Physiol.* 3(4): 283-293.
- Lindstrom, K. 1992. Female spawning patterns and male mating success in the sand goby *Pomatoschistus minutus*. *Mar. Biol.* 113: 475-480.