



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA SUR

POSGRADO EN CIENCIAS MARINAS Y COSTERAS

ÁREA DE CONOCIMIENTO DE CIENCIAS DEL MAR

DEPARTAMENTO ACADÉMICO DE CIENCIAS MARINAS Y COSTERAS

TESIS

**BIOLOGÍA POBLACIONAL DEL ÁNGEL CLARIÓN (*Holacanthus clarionensis*
Gilbert, 1890) EN EL ARCHIPIÉLAGO DE REVILLAGIGEDO**

COMO REQUISITO PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS MARINAS Y COSTERAS
CON ORIENTACIÓN EN ECOLOGÍA MARINA

PRESENTA:

BIOL. ABRAHAM DAVID BARBA JACINTO

DIRECTORES:

Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe; Dr. Héctor Reyes Bonilla

LA PAZ, B.C.S., MÉXICO, ENERO DE 2018

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma de Baja California Sur (**UABCS**) y al Posgrado en Ciencias Marinas y Costeras (**CIMACO**) por su apoyo brindado en el desarrollo de este trabajo.

Al Consejo de Ciencia y Tecnología (**CONACyT**) por el apoyo económico a través de sus becas de posgrado con número CVU: 436532.

A la **Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO)** por el financiamiento de este trabajo derivado del proyecto “Situación actual del pez endémico *Holacanthus clarionensis* (Ángel Clarión), y perspectivas de conservación en México” No. MM003. Bajo el amparo de la Dirección General de Vida Silvestre No. SGPA/DGVS 01311/16.

Al **Nautilus Live Aboards** por financiar y facilitar la obtención de datos dentro del Archipiélago de Revillagigedo.

A mis muy queridos directores; el **Dr. Héctor Reyes Bonilla** y el **Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe** por sus sabios consejos, valioso tiempo, interminable paciencia, dedicación, regaños y por ser la mejor guía de principio a fin para la realización de este proyecto.

Al **Dr. Carlos Alberto Salomón Aguilar** por su invaluable asesoría, excelentes aportaciones, recomendaciones, su tiempo y prontitud.

A mis asesores; **Dr. Oscar Arizpe Covarrubias** y **Dr. Oscar Trujillo Millán** por sus aportaciones y críticas siempre constructivas.

A **Arturo Ayala Bocos** por el trabajo indispensable que realizó en campo y por proporcionar información primordial para la realización de este trabajo.

Al encargado de Biología Acuática, **Omar Dominguez Dominguez** y por tanto a la **Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo** por su aportación de material biológico primordial para la realización de esta tesis y por el trabajo de campo a **Yareli Lopez Arrollo** y **David Tafolla** y al **M. C. Omar Valencia Méndez** además de todo, por su amable colaboración.

A la **Dra. Marian Camacho Mondragón** a cargo del **Laboratorio de Histología del Centro regional de Investigación Pesquera (CRIP), La Paz**, por la facilitación de equipo y materiales, además de su valioso tiempo.

Al **Dr. Eduardo Francisco Balart Páez** por la asesoría brindada durante la estancia de investigación y al **CIBNOR** por brindar este apoyo y colaboración interinstitucional.

A mis amigos del **Laboratorio de Sistemas Arrecifales** de la **UABCS**

Al **Chino, Lily, Jaime, Angélica, Karlita, Esther, Pablo, Edgar Lily Roque, Itzel, Maye, Gaby, Lalo** por acompañarme de una u otra manera en este intenso y satisfactorio proceso.

A **Silvia** por estar siempre presente en los buenos, malos y en los peores momentos.

A mi **Toñis, Paz y Olga** por estar siempre pendientes de mi.

A mis herman@s **Mar, Susana, Ale, Beto, Oscar, Alex Delgado, Alejandra y Laura** por sus enseñanzas, motivación, apoyo incondicional, su cariño y por la confianza depositada en mi.

A **Mi madre** mi infinito agradecimiento por su amor, fortaleza y por ser la maravillosa persona que es, te debo todo.

A **Mi Pececilla** por mostrarme con dulzura mis propias capacidades humanas.

Y a todos aquellos que han formado parte de este proceso...

ÍNDICE GENERAL

GLOSARIO	4
ÍNDICE DE FIGURAS	7
RESUMEN	9
ABSTRACT	10
1. INTRODUCCIÓN	11
2. ANTECEDENTES	17
3. JUSTIFICACIÓN.....	19
4. OBJETIVO	19
4.1. Objetivos particulares	19
5. MATERIALES Y MÉTODOS	19
5.1. Estructura de tallas.....	20
5.2. Relación Peso-Longitud (W-LT).....	20
5.3. Proporción de Sexos	21
5.4. Edad y crecimiento	21
5.4.1. Extracción de otolitos	21
5.4.2. Procesamiento de otolitos	21
5.4.3. Lectura de Otolitos	22
5.4.4. Proporcionalidad Otolito-talla del individuo.....	23
5.4.5. Determinación de edad.....	23
5.4.6. Crecimiento individual.....	24
5.5. Análisis de censos.....	25
6. RESULTADOS	26
6.1. Análisis de Tallas	26
6.1.1. Estructura de longitud total de organismos capturados en campo.....	26
6.1.2. Estructura de longitud total generada mediante censos visuales	28
6.1.3. Estructura de peso.....	31
6.2. Relación Peso-Longitud	32
6.3. Análisis gonádico.....	34
6.4. Edad y crecimiento	35
6.4.1. Análisis de otolitos	35
6.4.2. Proporcionalidad de otolitos	36
6.4.3. Crecimiento individual.....	37
El cálculo de crecimiento individual mediante el modelo Ford-Walford con base en la edad observada (figura 21) indicó la intersección de 27.57 (longitud asintótica) y una pendiente calculada de 2.04, que corresponde a un valor de k de 0.92 año^{-1}	37
6.5. Análisis de densidad poblacional	40
7. DISCUSIÓN	43
7.1. Análisis de Tallas y Pesos	43

7.1.1. Estructura de Tallas	43
7.1.2. Estructura de Pesos (W)	45
7.2. Relación Peso-Longitud	45
7.3. Análisis gonádico.....	46
7.4. Edad y crecimiento	47
7.4.1. Análisis de otolitos	47
7.4.2. Proporcionalidad de otolitos.....	48
7.4.3. Crecimiento individual.....	49
7.5. Análisis de densidad poblacional	51
8. CONCLUSIONES	52
9. LITERATURA CITADA	53
APÉNDICE I	61

GLOSARIO

Acuarismo: Actividad de mantener organismos acuáticos con fines recreativos, comerciales o educativos, en recipientes o estanques donde se crean condiciones adecuadas para ellos (SEMARNAT, 2012).

Anillos de crecimiento: bandas producidas por la depositación concéntrica de carbonato de calcio y otolina compuestas por zonas continuas (bandas claras) y discontinuas (bandas oscuras) (Osorio, *et al.*, 2003).

Antropogénico: Cualquier acto, generalmente perturbador, que es originado y ejecutado por los seres humanos (Sarmiento, 2000).

Bentónico: Los fondos del mar, lago, río u otra zona acuática, o que vive en dichas zonas (Lawrence, 2003)

Biomasa: Término referido a la unidad de medida de la masa viva del ecosistema por unidad de tiempo determinado; se presenta en g/m² e indica la constante de peso seco (sin agua) de los compuestos orgánicos presentes en el ecosistema (Sarmiento, 2000).

Captura: La extracción de ejemplares vivos de fauna silvestre del hábitat en que se encuentran (SEMARNAT, 2012).

Conservación: El arte de usar adecuadamente la naturaleza con miras a asegurar la permanencia de buenas condiciones de vida para el hombre actual y las futuras generaciones así como el mantenimiento de la diversidad biológica y la base de recursos (Sarmiento, 2000).

Dimorfismo sexual: Características de algunas especies de animales y plantas en las que los sexos masculino y femenino tienen diferente forma y color que es complementario para cortejo y apareamiento (Sarmiento, 2000)

Dinámica poblacional: Proceso intrínseco de mantenimiento de los niveles numéricos adecuados para la permanencia poblacional, alrededor de fluctuaciones grandes y pequeñas de acuerdo a las características de resistencia, resiliencia, transiliencia y resonancia poblacional a través del tiempo (Sarmiento, 2000).

Endémico: Organismos plantas o animales que tienen un área de distribución restringida (SEMARNAT, 2012).

Especies marinas de ornato: Organismos marinos que se mantienen en cautiverio como mascotas, pasatiempo, curiosidad, exhibición pública o para su venta (SEMARNAT, 2012).

Especies y poblaciones en riesgo: Aquellas identificadas por la Secretaría como probablemente extintas en el medio silvestre, en peligro de extinción, amenazadas o sujetas a protección especial, con arreglo a la Ley de General de Vida Silvestre (SEMARNAT, 2012).

Explotación: La utilización de un recurso natural sin referencia a la cantidad extraída de la fuente; es la obtención del recurso a cabalidad (Sarmiento, 2000).

Familia: Grupo taxonómico de géneros relacionados, las familias relacionadas se agrupan en órdenes (Lawrence, 2003)

Gónada: Órgano en el que tiene lugar el desarrollo de las células reproductoras o gametos (Lender *et al.*, 1982).

Hábitat: El sitio específico en un medio ambiente físico, ocupado por un organismo, por una población, por una especie o por comunidades de especies en un tiempo determinado (SEMARNAT, 2012).

Índice gonádico: Valor numérico que expresa el peso de la gónada en relación a la longitud del pez (Rodríguez-Gutiérrez, 1992).

Manejo: Aplicación de métodos y técnicas para la conservación y aprovechamiento sustentable de la vida silvestre y su hábitat (SEMARNAT, 2012).

Mortalidad: Número de muertes en una población durante un período, generalmente un año (Lawrence, 2003)

Muestreo: El levantamiento sistemático de datos indicadores de las características generales, la magnitud, la estructura y las tendencias de una población o de su hábitat, con el fin de diagnosticar su estado actual y proyectar los escenarios que podría enfrentar en el futuro (SEMARNAT, 2012).

Otolitos: Estructuras duras policristalinas especializadas que forman parte del sistema acústico-lateral de los peces actinopterígos y sarcopterígos (Osorio, *et al.*, 2003).

Ovocito: Célula sexual femenina en fase de crecimiento y que experimenta la meiosis (Lender *et al.*, 1982).

Plan de manejo: El documento técnico operativo de las Unidades de Manejo para la Conservación de Vida Silvestre sujeto a aprobación de la Secretaría, que describe y programa actividades para el manejo de especies silvestres particulares y sus hábitats y establece metas e indicadores de éxito en función del hábitat y las poblaciones (SEMARNAT, 2012).

Población: El conjunto de individuos de una especie silvestre que comparten el mismo hábitat. Se considera la unidad básica de manejo de las especies silvestres en vida libre (SEMARNAT, 2012).

Producción sostenible: La tasa más alta por la que un recurso renovable se puede utilizar sin que su suministro o abastecimiento quede reducido (Lawrence, 2003)

Proporción sexual: La relación de hembras y machos en un grupo de organismos (Ceballos-Vázquez, 1993).

Protección: Conjunto de políticas y medidas para prevenir y controlar el deterioro del ambiente (SEMARNAT, 2012).

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución geográfica del Ángel Clarión (Pyle <i>et al.</i> , 2010).	14
Figura 2. Ejemplo de otolito, la línea punteada indica el plano por el que se hicieron las mediciones.....	23
Figura 3. Ejemplar de <i>H. clarionensis</i> de mayor talla capturado en el Archipiélago Revillagigedo durante este estudio (longitud total 26.6 cm).	27
Figura 4. Promedio y desviación típica de la longitud total (LT) de los organismos colectados de <i>H. clarionensis</i> por sitio de muestreo en el Archipiélago de Revillagigedo durante el presente estudio.	28
Figura 5. Histograma de longitud total, con base en 34 organismos capturados de <i>H. clarionensis</i> . Se muestra la marca de clase y el recuadro indica la frecuencia de peces mayores a 20 cm (LT max.).....	28
Figura 6. Estructura de tallas con base en censos visuales de <i>H. clarionensis</i> durante el presente estudio. El recuadro indica la frecuencia con que aparecieron organismos mayores a 20 cm (LT máxima) N= 592.	29
Figura 7. Frecuencia relativa de tallas registradas para cada año de muestreo en los censos visuales de <i>H. clarionensis</i> durante el presente estudio.	30
Figura 8. Estructura de talla registradas para cada sitio mediante censos visuales de <i>H. clarionensis</i> durante el presente estudio.....	31
Figura 9. Estructura de tallas registradas a cada profundidad mediante censos visuales de <i>H. clarionensis</i> durante el presente estudio.....	31
Figura 10. Promedio y desviación típica del peso (W) de los organismos colectados de <i>H. clarionensis</i> por sitio de muestreo en el Archipiélago de Revillagigedo durante el presente estudio.	32
Figura 11. Regresión logarítmica entre Longitud-Peso para los organismos colectados de <i>H. clarionensis</i> en el Archipiélago de Revillagigedo durante el presente estudio. Datos combinados de ambos sexos.	32
Figura 12. Regresión logarítmica Longitud-Peso para los individuos machos de <i>H. clarionensis</i> en el Archipiélago de Revillagigedo durante el presente estudio.	33
Figura 13. Regresión logarítmica Longitud-Peso para los individuos hembras de <i>H. clarionensis</i> en el Archipiélago de Revillagigedo durante el presente estudio.	34
Figura 14. Comparación entre intervalos de confianza de las pendientes correspondientes a machos y hembras de <i>H. clarionensis</i> durante el presente estudio, mostrando barras de error estándar para cada caso.....	34
Figura 16. Peso gonádico de los organismos colectados de <i>H. clarionensis</i> por sitio de muestreo en el Archipiélago de Revillagigedo durante el presente estudio. Promedio y su desviación estándar.	35

Figura 17. Edad observada para cada uno de los peces colectados del estudio, se muestra el promedio y la edad más comúnmente observada.....	35
Figura 18. Edad promedio con base en el análisis de otolitos de <i>H. clarionensis</i> por localidad en el Archipiélago de Revillagigedo y desviación estándar.....	36
Figura 19. Análisis de regresión entre longitud y radio del otolito para <i>H. clarionensis</i> en el Archipiélago de Revillagigedo durante el presente estudio.	37
Figura 20. Análisis de regresión potencial entre peso y radio del otolito para <i>H. clarionensis</i> en el Archipiélago de Revillagigedo.....	37
Figura 21. Gráfica del ajuste de parámetros de crecimiento mediante el modelo de Ford-Walford. La talla asintótica $L_t = L_{t+1}$ está indicada con la línea punteada. La ecuación de la línea de regresión es $y = 2.39x + 2.04$ ($r^2 = 0.96$).....	38
Figura 22. Gráfica del ajuste de parámetros de crecimiento mediante el modelo de Beverton-Holt. La ecuación de la línea de regresión es $y = 0.08x + 0.03$ ($r^2 = 0.96$).	38
Figura 23. Histograma de edades observadas y curva de crecimiento individual de von Bertalanffy para <i>H. clarionensis</i>	39
Figura 24. Distribución de frecuencias de densidades para <i>H. clarionensis</i> calculadas mediante censos visuales durante el presente estudio.....	40
Figura 25. Densidad poblacional promedio de <i>H. clarionensis</i> por año durante el presente estudio y barras de error estándar para cada caso.	41
Figura 26. Densidad poblacional promedio de <i>H. clarionensis</i> en cada sitio de muestreo durante el presente estudio y barras de error estándar para cada isla.	41
Figura 27. Densidad poblacional promedio de <i>H. clarionensis</i> por profundidad y barras de error estándar para cada caso.	42
Figura 28. Curva de máxima verisimilitud para el parámetro <i>Linf.</i> (<i>L</i> infinita) y límites de probabilidad de χ^2	61
Figura 29. Curva de máxima verisimilitud para el parámetro <i>k</i> y límites de probabilidad de χ^2	61
Figura 30. Área combinada de máxima verosimilitud para los parámetros <i>L inf.</i> y <i>k</i>	62

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Datos obtenidos de capturas en el presente estudio, mostrando sitio y fecha de captura por organismo. H (hembra) M (macho) * Indeterminado	26
Tabla II. Valores de los parámetros de crecimiento obtenidos mediante los modelos de Máxima verosimilitud, Ford-Walford y Beverton-Holt para el presente estudio.....	39

RESUMEN

El Ángel Clarión (*H. clarionensis*) alcanza 20 cm (LT), tanto los adultos como juveniles presentan patrones de coloración llamativos. Es una especie endémica cuya distribución geográfica se limita al Pacífico oriental en las Islas Revillagigedo, Clipperton y ocasionalmente dentro del Golfo de California. La especie es clasificada por la Lista Roja como Vulnerable, aparece en la NOM-059-ECOL-2010 como “sujeta a protección especial” y se encuentra dentro del Apéndice II de CITES. No obstante su estatus de conservación, su elevado precio provoca que la especie sea susceptible a capturas ilegales. En el presente estudio se hizo un análisis poblacional del Ángel Clarión. Para lo cual, se hicieron censos visuales a 10, 20 y 30 m de profundidad registrando el número de organismos y tallas por sitio en tres islas del Archipiélago (Roca Partida, San Benedicto e Isla Socorro), además en cada sitio se obtuvieron ejemplares para extracción y análisis de otolitos. Con lo anterior se obtuvo la relación longitud-peso, la proporción de sexos, además de la descripción y comparación de parámetros biológicos (talla, peso, edad, crecimiento, y densidad poblacional). Los resultados indican que la especie tiene un crecimiento isométrico para hembras ($b = 2.457$) como para machos ($b = 2.610$) y para sexos combinados ($b = 2.634$) sin diferencia significativa entre sexos. El pez de mayor talla fue de 26.6 cm representando la talla máxima registrada para la especie. Por su parte la proporción de sexos fue de 2 hembras por cada macho confirmando el emparejamiento en forma de harem del grupo de los pomacántidos. Los parámetros de crecimiento individual de von Bertalanffy arrojaron una $L_{\infty} = 27.57$ y un valor de $k = 0.09 \text{ año}^{-1}$ que caracteriza a la especie como de crecimiento lento. Se estimó que el organismo de mayor edad fue de 18 años con base en el análisis de otolitos. Finalmente los resultados del análisis de densidad poblacional indicaron que la población del Ángel Clarión del Archipiélago es susceptible a la presencia del fenómeno de “El Niño”, además, con base en el mismo análisis se observó que en Isla Socorro la población pudo haber disminuido en un 50% con respecto a años anteriores, lo que podría obedecer a un efecto combinado entre extracción ilegal y los cambios ambientales.

Palabras clave: Pomacanthidae, pez de ornato, análisis poblacional, parámetros biológicos, análisis de otolitos.

ABSTRACT

The Clarión angelfish (*H. clarionensis*) reaches 20 cm (TL), both adults and juveniles have striking coloration patterns. It is an endemic species whose geographic distribution is limited to the eastern Pacific in the Revillagigedo Islands, Clipperton and occasionally within the Gulf of California. The species is classified by the Red List as Vulnerable, it appears in NOM-059-ECOL-2010 as "subject to special protection" and is found in Appendix II of CITES. Despite its conservation status, its high price makes the species susceptible to illegal catches. In the present study, a population analysis of the Clarion Angel was made. For this purpose, visual censuses were taken at 10, 20 and 30 m depth, registering the number of organisms and sizes per site in three islands of the Archipelago (Roca Partida, San Benedicto and Isla Socorro), and at each site specimens were obtained for extraction and analysis of otoliths. With the above, the length-weight relationship, the sex ratio was obtained, as well as the description and comparison of biological parameters (height, weight, age, growth, and population density). The results indicate that the species has an isometric growth for females ($b = 2,457$) and males ($b = 2,610$) and for mixed sexes ($b = 2,634$) without significant difference between sexes. The largest fish was 26.6 cm representing the maximum size recorded for the species. On the other hand, the proportion of sexes was 2 females for each male, confirming the harem-like pairing of the pomacántids group. The individual growth parameters of von Bertalanffy yielded a $L_{\infty} = 27.57$ and a value of $k = 0.09$ year⁻¹ that characterizes the species as slow growing. It was estimated that the oldest organism was 18 years old based on otolith analysis. Finally, the results of the population density analysis indicated that the population of the Clarion Angel of the Archipelago is susceptible to the presence of the "El Niño" phenomenon, furthermore, based on the same analysis it was observed that in Socorro Island the population could have decreased by 50% with respect to previous years, which could be due to a combined effect between illegal extraction and environmental changes.

Key words: Pomacanthidae, ornamental fish, population analysis, biological parameters, otolith analysis.

1. INTRODUCCIÓN

Los peces ángel pertenecientes a la Familia Pomacanthidae, tienen una distribución circumtropical (tanto en latitudes tropicales como subtropicales), y están mayormente asociados a arrecifes de coral en arrecifes poco profundos (<30 m; Allen *et al.*, 1998; Delbelius *et al.*, 2003). Esta familia se conforma por 88 especies dentro de 9 géneros (Eschmeyer y Fricke, 2015); de ellas, 24 especies se encuentran en Australia (el país con mayor número), 77 (89%) habitan en el Indo-Pacífico, y solo 4 residen en el Pacífico oriental tropical (Allen *et al.*, 1998). De estas últimas, una es del género *Pomacanthus* (*Pomacanthus zonipectus* Gill, 1862) y tres son del género *Holacanthus*: *H. clarionensis* Gilbert, 1890, *H. limbaughi* Baldwin, 1963, y *H. passer* Valenciennes, 1846 (Robertson y Allen, 2015).

A pesar de que el Género *Holacanthus* es relativamente pequeño, con solo siete especies reconocidas, habita en la porción tropical de tres regiones biogeográficas: el Atlántico oriental, el Atlántico occidental y el Pacífico oriental tropical (Alva-Campbell *et al.*, 2010). De acuerdo con McEachran y Fechhelm (2010) y Froese y Pauly (2017), seis de sus especies se distribuyen en México: tres en la porción del Pacífico (*H. clarionensis*, *H. limbaughi* y *H. passer*) y tres en la porción del Atlántico (*H. ciliaris* Linnaeus, 1758, *H. bermudensis* Goode, 1876 y *H. tricolor* Bloch, 1795).

Los pomacántidos forman parte del Orden Perciformes, al cual pertenece la mayoría de las especies de peces arrecifales. Anatómicamente se caracterizan por la ausencia del proceso escamoso en la base de las aletas pélvicas, y en etapas post-larvarias carecen de placas óseas en la cabeza y en la parte anterior del cuerpo (Allen *et al.*, 1998). Los peces de la familia Pomacanthidae tienen aletas dorsales continuas y cuerpos ovalados cubiertos por pequeñas escamas ctenoideas, presentan bocas pequeñas con dientes tricúspides, útiles para el pastoreo de algas, esponjas o pequeños invertebrados bentónicos (Allen *et al.*, 1998; Delbelius *et al.*, 2003). Una de las características más sobresalientes del grupo es la presencia de una espina en el borde inferior de la mejilla, presente desde la etapa juvenil (Delbelius *et al.*, 2003; Robertson y Allen, 2015).

Desde la perspectiva biológica, la mayoría de las especies de peces ángel son formadores de harems, comúnmente conformados por un macho por cada 2 a 5 hembras (Allen *et al.*, 1998; Gopakumar, 2006). En las especies tropicales la reproducción ocurre durante todo el año y usualmente sucede al inicio de la puesta del sol a diferencia de las subtropicales que se reproducen en dos momentos anualmente (Allen *et al.*, 1998).

La mayoría de las especies requieren de 1 a 2 años para alcanzar la madurez sexual (Allen *et al.*, 1998). Algunas son capaces de revertir el sexo de hembras a machos (protogínicos), y en ausencia de un macho en el harem, toma su lugar la hembra dominante. En algunas especies el dimorfismo sexual se observa en el tamaño (ej. *Centropyge argi* Woods y Kanazawa, 1951), mientras que en otras como *Pomacanthus arcuatus* Linnaeus, 1758, el cambio de sexo va acompañado de modificación en los colores corporales (Moyer *et al.*, 1983; Allen y Robertson 1998).

Debido a su belleza de formas y colores vivos las especies ornamentales marinas mantienen una demanda continua, siendo la exposición al público en acuarios educativos y la venta a coleccionistas particulares sus principales usos (Reyes-Bonilla *et al.*, 2009), en este sentido se sabe que a nivel mundial el mercado es soportado por la extracción de alrededor de 1,800 especies de peces, de las cuales las damiselas, peces payaso (ambas de la familia Pomacentridae) y peces ángel representan aproximadamente la mitad de los organismos comercializados (Lango-Reynoso *et al.*, 2012; Rhyne *et al.*, 2012), mientras que los peces cirujanos (Acanthuridae), lábridos (Labridae), gobios (Gobiidae) y mariposa (Chaetodontidae) representan aproximadamente entre el 25 a 30 por ciento (Wabnitz *et al.*, 2003).

Anualmente el número de peces ornamentales extraídos asciende a más de 30 millones, de ellos alrededor de 8 millones van a Estados Unidos, 8 millones a Europa y el resto a países como Japón, Australia y Sudáfrica (Wood, 2001a). De esta cifra, los peces ángel representan aproximadamente el 46% de los ingresos económicos de exportación (Rhyne *et al.*, 2012). Esto se debe a que por sus características físicas y atractivos colores, tanto en etapas juveniles como adultas, los pomacántidos son uno de los grupos predilectos para el mercado del acuarismo en todo el mundo (Robertson y Allen, 2015).

En México la pesquería de ornato inició al final de la década de los 70's, alcanzando su máximo desarrollo a mediados de los 80's especialmente en el área del Golfo de California y el Archipiélago de Revillagigedo (Wabnitz, 2003; Piña Espallargas *et al.*, 2001). Actualmente se desconoce el número total de organismos de ornato capturados anualmente en el país, sin embargo se estima que alrededor del 1% de las capturas se comercia en el mercado nacional, específicamente en los estados de Jalisco, Sonora, Baja California Sur y en la Ciudad de México (CITES, 2016), mientras que el 99% restante es exportado a Estados Unidos (Rhyne *et al.*, 2012).

Particularmente en el Golfo de California existen tres zonas principales de captura de especies de ornato: Isla San Francisquito (Alto Golfo), Bahía de Loreto (Centro del Golfo)

y Bahía de La Paz ubicada al Sur-Oeste del Golfo (Reyes-Bonilla *et al.*, 2009), a lo largo del Golfo se capturan alrededor de 320 especies (5% de las especies marinas que se extraen en todo el mundo), de éstas, 150 corresponden a peces, dentro de los cuales se encuentra la familia Pomacanthidae (Piña-Espallargas *et al.*, 2001).

El uso de especies ornamentales marinas implica potenciales impactos ambientales y biológicos, algunos de los cuales incluyen la sobreexplotación, cambios en los patrones ecológicos en los arrecifes, degradación de los hábitats debido a daños físicos atribuidos a los métodos de captura, afectaciones al ambiente por uso de explosivos o químicos como rotenona o cianuro, y en general todo esto puede acarrear una pérdida de biodiversidad (Lango-Reynoso *et al.*, 2012). En los principales centros de extracción de especies ornamentales (Sri Lanka, Kenia, Filipinas, Indonesia y Hawaii) se ha notado una disminución en las poblaciones de peces objetivo para acuarismo, debido a la creciente demanda de peces arrecifales, éstas especies objetivo y más afectadas, normalmente pertenecen a las familias Pomacentridae, Pomacanthidae y Chaetodontidae (Wood, 2001b).

El pez Ángel de Clarión, *H. clarionensis*, tiene una distribución geográfica limitada al Pacífico oriental (figura 1). Ocupa las Islas Revillagigedo, de donde se considera endémica, y además presenta pequeñas poblaciones a lo largo de la Península de Baja California y en las Rocas Alijos (24.9° N, 115.7° W), mientras que individuos errantes han sido observados en la Bahía de Banderas (20.7° N, 105.7° W), Bahía Magdalena (25° N, 112° W), Isla Clipperton (10.3° N, 109,2° W) y la Isla Guadalupe (29° N, 118,3° W) (Thomson *et al.*, 2000; Pyle *et al.*, 2010; Robertson y Allen, 2015; Hernández-Velasco *et al.*, 2016; Froese y Pauly, 2017).



Figura 1. Distribución geográfica del Ángel Clarión (Pyle *et al.*, 2010).

El Ángel Clarión alcanza un máximo de 20 cm de longitud total (Pyle *et al.*, 2010; Robertson y Allen, 2015; Froese y Pauly, 2017) y tiene una coloración notablemente atractiva. Los ejemplares juveniles tienen un color de fondo naranja con franjas transversales azul claro, mientras que los adultos presentan flancos y cabeza aceitunados y una amplia zona color naranja detrás de la cabeza, (Pyle *et al.*, 2010; Robertson y Allen, 2015; Froese y Pauly, 2017). Su hábitat es el ambiente marino demersal y en asociación con arrecifes coralinos y rocosos, así como bloques, paredes y acantilados, entre los 3 y 30 m de profundidad (Pyle *et al.*, 2010).

Debido a su coloración llamativa, *H. clarionensis* se colectaba legalmente en el Archipiélago de Revillagigedo para ser comercializado como pez de ornato (Piña Espallargas, 2004). Sin embargo a partir del 6 de junio de 1994 cuando éstas islas fueron declaradas Área Natural Protegida, la recolección de especies marinas incluyendo *H. clarionensis* quedó prohibida (CONANP, 2004), situación que prevalece con la declaración del Archipiélago como Parque Nacional, por lo que sigue sin ser permisible su pesca (CONANP. 2017). Debido al interés comercial sobre la especie, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza incluyó al Ángel Clarión en la Lista Roja, en la categoría de "Vulnerable" (Pyle *et al.*, 2010), lo que significa que se enfrenta a un alto riesgo de extinción en estado silvestre, debido a varios factores. Entre ellos se considera su alta susceptibilidad a los cambios ambientales como eventos de El Niño-Oscilación del Sur y a que su área de ocupación que $<50 \text{ km}^2$, con las poblaciones principales prácticamente

restringidas a las Revillagigedo (Allen y Robertson, 1997; Allen *et al.*, 1998; CITES, 2016).

Por su parte la Convención Sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) incluye a *H. clarionensis* en su Apéndice II (CITES, 2016), donde están incluidas “todas las especies que en la actualidad no se encuentran necesariamente en peligro de extinción, que podrían llegar a esa situación a menos que el comercio en especímenes de dichas especies esté sujeto a una reglamentación estricta a fin de evitar utilización incompatible con su supervivencia y, aquellas otras especies no afectadas por el comercio, que también deberán sujetarse a reglamentación con el fin de permitir un eficaz control del comercio” (CITES, 2018).

Existen además políticas para la conservación de *H. clarionensis* en México, ya que se encuentra dentro de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010 en el estatus de “protección especial” (Pr) de acuerdo al Método de Evaluación del Riesgo de Extinción, es decir: “especies o poblaciones que podrían llegar a encontrarse amenazadas por factores que inciden negativamente en su viabilidad” (SEMARNAT, 2012). Por lo anterior se estableció la necesidad de propiciar la recuperación y conservación tanto de poblaciones como de especies asociadas (SEMARNAT, 2002).

En lo que respecta al aprovechamiento de *H. clarionensis* se sabe que en México se autorizó el aprovechamiento de 3,371 ejemplares de 2007 a 2015, extraídos de un predio federal denominado “Buzos del Golfo”, y este recurso se ha exportado casi en su totalidad a Estados Unidos (CITES, 2016).

En cuanto a la derrama económica, el Ángel Clarión es el pez de ornato capturado en México con mayor precio en el mercado internacional, pues hace poco más de una década se pagaba 125 USD por organismo al pescador, mientras que actualmente su precio es de entre \$200 y \$500 dólares por ejemplar (Almenara-Roldán, 2000; Piña-Espallargas, 2004; CITES, 2016), aunque llega a alcanzar de 2,000 a más de 3,000 USD al público si fue capturado en el medio, y hasta \$5,000 si es animal reproducido en cautiverio fuera de México (Reyes-Bonilla *et al.*, 2009; CITES, 2016).

Como cualquier otra población silvestre sujeta a explotación, el manejo del Ángel Clarión requiere de un conocimiento preciso acerca de su dinámica poblacional y de los factores del ecosistema que permitan la permanencia en un estado de equilibrio (CITES 2016). Por consiguiente, la determinación de los parámetros poblacionales cobra importancia al proporcionar información útil para conocer el estado de salud de las poblaciones, y permitir hacer estudios comparativos (Arismendi *et al.*, 2011). Por ello es

vital que se investiguen y monitoreen las pesquerías ornamentales y se formulen estrategias de manejo para asegurar que sean sostenibles (Sala y Sánchez-Ortiz, 2000; García-Núñez, 2001; Piña-Espallargas, 2004).

Entre los atributos clave para lograr el adecuado manejo se encuentran las relaciones entre talla y peso, que sirven para evaluar la condición física de los peces (King, 2007) y pueden ser usadas en modelos predictivos de impacto antropogénico, a partir de fluctuaciones en los niveles de biomasa (McCallum, 2000). También es esencial estimar la tasa de crecimiento, mortalidad y reclutamiento, ya que son los fundamentos para el conocimiento de la dinámica poblacional, el cálculo de cuotas de captura permisibles, la determinación del número de permisos y la estimación de los “excedentes” potencialmente extraíbles sin afectar la viabilidad de una población (SEMARNAT, 2012).

Otros parámetros como la proporción de sexos, fecundidad y madurez sexual también son de suma importancia para el conocimiento de una especie, ya que son insumos esenciales para establecer modelos parentela-progenie que den la oportunidad de estimar la cantidad de biomasa que corresponde a nuevos reclutas de la población (Camps, 2005). Finalmente, el conocimiento de las poblaciones de peces con bajo o nulo impacto antropogénico es útil para predecir posibles cambios en poblaciones amenazadas (Gámez y Morón, 2013).

En este sentido las disposiciones implícitas en la NOM-059-ECOL-2010 establecen que “el aprovechamiento de especies de flora y fauna silvestre en actividades económicas podrá autorizarse cuando los particulares garanticen su reproducción controlada o desarrollo en cautiverio o semicautiverio o cuando la tasa de explotación sea menor a la de renovación natural de las poblaciones” (Diario Oficial de la Federación, 2013). Sin embargo, lo antes mencionado requiere de investigación, monitoreo, e implementación de estrategias de conservación para el control de las capturas (Wood, 2001a).

Finalmente en términos de explotación, Piña-Espallargas (2004) menciona que la pesca del *H. clarionensis* puede ser ecológica y económicamente exitosa, siempre y cuando se actualice su legislación y se otorguen permisos de pesca comercial adecuados. No obstante, no se cuenta con los elementos legales que lo permitan, ni con la información biológica suficiente para proporcionar las bases técnicas que den soporte a un aprovechamiento sustentable y sostenible del recurso. En consecuencia, el Ángel Clarión es una de las especies que se encuentran actualmente sujetas a capturas ilegales ya sea a causa de lineamientos y disposiciones legales confusas, o por negligencia y falta de visión para entrega de permisos (Piña-Espallargas, 2004).

2. ANTECEDENTES

La mayoría de los estudios donde se menciona a *H. clarionensis* solo lo catalogan como un componente de la ictiofauna dentro del Golfo de California (Abitia-Cardenas *et al.*, 1994; Alvarez-Filip *et al.*, 2006), y como parte de la fauna endémica del Archipiélago de Revillagigedo, siendo una de las especies locales con mayor abundancia y frecuencia de ocurrencia (CONANP, 2004; Chávez-Comparán *et al.*, 2010; Fourriere *et al.*, 2016; Hernández-Velasco *et al.*, 2016).

La información acerca de la ecología de la especie es escasa. Se sabe que vive principalmente en aguas relativamente someras (entre 10 y 15 m) en los alrededores de arrecifes coralinos, y que suele estar agrupada en cardúmenes (Moyer *et al.*, 1983; Allen *et al.*, 1998; Humann y De Loach, 2004), aunque los juveniles son solitarios y territoriales (De la Torre, 2014). Como la mayoría de los pomacántidos, *H. clarionensis* depende de hábitats rocosos donde haya cuevas y hendiduras o corales para protegerse, y busca su alimento cerca del fondo (Robertson y Allen, 2015). El Ángel Clarión se considera un pez omnívoro, con un nivel trófico de 2.6. Su alimentación se compone de ascidias, crustáceos, microalgas bentónicas, gusanos sésiles, moluscos sésiles y huevos pelágicos de peces (Froese y Pauly, 2017). Otros estudios también mencionan que estos peces suelen aparecer a unos 3-5 m sobre el lecho marino en "estaciones de limpieza", donde se aproximan a especies pelágicas (principalmente *Mobula birostris*) para consumir sus parásitos externos (Michael, 1993; Thomson *et al.*, 2000). Su relación consumo/biomasa es de 26.0 lo que implica que la cantidad de alimento que debe consumir anualmente es de casi 30 veces su peso (Sala *et al.*, 1999; CITES, 2016; Froese y Pauly, 2017).

En lo referente al comportamiento de los pomacántidos, Moyer *et al.* (1983) describen el cortejo, el desove y la organización social de varias especies de peces ángel (*Pomacanthus*, *Holacanthus* y *Centropyge*) incluyendo a *H. clarionensis*, al cual describen como una especie que puede ser tanto gregaria como solitaria, además de que los individuos que forman agregaciones probablemente sean machos por ser de tamaño grande y por lo tanto que pueden tener una organización social similar a la de *H. passer*, (en el que las hembras son pequeñas y solitarias y los machos son grandes y sociables).

Prácticamente nada se conoce acerca de la biología reproductiva del Ángel Clarión, fuera de que en el Archipiélago de Revillagigedo se han encontrado sus células sexuales en primavera y otoño, por lo que se considera que se reproduce dos veces por año (Weiss, 1986) Además la estrecha cercanía con *H. passer* ha sido documentada tanto en términos

de comportamiento como genéticamente (Bellwood *et al.*, 2004, Alva-Campbell *et al.*, 2010); incluso Sala *et al.* (1999) reportan un organismo híbrido entre *H. clarionensis* y *H. passer*. Por otra parte, la mayoría de los autores mencionan que no existe dimorfismo sexual en la especie, sin embargo Moyer *et al.* (1983) analizaron individuos de *H. clarionensis* de la colección íctica del Instituto de Oceanografía de Scripps encontrando una diferencia significativa entre las tallas de hembras y machos, siendo los machos los de mayor tamaño. En contraste CITES (2016), menciona que los individuos hembras son de mayor talla que los machos, por lo que aparentemente los patrones sobre el dimorfismo sexual de la especie no están del todo claros.

En cuanto a estudios de edad y crecimiento no hay datos; sin embargo, Fernández-Rivera Melo *et al.* (2016) mencionan en un estudio sobre mortalidad y crecimiento de la especie hermana *H. passer* basado en el análisis de frecuencias de tallas y cohortes, que esta puede alcanzar una edad máxima de 20 años con una $L_{\infty} = 37.894$ cm, $k = 0.127$ año⁻¹ y $t_0 = -0.658$. Cabe indicar que este es el único estudio sobre el tema del crecimiento de una especie de pomacántido a nivel mundial..

Con respecto al estado poblacional de *H. clarionensis*, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) menciona que el 99% de la abundancia de esta especie se encuentra dentro del Archipiélago de Revillagigedo, mientras que el 1% se localiza en el resto de las zonas de su distribución (Pyle *et al.*, 2010), y por observaciones de campo también se sabe que entre 2010 y 2014, la población del Archipiélago de Revillagigedo tenía menos de 30% de juveniles (CITES, 2016).

Al respecto de la densidad poblacional CITES (2016) menciona, con base en datos de Chávez *et al.* (2010), que la densidad poblacional en Isla Socorro (donde se encuentra la población más grande de la especie), pasó de 0.079 ind/m² en el 2010 a 0.031 ind/m² en el 2015, lo que indica un decremento del 61% en la población para esta isla, además que la disminución de las poblaciones de *H. clarionensis* en otros sitios fue mayormente significativa, ya que de 11 localidades donde la especie se localizaba, al menos en 6 de ellas ha desaparecido (Loreto, Cabo San Lucas, Isla Espíritu Santo, Bahía Magdalena, Cabo Pulmo, y La Paz), estimando una pérdida en su área de distribución de 6,603 km² en los últimos 10 años y de 25,861 individuos.

Finalmente Almenara y Ketchum (1994) refieren que en viajes de duración de una semana, las poblaciones de la especie en los sitios de colecta dentro del Archipiélago de

Revillagigedo sufrieron un decremento del 95% a principios de la década de los 90s como consecuencia de una intensa captura ilegal.

3. JUSTIFICACIÓN

Considerando la situación actual de la especie, la presente tesis busca generar información biológica básica sobre las características poblacionales de *H. clarionensis* como edad y crecimiento, relaciones longitud-peso, talla máxima y densidad poblacional en su principal área de distribución, el Archipiélago de Revillagigedo. Los datos derivados de la misma resultarán ser una herramienta sumamente útil, no solo para contribuir al conocimiento de esta especie en riesgo, sino para implementar planes de manejo, de conservación adecuados y aprovechamiento sustentable.

4. OBJETIVO

Estimar y comparar algunos parámetros poblacionales del pez Ángel Clarión (*Holacanthus clarionensis*) en tres islas del Archipiélago de Revillagigedo (Roca Partida, San Benedicto e Isla Socorro).

4.1. Objetivos particulares

Para cada población se busca:

- Determinar la estructura de tallas
- Determinar la relación longitud-peso de los individuos
- Calcular la proporción de sexos, con base en el análisis gonádico
- Estimar los parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy de los individuos, usando análisis de otolitos
- Estimar la densidad poblacional por sitio

5. MATERIALES Y MÉTODOS

El muestreo de peces para obtención de material biológico se realizó en tres islas del Archipiélago de Revillagigedo (Socorro, San Benedicto y Roca Partida) durante los meses de mayo y junio del 2016. Los organismos se colectaron mediante buceo autónomo y con el uso de red de mano (cuchara) a una profundidad de entre 10 y 25 m, y a cada uno se le midió la longitud total (LT) con el uso de ictiómetro con precisión de 1 mm y el peso (W) mediante una balanza electrónica (precisión ± 0.001 g). Los animales fueron etiquetados

para registrar el sitio y fecha de captura, profundidad de colecta, y número de organismo correspondiente, para luego ser conservadas en congelamiento.

Además de los organismos obtenidos en los muestreos, investigadores de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH) facilitaron otolitos y tallas de 11 peces capturados en Isla Clarión (18.34 N; -114.72) durante marzo de 2016 empleando buceo autónomo y con el uso de arpón, a una profundidad de 10 m.

5.1. Estructura de tallas

A partir de las tallas obtenidas mediante capturas se establecieron intervalos de tallas según la regla de Sturges (Daniel, 1993) analizando la frecuencia con que se observó cada intervalo, y de la serie total de datos se estimaron los promedios (\pm desviación típica) por isla y para el archipiélago. Además, se revisó la existencia de diferencias en las tallas por isla mediante análisis de varianza de una vía, usando como factor los sitios, y cuando aparecieron, se aplicó la prueba *a posteriori* de Tukey con la finalidad de establecer dónde se ubicaron dichas diferencias (Zar, 2010).

5.2. Relación Peso-Longitud (W-LT)

Se analizó la relación longitud-peso para la especie mediante la linealización de los datos, basándose en un modelo potencial (Ricker, 1975; Froese, 2006):

$$W=qL^b$$

Donde W es el peso del individuo expresado como peso total en gramos

L es la longitud total (LT) del individuo en cm

q es el factor de conversión de talla a peso que también representa el factor de condición promedio de la especie durante el período de muestreo.

b es el coeficiente de alometría o crecimiento

Para obtener los valores de q y b , se linealizaron términos mediante la ecuación (Sparre y Venema, 1998):

$$\text{Log}W = \text{Log}q + b \text{Log}L$$

La longitud es una magnitud lineal (en una sola dimensión) mientras que el peso es una magnitud volumétrica (en tres dimensiones), por lo que cuando un individuo mantiene su forma al crecer (crecimiento isométrico), $b=3$. Cuando $b>3$, los individuos incrementan su peso en mayor proporción que su longitud, y se considera un crecimiento *alométrico*

positivo. Cuando $b < 3$, los individuos incrementan su longitud en mayor proporción que su peso, por lo que se considera un crecimiento *alométrico negativo* (Froese, 2006).

Para la determinar si los organismos presentan un crecimiento isométrico (valor de b en la relación peso-longitud), se aplicó una prueba de “t” de Student determinando si el crecimiento es significativamente diferente a 3 (García *et al.*, 2012). Dicha relación se calculó para ambos sexos combinados y además para machos y hembras por separado. Se valoró la diferencia entre sexos, con base en los intervalos de confianza estimados para los valores de las pendientes (b) derivadas de los análisis de regresión correspondientes (Brodziak, 2012).

5.3. Proporción de Sexos

A partir de los ejemplares recolectados para la extracción de otolitos se hizo un análisis sobre la proporción de sexos. Debido a que no existe dimorfismo sexual aparente en la especie, se hizo una incisión en la cavidad abdominal de cada organismo para obtener las gónadas y así determinar el sexo mediante una revisión a través de un estereoscopio (20x) basado en el color, la textura y presencia-ausencia de ovocitos (Holden y Raitt, 1975). Se aplicó una prueba estadística χ^2 , para determinar si existía diferencia estadística significativa entre la proporción de sexos tomando en cuenta solo los peces sexados (Sabido-Itzá *et al.*, 2011).

5.4. Edad y crecimiento

5.4.1. Extracción de otolitos

Para determinar la edad de *H. clarionensis* se empleó el análisis de estructuras duras, en este caso, otolitos.

La extracción de los otolitos se realizó mediante un corte transversal en la unión de la base del cráneo con la primera vértebra cervical, lo que permitió exponer la cavidad ótica donde se ubican los otolitos. De cada organismo se obtuvo el par de otolitos *sagittae* y fueron lavados con agua corriente para eliminar el material orgánico (Leta y Keim, 1982). Finalmente se secaron y se guardaron en recipientes herméticos referidos con una clave correspondiente a los datos biológicos de cada organismo.

5.4.2. Procesamiento de otolitos

Previo a la lectura de las marcas de crecimiento los otolitos fueron sumergidos en glicerina por aproximadamente 24 horas lo que permitió tener un mejor contraste entre los anillos hialinos y opacos (Morales-Nin, 1992).

Posteriormente se procedió a la toma de fotografías digitales mediante estereoscopio y cámara digital integrada (20x), manteniendo los otolitos completamente inmersos en glicerina dentro de una caja de Petri. Las imágenes obtenidas fueron editadas con el editor de fotografía digital Picasa® ver. 3.9 con la finalidad de mejorar el contraste entre las líneas de crecimiento de los otolitos y así facilitar su lectura. Se tomó fotografía siempre al otolito del mismo lado del pez (derecho), salvo en los casos donde se dificultó la observación (otolitos rotos) se usó el otolito del lado contrario (Morales-Nin, 1992).

5.4.3. Lectura de Otolitos

El conteo y medición de las marcas de crecimiento se realizó a partir de las fotografías que fueron visualizadas a través del software *Image-Pro Plus*® v. 6.0.0. Cada otolito se leyó tres veces de manera independiente. Cuando hubo coincidencia en al menos dos lecturas, se asignó el número de marcas como definitivo. Cuando hubo discrepancia en las tres lecturas, se realizó una segunda ronda de dos lecturas independientes (Leta y Keim, 1982). El número de marcas de las lecturas coincidentes en esta ronda fueron asignadas como definitivas. Dado el escaso tamaño de muestra, los otolitos con lecturas discrepantes en la segunda ronda fueron leídos por dos lectores de forma simultánea hasta llegar a un acuerdo. Una vez que se asignó el número de marcas, a cada otolito se le midió radio mayor (del centro al postrostrum) y el radio a cada anillo sobre el mismo eje en que se midió el radio mayor (Figura 1).

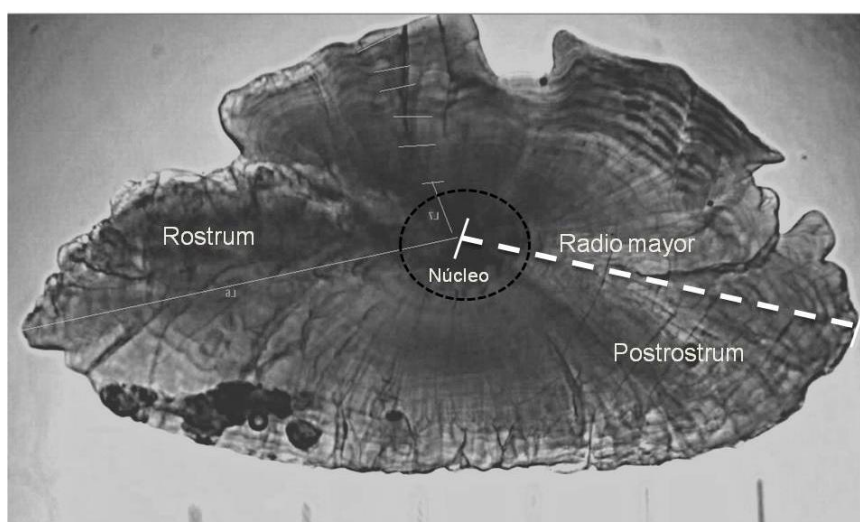


Figura 2. Ejemplo de otolito, la línea punteada indica el plano por el que se hicieron las mediciones.

5.4.4. Proporcionalidad Otolito-talla del individuo

Con el fin de evaluar la proporción de crecimiento del otolito con respecto del individuo, se analizaron las distintas relaciones morfométricas que se obtuvieron de las medidas de los otolitos (radio) y de los individuos (longitud total y peso total) debido a que crecimiento del otolito es proporcional al crecimiento del organismo, con un ligero grado de alometría (Diaz-Uribe *et al.*, 2001). Para ello se probaron dos modelos distintos de ajuste: lineal y potencial, y se eligió el modelo con la mayor varianza explicada (según el coeficiente de determinación, r^2). Particularmente la relación entre la longitud total del organismo versus el radio del otolito fue empleada para el análisis de retrocálculo a edades pretéritas.

5.4.5. Determinación de edad

Dado que no fue posible realizar un análisis que permitiera evaluar la estacionalidad con que se depositan los anillos en el otolito, se asumió que cada marca de crecimiento (conformado por un anillo opaco y uno hialino), representan un período anual (Campana, 1999; Caldow y Wellington, 2003). De esta forma, el total de marcas contadas en cada otolito fue considerado como la edad en años de cada individuo al momento de su captura. Por lo anterior, en el texto las edades asignadas de esta forma se denominarán edades de captura, y las longitudes correspondientes se indicarán como longitudes a la edad de captura o simplemente longitudes observadas.

Por otra parte, dado que cada marca de crecimiento en el otolito representa una edad pasada en la historia del individuo, tomando como base el radio de cada marca se estimó la longitud correspondiente a esa edad mediante la ecuación que mejor representó la relación entre el radio del otolito y la talla del pez (regresión ajustada), relacionando así la talla calculada con edades anteriores (Francis, 1990). Las edades asignadas de esta forma se denominarán edades pretéritas y las longitudes estimadas se denominarán longitudes retrocalculadas (a edades pretéritas).

El cálculo se realizó mediante la ecuación:

$$L_i = a * R_i^b$$

Donde L_i es la longitud del pez cuando el radio del otolito era R_i

a y b son los parámetros de la regresión de la longitud del radio de otolitos a partir del análisis de proporcionalidad (Chong *et al.*, 2007).

Debe considerarse además que las edades observadas siempre se considerarán edades intermedias entre un cumpleaños y otro, ya que no es posible saber a través de las marcas de crecimiento en qué momento los organismos fueron capturados. En contraste las edades pretéritas representan la edad exacta en cada cumpleaños asumiendo que el límite entre un anillo hialino y otro opaco, marcan el cambio de un ciclo anual (Diaz-Uribe, *et al.*, 2001). De esta forma las edades observadas (intermedias) se reconocerán por el número que representa la edad junto con un signo de “+” que significa la parte intermedia (1+, 2+, 3+, ... etc.), mientras que las edades pretéritas (exactas) se reconocerán simplemente por el número que representa su edad (1, 2, 3, ... etc.).

5.4.6. Crecimiento individual

Para describir el patrón de crecimiento, los datos de longitud a las edades (por medio de otolitos) tanto observadas como retro-calculadas se ajustaron de acuerdo con Ricker (1979), y usando el modelo de crecimiento de von Bertalanffy mediante la ecuación:

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]$$

Donde L_t es la talla media a una edad t (cm)

L_∞ corresponde a la longitud media asintótica (cm)

k es la constante media de crecimiento (velocidad con que se alcanza L_∞ ; año⁻¹)

t_0 es la edad que tendría el pez a la longitud 0, biológicamente, desde la fusión de materiales genéticos hasta la eclosión (parámetro de ajuste).

Se implementó el procedimiento de Ford-Walford a través del cual se analiza la relación de t vs. $t+1$ mediante regresión lineal para calcular L_∞ y el procedimiento de Beverton con el cual se linealiza la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy para calcular k y t_0 (Ricker 1975, Sparre y Venema, 1998).

Adicionalmente se realizó el ajuste de la curva por el método de máxima verosimilitud asumiendo que las tallas se distribuyen normalmente a cada edad, por lo que el valor de verosimilitud se estimó con la función (Brodziak, 2012):

$$L(L_t | L_\infty, K, t_0) = \prod \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(L_t - \hat{L}_t)^2}{2\sigma^2}}$$

Donde $L(L_t | L_\infty, K, t_0)$ es la verosimilitud del ajuste a las tallas observadas (L) a cada edad (t) dados los parámetros del modelo de crecimiento de von Bertalanffy (L_∞, K, t_0); $\sigma^2 = \Sigma[(L_t - \hat{L}_t)^2 / n]$; n es el número de datos observados y el producto (Π) se calcula para todos las edades (t) en los cuales hay datos disponibles. Los parámetros se ajustaron por iteración, iniciando con valores semilla obtenidos del primer ajuste (Ford-Walford y Beverton) y utilizando la rutina de *Solver* de Excel mediante el método GRG (Generalized Reduced Gradient Nonlinear), hasta alcanzar la máxima verosimilitud. Una vez ajustados los parámetros, se estimaron sus intervalos de confianza con base en los perfiles de verosimilitud asumiendo que $L(\theta)_{max} / L(\theta) \sim \chi^2$, y seleccionando aquellos valores de L_∞ , K y t_0 que cumplen la condición $2 \times [L(\theta)_{max} - L(\theta)] \leq \chi^2_{2,1-\alpha}$, considerando que cuando $\alpha = 0.05$ y los parámetros son covariantes $\chi^2_{2,1-\alpha} = 5.99$ (Venzon y Moolgavkar, 1988).

5.5. Análisis de censos

Para el análisis del estado de la población de *H. clarionensis* en el archipiélago, se hicieron 223 censos visuales en los meses de enero a junio del 2010 al 2016 en las tres islas antes mencionadas. Los conteos se hicieron sobre transectos de banda de 20 m de largo por 5 de ancho usando equipo de buceo autónomo, y se calculó la densidad poblacional como individuos/m². Para todos los cálculos de abundancias y densidades los datos se dividieron por isla, y en tres intervalos de profundidad (5-15, 15-25 y 25-35 m).

Una vez calculada la densidad por transecto se aplicaron pruebas a priori de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y de homoscedasticidad de Levene con el programa *Statistica*[®] (8.0) y se analizó la distribución que presentaron los datos mediante el análisis de frecuencias de densidades (Scott, 1992; Salgado-Ugarte, 2002).

Las diferencias en la densidad poblacional se determinaron mediante análisis de varianza de dos vías con los datos transformados a Log_n debido a que los datos presentaron dicha distribución; usando como factores los sitios y las profundidades. Cuando se determinó que hubo diferencias significativas en dicho análisis se aplicó la prueba a posteriori de Tukey con la finalidad de establecer dónde se ubicaron estas (Zar, 2010).

Además de lo anterior, durante los censos visuales se hicieron estimaciones de tallas para cada pez observado y se registraron por intervalos (0-5, 5-10, 10-15, 15-20 y 20-30 cm). Con estos datos, se calcularon las frecuencias de talla para cada año, sitio de muestreo y profundidad (factores). , y estos datos se analizaron con ANOVA usando datos transformados a Log_n; , y la prueba *a posteriori* de Tukey (Zar, 2010).

6. RESULTADOS

6.1. Análisis de Tallas

6.1.1. Estructura de longitud total de organismos capturados en campo

Mediante los muestreos en campo se obtuvo un total de 23 individuos; 11 corresponden a San Benedicto, 8 a Roca Partida y 4 Isla Socorro. Sus datos individuales aparecen en la Tabla I.

Tabla I. Datos obtenidos de capturas en el presente estudio, mostrando sitio y fecha de captura por organismo. H (hembra) M (macho) * Indeterminado

Sitio de captura	Longitud total (cm)	Peso (g)	Sexo	Fecha de captura
San Benedicto	13.1	66.29	M	08-jun-15
Roca Partida	13.2	63.80	?	04-may-15
Roca Partida	14.6	89.73	H	04-may-15
Roca Partida	14.7	80.66	H	29-may-15
Roca Partida	15.1	87.16	H	29-may-15
Roca Partida	15.7	111.50	H	29-may-15
Roca Partida	16.5	124.21	M	29-may-15
Roca Partida	16.6	120.63	H	04-may-15
Roca Partida	16.9	141.82	M	04-may-15
San Benedicto	19.3	210.08	H	08-jun-15
Socorro	20.2	198.36	H	08-jun-15
San Benedicto	20.4	203.38	H	29-may-15
Socorro	21.2	253.86	H	08-jun-15
San Benedicto	21.3	240.71	H	08-jun-15
San Benedicto	21.5	233.35	H	08-jun-15
Socorro	21.7	215.29	H	18-jun-15
San Benedicto	22.3	264.27	M	08-jun-15
San Benedicto	22.5	192.91	H	08-jun-15
San Benedicto	23.5	325.64	M	08-jun-15

San Benedicto	24.3	329.18	H	08-jun-15
San Benedicto	25.5	387.54	M	08-jun-15
San Benedicto	26.0	403.00	M	29-may-15
Socorro	26.6	454.80	?	08-jun-15

Como se observa en la tabla, el pez recolectado de mayor longitud total tuvo 26.6 cm. Este pez, encontrado en Isla Socorro, (figura 3) fue también el de mayor peso con 454.80 g, mientras que el de menor tamaño presentó 13.1 cm y corresponde a la localidad de San Benedicto. Su peso fue de 66.29 g, pero no obstante ello, el menor valor registrado fue de 63.80 g para un organismo colectado en Roca Partida (Tabla I).



Figura 3. Ejemplar de *H. clarionensis* de mayor talla capturado en el Archipiélago Revillagigedo durante este estudio (longitud total 26.6 cm).

El promedio de longitud para todas las muestras obtenidas fue de 19.7 ± 4.2 cm. Separando por isla, la longitud fue en promedio mas alta en Isla Socorro con un valor de 22.4 ± 2.9 cm. (figura 4), y el análisis de varianza indicó diferencias significativas en las longitudes promedio entre los sitios. La prueba *a posteriori* de Tukey indicó que las tallas de Roca Partida fueron significativamente menores que en resto de los sitios ($F_{2,20} = 13.97$; $P < 0.0005$).

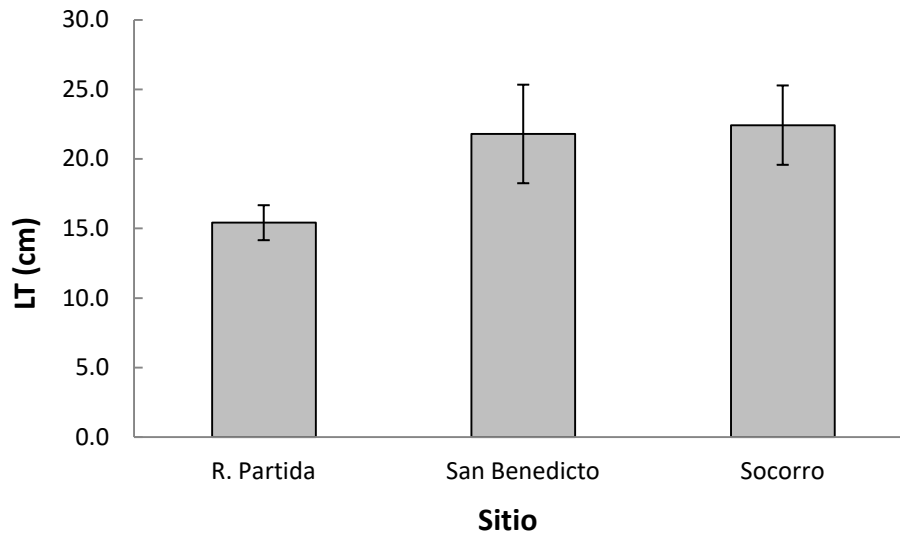


Figura 4. Promedio y desviación típica de la longitud total (LT) de los organismos colectados de *H. clarionensis* por sitio de muestreo en el Archipiélago de Revillagigedo durante el presente estudio.

En la gráfica de frecuencias relativas para intervalos de longitud (figura 5) se observa que las tallas más frecuentes fueron las de 16 a 18 cm con un valor de 0.24 del total mientras que la menos común fue la de 26 a 28 cm con 0.03. Además, e la frecuencia relativa acumulada de peces mayores a los 20 cm asciende al 0.44.

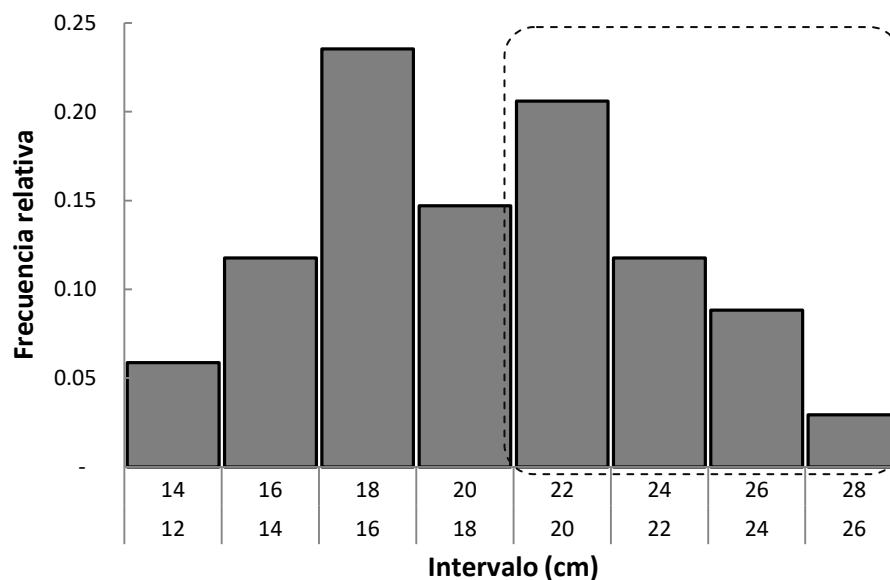


Figura 5. Histograma de longitud total, con base en 34 organismos capturados de *H. clarionensis*. Se muestra la marca de clase y el recuadro indica la frecuencia de peces mayores a 20 cm (LT max.).

6.1.2. Estructura de longitud total generada mediante censos visuales

El análisis de tallas para los censos visuales (figura 6) mostró que el intervalo más frecuente fue el de 15-20 cm con 0.44 de frecuencia relativa (592 registros) mientras que las menos frecuentes fueron las de 0-5 y 5-10 cm con un valor de 0.03 (43 registros) en ambos casos. También se observa que al igual que en el caso de las capturas, los individuos registrados mayores a los 20 cm tuvieron alta frecuencia relativa, es éste caso con un valor de 0.34.

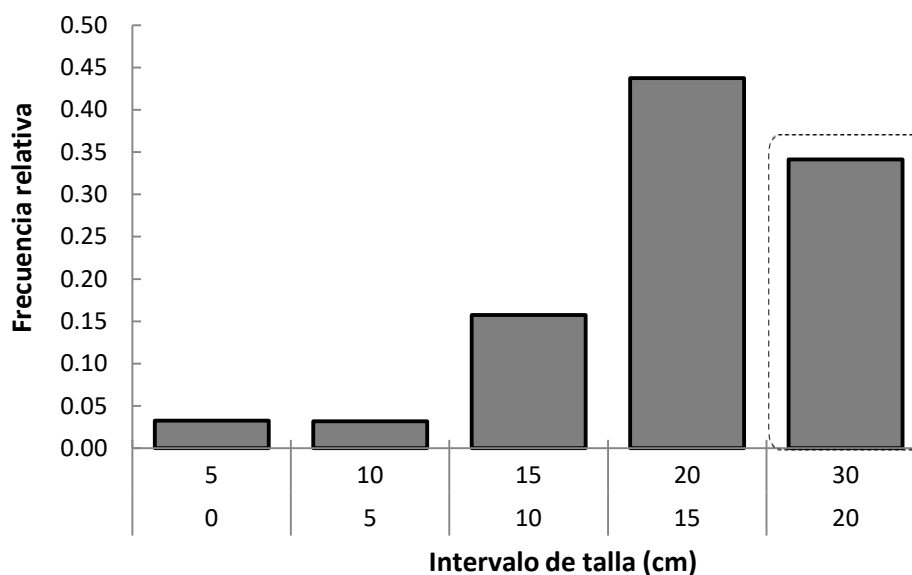


Figura 6. Estructura de tallas con base en censos visuales de *H. clarionensis* durante el presente estudio. El recuadro indica la frecuencia con que aparecieron organismos mayores a 20 cm (LT máxima) N= 592.

La composición de intervalos de longitud fue muy variable entre los años de censo (figura 7), pero cabe destacar que en la mayoría de los años (2010, 2012, 2015 y 2016) el segmento dominante estuvo conformado por peces de entre los 15 y 20 cm (LT). En contraste, los años 2013 y 2014 tuvieron una composición mayormente definida por peces de 20 a 30 cm que acumularon el 61% y 81% de los individuos observados, respectivamente.

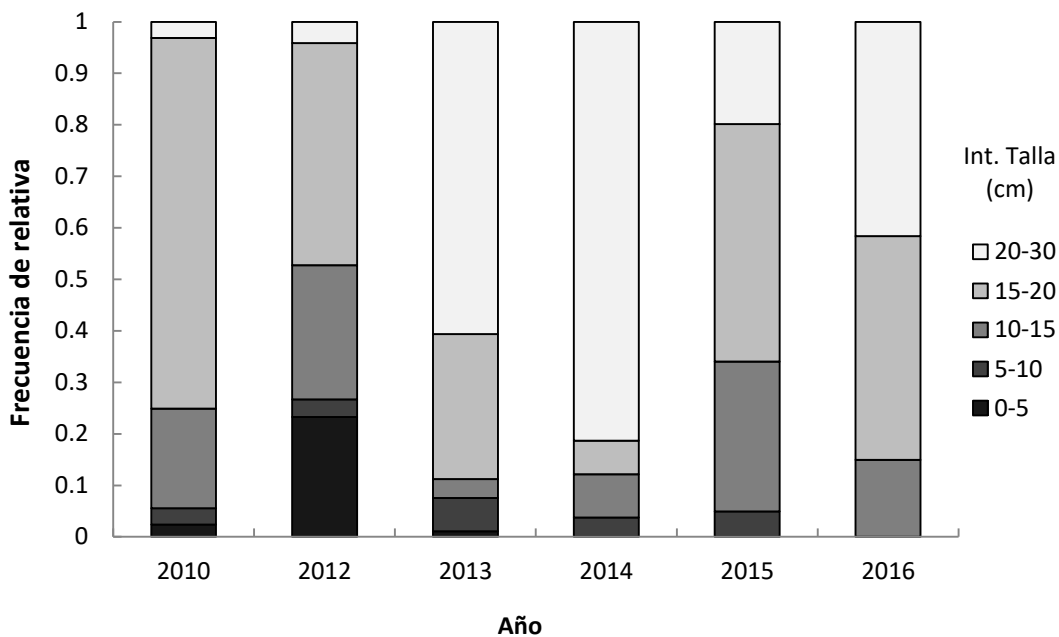


Figura 7. Frecuencia relativa de tallas registradas para cada año de muestreo en los censos visuales de *H. clarionensis* durante el presente estudio.

Comparando los sitios de muestreo (figura 8) hubo poca variación en la estructura; en las tres islas la población estuvo conformada mayormente por tallas de 15 a 20 cm (frecuencia relativa de 0.47, 0.39 0.53 respectivamente en Roca Partida, San Benedicto y Socorro) seguidos por las tallas de 20 a 30 cm (0.32, 0.35 y 0.32 por isla) y finalmente por tallas de 5-10 cm (0.19, 0.16 y 0.13 respectivamente). Por su parte, las tallas de 0-5 cm estuvieron representadas mayormente en San Benedicto, pero con bajas frecuencias (0.04 en ambos casos).

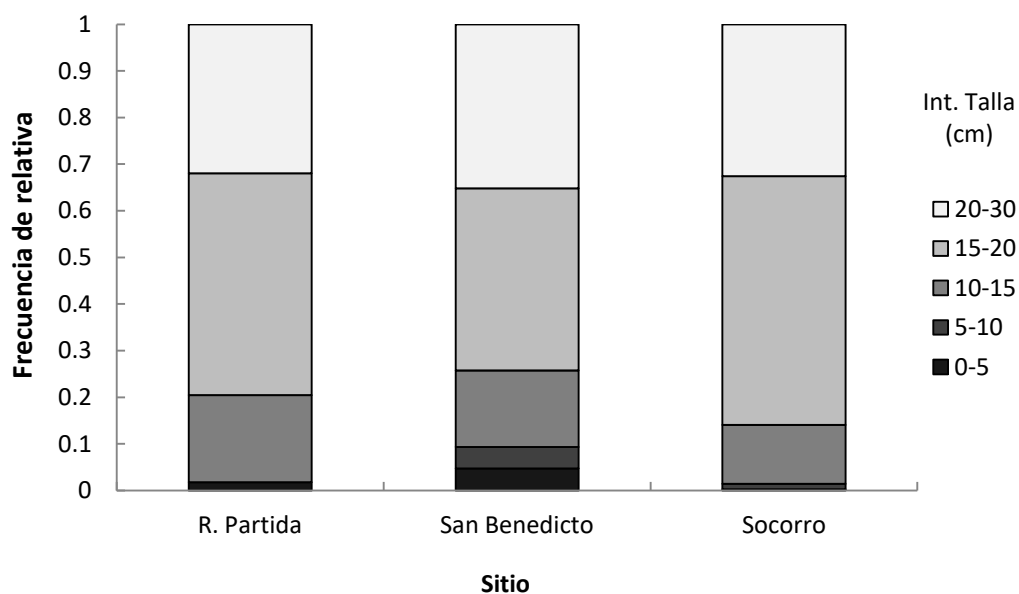


Figura 8. Estructura de talla registradas para cada sitio mediante censos visuales de *H. clarionensis* durante el presente estudio.

En lo que respecta a la profundidad (figura 9) se observó que a los 10 m la composición está mayormente representada individuos entre los intervalos de 15-20 y 20-30 cm (0.43 y 0.40 de frecuencia relativa respectivamente). A los 20 m de profundidad predominaron los peces con tallas de 15 a 20 cm (52% del total) mientras que a los 30 m los peces mayores a 20 cm fueron los mejor representados con un valor de 0.53. Las tallas de 0 a 5 cm estuvieron representadas casi exclusivamente a los 20 m de profundidad.

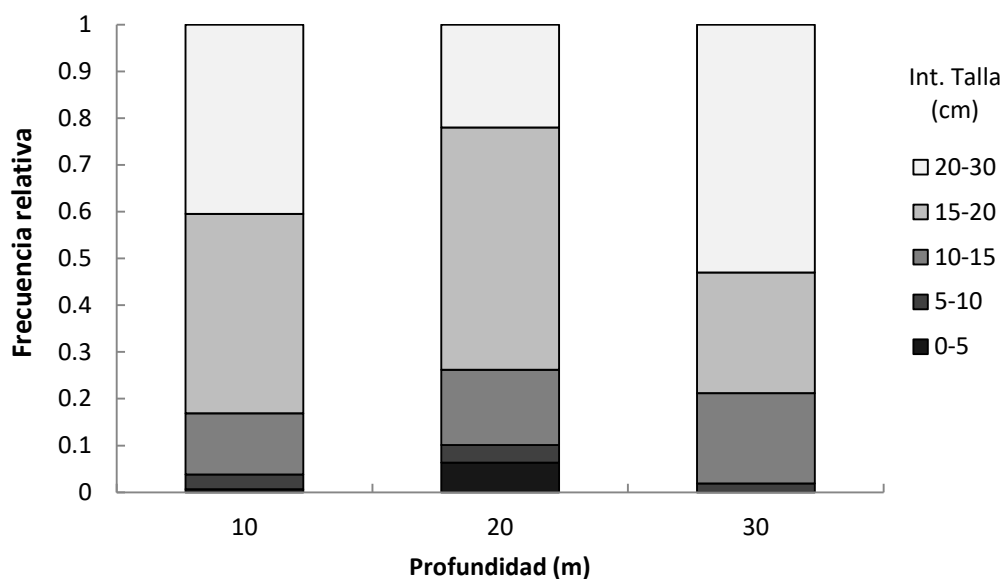


Figura 9. Estructura de tallas registradas a cada profundidad mediante censos visuales de *H. clarionensis* durante el presente estudio.

6.1.3. Estructura de peso

El promedio de peso para todos los organismos del estudio fue de 208 ± 118 g. En lo que respecta a los sitios, el mayor promedio se observó en Isla Socorro con un valor de 281 ± 118 g. mientras que el menor peso promedio fue de 102 ± 26.2 g. y corresponde a Roca Partida (figura 10). El análisis de varianza evidenció diferencia significativa en el peso entre los sitios ($F_{2,20} = 9.86$; $P < 0.0005$) y el análisis *a posteriori* determinó que el peso en Roca Partida fue significativamente menor al resto de los sitios.

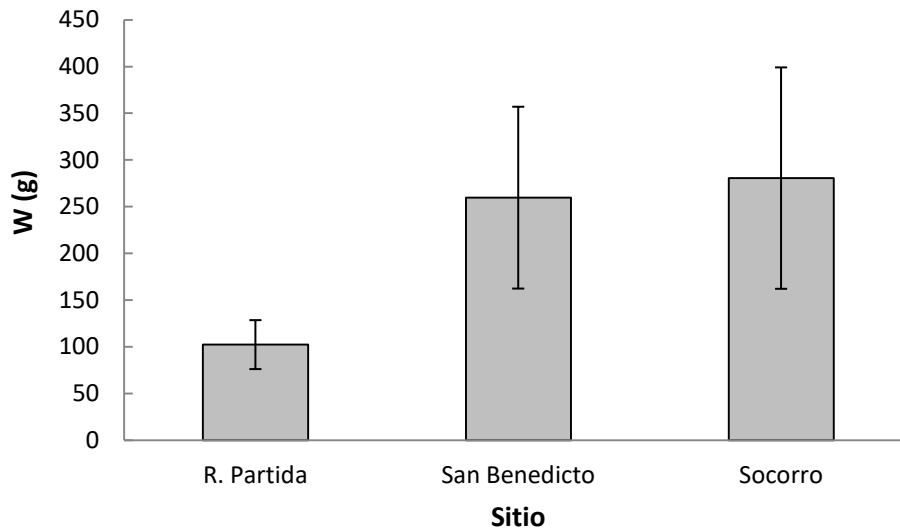


Figura 10. Promedio y desviación típica del peso (W) de los organismos colectados de *H. clarionensis* por sitio de muestreo en el Archipiélago de Revillagigedo durante el presente estudio.

6.2. Relación Peso-Longitud

La regresión lineal entre W-LT considerando ambos sexos generó un buen ajuste entre variables, con un alto coeficiente de determinación ($r^2 = 0.972$) y demostró la relación significativa entre las variables ($F_{1,21} = 728.30$; $p < 0.0005$). La pendiente fue de 2.634 ± 0.098 (figura 11), y la prueba “t” de Student indicó que el valor del exponente b no fue significativamente diferente de 3 ($t_{(21)} = 1.717$, $p > 0.05$), por lo que el crecimiento de la especie se considera de tipo isométrico.

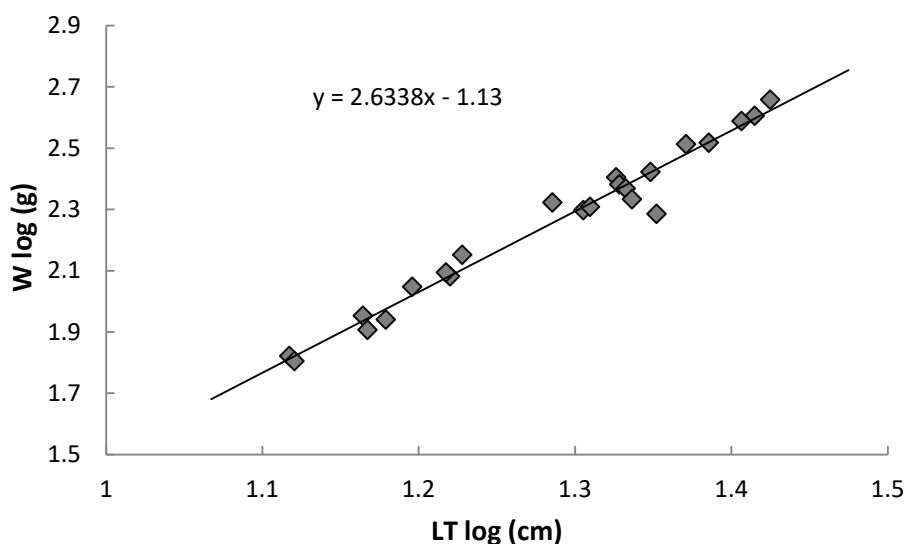


Figura 11. Regresión logarítmica entre Longitud-Peso para los organismos colectados de *H. clarionensis* en el Archipiélago de Revillagigedo durante el presente estudio. Datos combinados de ambos sexos.

El análisis de regresión lineal para W-LT considerando solo los individuos machos arroja una $r^2= 0.997$ y relación significativa entre variables ($F_{1,5}= 1744.2$; $p<,0005$). La pendiente fue de 2.610 ± 0.063 (figura 12).

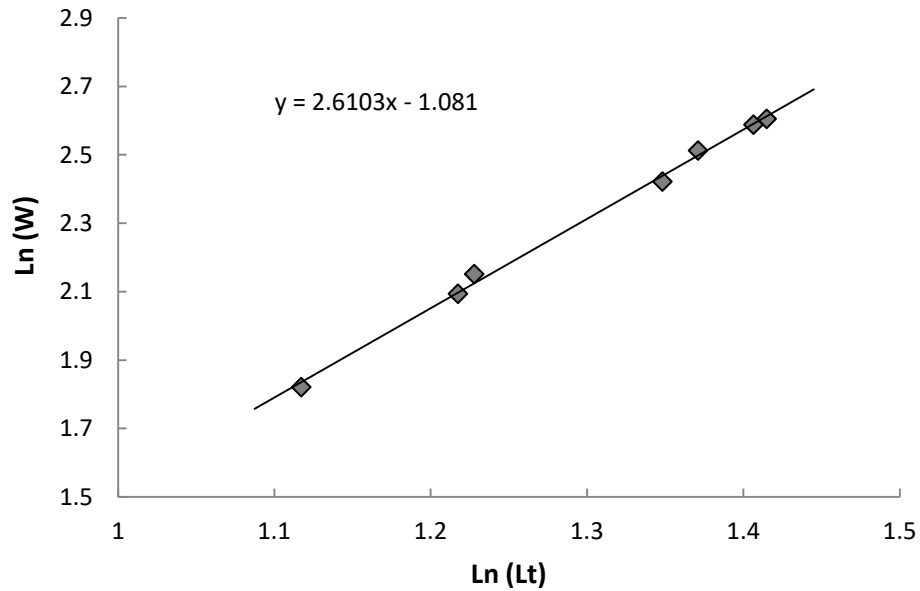


Figura 12. Regresión logarítmica Longitud-Peso para los individuos machos de *H. clarionensis* en el Archipiélago de Revillagigedo durante el presente estudio.

Por su parte el análisis de regresión entre W-Lt considerando solo las hembras produjo un ajuste muy bueno ($r^2= 0.936$) y significativo entre variables ($F_{1,12}=176.98$; $p< 0.0005$). La pendiente fue de 2.457 ± 0.207 (figura 13).

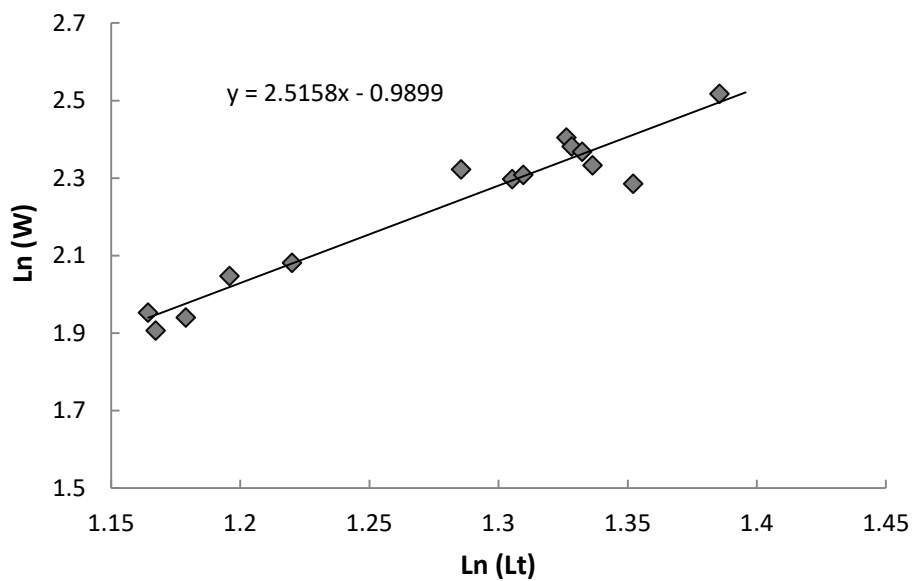


Figura 13. Regresión logarítmica Longitud-Peso para los individuos hembras de *H. clarionensis* en el Archipiélago de Revillagigedo durante el presente estudio.

Al comparar los valores de las pendientes de las relaciones W-LT entre machos y hembras mediante la prueba de *t* de Student, se determinó que no existe diferencia significativa entre sexos ($t_{(19)} = 0.37$, $p = 0.71$) (figura 14).

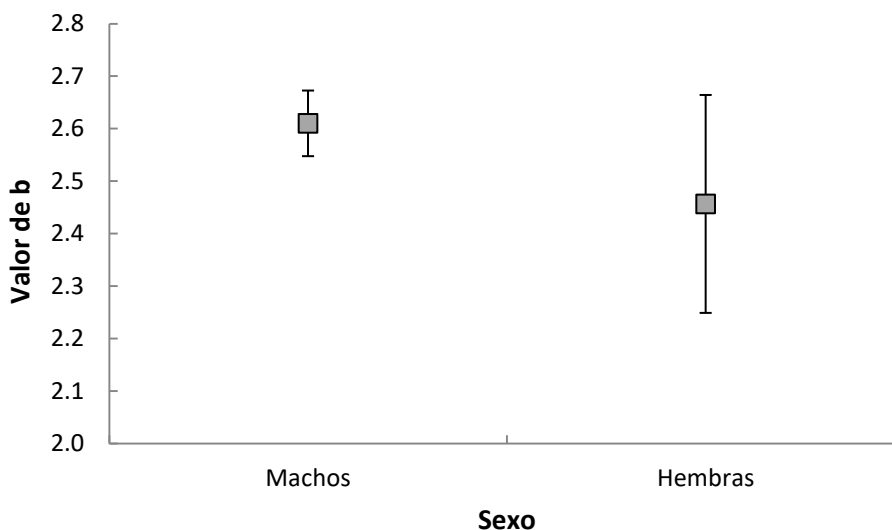


Figura 14. Comparación entre intervalos de confianza de las pendientes correspondientes a machos y hembras de *H. clarionensis* durante el presente estudio, mostrando barras de error estándar para cada caso.

6.3. Análisis gonádico

Entre los peces colectados se encontraron 14 individuos hembras y 7 machos, mientras que a dos individuos no se les pudo determinar el sexo (Tabla I). La proporción general de sexos (identificados) fue de dos hembras por cada macho. Particularmente en Roca Partida se colectaron cinco hembras, dos machos y un indeterminado; en San Benedicto seis hembras y cinco machos; y en Isla Socorro solo se encontraron tres individuos hembras y un indeterminado.

El mayor peso de una gónada fue de 5.99 g correspondiente a un organismo hembra capturado en San Benedicto en el mes de junio, y en contraste, el menor (0.05 g) corresponde a un pez capturado en Roca Partida. El promedio de peso gonádico para todos los ejemplares del estudio fue de 2.0 ± 1.7 g. El sitio donde se obtuvieron peces con mayor peso gonádico promedio fue San Benedicto con un valor de 2.36 ± 2.20 g mientras que el menor apareció en Roca Partida (figura 16). El análisis de varianza no indicó diferencias significativas entre sitios ($F_{2,20} = 2.25$; $P > 0.05$).

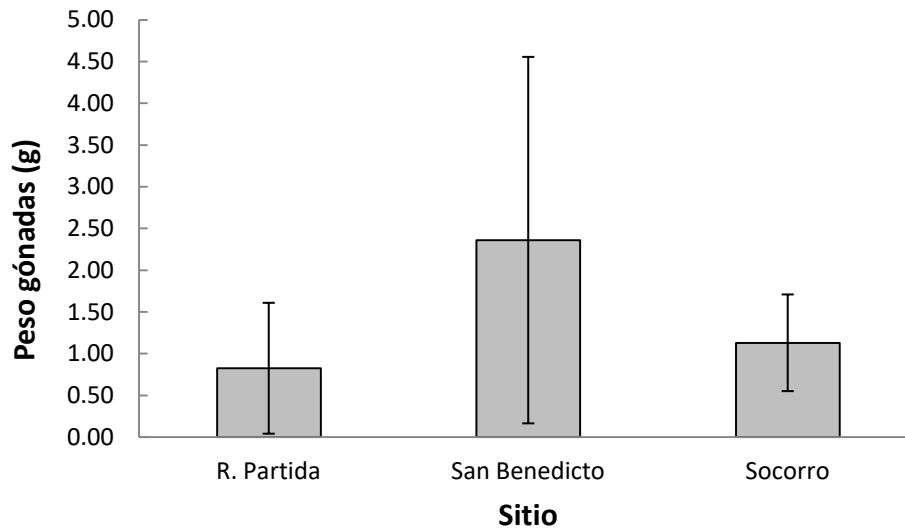


Figura 16. Peso gonádico de los organismos colectados de *H. clarionensis* por sitio de muestreo en el Archipiélago de Revillagigedo durante el presente estudio. Promedio y su desviación estándar.

6.4. Edad y crecimiento

6.4.1. Análisis de otolitos

La lectura de otolitos indica que el organismo con mayor edad fue de 18 años (con base en el mismo número de anillos observados) y el de menor edad tenía 8 años. La edad promedio de los peces analizados fue de 13.7 ± 2.6 años, y la edad más frecuente (moda) fue de 16 años (figura 17).

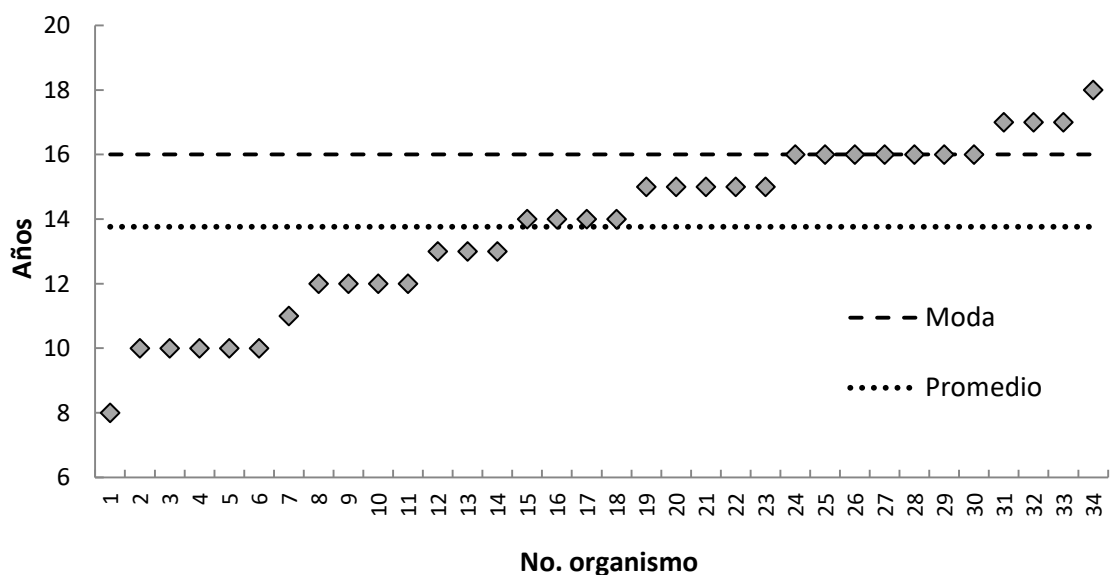


Figura 17. Edad observada para cada uno de los peces colectados del estudio, se muestra el promedio y la edad más comúnmente observada.

La edad promedio en Isla Socorro fue de 15.5 ± 1.7 años (el más alto) mientras que en Roca Partida se encontraron los organismos más jóvenes en promedio con 10.9 ± 1.7 años (figura 18). El análisis de varianza indicó que la edad entre sitios fue significativamente distinta y el análisis *a posteriori* separó a Roca Partida que tuvo los animales más jóvenes ($F_{2,20} = 7.99$; $P < 0.005$).

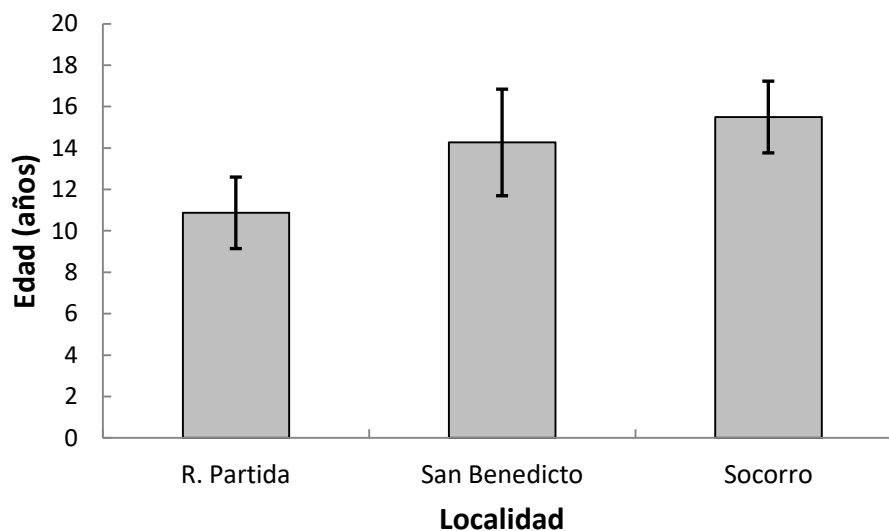


Figura 18. Edad promedio con base en el análisis de otolitos de *H. clarionensis* por localidad en el Archipiélago de Revillagigedo y desviación estándar.

6.4.2. Proporcionalidad de otolitos

El análisis de regresión entre el radio del otolito con respecto a la LT (figura 19) arrojó que el modelo que mejor explica dicha relación fue el lineal ($r^2 = 0.64$) con una relación significativa entre variables ($F_{1,32} = 55.79$; $p < 0.0005$) y una pendiente de 7.23 ± 0.96 . Con el modelo potencial se obtuvo un ajuste bajo ($r^2 = 0.22$) y no significativo entre variables ($F_{1,12} = 3.31$; $p > 0.05$), y una pendiente de $1.08 (\pm 1.44)$.

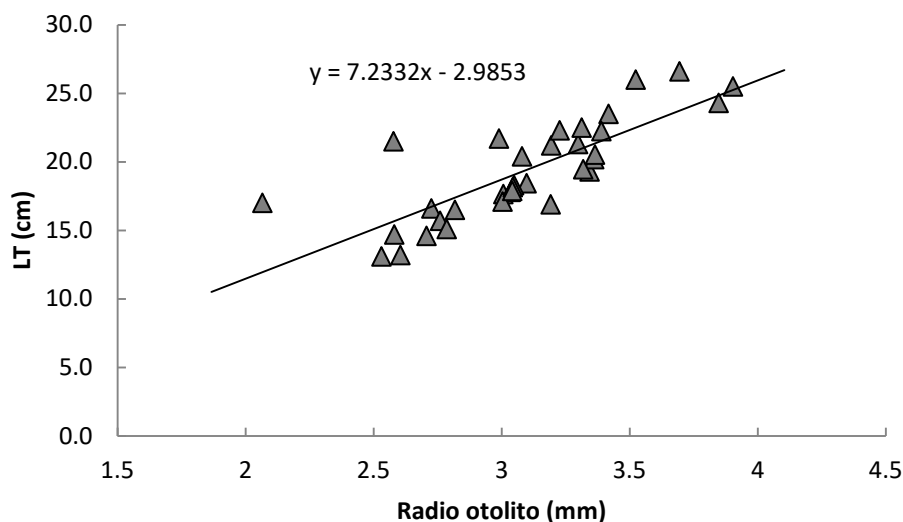


Figura 19. Análisis de regresión entre longitud y radio del otolito para *H. clarionensis* en el Archipiélago de Revillagigedo durante el presente estudio.

En contraste, la regresión entre el radio del otolito y el peso (figura 20) mostró que el modelo potencial tuvo ligeramente un mejor ajuste que el modelo lineal ($r^2 = 0.739$ y 0.736 respectivamente) sin embargo en ambos casos la relación entre variables fue significativa ($F_{1,21} = 29.06$ y $F_{1,21} = 21.17$ con un $p < 0.05$ para ambos casos).

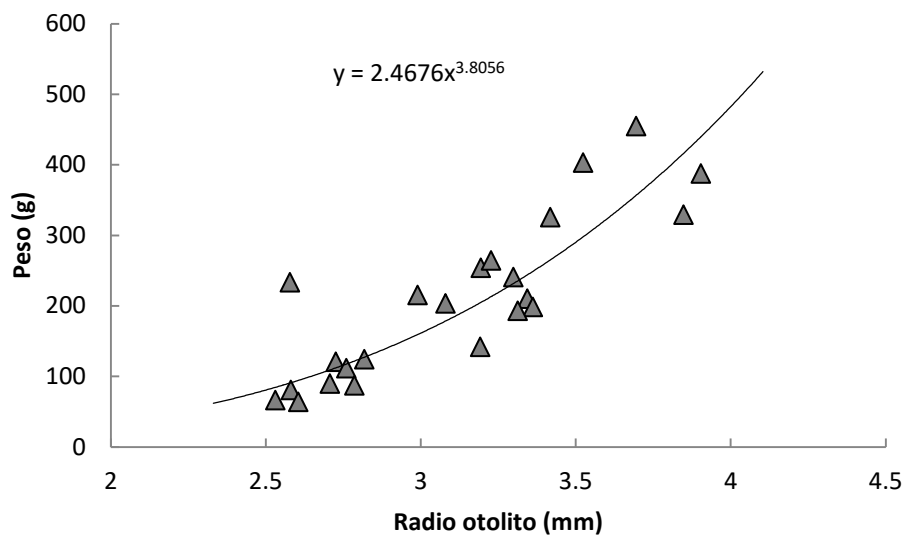


Figura 20. Análisis de regresión potencial entre peso y radio del otolito para *H. clarionensis* en el Archipiélago de Revillagigedo.

6.4.3. Crecimiento individual

El cálculo de crecimiento individual mediante el modelo Ford-Walford con base en la edad observada (figura 21) indicó la intersección de 27.57 (longitud

asintótica) y una pendiente calculada de 2.04, que corresponde a un valor de k de 0.92 año^{-1}

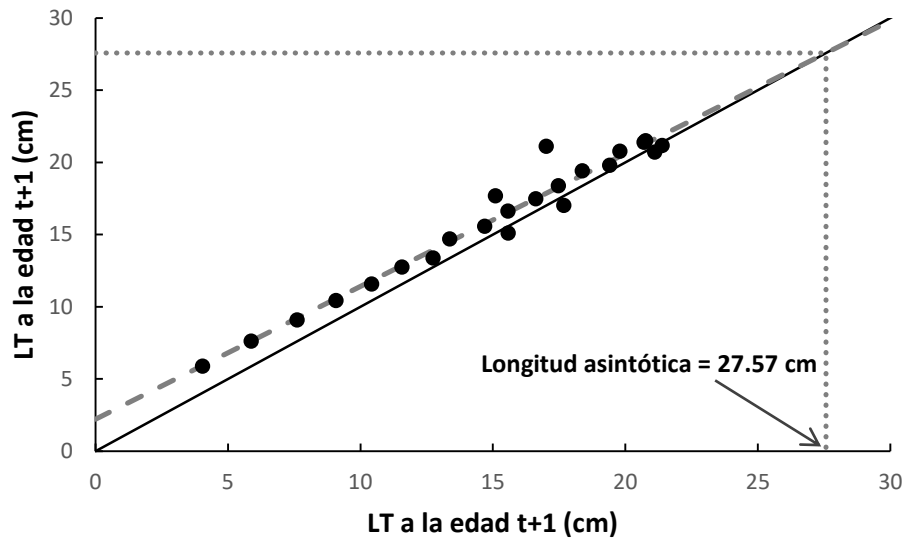


Figura 21. Gráfica del ajuste de parámetros de crecimiento mediante el modelo de Ford-Walford. La talla asintótica $L_t = L_{t+1}$ está indicada con la línea punteada. La ecuación de la línea de regresión es $y = 2.39x + 2.04$ ($r^2 = 0.96$).

El cálculo de crecimiento individual mediante el modelo Beverton-Holt (figura 22) arrojó un valor de k de 0.08 año^{-1} y una t_0 de -0.45 usando como base el valor de L_∞ calculada por el método de Ford-Walford.

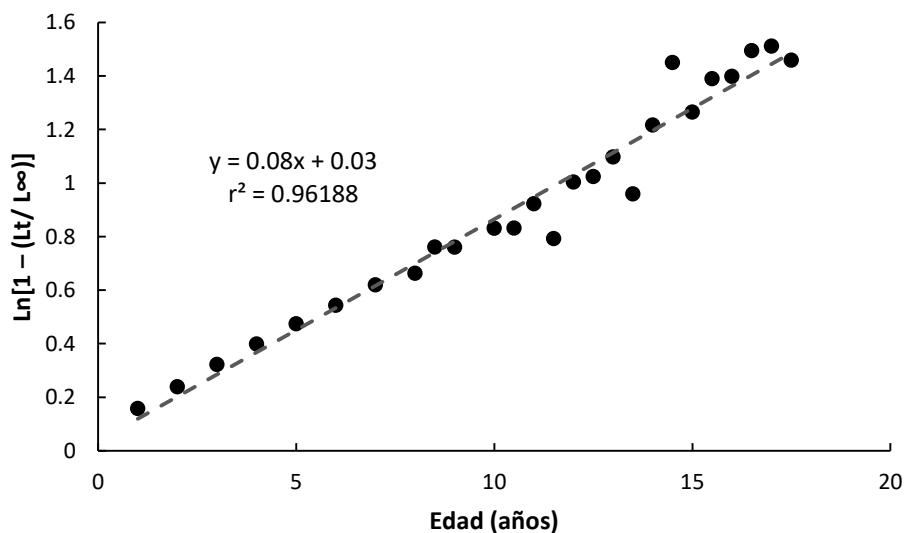


Figura 22. Gráfica del ajuste de parámetros de crecimiento mediante el modelo de Beverton-Holt. La ecuación de la línea de regresión es $y = 0.08x + 0.03$ ($r^2 = 0.96$).

El cálculo de los parámetros de crecimiento individual de von Bertalanffy mediante máxima verosimilitud fue el menor obtenido (25.87) aunque el más cercano a la talla máxima del presente estudio (Tabla I). El estimador de k Para el mismo modelo fue el menor y el que más difirió del resto de los ajustes (0.09). Finalmente, puede verse que los distintos modelos arrojaron diferentes valores para L_{∞} , k y t_0 (Tabla II), con mayores diferencias en el valor esperado para t_0 se obtuvieron valores que van de -0.45 en el modelo Beverton-Holt a 2.39 para Ford-Walford.

Tabla II. Valores de los parámetros de crecimiento obtenidos mediante los modelos de Máxima verosimilitud, Ford-Walford y Beverton-Holt para el presente estudio.

Parámetro	Beverton-Holt	Máxima verosimilitud	Ford-Walford
L_{∞}	27.57	25.87	27.57
k	0.08	0.09	0.92
t_0	-0.45	0.00	-2.40

Para construir la gráfica de crecimiento individual de von Bertalanffy para *H. clarionensis* (figura 23) se usaron los datos del modelo Beverton-Holt, quedando la ecuación de la siguiente forma:

$$L_{(t)} = 27.57 * [1 - \exp^{-0.09 * (t-0.45)}]$$

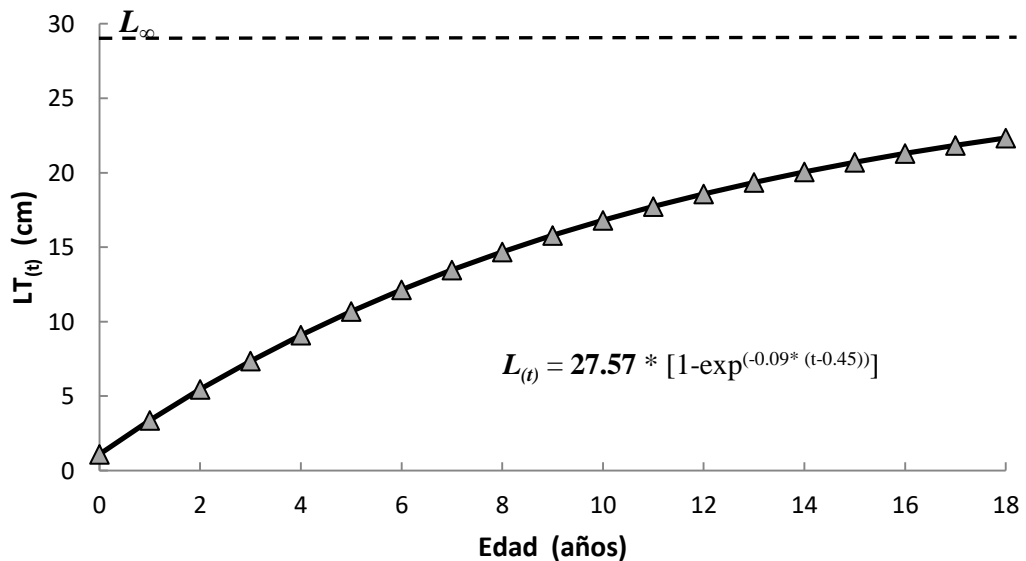


Figura 23. Histograma de edades observadas y curva de crecimiento individual de von Bertalanffy para *H. clarionensis*.

6.5. Análisis de densidad poblacional

Mediante los censos visuales realizados durante el presente estudio se obtuvo un total de 1,354 registros de *H. clarionensis* y un promedio general para todos los transectos de 6.1 ± 6.4 ind/transecto. A partir de ahí se estimó que la densidad promedio de la población de *H. clarionensis* del Archipiélago de Revillagigedo fue de 0.05 ± 0.05 ind/m².

Las densidades observadas en el campo mostraron una distribución de frecuencias sesgadas hacia la izquierda, es decir, hacia densidades bajas, por lo cual, el análisis de abundancia relativa se realizó asumiendo una distribución lognormal (figura 24).

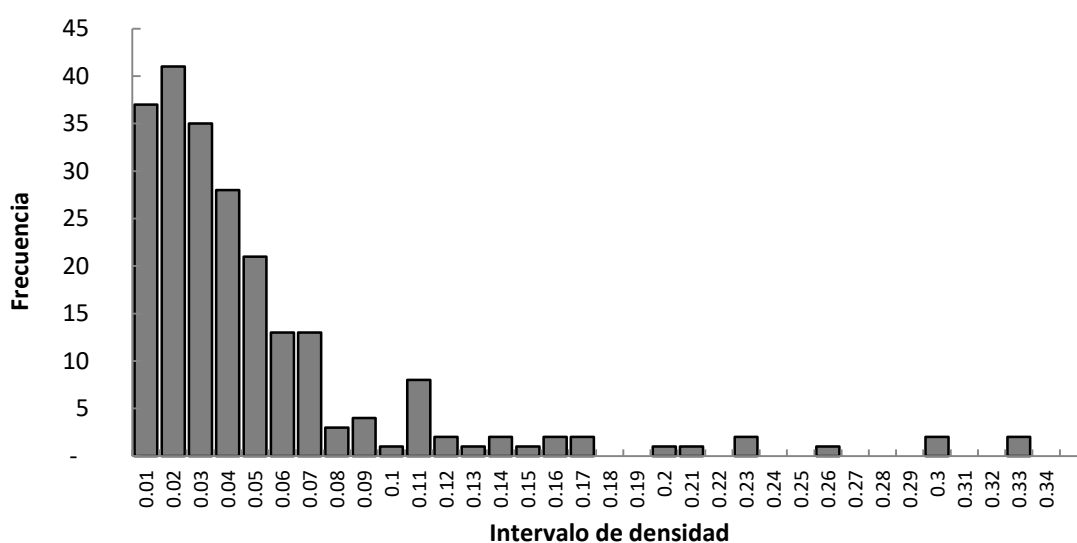


Figura 24. Distribución de frecuencias de densidades para *H. clarionensis* calculadas mediante censos visuales durante el presente estudio.

El año con mayor densidad poblacional fue el 2013 con un valor promedio de 0.14 ± 0.11 ind/m², mientras que en 2016 apenas el promedio fue de 0.03 ± 0.0005 ind/m². El análisis de varianza con los datos transformados a Log_n indicó diferencia significativa en las densidades entre los años de muestreo ($F_{5,217} = 11.14$; $P < 0.0005$), y el análisis *a posteriori* determinó que dicha diferencia se debe a que el 2013 tuvo mayor densidad de peces que el resto de los años (figura 25).

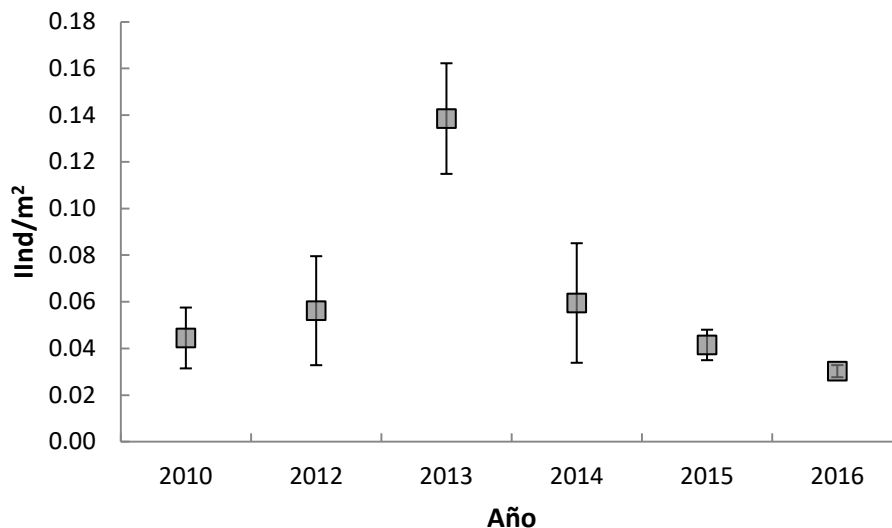


Figura 25. Densidad poblacional promedio de *H. clarionensis* por año durante el presente estudio y barras de error estándar para cada caso.

Al comparar la densidad entre islas se encontró el mayor valor en San Benedicto con un promedio de 0.06 ± 0.06 ind/m² mientras que la menor densidad poblacional se presentó en Socorro con 0.04 ± 0.04 ind/m². El análisis de varianza con los datos de densidad transformados a Log_n señaló diferencia significativa entre sitios ($F_{2,220} = 3.30$; $P < 0.05$), y el análisis *a posteriori* determinó que San Benedicto tuvo mayor densidad de peces que las otras dos islas (figura 26).

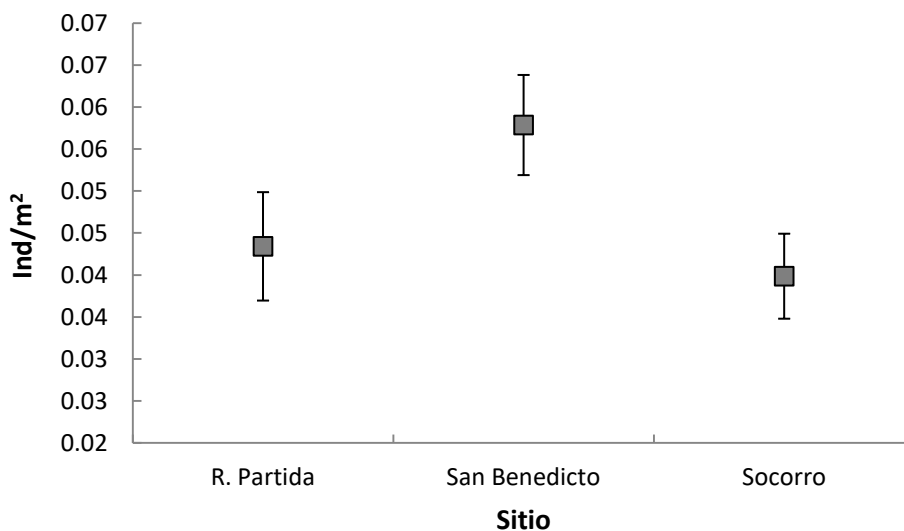


Figura 26. Densidad poblacional promedio de *H. clarionensis* en cada sitio de muestreo durante el presente estudio y barras de error estándar para cada isla.

La profundidad a la que se registró la mayor densidad poblacional del Ángel Clarión fue la de 10 m con un promedio de 0.06 ± 0.08 ind/m² mientras que el intervalo de profundidad donde se registró la menor densidad fue 30 m con un promedio de 0.04 ± 0.04 ind/m². El análisis de varianza con los datos transformados a Log_n no marcó diferencias significativas entre las densidades por profundidad ($F_{2,220} = 0.18$; $P > 0.05$) (figura 27).

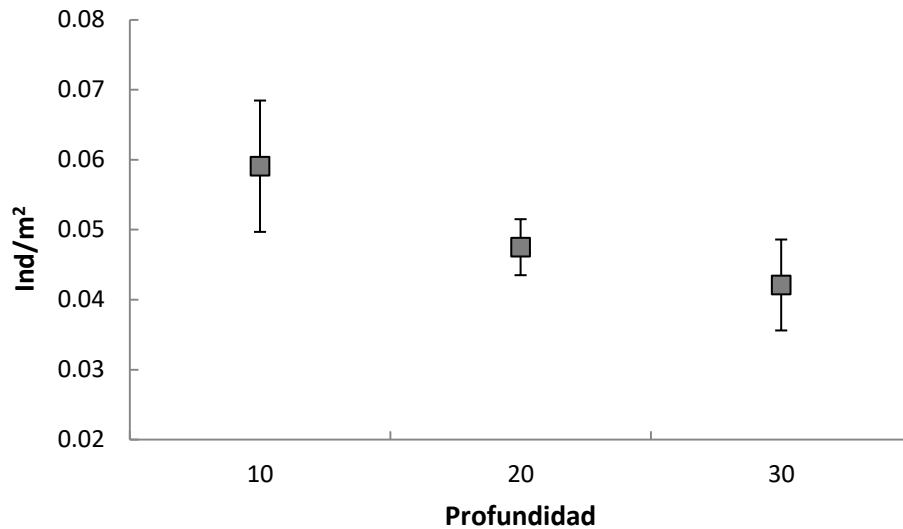


Figura 27. Densidad poblacional promedio de *H. clarionensis* por profundidad y barras de error estándar para cada caso.

Finalmente el análisis de varianza de dos vías con los datos de densidad transformados a Log_n indicó que no hubo efecto por la interacción sitio-profundidad ($F_{4,214} = 1.02$; $P = 0.39$).

7. DISCUSIÓN

A pesar de que pez el Ángel Clarion es un componente faunístico del Archipiélago de Revillagigedo (Álvarez-Filip *et al.*, 2006; Chávez-Comparán *et al.*, 2010; CITES, 2016); uno de los sitios con mayor importancia ecológica en México con un estatus de protección (Pyle *et al.*, 2010; SEMARNAT, 2012), son sensiblemente escasos los estudios que han documentado aspectos ecológicos o poblacionales de la especie, solo unos cuantos mencionan algunos datos sobre su comportamiento o hábitos alimenticios (Sala *et al.*, 1999; De la Torre, 2014; Froese y Pauly, 2017), menos aún son aquellos que han abordado de manera somera aspectos reproductivos o la dinámica poblacional de la especie (Weiss, 1986; Almenara-Roldán y Ketchum, 1994).

Resulta preocupante que esta especie sujeta tanto a capturas legales como ilegales y de la cual se menciona que tiene potencial de explotación (Almenara-Roldán & Ketchum, 1994; Piña-Espallargas, 2004), no cuenta con estudios que definan sus parámetros biológicos, aspectos fundamentales para toda especie o población sujeta a pesca al ser necesarios para la conocer la manera en que se desarrollan y crecen dichas especies.

El presente estudio es el primero en abordar a profundidad los aspectos biológicos poblacionales de *H. clarionensis* antes mencionados en el Archipiélago de Revillagigedo, su principal área de distribución, por lo que además de generar un mayor conocimiento biológico sobre la especie, establece elementos básicos para una futura implementación de planes de manejo y/o explotación razonable de este recurso pesquero.

7.1. Análisis de Tallas y Pesos

7.1.1. Estructura de Tallas

Las tallas de los ejemplares capturados estuvieron entre los 13.1 y los 26.6 cm de longitud total (LT), cabe destacar que el pez más grande colectado durante el presente estudio representa el tamaño máximo registrado para la especie, superando el límite anterior reportado en la literatura (Pyle *et al.*, 2010; Robertson y Allen, 2015; Froese y Pauly, 2017) por más de 6 cm (figura 3). Los autores antes citados indican que *H. clarionensis* alcanza un máximo de 20 cm de longitud total, sin embargo, mediante las capturas de ejemplares de la especie en las islas de Revillagigedo del presente estudio se pudo observar que las tallas se encuentran distribuidas en un intervalo mayor al esperado

debido a que 13 de los 23 ejemplares colectados superan los 20 cm de LT (tabla I), lo que representa el 56 % del total (figura 5).

Con respecto a lo anterior, al revisar las bases de datos de Internet de colecciones ictiológicas en México y los Estados Unidos (Colección Ictiológica del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional; Colección Nacional de Peces, Universidad Nacional Autónoma de México; Colección de Vertebrados, Institución de Oceanografía de Scripps; Colección de Ictiología, Academia de Ciencias de California; Colección de Ictiología, Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles; División de Peces, Institución Smithsonian) donde existen registros de especímenes capturados de 1880 a 2000 se observó que la mayoría tuvo menos de 20 cm de LT, hecho que explica por qué la literatura toma esta como la talla máxima (Pyle *et al.*, 2010; Robertson y Allen, 2015; Froese y Pauly, 2017).

En relación con los datos obtenidos en el campo mediante censos visuales, se encontró que a pesar de que la mayoría de los 6 años de observación estuvieron conformados por peces de entre 15 y 20 cm (figura 7), de 1,353 individuos registrados en el estudio, 462 (34,1%) ocuparon el intervalo de 20 a 30 cm de longitud, presentando nuevamente tamaños que superan límite establecido en la literatura para el Ángel Clarión (figura 6).

En términos de tallas para los censos visuales entre los sitios (figura 8) destaca el hecho de que Isla Socorro tuvo una frecuencia de peces mayores a los 15 cm (LT) del 85 %, por lo que al parecer se trata de un sitio que ofrece suficientes recursos en términos de refugio y alimento (Robertson y Allen, 2015) para los organismos más grandes de la especie al contar con la mayor extensión de arrecife de los sitios de muestreo (CONANP, 2004), aspectos que además propician que este sitio sea el que presenta la mayor población de *H. clarionensis* del Archipiélago.

En lo respectivo a la composición de tallas entre profundidades llama la atención que a los 20 m de profundidad se encontró la mayor frecuencia de peces de 0 a 5 cm (LT), mientras que dicha talla estuvo prácticamente ausente a los 10 y a los 30 m de profundidad (figura 9) por lo que presumiblemente a esa profundidad podría ocurrir la reproducción de *H. clarionensis*, dicho desplazamiento batimétrico con fines reproductivos ha sido documentado para numerosas especies tanto arrecifales como pelágicas (ej., *Galaxias maculatus*: Barriga *et al.*, 2002; *Mycteroperca microlepis*: Coleman *et al.*, 1996; *Epinephelus striatus*: Domeier y Colin, 1997) debido a que la supervivencia de las larvas es favorecida por la disminución en el número de depredadores, la reducción de visibilidad

(Helfman *et al.*, 2009) y por la presencia de alimento adecuado para las larvas (Neilson y Perry, 1990).

7.1.2. Estructura de Pesos (W)

El peso promedio calculado en los distintos sitios de muestreo indicaron una diferencia significativa entre Roca partida y el resto de los sitios, siendo éste el de menor promedio del estudio (figura 10), esta diferencia coincide con en el hecho de que el promedio de edad para Roca Partida también fue el menor del estudio en comparación con el resto de los sitios (figura 18) evidenciando la relación intrínseca que existe entre ambas variables, relación que a pesar de no ser directa, se puede observar claramente en las primeras etapas del desarrollo y hasta el momento en que se alcanza la edad adulta (Helfman *et al.*, 2009).

7.2. Relación Peso-Longitud

La Relación peso-longitud brinda información sobre la condición y patrones de crecimiento de los peces (Bagenal y Tesch, 1978), cuando los peces presentan un crecimiento isométrico la longitud aumenta en la misma proporción con el peso corporal, este crecimiento se determina mediante el coeficiente de regresión, para un crecimiento isométrico el valor del coeficiente es 3 y los valores distintos (mayores o menores) a 3 indican un crecimiento alométrico (Gayando y Pauly, 1997). En el caso de los organismos analizados de *H. clarionensis* en el presente estudio, dicho coeficiente indica que la especie tiene un crecimiento isométrico (estadísticamente igual a 3) tanto para hembras ($b= 2.457$) como para machos ($b= 2.610$) y para sexos combinados ($b= 2.634$) (figuras 12, 13 y 15) en este sentido se sabe los cambios en el metabolismo individual o madurez sexual a través del ciclo de vida, pueden causar variaciones en el crecimiento de los peces (Lara-Domínguez *et. al.*, 1981) sin embargo en este estudio se determinó que no existe diferencia significativa en los coeficientes de regresión entre sexos (figura 14), lo cual puede atribuido a que no existe un aparente dimorfismo sexual en la especie (Robertson y Allen, 2015).

Cabe mencionar que el “peso” de los resultados de una investigación está determinado en gran medida por tamaño de muestra y la variabilidad de los datos, por lo que en general son deseables los tamaños de muestra grandes debido a que la varianza de los mismos disminuye conforme el tamaño aumenta (Hernández, 2012). No obstante el tamaño de muestra pequeño en el presente estudio, los datos mostraron una buena

representatividad en términos de la relación W-L gracias a que tuvieron un ajuste alto de r^2 y una relación estadísticamente significativa entre dichas variables, por lo que el resultado de dicho análisis se puede considerar como confiable (Henriquez-Roldán, 2012).

7.3. Análisis gonádico

La proporción de sexos (dos hembras por cada macho) de los 21 ejemplares de *H. clarionensis* a los que se les identificó el sexo durante el presente estudio coincide con lo referido por Allen *et al.* (1998) acerca del comportamiento reproductivo de los peces ángel, ya que estos autores mencionan que la mayoría son formadores de harems, comúnmente conformados por un macho por cada 2 a 5 hembras, siendo capaces de revertir el sexo de hembras a machos (protoginia), esta conducta de emparejamiento en forma de harems se ha documentado también para varias especies de pomacántidos incluyendo la especie hermana *H. passer* (Moyer *et al.*, 1983; Gopakumar, 2006).

La comparación del peso gonádico entre los sitios de muestreo (figura 10) indica que los organismos menos maduros se encontraron en Roca Partida al tener el menor peso gonádico promedio (0.83 ± 0.78 g), al contrastar dicho resultado con los de longitud y peso para el mismo sitio es posible observar el mismo patrón, ya que en los tres casos los promedios para Roca Partida son los más bajos del estudio (figuras 4 y 10), por lo que se podría deducir que dicho sitio probablemente sirve como zona de refugio para juveniles por ser un sitio favorable para los individuos de tallas pequeñas de *H. clarionensis* ya que al ser una estructura columnar y con escasa acumulación de materia orgánica (CONANP, 2004), el relieve submarino de Roca Partida podría ofrecer poco refugio útil para organismos de tallas mayores de la especie.

Comparativamente Isla Socorro tuvo un peso gonádico promedio de menos de la mitad de San Benedicto (1.13 ± 0.6 y 2.36 ± 2.2 g respectivamente) y a pesar de ser el menor en este sentido (figura 16), fue la localidad donde se encontraron los peces de mayor talla y peso promedio del estudio como ya se mencionó anteriormente, además durante los censos visuales para el mismo sitio solamente se observó un 1 % de peces de 5- 10 cm mientras que prácticamente no se observaron organismos de 0-5 cm (figura 8). Lo anterior podría ser indicio de que Isla Socorro sirve como un sitio de alimentación para organismos adultos (pero no reproductores) debido quizá, a que esta isla presenta una importante porción del tipo de hábitat al que *H. clarionensis* se encuentra asociado (Allen *et al.*, 1998; Humann y De Loach, 2004; Robertson y Allen, 2015) contando con la mayor extensión arrecifes rocosos de los sitios de muestreo (menor a Isla Clarión), y con la mayor

diversidad de invertebrados, específicamente de crustáceos y moluscos (CONANP, 2004; Aguirre-Muñoz *et al.*, 2015), elementos que Froese y Pauly (2017) mencionan como parte de su dieta.

Finalmente, acerca de San Benedicto se podría inferir que se trata de un sitio idóneo para la reproducción de *H. clarionensis* ya que además de ser el sitio donde se encontró el ejemplar con el mayor peso de gónadas, cuenta con el mayor peso gonádico promedio y con la mayor variación en el peso de las gónadas entre los sitios (figura 16), además de presentar un promedio alto de tallas y pesos (poco menos que en Isla Socorro), patrón reproductivo descrito anteriormente por Arellano-Martinez *et al.* (2007) para *P. zonipecthus* (Pomacanthidae) al documentar el ciclo reproductivo de la especie, encontrando el mayor índice gonadosomático y la mayor variación del mismo durante la época reproductiva de la misma. Aunado a lo anterior, los resultados de los análisis de censos visuales (figura 8) indicaron que la mayor frecuencia de peces de entre 0 y 5 cm (LT) fue observada en San Benedicto. Entre los factores que podrían propiciar que San Benedicto sea un sitio adecuado para la reproducción del Ángel Clarión están la presencia de acantilados y grietas que prevalecen en la isla y además, aunque en menor medida que en Isla Socorro, la existencia de arrecifes rocosos (CONANP, 2004) los cuales sirven como sitio desove, y de asentamiento y desarrollo larvario (Winemiller *et al.*, 2008; Helfman *et al.*, 2009; De Mitcheson y Colin, 2011).

7.4. Edad y crecimiento

7.4.1. Análisis de otolitos

El conocimiento acerca de la estructura de edad, crecimiento y tasas de desarrollo de las poblaciones de peces son fundamentales para estimar y evaluar los procesos ecológicos y demográficos de dichas poblaciones (Chambers y Miller, 1995). Los otolitos de los peces teleósteos tienen muchas aplicaciones prácticas en la ciencia pesquera debido a que además de proporcionar información sobre la edad, su microquímica puede ayudar a identificar stocks (Edmonds *et al.*, 1989) gracias a que presentan formas particulares es posible identificar especies (Baremore y Bethea, 2010). Al crecer continuamente durante la vida de un pez, los otolitos están influidos por la edad y tasa de crecimiento (Pawson, 1990), influencia que se logra evidenciar a través de los patrones periódicos de bandas y anillos de crecimiento facilitando las inferencias acerca de la naturaleza del crecimiento en peces (Chambers y Miller, 1995).

Para el análisis de otolitos en el presente estudio se consideraron los 23 ejemplares de *H. clarionensis* capturados por parte del Laboratorio de Sistemas Arrecifales de la Universidad Autónoma de Baja California Sur y 11 ejemplares pertenecientes a la Colección Ictiológica de la Universidad Michoacana de San Nicolás De Hidalgo sumando un total de 34 organismos analizados.

De los anteriores ejemplares se obtuvo un intervalo de 10 años de edad (entre los 8 y 18 años) mediante la lectura de anillos de crecimiento. Por su parte, no existen estudios previos acerca de la edad máxima de *H. clarionensis* por lo que la encontrada en este estudio es la primera reportada para la especie, no obstante es poco menor a la edad de *H. passer* (20 años) descrita por Fernández-Rivera Melo *et al.* (2016), además coincide con la edad de *P. imperator* (Pomacanthidae) referida por Chung y Woo (1999) quienes reportan individuos de 16 años con base en el análisis de anillos de crecimiento en escamas, mencionando que puede alcanzar longevidades aún mayores con base en observaciones de tallas. Por otro lado las edades más representadas en el presente estudio fueron las de 10, 15 (con 5 peces para cada caso) y 16 años con 7 organismos (edad más observada), (figura 17).

Al observar las edades promedio para cada sitio destaca el hecho de que Roca Partida tuvo un promedio de edades significativamente más bajo que el resto de los sitios de muestreo (figura 18), un patrón que se observó también en el resto de los análisis al contar con la menor talla promedio, el menor peso promedio y el menor peso gonádico promedio del estudio, dicho patrón podría confirmar que Roca Partida podría ser un sitio mayormente apto para organismos de talla pequeña como se mencionó anteriormente.

7.4.2. Proporcionalidad de otolitos

La relación entre el radio del otolito y la longitud (LT) de los peces analizados respondió a un modelo lineal (figura 19), lo cual podría ser indicativo de que ambos aspectos tienen un incremento proporcional, por otro lado, el ajuste fue pobre al tener un r^2 bajo, sin embargo el análisis estadístico indicó que dicha relación fue significativa ($F_{1,32}=55.79$; $p<,0005$) por lo que dicho ajuste no puede considerarse estrictamente pobre debido a que el tamaño de muestra es bajo (Anderson, 2005), en conclusión, para el caso del Ángel Clarión es posible hacer inferencias sobre la edad, basándose en la talla de los organismos, tomando en cuenta ciertas restricciones como la edad máxima observada en el presente estudio, tal como se ha puesto en práctica para otras especies (ej. Fernández-Rivera Melo *et al.*, 2016).

Para el caso de la relación entre el radio del otolito y el peso de los organismos el modelo que mejor explicó dicha relación fue el potencial (figura 20), sin embargo el ajuste difirió muy poco del modelo lineal ($r^2 = 0.739$ y 0.736 respectivamente) además en ambos casos la relación fue estadísticamente significativa, por lo que no se puede establecer claramente la relación existente entre dichos aspectos. Lo antes mencionado podría atribuirse a los datos obtenidos no reflejan consistentemente la manera en que las variables se relacionan, por lo que convendría hacer análisis más robustos en este sentido aumentando el tamaño de muestra (Anderson, 2005).

7.4.3. Crecimiento individual

El ajuste de los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy (L_∞ , k y t_0) mediante los modelos de Beverton-Holt, Máxima verosimilitud y Ford-Walford arrojó diferentes valores (tabla II), sin embargo, por su significancia biológica (Salgado-Ugarte *et al.*, 2005) solo algunos de ellos fueron considerados al establecer la curva de crecimiento para *H. clarionensis*.

En el mismo sentido, el valor de $L_\infty = 27.57$ cm obtenido mediante el modelo de Ford-Walford (figura 21) fue el que mejor podría representar la talla máxima promedio alcanzable por la especie, debido a que es apenas mayor a la talla máxima observada en los organismos capturados (26.6 cm) y por encontrarse en el rango de los organismos de mayor talla observados mediante censos visuales (Salgado-Ugarte *et al.*, 2005) durante el presente estudio (20-30 cm), además aplicando la ecuación de Pauly (1984) para estimar la longitud asintótica $L_\infty = L_{\max}/0.95$ ($26.6/0.95$) se obtiene un valor de $LT = 28$ cm, el cuál es un valor muy cercano al calculado por Ford-Walford.

Por su parte el valor de k , ajustado mediante el modelo de Máxima verosimilitud (0.09 año^{-1}) es consistente con el hecho de que la máxima edad en el presente estudio (18 años) contrastada con la talla máxima encontrada (26.6 cm) indican que el Ángel Clarión es un pez longevo y de crecimiento lento, lo que coincide con lo encontrado por Chung y Woo (1999) para *P. imperator* ($k = 0.067 \text{ año}^{-1}$) al que describe también como una “especie de crecimiento lento”. Lo anterior lo corrobora la clasificación de Branstetter (1990) quien describe a las especies con base en el valor de k en “especies de crecimiento lento” a aquellas con valores de 0.05 a 0.1 año^{-1} , “especies de crecimiento moderado” a las que presentan valores entre 0.1 y 0.2 año^{-1} y como “especies de crecimiento rápido” a aquellas con valores de 0.2 a 0.5 año^{-1} , además el mismo autor describe a dichas especies de crecimiento lento como especies con menor capacidad de respuesta ante explotación,

con base en lo anterior se evidencia la vulnerabilidad de *H. clarionensis* ante su explotación por pesca.

En lo que respecta a t_0 se consideró que el modelo de Beverton-Holt tuvo el valor que mejor explica la naturaleza de dicho parámetro ($t_0 = -0.45$ años), este parámetro indica la edad teórica que tiene un pez al nacer, si bien este parámetro no tiene una explicación lógica en términos matemáticos, sí lo tiene en términos biológicos debido a que el crecimiento inicia a partir de la fecundación, no en el momento de la eclosión a una $LT = 0$ como lo indicaría el ajuste mediante Máxima verosimilitud ($t_0 = 0.00$ años), finalmente el ajuste del mismo parámetro mediante el modelo de Ford-Walford ($t_0 = -2.40$ años) excede la edad inicial a la que comúnmente ocurre la eclosión larvaria para pomacantidos (Gopakumar, 2006; Callan, 2007).

Por las razones antes mencionadas, el modelo de crecimiento de von Bertalanffy establecido mediante la presente investigación debería describir correctamente el crecimiento de *H. clarionensis* (figura 23). De acuerdo con la literatura, la mayoría de las especies de peces ángel requieren de 1 a 2 años para alcanzar la madurez sexual, sin embargo lo establecido mediante la curva de crecimiento para la especie, podría indicar que el Ángel Clarión tiene un crecimiento relativamente más rápido durante los primeros 5 años de vida ($LT = 10$ cm) lo que representaría el final de la etapa juvenil, aspecto que es de relevancia para la actividad extractiva de la especie, ya que comúnmente las pesquerías de ornato tienen mayor incidencia sobre los organismos de tallas pequeñas (etapas juveniles) evitando que los peces alcancen la edad reproductiva.

En contraste, la tasa de crecimiento calculada en este estudio es relativamente más lenta a partir de la edad antes mencionada, lo que probablemente puede explicarse por haber iniciado el proceso de maduración sexual por lo que los individuos mayores a 5 años de edad podrían representar la proporción de la población más importante al ser responsables del inicio y mantenimiento de la actividad reproductiva (Chung y Woo, 1999). No obstante, se requiere de mayor investigación en términos de biología reproductiva, con la finalidad de identificar tanto la edad senescente (final de la etapa reproductiva) de la especie, como la capacidad de productividad de la misma, además de establecer con precisión la edad media de madurez ($E50$) para la especie.

Los parámetros de crecimiento suelen ser constantes en las poblaciones, sin embargo la presión por pesca es un elemento que sufre cambios a través del tiempo (Pauly, 1983), por lo tanto, de acuerdo con el régimen de pesca que se adopte, una población puede sufrir cambios de mayor o menor impacto sobre su número, biomasa, estructura de edad o tallas,

velocidad de crecimiento e inclusive en su capacidad de reproducción (Csirke, 1989). Por lo antes mencionado, conocer los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy no solo tiene aplicaciones teóricas sino también prácticas en términos de explotación pesquera, como se mencionó anteriormente, el parámetro k es de suma importancia para categorizar a las especies como vulnerables o susceptibles a la pesca (Branstetter, 1990) y además el valor de éste parámetro, junto con el de L_{∞} son útiles para la estimación de tasas de mortalidad natural (M) y total (Z) de una población o stock y por lo tanto, para tener las bases en la determinación de tasas de explotación (E), por lo tanto es información medular para establecer esquemas de manejo y regulación pesquera.

7.5. Análisis de densidad poblacional

Acerca de la densidad poblacional de *H. clarionensis* en el Archipiélago de Revillagigedo se pudo observar que la especie tuvo una densidad promedio de 0.05 ± 0.05 ind/m² mientras que San Benedicto fue el sitio con mayor densidad de los sitios (figura 26). Cabe destacar que la densidad observada en Isla Socorro durante los 6 años de muestreo del presente estudio fue la más baja del estudio (0.04 ± 0.04 ind/m²) contrastando con lo reportado por CITES (2016) donde se estimó un valor de 0.079 ind/m² en el 2010 para el mismo sitio, lo que podría indicar que hubo una disminución de prácticamente el 50% en la densidad poblacional de la Isla en los años subsecuentes, la cual se menciona como el sitio donde se concentra la población más grande de la *H. clarionensis* (CITES, 2016).

En lo referente a la ecología de *H. clarionensis* la literatura menciona que se distribuye principalmente a profundidades de entre 10 y 15 m, lo que coincide con lo encontrado en el presente trabajo, ya que mediante el análisis de la densidad poblacional se pudo observar que la especie en el Archipiélago de Revillagigedo se encuentra mayormente distribuida a profundidades de entre 5 y 15 metros (figura 27), aunque el análisis estadístico indicó que no existe diferencia significativa con respecto al resto de las profundidades. Este comportamiento probablemente se explique por ser el rango de profundidad a la que se encuentran presentes tanto los recursos alimenticios mencionados por diferentes autores para la especie (Robertson y Allen, 2015; Froese y Pauly, 2017) como por ser la profundidad a la que llegan las especies pelágicas para ser liberadas de parásitos externos en las llamadas “estaciones de limpieza” (Michael, 1993; Thomson *et al.*, 2000).

Finalmente la alta vulnerabilidad del Ángel Clarión en su estado silvestre y ante los cambios ambientales como eventos de El Niño-Oscilación del Sur (ENSO; Pyle *et al.*, 2010) se puso en evidencia durante la presente investigación, al observar que de los 6 años de muestreo, el 2010 y 2016, años en los que se presentaron las densidades poblacionales más bajas (0.04 y 0.03 ind/m² respectivamente) se registraron eventos ENSO (NOAA, 2017), observándose además que durante el 2013, en cuyo año prevalecieron condiciones climatológicas normales (sin eventos ENSO), hubo una densidad significativamente más alta en la población del Archipiélago de Revillagigedo (figura 25; 0.14 ± 0.11 ind/m²).

8. CONCLUSIONES

En el presente estudio se logró observar que las tallas actuales de *H. clarionensis* en el Archipiélago de Revillagigedo son mayores a las reportadas anteriormente por la literatura científica, al respecto destaca que más del 50% de los peces capturados superaron el límite de 20 cm (LT) reportado en la literatura científica, entre los cuales se encuentra el ejemplar con el tamaño máximo registrado para la especie (26.6 cm). Además se encontró que el 34,1% de los individuos registrados mediante los censos visuales, ocuparon el intervalo de 20 a 30 cm de longitud total.

En cuanto a su desarrollo, se determinó que la especie de interés presenta un crecimiento isométrico (estadísticamente = 3) sin diferencia entre sexos, lo que confirma la falta de dimorfismo sexual de estos peces.

Con base en el análisis gonádico se obtuvo una proporción de sexos de 2 hembras por cada macho, lo que está de acuerdo con el característico comportamiento reproductivo en forma de harem del grupo de los pomacantidos.

Por su parte, debido a su alta significancia biológica, los valores obtenidos para los parámetros de crecimiento individual de von Bertalanffy ($L_{\infty} = 27.57$; $k = 0.09$ año⁻¹ y $t_0 = -0.45$ años) mediante la presente investigación deberían describir correctamente el crecimiento de *H. clarionensis* por lo que sirven como una herramienta útil para el manejo extractivo de la especie.

Finalmente se apreció que la densidad poblacional promedio de *H. clarionensis* en los sitios de muestreo fue de 0.05 ± 0.05 ind/m² para todo el estudio, destacando el hecho de que la mayor densidad de organismos se observó en San Benedicto (0.06 ± 0.06 ind/m²) y la menor en Isla Socorro (0.04 ± 0.04 ind/m²) a pesar de que ésta última se conoce como el sitio donde se concentra la población más grande de la especie del Archipiélago.

9. LITERATURA CITADA

- Abitia-Cardenas, L. A., Rodríguez-Romero, J., Galván-Magaña, F., de la Cruz-Aguero, J., & Chávez-Ramos, H. (1994). Lista sistemática de la ictiofauna de Bahía de la Paz, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas*, 20(2), 159-181.
- Aguirre-Muñoz, A., Méndez-Sánchez, F., Ortiz-Alcaraz, A., Del Mazo-Maza, A., Fueyo-MacDonald, L., Rhodes-Espinoza, A., Bellot-Rojas, M., Bermúdez-Almada, B., Navarro-Sánchez, M. J., Gallina-Tessaró, M. P. y García-Martínez, S. A. (Eds.). 2015. Formulario de Nominación del Bien Natural “Archipiélago de Revillagigedo” para su Inscripción en la Lista del Patrimonio Mundial, presentado al Centro de Patrimonio Mundial de la UNESCO. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas y Grupo de Ecología y Conservación de Islas, A.C. Ensenada, Baja California, México. 149 pp. + 5 Anexos.
- Allen, G. R., Steene, R. C., & Allen, M. 1998. *A guide to angelfishes & butterflyfishes*. Odyssey Publishing/Tropical Reef Research, Perth.
- Allen, G. R., y Robertson D. R. 1998. *Peces del Pacífico oriental tropical*. Editorial: Conabio, Agrupación Sierra Madre y Cemex, Mexico.
- Allen, G. R., y Robertson, D. R. 1997. An annotated checklist of the fishes of Clipperton Atoll, tropical eastern Pacific. *Revista de Biología Tropical*, 45(2), 813-843.
- Almenara-Roldan, S. 2000. Demanda internacional de especies marinas ornamentales del Golfo de California, 39-47. En: Aburto-Oropeza, O. & C. Sánchez-Ortíz. Recursos arrecifales del Golfo de California. *Estrategias de manejo para las especies marinas de ornato*. Universidad Autónoma de Baja California Sur y Brich Aquarium at SCRIPPS, México, 138 pp.
- Almenara-Roldán, S., y Ketchum, J. T. 1994. Forgotten islands of the Mexican Pacific. *OFI Journal*, 9, 12-14.
- Alva-Campbell, Y., Floeter, S. R., D. Robertson, R., Bellwood, D. R., Bernardi, G. 2010. Molecular phylogenetics and evolution of *Holacanthus* angelfishes (Pomacanthidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56, 456-461.
- Álvarez-Filip, L., Reyes-Bonilla, H. y Calderón-Aguilera L. E. 2006. Comparison of community structure and functional diversity of fishes at Cabo Pulmo coral reef, western Mexico between 1987 and 2003. En: *Proceedings of 10th International Coral Reef Symposium* (Vol. 2, pp. 16-225).
- Anderson, R., Doherty, M., Berg, N., y Friedrich, J. 2005. Sample size and the detection of correlation-A signal detection account: Comment on Kareev (2000) and Juslin and Olson (2005). *Psychological Review*, 12(1), 268-279.
- Arellano-Martínez, M., Ceballos-Vázquez, B. P., y Galván-Magaña, F. 2007. Ciclo reproductor del pez ángel del Cortez *Pomacanthus zonipectus* (Gill, 1863) (Pomacanthidae) en el Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 17(3), 241-248.
- Arismendi, I., Penaluna, B. y Soto, D. 2011. Body condition indices as a rapid assessment of the abundance of introduced salmonids in oligotrophic lakes of southern Chile. *Lake and Reservoir Management*, 27(1), 61-69.

- Bagenal, T. B. y Tesch, F. W. 1978. Age and growth. In: Bagenal, T. (Ed.). *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, London, United Kingdom, 365 pp.
- Baremore, I. E., y Bethea, D. M. 2010. A guide to otoliths from fishes of the Gulf of Mexico. *NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-599*, 102 pp.
- Barriga, J., Battini, M., Macchi, P., Milano D. y Cussac, V. 2002. Spatial and temporal distribution of landlocked *Galaxias maculatus* and *Galaxias platei* (Pisces: Galaxiidae) in a lake in the South American Andes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 36(2), 345-359.
- Bellwood, D. R., van Herwerden, L. y Centre, N. K. 2004. Evolution and biogeography of marine angelfishes (Pisces: Pomacanthidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 33(1), 140-155.
- Branstetter, S. D. 1990. Early life-history implications of selected carcharhinoid and lamnoid sharks of the Northwest Atlantic. En: H. L. Pratt Jr, Gruber S. H. y Taniuchi T. (eds.). *Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics and the status of the fisheries*. NOAA Technical Report NMFS, 90, 17-28.
- Brodziak, J. 2012. Fitting length-weight relationships with linear regression using the log-transformed allometric model with bias-correction. *Pacific Islands Pacific Islands Fisheries Science Center Administrative Report H-12-03*, Honolulu, Hawaii, 4 pp.
- Caldow, C., y Wellington, G. M. 2003. Patterns of annual increment formation in otoliths of pomacentrids in the tropical western Atlantic: implications for population age-structure examination. *Marine Ecology Progress Series*, 265, 185-195.
- Callan, C. K. 2007. Assessment of the flame angelfish (*Centropyge loriculus*) as a model species in studies on egg and larval quality in marine fishes. *Aquaculture Research* 41, 537-544.
- Campana, S. E. 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series*, 263-297.
- Camps, G. A. 2005. Biología, dinámica poblacional y tasas de mortalidad y explotación pesquera de *Trachinus Draco* en las Islas Baleares (Mediterráneo Occidental). UIB-IEO.
- Ceballos-Vázquez, B. P. 1993. Biología reproductiva del "Conejo" *Caulolafilus affinis*, Gil, 1865 (Pisces: Branchiostegidae), en el canal Cerralvo, B.C.S., México. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. México. 72 pp.
- Chambers, R. C., y Miller, T. J. 1995. Evaluating fish growth by means of otolith increment analysis: special properties of individual-level longitudinal data. *Recent developments in fish otolith research*, 155-175.
- Chávez-Comparán, J. C., Patiño-Barragán, M., Calderón-Riveroll, G., Lezama-Cervantes, C., Lara-Chávez, B., Ibarra-Casillas, M. y Bautista-Laureano, S. 2010. Lista de peces generada por censos visuales submarinos en la Isla Socorro Colima, México. *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras*, 27(1), 72-78.

- Chong, J. V., Aguayo, M., y Payá, I. 2007. Estimación de edad, crecimiento y mortalidad natural de la merluza de cola, *Macruronus magellanicus* Lönnberg, 1907 (Macruronidae, Gadiformes) en el Océano Pacífico Suroriental. *Revista de biología marina y oceanografía*, 42(3), 311-333.
- Chung, K. C., y Woo, N. Y. 1999. Age and growth by scale analysis of *Pomacanthus imperator* (Teleostei: Pomacanthidae) from Dongsha Islands, southern China. *Environmental Biology of fishes*, 55(4), 399-412.
- CITES. 2016. Convención Sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres. CoP17 Prop. 47 (Rev.2), pp. 14.
- CITES. 2018. Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres. Principios fundamentales. Disponible en: <https://cites.org/esp/disc/text.php#II>. Consultado 8 Enero 2018.
- Coleman, F. C., Koenig C. C. y Collins L. A. 1996. Reproductive styles of shallow-water grouper (Pisces: Serranidae) in the eastern Gulf of Mexico and the consequences of fishing spawning aggregations. *Environmental biology of fishes*, 47(2), 129-141.
- CONANP. 2004. Programa de Conservación y Manejo del Archipiélago de Revillagigedo, México.
- CONANP. 2017. Estudio Previo Justificativo para la declaratoria del Parque Nacional Revillagigedo. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. 214 páginas, incluyendo tres anexos.
- Csirke, B. 1989. Introducción a la dinámica de poblaciones de peces (No. 192). FAO Documento Técnico de Pesca, 192, 82.
- Daniel, W. W. 1993. *Bioestadística. Bases para el análisis de las ciencias de la salud*. UTHEA. Noriega Editores. México. 667 pp.
- De la Torre, B. J., 2014. Artes de pesca. Los peces Clarión. Disponible en: http://tintorero-wwwartedespesca.blogspot.mx/2015/03/los-peces-angel_24.html. Consultado 18 Marzo 2015.
- De Mitcheson, Y. S., y Colin, P. L. (Eds.). 2011. *Reef fish spawning aggregations: biology, research and management* (Vol. 35). Springer Science & Business Media, Dordrecht.
- Debelius, H., Tanaka, H., Kuitert, R.H., 2003. *Angelfishes, a Comprehensive Guide to Pomacanthidae*. TMC Publishing, Chorley, United Kingdom.
- Diaz-Uribe, J. G., Elorduy-Garay, J. F., y Gonzalez-Valdovinos, M. T. 2001. Age and growth of the leopard grouper, *Mycteroperca rosacea*, in the southern Gulf of California, México. *Pacific Science*, 55(2), 171-182.
- Domeier, M. L., y Colin, P. L. 1997. Tropical reef fish spawning aggregations: defined and reviewed. *Bulletin of Marine Science*, 60(3), 698-726.
- Edmonds, J. S., Moran, M. J., Caputi, N. y Morita, M. 1989. Trace element analysis of fish sagittae as an aid to stock identifications: pink snapper (*Chrysophrys auratus*) in

- western Australian waters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46, 50-54.
- Eschmeyer, W. N., Fricke R. (eds) 2015. *Catalog of fishes: Genera, species, references*. California Academy of Sciences, San Francisco, USA.
- Fernández-Rivera Melo, F. J., Reyes-Bonilla, H., López-Rocha, J. A. y Salomón-Aguilar, C. A. 2016. Growth and mortality of the king angelfish, *Holacanthus passer* (Actinopterygii: Perciformes: Pomacanthidae), in the central gulf of California, Mexico. *Acta Ichthyologica Et Piscatoria*, 46 (4), 293–301.
- Fourriere, M., Reyes-Bonilla, H., Ayala-Bocos, A., Ketchum, J. A., y Chávez-Comparan, J. C. 2016. Checklist and analysis of completeness of the reef fish fauna of the Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Zootaxa*, 4150(4), 436-466.
- Francis, R. I. C. C. 1990. Back calculation of fish length: a critical review. *Journal of Fish Biology*, 36(6), 883-902.
- Froese, R. 2006. Cube law, condition factor and weight–length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22, 241-253.
- Froese, R. y D. Pauly. (eds) 2017. *FishBase. World Wide Web electronic publication*. Disponible en: www.fishbase.org, version. Consultado 21 noviembre de 2017.
- Gámez, B. D., Morón, G. E. 2013. Relaciones talla-peso de 19 especies de peces de la zona sur oriental de la Ciénaga Grande de Santa Marta Colombia. *Métodos en Ecología y Sistemática*, 8(2), 15.
- García, A., Tume J. y Juárez, V. 2012. Determinación de los parámetros de crecimiento de la Tilapia Nilótica (*Oreochromis niloticus*) en un estanque revestido con geomembrana y abastecido con agua de subsuelo. *Ciencia y desarrollo*, 15(2), 47-55.
- García-Núñez, N. E. 2001. Comparación del manejo de la pesquería de peces e invertebrados arrecifales utilizados con fines de ornato en México y otros países. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 259pp.
- Gayando, F. C. y Pauly D. 1997. *FAO ICLARM stock assessment tools (FISAT): References Manual*. FAO Computerized Information Series (Fisheries), (8), 262.
- Gobierno de México. 2013. Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente. Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología. Diario Oficial de la Federación, México, 484 pp.
- Gopakumar, G. 2006. Culture of Marine Ornamental Fishes with Reference to Production Systems, Feeding and Nutrition. En: *Ornamentals Kerala-2006, Kurup et al (Eds.)*. Department of Fisheries, Govt. of Kerala, Souvenir, pp 61-70.
- Helfman, G., Collette, B. B., Facey, D. E., y Bowen, B. W. 2009. *The diversity of fishes: biology, evolution, and ecology*. John Wiley & Sons, Chichester, United Kingdom.
- Henriquez-Roldán, C. F. 2012. Tamaño de muestra para correlación. En: *Décimo Congreso Latinoamericano de Sociedades de Estadística*.

- Hernández, L. R. 2012. Metodología de la investigación en ciencias de la salud. Ecoe Ediciones.
- Hernández-Velasco, A., Fernández-Rivera-Melo, F. J., Melo-Merino, S. M., y Villaseñor-Derbez, J. C. 2016. Occurrence of *Holacanthus clarionensis* (Pomacanthidae), *Stegastes leucorus*, and *Stegastes acapulcoensis* (Pomacentridae) at Magdalena Bay, BCS, Mexico. *Marine Biodiversity Records*, 9(1), 49.
- Holden, M. J., y Raitt, D. F. S. 1975. Manual de Ciencia Pesquera: Parte 2: Métodos para investigar los recursos y su aplicación. FAO Documento Técnico de Pesca, 115, 211. Roma.
- Humann, P. y De Loach, N. 2004. *Reef fish identification: Baja to Panama*. New World Publications Incorporated, Jacksonville, 343 pp.
- King, M. 2007. *Fisheries biology, assessment and management*. Wiley-Blackwell. Oxford, United Kingdom, 400 pp.
- Lango Reynoso, F., Castañeda-Chávez, M., Zamora-Castro, J. E., Hernández-Zárate, G., Ramírez-Barragán, M. A., y Solís-Morán, E. 2012. La acuariofilia de especies ornamentales marinas: un mercado de retos y oportunidades. *Latin american journal of aquatic research*, 40(1), 12-21.
- Lara-Domínguez, A. L., Yañez-Arancibia, A. y Amezcua-Linares, F., 1981. Biología y Ecología del bagre *Arius melanopus* Gunter, en la laguna de Terminos, sur del Golfo de México (Pises: Ariidae). *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, 8(1), 267-304.
- Lawrence, E., y Lawrence, E. E. 2003. Diccionario Akal de términos biológicos.
- Lender, T., Delavault R. y Le Moigne, A. 1982. *Diccionario de biología*. Ediciones Grijalbo, S. A. México. 203 pp.
- Leta, H., y Keim, A. 1982. Lectura de edades en otolitos de peces teleósteos. FAO Documento Técnico de Pesca, 41 pp.
- McCallum, H. 2000. *Population parameters: estimation for ecological models*. Blackwell Science Ltd., Oxford, London, 348 pp.
- McEachran, J. D. y Fechhelm, J. D. 2010. *Fishes of the Gulf of Mexico, volume 2: Scorpaeniformes to Tetraodontiformes*. University of Texas Press, Austin, Texas.
- Michael, S. W., 1993. *Reef sharks and rays of the world. A guide to their identification, Behaviour, and ecology*. Sea Challengers. Monterey. 107 pp.
- Morales-Nin B. 1992. *Determinación del crecimiento de peces óseos en base a la microestructura de los otolitos* (Vol. 322). FAO Documento Técnico de Pesca, 322, 1-58.
- Moyer, J. T., Thresher, R. E. y Colin, P. L. 1983. Courtship, spawning and inferred social organization of american angelfishes (Genera Pomacanthus, Holacanthus and Centropyge; Pomacanthida). *Environmental Biology of Fishes*, 9(1), 25-39.

- Neilson, J. D., y Perry, R. I. 1990. Diel vertical migrations of marine fishes: an obligate or facultative process?. *Advances in marine biology*, 26, 115-168.
- NOAA, 2017. Climate Prediction Center. Disponible en: http://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5.php. Consultado 17 Noviembre 2017.
- Osorio, I. M., Balart, E. F., y Oropeza, O. A. 2003. *Otolitos de peces de arrecife del Golfo de California*. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, México.
- Pauly, D. 1983. Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. FAO Documento Técnico de Pesca, 234, 49.
- Pauly, D. 1984. *Fish population dynamics in tropical waters, a manual for use with programmable calculators* (Vol. 8). International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines, 325 pp.
- Pawson, M. G. 1990. Using otolith weight to age fish. *Journal of Fish Biology*, 36(4), 521-531.
- Piña-Espallargas, R. 2004. *La pesquería de especies marinas con fines de ornato en México. El Parque Nacional Loreto, B.C.S. Como estudio de caso*. Tesis Doctoral, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S. 103 pp.
- Piña-Espallargas, R., Reyes-Bonilla, H., Ortuño-Manzanares, G., García-Núñez, N. E., Mendoza-Vargas, L., González-Ania, L. V. 2001. Especies marinas de ornato del Golfo de California. En: *Sustentabilidad y Pesca Responsable en México: Evaluación y Manejo*. IPN-SAGARPA, México, D.F. pp. 878–914.
- Pyle, R., Myers, R., Rocha, L. A. y Robertson, R. 2010. *Holacanthus clarionensis*. The IUCN Red List of Threatened Species. Disponible en: www.iucnredlist.org. Consultado 20 de Marzo 2015.
- Reyes-Bonilla, H., Herrero-Pérezrul, M. D., y Melo, F. F. R. 2009. Aspectos económicos de los recursos pesqueros no tradicionales residentes en zonas arrecifales del Golfo de California. *Recursos marinos y servicios ambientales en el desarrollo regional. CIBNOR-UABCS-CICIMAR*, pp. 245-264.
- Rhyne, A. L., Tlusty M. F., Schofield P. J., Kaufman L., Morris J. A., y Bruckner A. W. 2012. Revealing the appetite of the marine aquarium fish trade: The Volume and Biodiversity of Fish Imported into the United States. *PLoS One*, 7(5), e35808.
- Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, 191, 1-382.
- Ricker, W. R. 1979. *Growth Rates and Models*. Fish Physiology VIII series, Academic Press, San Diego, CA, pp. 677–743.
- Robertson, D. R., Allen, G. R. 2015. Shorefishes of the Tropical Eastern Pacific: an Information System. Version 2.0. *Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panama*.

- Rodríguez-Gutiérrez, M. 1992. *Técnicas de evaluación cuantitativa de la madurez gonádica en peces*. AGT S.A. Distrito Federal, 79 pp.
- Sabido-Itzá, M. M., Gómez Poot, J. M., Medina-Quej, A., García-Rivas, M. C. y Hadad-López W. 2011. Dinámica poblacional del Pez León (*Pterois volitans*) en El Parque Nacional Arrecifes de Xcalak (PNAX), Quintana Roo, Caribe Mexicano. En: *Proceedings Gulf Caribbean Fisheries Institute* (No. 64, pp. 67-74).
- Sala E., Aburto-Oropeza O., y Arreola-Robles J. L. 1999. Observations of a probable Hybrid Angelfish of the Genus *Holacanthus* from the Sea of Cortez, Mexico. *Pacific Science*, 53(2), 181.
- Sala, E., y Sánchez-Ortíz, C. 2000. El “proyecto fauna arrecifal” y la investigación científica aplicada a la gestión de las especies marinas de ornato en el mar de Cortés. *Recursos arrecifales del Golfo de California. Estrategias de manejo para las especies marinas de ornato*. Universidad Autónoma de Baja California Sur y Brich Aquarium at SCRIPPS, 139 pp.
- Salgado-Ugarte, I. H. 2002. Suavización no paramétrica para análisis de datos. *FES Zaragoza-DGAPA UNAM (PAPIIT IN217596, PAPIME 192031)*, 139 pp.
- Salgado-Ugarte, I. H., Gómez-Márquez, J. L., y Peña-Mendoza, B. 2005. Métodos actualizados para análisis de datos biológico-pesqueros. *FES-Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México*, México.
- Sarmiento, F. O. 2000. Diccionario de ecología: paisajes, conservación y desarrollo sustentable para Latinoamérica. Editorial Abya Yala.
- Scott, D. W. 1992. *Multivariate Density Estimation: theory, practice, and visualization*. John Wiley & Sons, New York.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010, protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 6 de Marzo de 2002, pp. 1-56.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2012. Plan de Manejo Tipo para Peces Marinos de Ornato. México D.F.
- Sparre, P. y Venema S. C. 1998. Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1 Manual. FAO Fish Tech. Pap. 306/1 (Rev. 2). FAO. Italia. 407 pp.
- Thomson, D. A., Findley, L. T., y Kerstitch, A. N. 2000. *Reef fishes of the Sea of Cortez: the rocky-shore fishes of the Gulf of California* (Vol. 44). University of Texas Press.
- Venzon, D. J. y Moolgavkar, S. H. 1988. A method for computing profile-likelihood-based confidence intervals. *Applied statistics*, 87-94.
- Wabnitz, C., Taylor, M., Green, E., Razak, T. 2003. *From ocean to aquarium: the global trade in marine ornamental species* (No. 17). UNEP-WCMC, Cambridge, UK, 64 pp.

- Weiss, M., 1986. The cosmopolitan Clarion. *Freshwater and marine aquarium*. Disponible en: http://www.fishchannel.com/fama_portal.aspx. Consultado 9 marzo 2016.
- Winemiller, K. O., Agostinho, A. A., y Caramaschi, E. P. 2008. Fish ecology in tropical streams. *Tropical stream ecology*, 107-146.
- Wood, E. 2001a. Global advances in conservation and management of marine ornamental resources. *Aquarium Sciences and Conservation*, 3(1), 65-77.
- Wood, E. 2001b. *Collection of coral reef fish for aquaria: global trade, conservation issues and management strategies*. Marine Conservation Society, Ross-on-Wye, UK, pp. 80
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs. New Jersey, 672 pp.

APÉNDICE I. Análisis de máxima verosimilitud para optimización de los parámetros k y L_{inf} de la curva de crecimiento de von Bertalanffi.

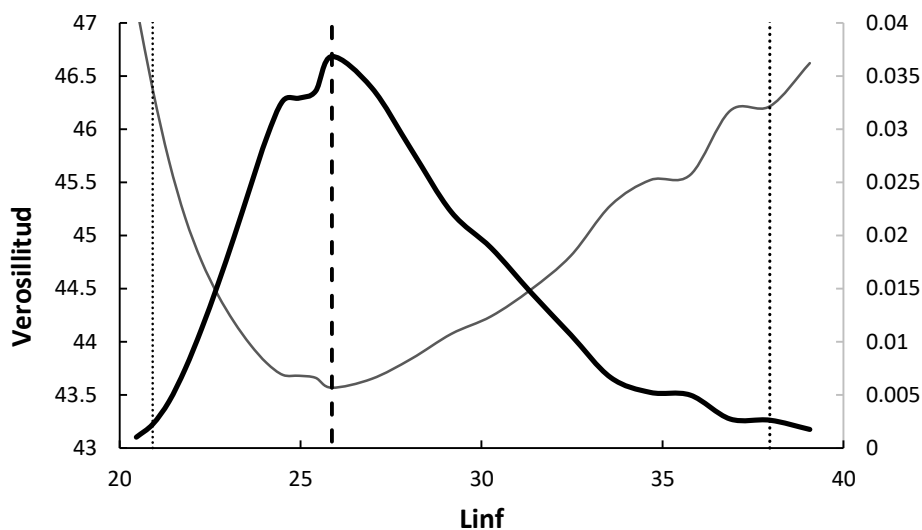


Figura 28. Curva de máxima verosimilitud para el parámetro L_{inf} . (L infinita) y límites de probabilidad de χ^2 .

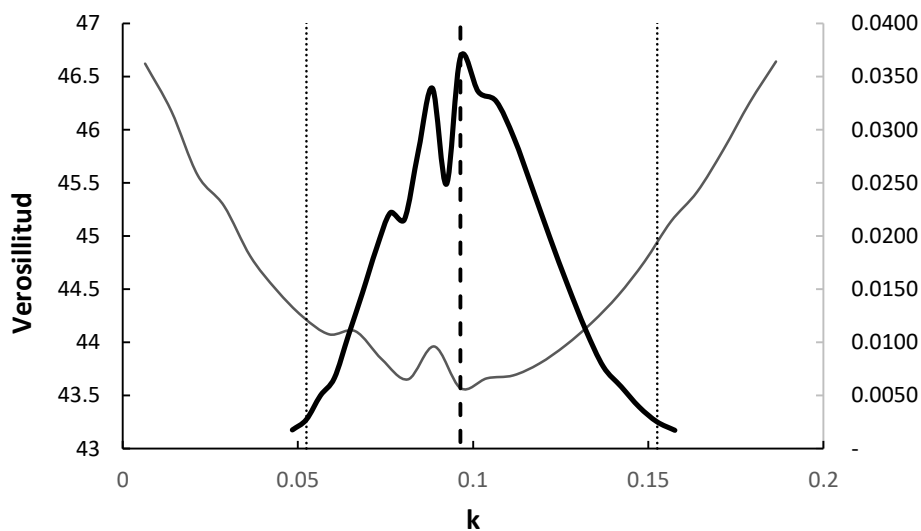


Figura 29. Curva de máxima verosimilitud para el parámetro k y límites de probabilidad de χ^2 .

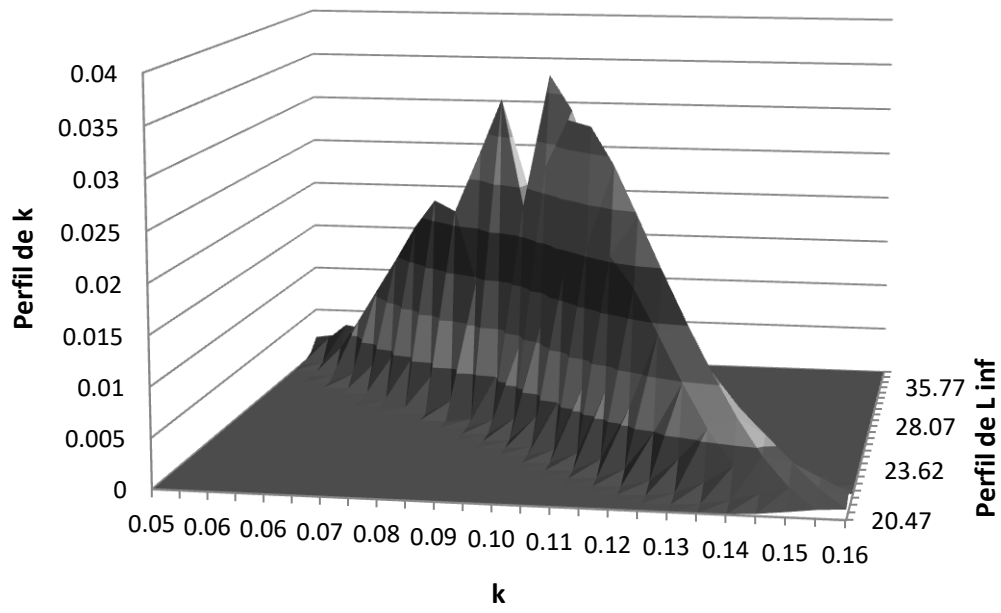


Figura 30. Área combinada de máxima verosimilitud para los parámetros L_{inf} y k .