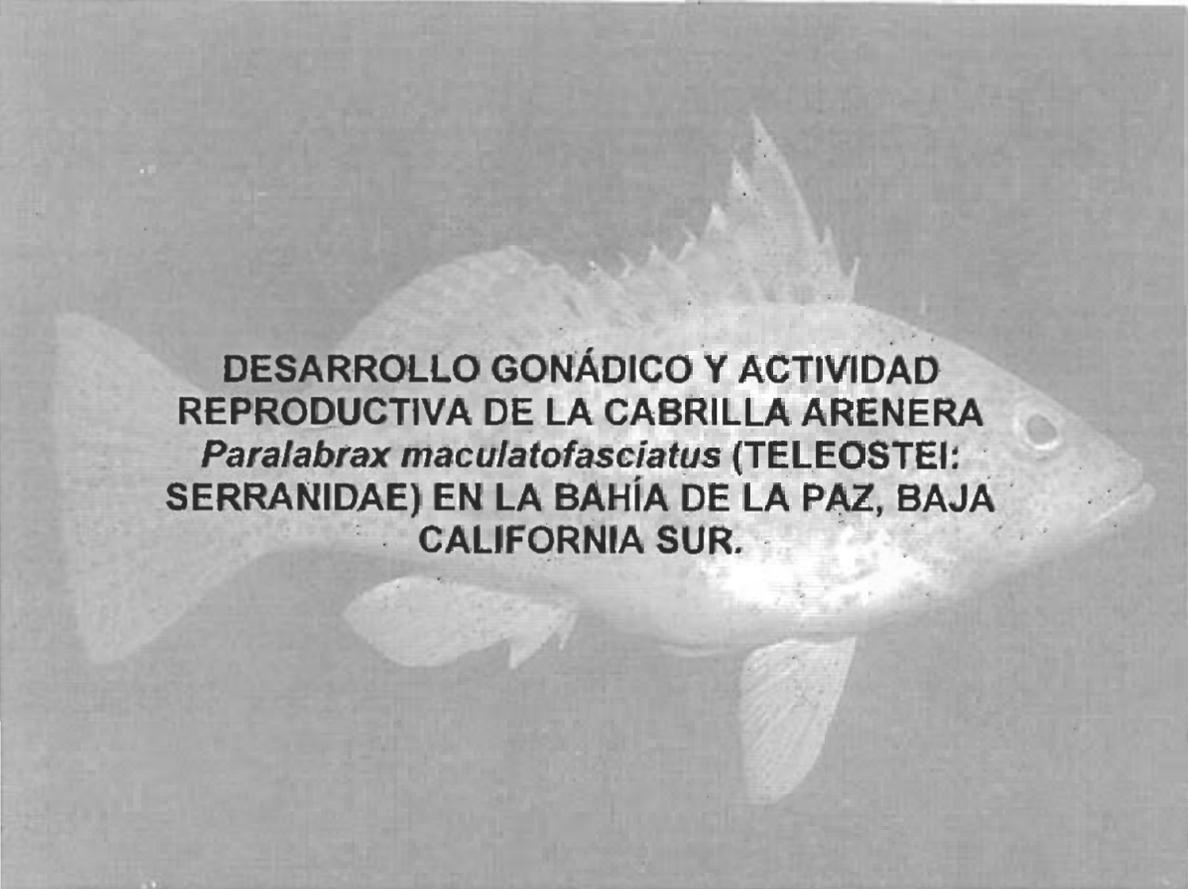




INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas



**DESARROLLO GONÁDICO Y ACTIVIDAD
REPRODUCTIVA DE LA CABRILLA ARENERA
Paralabrax maculatofasciatus (TELEOSTEI:
SERRANIDAE) EN LA BAHÍA DE LA PAZ, BAJA
CALIFORNIA SUR.**

Tesis que para obtener el grado de Maestro en Ciencias
Con especialidad en Manejo de Recursos Marinos presenta:

JOSÉ ANTONIO OCAMPO CERVANTES

La Paz, Baja California Sur, México.

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO
CIENCIAS MARINAS
BIBLIOTECA
I.P.N.
DONATIVO**

Noviembre, 2002.



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION
ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 10:00 horas del día 04 del mes de julio del 2002 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

“DESARROLLO GONÁDICO Y ACTIVIDAD REPRODUCTIVA DE LA CABRILLA ARENERA
***Paralbrax maculatofasciatus* (TELEOSTEI: SERRANIDAE) EN LA BAHÍA DE**
LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR”

Presentada por el alumno:

OCAMPO

Apellido paterno

CERVANTES

materno

JOSÉ ANTONIO

nombre(s)

Con registro:

9	8	0	1	0	5
---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL

DRA. SILVIE DUMAS

PRESIDENTE

DR. JULIAN RENE TORRES VILLEGAS

SECRETARIO

MC. JOSÉ LUIS ORTIZ GALINDO

SEGUNDO VOCAL

DRA. ROSA ISABEL OCHOA BAEZ

TERCER VOCAL

MC. GUSTAVO DE LA CRUZ AGÜERO

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. FRANCISCO ARREGUIN SANCHEZ



I. P. N.
CICIMAR
DIRECCION

C O N T E N I D O.

Relación de Tablas y figuras.	I
Glosario.	III
Resumen.	VI
Abstract	VII
Introducción.	1
Antecedentes.	4
Justificación.	15
Objetivos.	17
Área de estudio.	18
Material y Métodos.	19
Obtención y procesamiento de material biológico.	19
Desarrollo gonádico en hembras.	20
Distribución de frecuencia de diámetros de oocitos.	20
Caracterización del desarrollo del oocito.	20
Estadios ováricos.	22
Desarrollo gonádico en machos.	22
Maduración y actividad testicular.	22
Organismos en transición sexual.	23
Composición de tallas, índice gonadosomático e índice gonádico relativo por sexos.	24
Factores ambientales.	25
Métodos estadísticos.	25
Resultados.	27

Características de los ejemplares recolectados	27
Factores ambientales	29
Crecimiento del oocito.	30
Crecimiento primario.	30
Crecimiento secundario.	30
Estadio de hidratación y maduración.	35
Folículos postovulatorios y atresias foliculares.	37
Distribución de frecuencia de diámetros de oocitos.	37
Maduración testicular.	41
Estadio de proliferación.	41
Estadio de maduración inicial.	43
Estadio de maduración media.	43
Estadio de maduración avanzada.	46
Estadio de reabsorción.	46
Actividad gonádica.	49
Índice gonadosomático.	49
Índice gonádico relativo.	49
Estadios ováricos.	52
Actividad testicular.	53
Organismos en transición sexual.	55
Discusión.	57
Conclusiones.	69
Recomendaciones.	71
Referencias bibliográficas.	72
Anexos	78

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Clasificación y nomenclatura de los diferentes estadios de desarrollo de los oocitos.	21
Tabla 2. Clasificación de las diferentes clases de madurez testicular en dos especies de teleósteos	24
Tabla 3. Características de los oocitos durante los diferentes estadios de desarrollo en <i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	31
Tabla 4. Características morfológicas del testículo de <i>Paralabrax maculatofasciatus</i> durante su maduración.	42
Figura 1. Esquema del control de la reproducción en peces teleósteos.	2
Figura 2. Representación esquemática del oocito y folículo ovárico.	5
Figura 3. Representación esquemática de la estructura del testículo en los teleósteos.	7
Figura 4. Representación esquemática de la configuración de los tejidos durante la transformación sexual en peces.	9
Figura 5. Área de estudio	18
Figura 6. Frecuencia de la distribución de tallas en machos y hembras capturados durante el periodo de estudio.	27
Figura 7. Talla promedio mensual en hembras y machos.	28
Figura 8. Variaciones de temperatura superficial del agua y horas luz en el área de estudio.	29
Figura 9. Micrografía de ovario de cabrilla arenera con oogonias y oocito perinúcleolares.	32
Figura 10. Micrografía de ovario de cabrilla arenera con oocitos en alvéolo cortical.	32
Figura 11. Micrografía de ovario de cabrilla arenera con oocitos en inclusiones lipídicas.	34
Figura 12. Micrografía de ovario de cabrilla arenera con oocitos en vitelogénesis inicial.	34
Figura 13. Micrografía de ovario de cabrilla arenera con oocitos en vitelogénesis avanzada.	36

Figura 14. Micrografía de ovario de cabrilla arenera con oocitos en hidratación inicial.	36
Figura 15. Micrografía de ovario de cabrilla arenera con oocitos en hidratación.	38
Figura 16. Micrografía de ovario de cabrilla arenera con folículos postovulatorios.	38
Figura 17. Micrografía de ovario de cabrilla arenera en atresia masiva.	39
Figura 18. Distribución de frecuencia de diámetros de oocitos en ovarios maduros	40
Figura 19. Micrografía de testículo de cabrilla arenera en proliferación.	41
Figura 20. Micrografía de testículo de cabrilla arenera en maduración temprana.	44
Figura 21. Micrografía de testículo de cabrilla arenera en maduración media.	45
Figura 22. Micrografía de testículo de cabrilla arenera en maduración avanzada.	47
Figura 23. Micrografía de testículo de cabrilla arenera en reabsorción.	48
Figura 24. Variación del IGS en las hembras y machos y de la temperatura superficial del agua.	50
Figura 25. Variación del IGR en hembras de cabrilla arenera.	51
Figura 26. Variación del IGR en machos de cabrilla arenera	51
Figura 27. Frecuencia de los estadios ováricos durante el ciclo reproductivo.	52
Figura 28. Variaciones del porcentaje de tejido activo promedio mensual en el testículo y del índice gonádico relativo promedio mensual durante el periodo de estudio.	54
Figura 29. Porcentaje de machos en las diferentes clases testiculares y la variación del IGR durante el periodo de estudio.	54
Figura 30. Microfotografía de gónadas de cabrilla arenera en transición sexual.	56

G L O S A R I O

Acidófilo: afinidad de los compuestos de un tejido para captar colorantes ácidos. En la tinción Hematoxilina-Eosina son afines a la eosina, por lo que también se les conoce como eosinófilos. Adquieren una coloración de rosa a rojo (Ham 1975).

Alvéolo cortical: estructura citoplasmática, sintetizada por el oocito y compuesta principalmente por polisialoglicoproteínas de alto peso molecular. Estas estructuras liberan su contenido al momento de la fertilización, originando la reacción cortical y evitando la poliespermia (Tyler y Sumpter 1996).

Atresia: proceso mediante el cual se reabsorben los gametos no desovados. En los oocitos, las células foliculares adquieren propiedades fagocitarias, reabsorbiendo el contenido del oocito. En el caso de los machos, la atresia se manifiesta como centros de melanomacrófagos que reabsorben los gametos no desovados (Rodríguez-Gutiérrez 1992, Grier y Taylor 1998).

Basófilo: afinidad de los compuestos de un tejido para captar colorantes básicos. En la tinción Hematoxilina-Eosina son afines a la hematoxilina y adquieren una coloración azul o púrpura (Ham 1975).

Cripta polar: conjunto de los diferentes grupos de células sexuales en los machos, dentro de las cuales los espermatozoides se agrupan con las cabezas orientadas hacia la periferia, en la misma dirección. En trabajos más recientes recibe el nombre de cistos (Hastings 1989, Grier y Taylor 1998).

Desovador asincrónico: organismo en el cual los huevos son reclutados de una población heterogénea de oocitos en desarrollo y son desovados subsecuentemente durante cada temporada de desove (Tyler y Sumpter 1996).

Desovador sincrónico: organismo en el cual se encuentran generalmente dos poblaciones o cohortes de oocitos en desarrollo, de los cuales el grupo de oocitos más desarrollados conforman el grupo de huevos a desovar en la temporada de reproducción (Tyler y Sumpter 1996).

Diandria: capacidad de algunas especies que pueden originar machos por dos vías: los que nacen y se mantienen como tales y los que son derivados de hembras por transformación sexual (Tresher 1984)

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

Espermiogénesis: transformación de las espermatides en espermatozoides mediante la reorganización del núcleo y del citoplasma junto con el desarrollo del flagelo. Durante este proceso no ocurre división celular (Nagahama 1983)

Espermiación: proceso hormono-independiente a través del cual se hidrata el esperma (Nagahama, 1983).

Folículo: tejido somático que rodea al oocito, compuesto principalmente por las células de la granulosa y de la teca (Tyler y Sumpter 1996).

Gónada: órganos sexuales primarios en los cuales se producen las células germinales (Webster y Webster 1974).

Gonocóricos: organismos en los cuales el sexo es definido genéticamente y este no cambia durante la vida del organismo (Chang y Yeung 1983).

Granulosa, células de la: células de origen mesenquimal o epitelial, con posible función esteroidogénica (Nagahama 1983).

Hermafroditismo: condición mediante la cual una proporción de individuos de una población funciona con ambos sexos, de manera simultánea o secuencial en cualquier etapa de su vida (Sadovy y Shapiro 1987).

Hermafroditismo protogínico: modalidad de hermafroditismo en el cual las hembras se transforman en machos funcionales (Sadovy y Shapiro 1987).

Hermafroditismo protándrico: modalidad de hermafroditismo en el cual los machos se transforman en hembras funcionales (Sadovy y Shapiro 1987).

Inclusión lipídica: cuerpo de lípidos originado durante el crecimiento secundario del oocito, derivado de la vitelogenina, y que posteriormente forma la gota de lípido en algunas especies de teleósteos con huevos pelágicos (Tyler y Sumpter 1996)

Membrana basal: red de tejido conectivo, generalmente muy delgado, que soporta un epitelio (Webster y Webster 1974).

Micrópilo: especie de canal en forma de embudo, que atraviesa el corión, el cual permite la entrada al óvulo de un único espermatozoide durante la fertilización (Wallace y Selman 1981).

Oocito: célula germinal, constituida por ooplasma rodeado por el oolema, la zona radiata, el folículo y tejido somático (Tyler y Sumpter 1996).

Oolema: membrana celular del oocito (Balinski 1978)

Oogonias: células germinales primarias situadas en el epitelio germinal del ovario (Barnabé 1994)

Ooplasma: matriz citoplasmática en la cual se encuentran todas las inclusiones que se desarrollan durante el proceso de maduración del oocito (Balinski 1978).

Oogénesis: Proliferación de células germinales femeninas a partir de la división mitótica de las oogonias (Nagahama 1983).

Reacción cortical: endurecimiento de la membrana del huevo, ya sea por acción de los alvéolos corticales o por reacción osmótica (Billard 1992).

Transición sexual (reversión sexual): transformación de un individuo de un sexo en uno del sexo contrario (Chan y Yeung 1983)

Vitelo: reservas del oocito formadas de lipoproteínas y fosfoproteínas, derivadas principalmente de la vitelogenina (Tyler y Sumpter 1996).

Vitelogénesis: periodo de crecimiento del oocito durante el cual las proteínas de origen extraovárico, principalmente la vitelogenina sintetizada en el hígado, son acumuladas en el oocito (Tyler y Sumpter 1996).

Zona radiata: membrana del oocito de apariencia estriada, compuesta de una capa interna y otra externa, y que se forma cuando las primeras inclusiones lipídicas aparecen en el citoplasma (Matsuyama et al. 1991).

RESUMEN

Se estudiaron los cambios a escala histológica de la actividad gonádica en la cabrilla arenera *Paralabrax maculatofasciatus* durante un ciclo anual. Se utilizó el análisis histológico para caracterizar el crecimiento y maduración gonádica de la especie. Se describen tres fases de crecimiento del oocito: la primera fase corresponde al crecimiento primario observándose los estadios de oogonias y oocitos perinúcleolares. En la fase de crecimiento secundario se encontraron los estadios de alvéolo cortical, inclusiones lipídicas y la vitelogénesis. En la última fase se consideraron la hidratación y maduración del oocito. Se determinaron los estadios testiculares, analizando las proporciones de tejido activo e inactivo, las características morfológicas a escala microscópica y los cambios del testículo durante el ciclo reproductivo, describiéndose cinco estadios de maduración: proliferación, que inicia con la proliferación de espermatogonias; maduración temprana, donde se observaron diferentes grupos de células germinales (espermatogonias, espermatocitos, espermátides y espermatozoides) y presencia del epitelio germinal continuo; maduración media, se observaron los diferentes tipos de células germinales y la discontinuidad del epitelio germinal; maduración avanzada, se observaron los conductos espermáticos llenos de espermatozoides y la ausencia de ciertos tipos de células germinales. El estadio de reabsorción se caracterizó por la ausencia de células germinales en proceso de maduración. En ambos sexos se observó actividad gametogénica de febrero a mayo, con valores de índices gonádicos altos de enero a mayo y bajos de junio a diciembre. El rango de temperatura en que se observó dicha actividad fue entre los 20 y 25 °C. La correlación entre la temperatura y los índices gonádicos fue negativa. El 5 % de los ejemplares presentaron diferentes grados de transición sexual, observándose desde ovarios con presencia de tejido testicular hasta testículos con restos de oocitos perinúcleolares. Estos organismos se presentaron durante la inactividad gonádica (junio a noviembre). Se pudo concluir que la cabrilla arenera presenta una tendencia de actividad gonádica activa en los meses en que la temperatura del agua es baja, y al incremento de la temperatura cesa dicha actividad. La presencia de transformantes confirmó que en la Bahía de La Paz, *Paralabrax maculatofasciatus* exhibe como modalidad reproductiva el hermafroditismo protogínico.

ABSTRACT

Adult spotted sand bass were collected from December 1998 to December 1999 in Bahía de La Paz, Baja California Sur, Mexico. Histological analysis was used to describe gonadal development and reproductive activity. The oocyte development stages were characterized in different ovarian stages of different females. Three phases of growth were found (six stages of development): primary growth phase (oogonia and perinucleolar oocytes stages), secondary growth phase (stages of cortical alveolus, lipid vesicles and vitellogenesis) and hydration (hydration and mature stages). In males, testicular stages were described by microscopical analysis, percentage of active and inactive tissue and the changes in the testis. Five testicular stages were described: regressed, characterized by the presence of spermatogonia only; early maturation that is defined by the presence of several germinal cell groups (spermatogonia, spermatocytes, spermatids and sperm) and a continuous germinal epithelium; in mid maturation, several germinal cell groups were still present, but they no longer formed a continuous germinal epithelium; in late maturation, sperm ducts were filled with sperm and different germinal cells may be absent. The last stage was regression, and was characterized by absence of germinal cells. In both sexes the maximum gonadal index was observed in February and the minimum in August. In females, hydrated ovaries were found from December to February and April. The maximum spermatogenic index was observed in February, March and May. Negative correlation between temperature and gonadal index was observed. The maximum gonadal activity occurred during the coldest months whereas warm temperature was accompanied by a reduction in gonadal activity and also by reabsorption of the gonadal tissue. Presence of fish in sex reversal was observed from June to November. Five percent of organisms collected showed evidence of transitional changes in their gonads. Each transitional individual presented differences in gonadal structure: some fish showed ovaries with developing testicular tissue and some one-testis fish remained perinucleolar oocytes. This evidence confirmed that spotted sand bass in Bahía de La Paz exhibited protogynous hermaphroditism as a reproductive pattern.

INTRODUCCION

La reproducción es un fenómeno sumamente complejo en todas las especies, sin embargo en los peces el proceso reproductivo ha sido poco estudiado, ya que de las aproximadamente 20 mil especies descritas, los estudios se han centrado en unas pocas especies, la mayoría de las cuales representa algún interés económico (Zanuy y Carrillo 1991). Estos estudios han demostrado que hay una gran variabilidad en cuanto a los mecanismos reproductivos en los peces, teniendo así que algunos maduraran sus gametos de forma asincrónica o sincrónica, con desoves totales o parciales a lo largo de la temporada reproductiva en ciclos anuales o estacionales, e incluso especies que desovan una sola vez durante su ciclo de vida. Además, podremos encontrar también aquellos que son ovíparos, ovovivíparos e incluso vivíparos, en fin, la gama de estrategias reproductivas podría ser tan grande como el numero de especies que existan.

Los procesos de la gametogénesis en peces han sido descritos en gran medida, al igual que el proceso endocrinológico que interviene en la reproducción, sin embargo, quedan muchos aspectos que aún no son claros o no han sido muy estudiados. No obstante, todas las especies responderán a factores internos y externos, que variaran también de una especie a otra, pero que pueden ser representados bajo un esquema general (figura 1), conocido como eje cerebro-hipófisis-gónadas, el cual regula todo el proceso reproductivo una vez que este ha sido desencadenado por factores internos y externos.

En el afán por comprender el proceso reproductivo de los peces, se han desarrollado diversas técnicas para valorar la maduración gonádica, las cuales van desde el simple análisis morfológico de las gónadas, la relación peso de los organismos respecto al peso de la gónada o índices gonádicos, la relación entre la edad del organismo y la producción de gametos, distribución de frecuencia de tallas de los oocitos y la valoración del desarrollo gonádico a través de métodos histológicos (Nikolsky 1963; Christiansen *et al.* 1973; Erickson *et al.* 1985, Goodall *et al.* 1987; Emerson *et al.* 1990; West 1990; Stoumboudi *et al.* 1993; Jons y Miranda 1997; Van Eenennaam y Doroshov 1998). Estas técnicas se han empleado para evaluar el potencial de recursos pesqueros, así como para definir algunos

aspectos de la biología reproductiva de los peces, como son los periodos de reproducción y el ciclo del desarrollo gonádico.

Los trabajos generados hasta ahora han demostrado que el conocimiento del proceso y de los hábitos reproductivos de los peces es importante, ya que como lo menciona Rodríguez-Gutiérrez (1992), el estudio de estos aspectos tiene implicaciones desde diferentes puntos de vista, como el ecológico, pesquero y acuacultural. La mayoría de estos trabajos han tenido como finalidad el aplicar los conocimientos generados ya sea al simple hecho de entender la función reproductiva de las especies, o bien aportar herramientas que ayuden a regular el manejo de recursos pesqueros o su aplicación al desarrollo de nuevas tecnologías de cultivo en especies de interés comercial.

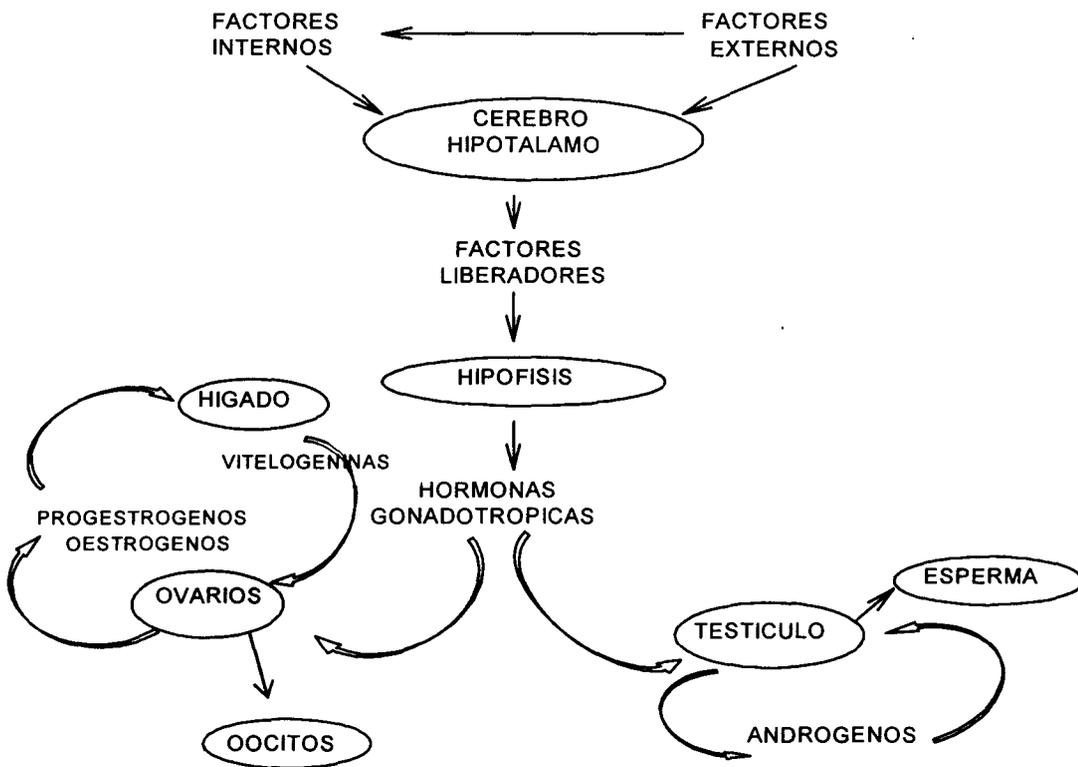


Figura 1. Esquema del control de la reproducción en los peces teleósteos. Este proceso es desencadenado por factores externos (temperatura, fotoperiodo, salinidad, etc.) que a su vez promoverán los factores internos (cortejo, liberación de feromonas, etc.), desembocando finalmente en la maduración de las gónadas y la liberación de los gametos sexuales (Zanuy y Carrillo 1991).

Trabajos como el de Torres-Villegas y Ochoa-Báez (1997) demuestran la importancia del conocimiento de los hábitos reproductivos en los peces. En éste caso, los autores discuten sobre la pesquería de la sardina en México, evaluando el recurso a través del método de producción de huevos para la estimación de su biomasa, y el efecto que tienen la pesquería y el medio ambiente en la abundancia del recurso.

Bajo este esquema es necesario que los estudios relacionados con la reproducción de especies con potenciales acuícolas se realicen con organismos silvestres, ya que estos nos proporcionarán información de cómo se lleva este proceso de forma natural y que condiciones, ya sean ambientales o sociales, influyen en la reproducción y de esta manera tratar de aplicar esta información en el desarrollo de biotecnologías de cultivo.

En el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas se ha trabajado desde hace más de 10 años en el desarrollo de la biotecnología del cultivo de la cabrilla arenera (Rosales-Velásquez et. al. 1992, Álvarez-González 2001), que aunque ya esta bien avanzado, aún tiene algunos aspectos que cubrir. Buscando ampliar mas el conocimiento que se ha obtenido sobre diversos aspectos de la cabrilla arenera en laboratorio y como estudio preliminar de la fisiología reproductiva de la especie, se realizó el presente estudio, en el cual se logro caracterizar el crecimiento del oocito y la actividad ovárica, así como la aplicación de una técnica histológica que nos permitió definir de manera mas precisa los cambios morfológicos durante la maduración testicular, y que además fue utilizada para evaluar la actividad testicular, validándose esto con la aplicación del índice gonádico relativo. Como resultado adicional a este trabajo, se obtuvieron evidencias de transformación sexual en los organismos recolectados, por lo que también se discute sobre la modalidad reproductiva de la especie en la zona de estudio.

ANTECEDENTES

Al hablar sobre la reproducción de los peces teleósteos podríamos abarcar diferentes aspectos que influyen en la sincronización final del desove, como consecuencia última del proceso reproductivo, tales como factores nutricionales, ambientales, sociales, fisiológicos, etc.; sin embargo, es importante conocer una de las piezas fundamentales en el estudio de la reproducción: el proceso de la gametogénesis. Los primeros estudios del desarrollo de las células sexuales se centraron principalmente en la ovogénesis de especies de importancia comercial, específicamente en salmónidos, ciprínidos y cíclidos (Billard 1992; Coward y Bromage 1998), identificándose las principales estructuras que conforman y rodean al oocito, y su participación en el crecimiento del mismo (figura 2).

Recientemente se han realizado estudios con algunas especies marinas de importancia comercial, citando aquí algunos autores que han hecho descripciones de la ovogénesis en las siguientes especies: *Dicentrarchus labrax* (Mayer *et al.* 1990); *Epinephelus morio* (Johnson *et al.* 1998); *Reinhardtius hippoglossoides* (Rideout *et al.* 1999). La cantidad de trabajos que se enfocan a describir el proceso de maduración del oocito es bastante amplia, empero, muchos de los autores utilizan nomenclaturas que en ocasiones dificultan la comparación del desarrollo del oocito entre especies, al asignar una numeración o denominación que podría ser interpretada de diversas maneras, puesto que muchas veces no se definen o señalan los criterios que fueron utilizados en la descripción. Es decir, no se señalan de manera clara las características que son propias de cada uno de los estadios de desarrollo y que de alguna forma indican de manera inequívoca a dicho estadio, permitiendo con esto hacer comparaciones del proceso de desarrollo del oocito entre diferentes especies.

Tratando de establecer una escala que permita comparar el desarrollo de los oocitos en diferentes especies, Wallace y Selman (1981) hacen una revisión en la cual se tratan de establecer criterios que sean comunes al proceso de desarrollo del oocito en los teleósteos.

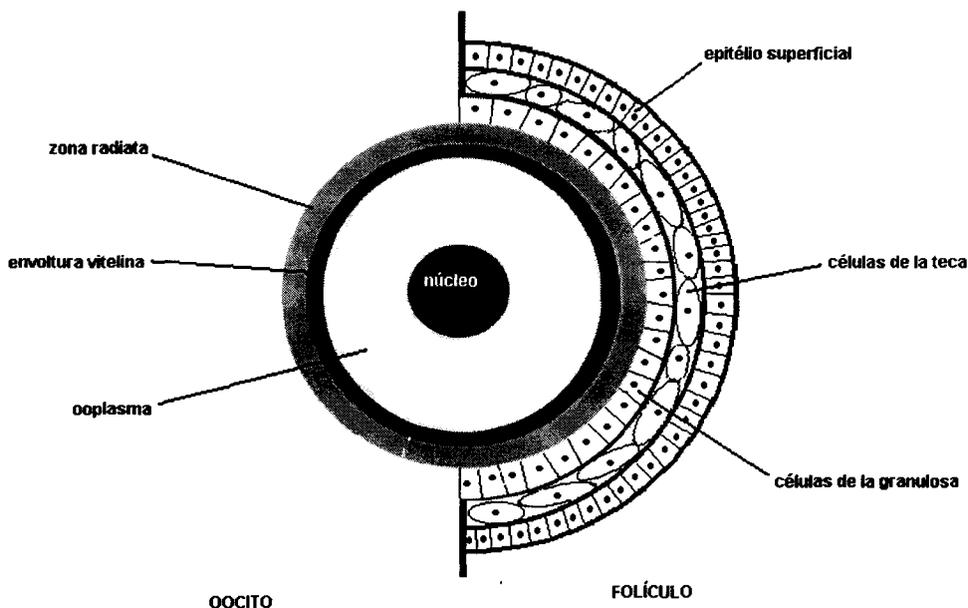


Figura 2. Representación esquemática en donde se marcan las diferencias entre oocito y folículo ovárico (Tyler y Sumpter, 1996).

Ellos reconocen diferentes estadios de crecimiento en los teleósteos, basándose en los cambios que sufre el oocito a través de su desarrollo. Durante la fase de crecimiento primario reconocen el estadio de cromatina nucleolar, en el cual el oocito tiene un citoplasma escaso y un núcleo central con un único nucleolo. En este estadio el oocito ya se encuentra rodeado por las células foliculares. El siguiente estadio, denominado perinucleolar, se caracteriza por el crecimiento del núcleo y la aparición de múltiples nucleolos, los cuales pueden variar en forma y morfología entre especies, pero que son omnipresentes en todas las especies. La segunda fase de crecimiento la denominaron de alvéolo cortical o de formación de vesículas de vitelo. Wallace y Selman (*op. cit.*) citan a otros autores que mencionan a las vesículas de vitelo como precursores de los alvéolos corticales. Mencionan que los alvéolos corticales no son vitelo en el sentido estricto, pero los consideran análogos a los gránulos corticales de los oocitos de otras especies de invertebrados y vertebrados. Estos alvéolos se fusionan con el oolema y liberan su contenido durante la reacción cortical. La tercera fase de crecimiento, de acuerdo a Wallace y Selman, corresponde a la vitelogénesis, en la que el oocito acumula la vitelogenina producida por el hígado, la cual formara las reservas de vitelo proteico. La última fase del

crecimiento del oocito se dará por la hidratación, que no es otra cosa que una rápida acumulación de agua en el interior del oocito.

Tyler y Sumpter (1996) retoman estos trabajos y modifican el esquema establecido de la descripción del crecimiento del oocito. Estos autores consideran que los eventos más notables que ocurren durante el crecimiento del oocito pueden ser clasificados en seis fases o periodos: oogénesis, crecimiento primario, estadio de alvéolo cortical, vitelogénesis, maduración y ovulación. Estos autores hacen una descripción mas detallada de los cambios que ocurren durante el crecimiento del oocito y mencionan que los alvéolos corticales, que aparecen durante el crecimiento secundario, son las primeras estructuras citoplasmáticas que se pueden distinguir con el microscopio compuesto y que difieren de las vesículas de vitelo, además de que no son precursores de estas últimas. Los alvéolos corticales están compuestos por polisialoglicoproteínas, mientras que las vesículas de vitelo están formadas por glicolipofosfoproteínas. Estos autores incluyen dentro de la segunda fase de crecimiento a las inclusiones lipídicas, que son consideradas como otro indicador del desarrollo del oocito. Tyler y Sumpter (*op. cit.*) observaron que estos cuerpos de lípidos coinciden con la aparición de pigmentos carotenoides asociados a los componentes lipídicos de la vitelogenina (VTG), considerando la posibilidad de que estos cuerpos de lípidos sean derivados de las primeras moléculas de VTG sintetizadas por el hígado, que comienzan a acumularse en el oocito antes de darse una síntesis más grande de VTG que de inicio a la fase vitelogénica. Finalmente, consideran a la vitelogénesis como el principal evento del crecimiento del oocito, debido a la acumulación de reservas. Sin embargo mencionan que en los peces marinos que liberan huevos pelágicos, la vitelogénesis no representa un incremento tan notable como el que es proporcionado por la hidratación.

A pesar de la abundancia de estudios que se han realizado sobre la gametogénesis en las hembras de diferentes especies de teleósteos, no ha ocurrido lo mismo con los machos. Aunque la espermatogénesis ha sido descrita ya en algunas especies de peces (Billard *et al.* 1982; Butskaya 1985; Billard 1992; Barnabé 1994), son pocos los autores que abordan el estudio de desarrollo testicular. Trabajos como los de Cavaco *et al.* (1997); Lau *et al.* (1997); Rahman *et al.* (2000) se

enfocan principalmente en el efecto de algunas hormonas en las diferentes funciones testiculares, y los autores que hacen referencia al proceso de la espermatogénesis como Quintio *et al.* (1988), Koldras *et al.* (1990), Ratty *et al.* (1990) y Yoneda *et al.* (1998), utilizan descripciones que se basan mas bien en la ausencia o presencia de los diferentes grupos de células sexuales.

Uno de los trabajos más importantes en la descripción del desarrollo testicular es el de Grier (1981), quien hace una revisión de trabajos previos y homogeniza los criterios y terminología utilizados hasta entonces en la descripción de la organización celular del testículo de los teleósteos. Uno aspecto importante de este trabajo es la diferenciación que hace entre el tipo de estructura que se presenta en el testículo de los peces. Por un lado esta la estructura de tipo tubular, presente únicamente en el grupo de los ateriniformes, en los cuales las células sexuales se encuentran separadas de acuerdo a su estadio de desarrollo; el tipo lobular es el común de los teleósteos, en donde los diferentes estadios de células sexuales se encuentran formando cistos que pueden estar en cualquier parte del lóbulo (figura 3).

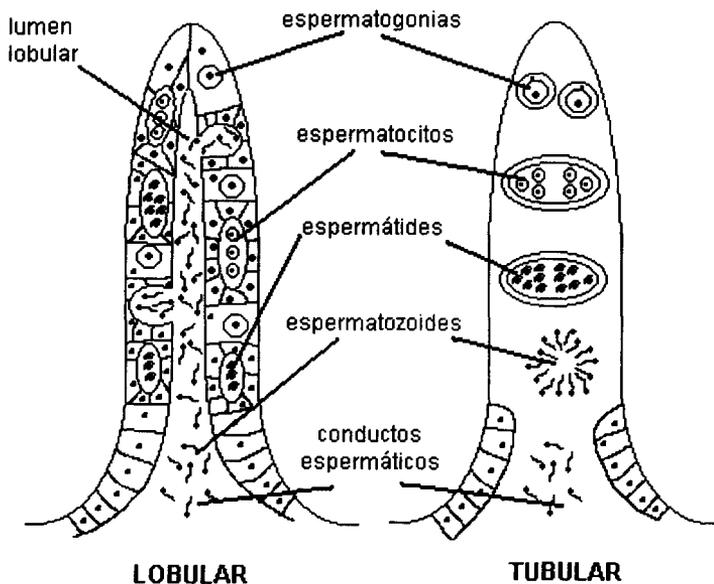


Figura 3. Representación esquemática de la estructura del testículo en los teleósteos (Grier 1981).

Grier (*op. cit.*) menciona además que el testículo de los teleósteos puede pasar a través de diferentes estadios de desarrollo: I) proliferación de espermatogonias; II) recrudescencia temprana, presenta solo espermatogonias y espermatocitos; III) recrudescencia media, presentes todos los estadios de desarrollo; IV) recrudescencia avanzada, túbulos llenos de espermatozoides y grupos celulares decreciendo; V) maduración funcional, túbulos llenos de esperma o muy poco si se ha reiniciado la espermatogénesis; VI) postdesove, sin hacer referencia a mas detalles en el cambio morfológico en el testículo a nivel histológico.

Posterior a este trabajo, Grier y Taylor (1998) analizan la maduración testicular de *Centropomus undecimalis*. En este estudio los autores mencionan y describen 5 estadios de madurez por las que pasa el testículo en crecimiento, haciendo una descripción detallada de los cambios morfológicos en cada una de las clases utilizando criterios histológicos. Las clases de madurez a las que hacen mención son la proliferación; maduración temprana, media y avanzada, y regresión. Estos autores utilizan como principal criterio de diferenciación los cambios que ocurren en el epitelio germinal durante el proceso de maduración testicular y de acuerdo a estos cambios y a la presencia o ausencia de los diferentes estadios de las células sexuales, definen cada una de las diferentes clases.

Se ha observado que existe una gran plasticidad en la sexualidad de los teleósteos, y uno de los fenómenos más importantes que ocurren es el del cambio de sexo o hermafroditismo. Sadovy y Shapiro (1987) proponen los criterios para la determinación de hermafroditismo en peces. Dentro de los principales criterios que consideran para diagnosticar el hermafroditismo en los peces esta la estructura de la población y la estructura de las gónadas. En el primer caso, el análisis de la distribución de frecuencia de tallas o la proporción de sexos dependerá en gran medida de la técnica de muestreo, pues estas pueden sesgar los resultados hacia un sexo u otro si no se cubren todas los intervalos de talla o clases de edad; las características de las especies también influyen en el uso de este criterio, ya que algunas especies presentan como dimorfismo sexual tallas mayores en cualquiera de los dos sexos o bien una maduración tardía que no permite identificar a los organismos en un sexo. En el caso de la estructura gonádica se mencionan como indicativos de hermafroditismo protogínico la

presencia del lumen testicular, la presencia de organismos en transformación, oocitos atrésicos dentro del testículo y los conductos espermáticos en las paredes del testículo. En el caso de hermafroditismo protándrico el criterio más importante es la presencia de individuos en transformación que presenten tejido testicular en degeneración y desarrollo de tejido ovárico.

Sadovy y Shapiro (*op. cit.*) hacen una descripción de la estructura testicular de los organismos en transformación que presentan hermafroditismo protándrico: en las especies que presentan tejido no delimitado solo se podrán identificar aquellos organismos que no hayan transformado completamente, puesto que en aquellos que han transformado por completo no quedan restos o evidencias del tejido testicular. En las especies que presentan tejido gonádico delimitado pueden quedar restos del testículo estéril en forma de lóbulo unido al ovario o no quedar restos de tejido testicular. En el hermafroditismo protogínico las gónadas del sexo inicial son ovarios, sin trazas de tejido testicular. Cuando comienza el proceso de transformación sexual, el tejido testicular generalmente es del tipo no delimitado (figura 4 b y c), a excepción de los espáridos que presentan del tipo delimitado (figura 4 a).

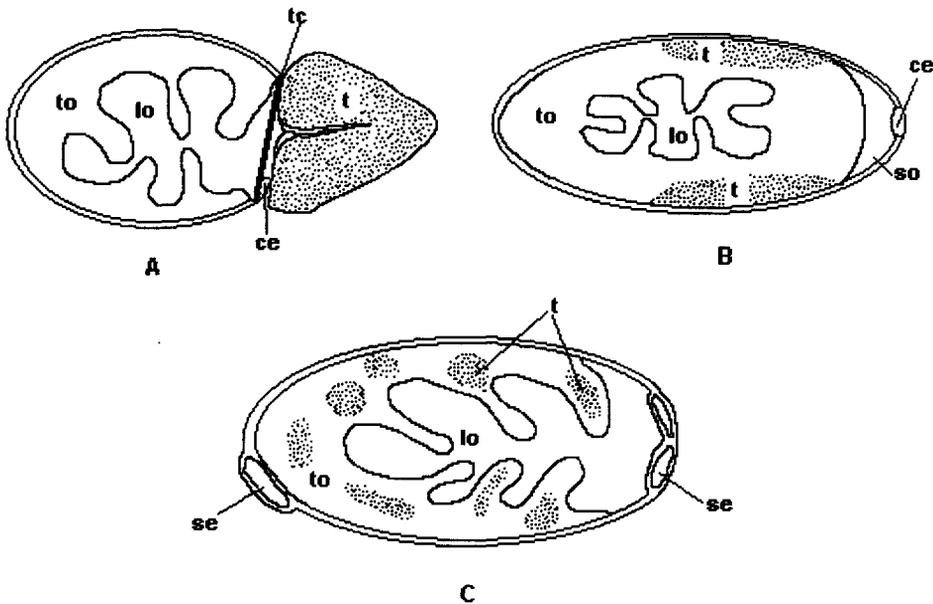


Figura 4. Representación esquemática de la configuración de los tejidos gonádicos durante la transformación sexual en peces. A) Tejido delimitado; B) tejido no delimitado tipo I; C) tejido no delimitado tipo II. to = tejido ovárico; lo = lumen ovárico; tc = tejido conjuntivo; ce = conducto espermático; t = testículo; se = seno espermático; so = seno ovárico.

El tejido no delimitado puede ser de dos tipos: el tipo I en el que el tejido ovárico y testicular no están separados por tejido conectivo, pero no están íntermezclados; en el tipo II los tejidos no están separados por tejido conectivo, pero en este caso si se encuentran íntermezclados durante el proceso de transformación sexual. En cualquiera de los dos casos, el tejido ovárico desaparece durante la transformación, pero el nuevo testículo mantiene el lumen y la forma de las lamelas ováricas, aunque el lumen en este caso no es utilizado en el transporte del esperma. Se ha demostrado que en algunas especies con hermafroditismo protogínico no se presenta evidencia de la transformación por la ausencia del lumen, y en estos casos los demás criterios ya señalados pueden ayudar a confirmar la modalidad reproductiva de la especie, sin embargo, se considera que la sola presencia de los dos tejidos gonádicos en un organismo es una fuerte evidencia de transformación sexual, y por lo tanto de hermafroditismo, si bien esto no es suficiente para definir a la especie como tal.

En cuanto a la actividad reproductiva de los peces, se han desarrollado diversas técnicas que evalúan la madurez gonádica en peces. En este sentido, también se observaron algunas dificultades al tratar de establecer escalas que de alguna forma trataran de describir el grado de madurez de las gónadas, ya que estas escalas muchas veces no podían ser aplicadas a otras especies, debido a la ambigüedad que implica el uso de una escala numérica y la apreciación que cada persona podría dar a sus observaciones. Cabe mencionar, además, que los trabajos aquí citados son en su mayoría realizados con hembras. La más empleada de estas escalas es la propuesta por Nikolsky en 1963, que comprende 6 estadios de madurez los cuales son definidos por el aspecto morfocromático de las gónadas. Rodríguez-Gutiérrez (1992) cita también las escalas empíricas de otros autores que de igual manera se basan en la forma y color de la gónada, y que varían entre 7 y 8 estadios de madurez, y aunque en algunos casos coinciden, son solo apreciaciones hechas a simple vista, por lo que son poco precisas.

Los índices gonádicos son métodos que también evalúan la madurez gonádica en los peces. El más utilizado de estos métodos es el índice gonadosomático o IGS, en el cual se establece una relación entre el peso de la gónada respecto al peso del pez. Aunque ha sido sumamente empleado en la valoración de la madurez de las hembras, el uso de éste método ha sido muy discutido por diferentes

autores (de Vlaming *et al.* 1982; Erickson *et al.* 1985, Crim y Glebe 1990), ya que no en todas las especies existe una relación directa entre el peso del pez y el desarrollo de las gónadas, puesto que el crecimiento de estas últimas generalmente es alométrico. Erickson *et al.* (1985) proponen un índice gonádico relativo o IGR, con el cual buscaron cuantificar el desarrollo de las gónadas de manera independiente a la talla o peso del pez. Al aplicar éste método en hembras de tres distintas especies encuentran que se ajusta mejor a la estimación de la madurez que el IGS, concluyendo que en el IGR la talla del animal es independiente del estado de madurez y que se puede utilizar independientemente de que exista o no una relación lineal entre el peso de la gónada y la talla o peso del pez.

El método histológico es uno de los más precisos para estimar la maduración gonádica en los peces, puesto que permite observar a escala microscópica los cambios morfológicos que definen a cada uno de los estadios de desarrollo. La desventaja del método histológico radica en el costo que implica el procesamiento de una gran cantidad de muestras, sin embargo es el más utilizado en la realización de estudios de fecundidad y es parte fundamental de las técnicas estereométricas aplicadas a la maduración gonádica en peces (Godall *et al.* 1987; Emerson *et al.* 1990; Christiansen *et al.* 1993).

Respecto a la cabrilla arenera, diversos autores han estudiado algunos aspectos de la biología reproductiva, tanto en el Pacífico nororiental como en la península de Baja California y el Golfo de California. Smith y Young (1966) aplicaron técnicas histológicas en el análisis de las gónadas de *P. clathratus* en las costas de California, sin encontrar evidencia de hermafroditismo en la especie. Estos autores asumen como característica propia del género el gonocorismo secundario como consecuencia del hermafroditismo sincrónico de la condición ancestral. Hastings (1989) estudió una población de *P. maculatofasciatus* del alto Golfo de California, aplicando técnicas histológicas. Este autor hace una descripción de las gónadas de esta especie, tanto de machos como de hembras, y analiza la estructura gonádica de tres organismos en transformación. Basándose en la ocurrencia de los organismos transformantes, la presencia de cuerpos amarillos en los testículos de algunos machos, las diferencias de tallas entre hembras y machos y utilizando los criterios propuestos por Sadovy y

Shapiro (1987) para la diagnosis de organismos hermafroditas, clasificó como hermafrodita protogínica a la especie.

Sin embargo, no todos los autores coinciden en sus resultados. Oda *et al.* (1990) realizaron un estudio con tres especies del género en las costas de California, mencionando solo a *P. nebulifer* como hermafrodita protogínico, sin encontrar evidencia de organismos transformantes en *P. clathratus* y *P. maculatofasciatus*, lo que se contrapone con los resultados de Hastings (1989). En un estudio posterior, Oda *et al.* (1993) confirman a las especies del género *Paralabrax* como desovadores de verano, reportando que los desoves ocurren de mayo a septiembre, mencionando que estas especies desovan principalmente entre las 14:00 y las 22:00 horas, aunque para *P. nebulifer* reportan un pico de desoves al medio día. Estos autores reportan la capacidad de desoves en las especies estudiadas: *P. maculatofasciatus* presentó un promedio de 1.5 días entre cada desove, mientras que en *P. nebulifer* el promedio es de 1.6 días y para *P. clathratus* el promedio es de 2.4 días. Los autores mencionan también que estos intervalos de desove pueden variar del inicio al final de la temporada del desove, sin existir una relación entre la talla de los ejemplares y la de frecuencia de los desoves.

Respecto a las modalidades reproductivas, Oda *et al.* (1993) confirman los resultados obtenidos con anterioridad: encuentran evidencia de seis organismos de *P. nebulifer* con tejido testicular y ovárico, considerando a esta especie como posible hermafrodita protogínico, con capacidad de transición sexual premaduracional y postmaduracional. Sin embargo, citando a Sadovy y Shapiro (1987), consideran que no hubo evidencia suficiente en considerar a la especie como hermafrodita protogínico al no encontrar oocitos en degeneración en los seis ejemplares mencionados. En este mismo trabajo reportan a un ejemplar de *P. maculatofasciatus* que presentó transformación sexual en condiciones de laboratorio mediante la inducción hormonal, considerándolo como una evidencia que apoyara las observaciones de Hastings (1989), quien identificó a la especie como hermafrodita protogínico.

Allen *et al.* (1995) realizaron un estudio de los hábitos reproductivos de *P. maculatofasciatus* frente a las costas de California. Entre sus resultados reportaron que, en términos del 50 % de la población analizada tanto para machos como para hembras, las hembras de la especie maduran antes del

primer año de vida y a una longitud de 155 mm de longitud estándar, mientras que los machos maduran al año y cuatro meses y una longitud de 180 mm, mencionando también que la reproducción de esta especie en la zona de estudio ocurre de junio a agosto. En este estudio no se presentan resultados acerca de la modalidad reproductiva de la especie.

Hovey y Allen (2000) presentan un amplio trabajo sobre los patrones reproductivos de *P. maculatofasciatus* en seis poblaciones a lo largo de las costas de California y la Península de Baja California. Entre lo más relevante de este trabajo, los autores mencionan que solo las poblaciones de Los Pulpos en el Golfo de California (México) y de Bahía de San Diego (E.U.) reunieron todas las condiciones de los criterios propuestos por Sadovy y Shapiro (1987) para ser considerados hermafroditas protogínicos, entre los cuales se destacó la presencia de 5 organismos en transformación sexual. Para las poblaciones de Bahía Anaheim y Newport (E.U.), reportan patrones estrictamente gonocóricos, mientras que para Guerrero Negro y Bahía Magdalena (México), consideran que la población presenta patrones mixtos, aunque hacen referencia a que el tamaño de muestra y el periodo de muestreo solo permiten presentar sus resultados como información preliminar. Estos autores concluyeron que los patrones reproductivos de las seis poblaciones estudiadas se encuentran en un intervalo que va del gonocorismo al hermafroditismo protogínico.

Por otro lado Lluch-Cota (1995), reporta la presencia de organismos en transición sexual. Sin embargo, no menciona un número preciso de ejemplares en transición sexual, además de que no presenta los criterios que considero para clasificarlos como organismos en transición. El autor señala que la transición puede ocurrir en organismos de tallas pequeñas, reportando un organismo en transición sexual de 67 mm de longitud patrón, con una media poblacional de 228 mm. Describe a la población del complejo lagunar Bahía Magdalena-Almejas con características de hermafroditismo protogínico, además de proporcionar otras características de la población como son los desoves en verano, con un periodo de desove que puede ocurrir de marzo a octubre. Aun cuando no presenta las tallas de la primera madurez, reporta las tallas mínimas en las que se encontraron ejemplares maduros: para las hembras el ejemplar maduro mas pequeño fue de 65 mm de longitud patrón, mientras que en los machos fue de 61 mm de longitud patrón.

En la Bahía de La Paz *P. maculatofasciatus* también ha sido objeto de estudio. Ochoa-Báez *et al.* (1992) y Avilés-Quevedo *et al.* (1994) mencionan que la reproducción se lleva a cabo entre enero y octubre, mientras que Sergio-Ferreira (1997) menciona que esto ocurre entre el invierno y finales de la primavera, aunque coinciden en que el máximo de reproducción ocurre entre febrero y mayo. Sergio-Ferreira (1997) describe también el crecimiento del oocito en las hembras de la especie en tres principales eventos: crecimiento primario, vitelogénesis inicial, vitelogénesis final y maduración, aunque utiliza una escala numérica en su descripción. Sin embargo, ninguno de los autores anteriormente mencionados hacen referencia a la descripción del ciclo gametogénico en los machos de *P. maculatofasciatus*, limitándose solo a describir los cambios en el índice gonadosomático.

J U S T I F I C A C I O N

Paralabrax maculatofasciatus es un pez relativamente abundante en las aguas costeras de la península de Baja California (Chávez y Arvizu 1972; Gutiérrez-Urbe 1987; Leija-Tristan y Castro-Aguirre 1991), sin embargo, esta especie no es objeto de una explotación a escala comercial, aunque se ha demostrado que las diferentes especies denominadas cabrillas alcanzan precios altos en el mercado local, considerándoseles especies de primera calidad. Lluch-Cota (1995) reconoce la misma problemática y menciona que la baja incidencia sobre las tallas comerciales en la pesca de esta especie, según la experiencia de los pescadores, es debido a la tendencia de los organismos más viejos a concentrarse en fondos profundos y rocosos, donde las artes de pesca utilizadas para su captura son inadecuadas.

Una alternativa para el aprovechamiento de este recurso fue el desarrollo de una biotecnología para el cultivo de esta especie. La implementación de las técnicas de cultivo propias para la especie, desarrolladas en el CICIMAR, demostraron que la cabrilla arenera reunía las características necesarias para el cultivo: adaptabilidad al cautiverio y al hacinamiento, aceptación de alimento inerte, la relativa facilidad de obtención de desoves espontáneos en sistemas cerrados mediante la manipulación fototérmica y la aceptación del producto para consumo humano. La obtención de desoves espontáneos resultó una gran ventaja para el abastecimiento de semilla, puesto que el cultivo no depende ya de la captura de semilla silvestre. La problemática en la que aun se encuentra el abastecimiento constante de semilla es que no se puede predecir con exactitud en que momento los reproductores proporcionaran desoves de calidad para iniciar el ciclo de cultivo. De aquí surge la necesidad de conocer más a fondo el proceso de maduración de las gónadas en esta especie y el proceso de desarrollo de las células sexuales tanto en machos como en hembras.

Los diferentes aspectos estudiados de la biología reproductiva de esta especie se han enfocado a determinar algunas cuestiones como periodos de reproducción, tallas mínimas reproductivas y tallas de transformación sexual, así como la influencia de factores ambientales (temperatura y fotoperíodo)

en la reproducción (Ochoa-Báez 1992; Rosales-Velázquez *et al.* 1992; Oda *et al.* 1993; Lluch-Cota 1995; Sergio-Ferreira 1997).

También se han hecho algunas descripciones del desarrollo gametogénico y la madurez gonádica únicamente en las hembras de la cabrilla arenera y otras especies de *Paralabrax*. Estos estudios presentan algunas inconsistencias en cuanto a la descripción del crecimiento del oocito y las escalas propuestas para la madurez gonádica. En el caso de los machos no se han realizado este tipo de descripciones tan detalladas, aún menos se ha propuesto una escala para la madurez gonádica. En este sentido, es necesario hacer una revisión de los trabajos ya realizados por otros investigadores y así complementar las descripciones hechas para esta especie.

Aunque han sido exitosos los resultados obtenidos en el desarrollo de esta biotecnología, aun hace falta conocer aspectos muy importantes sobre la biología reproductiva de la cabrilla arenera. La mejor manera de cubrir dichos aspectos es estudiando a los organismos silvestres, de los cuales se puede obtener mas información acerca de cómo ocurre el proceso reproductivo de forma natural. Dicha información será la base sobre la cual se podrán desarrollar o mejorar las tecnologías de cultivo, simulando las condiciones requeridas por la especie para una reproducción exitosa en cautiverio.

Por lo tanto, en este trabajo se planteó la posibilidad de hacer una descripción a nivel histológico del desarrollo gametogénico en ambos sexos, la evaluación de la actividad gonádica a lo largo del ciclo reproductivo, la propuesta de una escala de madurez gonádica y definir la modalidad reproductiva de la especie en la Bahía de La Paz, lo cual permitirá comparar los resultados obtenidos con estudios realizados por otros autores en otras áreas de estudio.

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE
CIENCIAS MARINAS
BIBLIOTECA
L.P. DE
DONDE

OBJETIVOS

Se estableció un objetivo general con sus particulares para poder cumplir con las metas establecidas en el presente trabajo.

OBJETIVO GENERAL.

Describir el desarrollo gametogénico y la actividad reproductiva de la cabrilla arenera *Paralabrax maculatofasciatus* en el medio natural, durante un ciclo anual.

OBJETIVOS PARTICULARES

Los objetivos particulares fueron los siguientes:

- Describir los cambios morfológicos durante el desarrollo del oocito, así como determinar las variaciones de los estadios ováricos durante el ciclo anual.

- Caracterizar los cambios en la actividad testicular, así como describir los estadios testiculares y el índice espermático durante el ciclo anual.

- Relacionar las variaciones de los factores ambientales (temperatura y fotoperíodo) con el desarrollo gametogénico en la cabrilla arenera durante el ciclo anual.

ÁREA DE ESTUDIO

La Bahía de La Paz es considerada la bahía más extensa de la costa oriental de la península de Baja California. Se ubica entre los paralelos 24° 07' y 24° 21' de latitud norte y entre los meridianos 110° y 17' y 110° 40' de longitud oeste. En su porción sur-oriental se encuentra una de menor tamaño denominada Bahía Falsa, con una ubicación de 24° 14' y 24° 16' de latitud norte y entre los meridianos 110° 18' 30'' y 110° 19' 10'' de longitud oeste. Se describe a esta bahía como un cuerpo lagunar de tipo costero, cárstico, el cual no presenta barreras físicas. Avilés-Quevedo et al (1994), mencionan las siguientes características: abertura de la bahía de aproximadamente 1.6 km, con profundidad media de 13 m y una profundidad variante en el canal principal de 7 a 9 m, temperaturas promedio anual de 24.3 °C, máxima de 30 °C en octubre y mínima de 20 °C en enero; salinidad entre 35 y 36 ppm; pH de 7.99 ± 0.2 y oxígeno disuelto entre 5.5 y 7.8 ml/l.

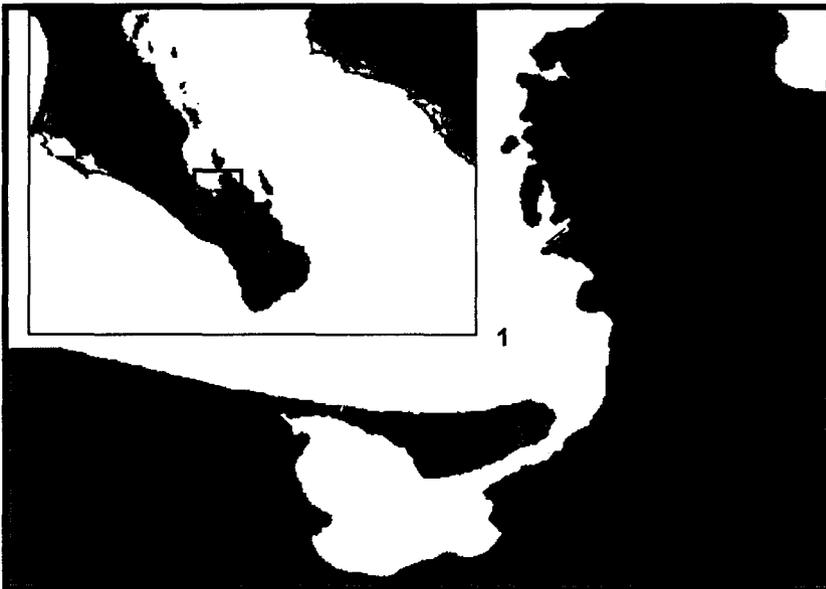


Figura 5. Área de estudio. Extremo sur de la Península de Baja California. Bahía de La Paz. (1), Bahía Falsa (2).

M A T E R I A L Y M E T O D O S

OBTENCIÓN Y PROCESAMIENTO DE MATERIAL BIOLÓGICO.

El trabajo de campo consistió en la recolecta mensual de peces vivos de diciembre de 1998 a diciembre de 1999, obteniendo un total de 210 ejemplares. Los peces fueron capturados en Bahía Falsa a una profundidad que varió entre los 8 y 13 metros de profundidad, entre las 9 y las 14 horas del día. Se utilizó la línea con anzuelo del número 12 como arte de pesca para la captura de los ejemplares. Cada organismo capturado fue anestesiado con 2-fenoxietanol (solución a 400 ppm, preparada con agua de mar). Se registraron los datos morfométricos al momento de la captura: longitudes patrón (LP) y total (LT) con un ictiómetro (± 1 mm) y el peso se registró con un dinamómetro marca OHAUS® de 1000 g (± 10 g).

Para determinar el sexo de los ejemplares capturados se realizaba una ligera presión en la parte ventral del organismo: en el caso de los machos maduros se observó la expulsión de semen y en las hembras maduras se observó la expulsión de oocitos. De no darse este resultado se practicaba la canulación, utilizando un catéter plástico de 20 cm de longitud, diámetro interno y externo de 0.9 y 1.3 mm respectivamente, obteniéndose en el caso de las hembras muestras de oocitos, mientras que en los machos el tamaño del poro genital no permite la entrada de la cánula. Todos los peces fueron sacrificados para obtener las muestras de gónada, las cuales fueron mantenidas en hielo para evitar deterioro del material recolectado mientras eran llevadas al laboratorio para su procesamiento. El tiempo transcurrido entre la obtención de las muestras y la fijación no fue mayor de 5 horas.

Se registro el peso de cada gónada en una balanza electrónica AND® (± 0.01 g). De todos los ejemplares se fijó uno de los lóbulos de la gónada en formalina al 10 % en solución reguladora de fosfatos. Las muestras de gónada fueron procesadas con la técnica histológica de inclusión en parafina. De cada gónada se tomo una porción de aproximadamente 6 mm de longitud en la parte media-anterior. Las piezas fueron lavadas cuidadosamente con agua corriente para eliminar el exceso de fijador y posteriormente se procedió a la deshidratación utilizando alcohol etílico en

concentraciones crecientes (80°, 96° y 100°) y en una solución 1:1 de alcohol absoluto-americlear. La transparentación se llevó a cabo utilizando americlear (Baxter Healthcare Co.). Posteriormente se pasó a parafina a 56 ° C (pF), realizando la inclusión definitiva con parafina a 60 °C (pF). Las inclusiones se cortaron a 5 µm aproximadamente en un micrótopo rotatorio American Optical modelo 820. Los cortes de los ovarios fueron teñidos utilizando la técnica de hematoxilina-eosina, mientras que para los cortes de los testículos se utilizó la técnica tricrómica de Mallory. Los cortes fueron montados de manera definitiva con cytoseal (Stephensen Scientific).

DESARROLLO GONÁDICO EN HEMBRAS

DISTRIBUCIÓN DE FRECUENCIA DE DIAMETROS DE OOCITOS

La estimación de la frecuencia de diámetros de los oocitos se obtuvo de la siguiente manera: se tomaron muestras de 0.035 g (fijadas en formalina al 10 % en solución reguladora de fosfatos), de seis hembras elegidas al azar entre los meses de diciembre, enero, febrero y marzo, puesto que en estos meses se encontraron hembras con ovarios en proceso de maduración o ya maduros. Cada muestra fue colocada en un porta-objetos dividido en campos de 5 X 5 mm, disgregándolos mecánicamente y distribuyéndolos por grupos en cada uno de los campos. Para evitar que los oocitos disgregados se deshidrataran y hubiera errores en las mediciones, se les agregó una solución de glicerina y agua (1:3). Las mediciones se realizaron utilizando el programa IMAGE PRO® para el análisis de imágenes digitalizadas, obteniendo los diámetros y contando el número total de oocitos en cada una de las muestras. El programa se calibró previamente, utilizando una micro-reglilla de 2 mm, donde cada subdivisión correspondía a 10 micras.

CARACTERIZACIÓN DEL DESARROLLO DEL OOCITO

Para la caracterización del crecimiento del oocito se utilizaron las preparaciones histológicas de las hembras empleadas para el análisis de la distribución de frecuencia de tallas de los oocitos, a fin de determinar los cambios morfométricos y morfológicos que en ellos ocurren durante su crecimiento y desarrollo. Se asignó una escala empírica con relación a la cantidad de vitelo presente en los oocitos, agrupándolos como oocitos sin vitelo, con poco vitelo, vitelo regular y vitelo abundante, de cada uno

de estos grupos se midió el diámetro de 40 oocitos elegidos al azar en toda la sección del corte. Se registró el diámetro promedio de los oocitos y estructuras tales como el núcleo, nucléolos, gránulos de vitelo, midiéndose también el espesor de la zona pelúcida, utilizando el microscopio compuesto con micrómetro ocular previamente calibrado.

Tomando como referencias las escalas propuestas por Wallace y Selman (1981), Hunter y Macewicz (1985), Tyler y Sumpter (1996) y Ochoa-Báez (1998) (Tabla 1), se asignaron las fases de crecimiento correspondientes, basándose en la presencia de estructuras que caracterizan a los diferentes estadios como son la posición del núcleo y la de los nucleolos dentro del primero, la formación de alvéolos corticales, la aparición de las inclusiones lipídicas, el crecimiento y proliferación de los gránulos de vitelo.

Tabla 1. Clasificación y nomenclatura de los diferentes estadios de desarrollo de los oocitos, según diferentes autores, correspondiente a la fase preovulatoria.

Wallace y Selman 1981	Hunter y Macewicz 1985	Tyler y Sumpter 1996	Ochoa-Báez 1998
Varias especies	<i>Engraulis mordax</i>	Varias especies	<i>Engraulis encrasicolus</i>
Oogonias	Oogonias		Oogonias
Crecimiento primario	Oocitos sin vitelo	Crecimiento primario	Perinúcleolar temprano
	Oocitos sin vitelo		Perinúcleolar tardío
Crecimiento secundario	Poco vitelo	Alvéolo cortical	Alvéolo cortical
	Poco vitelo	Inclusiones lipídicas	Inclusiones lipídicas
	Vitelo regular	Vitelogénesis	Vitelogénico temprano
	Abundante vitelo		Vitelogénico avanzado
			Vitelogénico terminal
Crecimiento terciario			
Maduración	Núcleo migratorio	Maduración	Hidratados tempranos
	Hidratados		Hidratados avanzados
	Hidratados		

También se buscaron algunos cambios morfológicos como fue el engrosamiento de la zona pelúcida, crecimiento y proteólisis de los gránulos de vitelo y la hidratación del oocito en la fase final de maduración. Debido a la técnica de inclusión utilizada fue difícil conservar la forma natural de los oocitos en hidratación final, razón por la que se utilizaron los oocitos preservados en formalina para determinar el diámetro promedio del oocito hidratado.

ESTADIOS OVÁRICOS

Se propuso la asignación de estadios ováricos (EO) siguiendo la propuesta de Ochoa-Báez (1998), donde el grado de madurez del ovario o EO es asignado por la presencia de los oocitos más desarrollados en la muestra. Se registraron la presencia de los folículos postovulatorios como indicadores del desove y las atresias masivas como evidencia de reabsorción de los gametos sexuales no desovados durante la temporada. Sin embargo, es importante mencionar que tanto los folículos postovulatorios como las atresias no son considerados como un estadio de madurez ovárica.

DESARROLLO GONÁDICO EN MACHOS

MADURACION Y ACTIVIDAD TESTICULAR

En los machos de la cabrilla arenera se realizó una caracterización de la actividad testicular durante el ciclo reproductivo. Se registraron los cambios histológicos que ocurren durante la espermatogénesis. Se tomaron como referencia los trabajos de Stoumboudi *et al.* (1993) quienes utilizaron la técnica de tinción tricrómica de Mallory para evaluar el índice espermático, y el de Grier y Taylor (1998) que utilizaron la misma técnica de tinción para la descripción del crecimiento del testículo en *C. undecimalis*. Dadas las características de coloración proporcionados por la técnica tricrómica de Mallory, se comprobó que las primeras fases de desarrollo de las células sexuales, que comprende desde la fase de espermatogonias hasta espermatocitos secundarios, se tiñen de color azul, a lo que se llamó la parte inactiva del tejido, y que las fases más desarrolladas, que comprenden desde la fase de espermátides hasta la fase de espermatozoides maduros, se tiñen de color ocre, las cuales se denominaron como tejido activo, por ser estas las más próximas a la maduración.

Hecha la diferenciación entre tejido inactivo y activo, se realizó una serie de muestreos en las preparaciones histológicas, utilizando la desigualdad de Tchevychev para estimar la proporción de tejido inactivo y activo en el testículo y determinar el tamaño de muestra requerido. Para la digitalización de los campos observados se uso un microscopio ZEISS Axioskop 50 acoplado a una cámara de vídeo SONY modelo DXC-151A, a un aumento de 400 X. Los campos observados, que fueron seleccionados de forma aleatoria, se capturaron y almacenaron utilizando el programa de Adobe Premiere versión 4.0 para Windows. Se analizaron 32 imágenes por cada muestra de testículo, utilizando la cuadrícula del programa de Corel Photo-paint versión 7, además de utilizar las herramientas de ajuste de imagen del programa para realzar el contraste de las imágenes. Las proporciones se obtuvieron en términos de porcentaje de área ocupada por cada tejido, con lo cual se determino el grado de madurez en cada organismo.

Basándose en las observaciones realizadas, se procedió a asignar el estadio testicular (ET), tomando como referencia los trabajos realizados por Grier (1981), Quintio *et al* (1988), Stomboudi *et al* (1993) y Grier y Taylor (1998), quienes proponen diferentes clases testiculares de acuerdo a la presencia de los diferentes estadios de las células sexuales y su presencia en el testículo, así como cambios que se dan en la morfología del mismo (Tabla 2). La terminología, en cuanto a las estructuras testiculares se refiere, fue tomada de los trabajos realizados por Hastings (1989) y Lluch-Cota (1995).

ORGANISMOS EN TRANSICIÓN SEXUAL

La determinación de los organismos en transición sexual fue realizada mediante el análisis de las preparaciones histológicas de machos y hembras. Se consideraron organismos en transición sexual a aquellos organismos que presentaran los criterios propuestos por Sadovy y Shapiro (1987) en la estructura gonádica, para organismos hermafroditas protogínicos. Dichos criterios son los siguientes: permanencia del lumen ovárico en testículos, senos espermáticos en las hembras, presencia de atresias o cuerpos amarillos y la presencia de especímenes que presenten tejido ovárico y testicular de manera simultanea, siendo este último el criterio definitivo, puesto que hace evidente el proceso de

transformación sexual. Una vez identificados los organismos con gónadas en transición, se realizó una descripción de los cambios que se observaron en cada organismo identificado como transformante.

Tabla 2. Clasificación de las diferentes clases de madurez testicular en dos especies de teleósteos.

Clases de madurez	Grier, 1981 <i>Mugil cephalus</i>	Grier y Taylor, 1998 <i>Centropomus undecimalis</i>
I	Proliferación de espermatogonias	Regresión. Presencia de espermatogonias primarias y secundarias.
II	Recrudescencia temprana. Espermatogonias y espermatocitos presentes.	Maduración temprana. Presencia de espermatocistos
III	Recrudescencia media. Todos los estadios de desarrollo del esperma presente	Maduración media. Comienza la maduración del esperma, las espermatogonias primarias ya no se observan en el epitelio germinal.
IV	Recrudescencia tardía. Túbulos llenos con esperma, el número de cistos declina	Maduración final. Los lóbulos comienzan a llenarse con esperma. La presencia de un epitelio germinal discontinuo al final de los lóbulos marca la diferencia entre esta clase y la anterior.
V	Maduración funcional. Túbulos llenos con esperma	Regresión. Decece el número de espermatocistos y reduce la producción de esperma, presencia de centros melanomacrófagos
VI	Postdesove	

COMPOSICIÓN DE TALLAS, ÍNDICE GONADOSOMÁTICO E ÍNDICE GONÁDICO RELATIVO POR SEXOS

Se realizaron los análisis de distribución de tallas por sexo con intervalos de 10 mm, obteniéndose el número de organismos en un intervalo de talla para cada sexo. Con los datos que se obtuvieron del peso de los organismos y de las gónadas, se calcularon los índices gonadosomático (IGS) y gonadosomático relativo (IGR) (Erickson *et al*, 1985), utilizando las siguientes formulas:

$$\text{IGS} = \frac{W_g}{W_t} \times 100$$

Donde:

IGS= índice gonadosomático

Wg= peso de la gónada

Wt= peso total del organismo

$$\text{IGR} = \frac{\alpha_1 W}{S^\beta}$$

Donde:

IGR= índice gonádico relativo

W= peso de la gónada

S= longitud patrón o peso del organismo

α_1 y β parámetros para cada estadio de la gónada

En el caso del IGR fue necesario clasificar a los ejemplares de acuerdo a su estadio gonádico, ya que los valores de α y β se obtuvieron para cada estadio a partir de la regresión del logaritmo natural del peso de la gónada o la longitud del pez contra el peso del pez menos el peso de la gónada ($\ln W_g$ o $\ln LP$ vs $\ln W_p - W_g$), donde α es la ordenada al origen y β es la pendiente. Se aplicaron ambas regresiones para definir las variaciones del IGR durante el periodo de estudio en ambos sexos.

FACTORES AMBIENTALES (TEMPERATURA Y FOTOPERÍODO)

Se obtuvieron los datos de la temperatura superficial del agua en cada recolecta de organismos, a una profundidad aproximada de 2 metros, utilizando un termómetro de cubeta (± 1 °C), mientras que los datos de fotoperiodo para la zona de estudio se obtuvieron del programa MAR VO.32 desarrollado por el departamento de Oceanografía Física del CICESE (Anónimo, 2001) tomando el promedio mensual por mes de muestreo. Con estos datos se buscó establecer una relación entre estos dos parámetros ambientales y la actividad reproductiva de la cabrilla arenera a lo largo del ciclo reproductivo.

MÉTODOS ESTADÍSTICOS

Se verificó la normalidad de la distribución y la homocedasticidad de los diferentes grupos de datos. Se utilizó el ANDEVA de una vía para comparar los estadios de crecimiento del oocito utilizando como variable el diámetro de los oocitos. Se aplicó el ANDEVA a las medias mensuales de IGS ($p < 0.05$).

En ambos casos se aplicó una prueba de Tukey para muestras desiguales para detectar las diferencias entre las medias. Para comparar las medias mensuales de la longitud patrón dentro de cada sexo, así como las diferencias de las medias totales entre sexos se utilizó el ANDEVA de una vía ($p < 0.05$). Se aplicó la correlación de Pearson para determinar la relación entre la actividad gonádica de ambos sexos y los factores ambientales (temperatura y fotoperiodo). Las pruebas estadísticas se realizaron utilizando el programa STATISTICA (ver. 5.5).

RESULTADOS

CARACTERÍSTICAS DE LOS EJEMPLARES RECOLECTADOS

Las tallas de los organismos capturados fluctuaron entre los 135 y 264 mm LP. El intervalo de tallas en las hembras fue de 135 a 251 mm, mientras que para los machos el intervalo fue de 144 a 264 mm. En la figura 6 se observa que las hembras presentaron una frecuencia mayor por debajo de los 200 mm de longitud patrón, mientras que en tallas superiores a los 210 mm son más frecuentes los machos, aunque es posible encontrar organismos de ambos sexos en casi todos los intervalos de tallas.

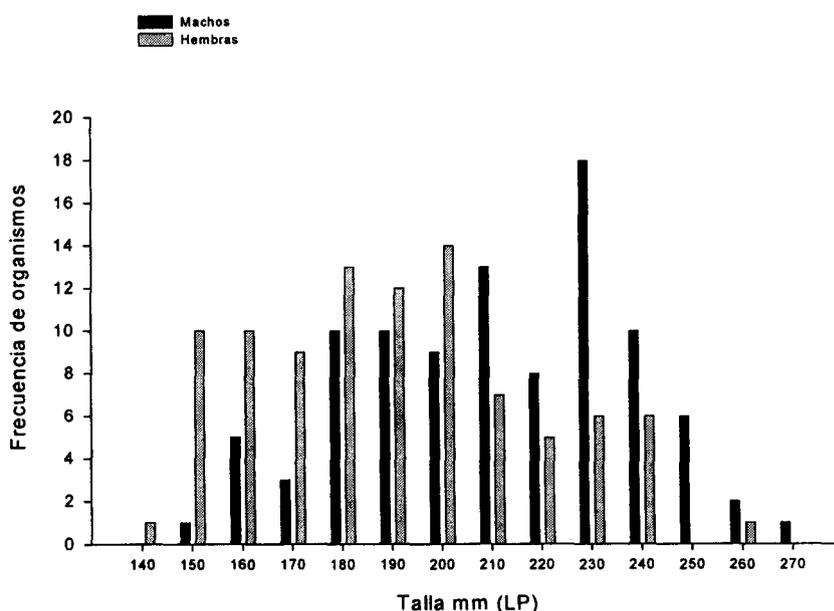


Figura 6. Frecuencia de la distribución de tallas en machos y hembras capturados durante el periodo de muestreo (n = 210).

Al analizar la longitud patrón promedio de los machos y hembras capturados se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$). La talla promedio de los machos fue de 208.4 ± 28.4 mm LP y la de las hembras fue de 188.1 ± 27.6 mm LP. Esta diferencia entre la longitud patrón de cada sexo se hace más evidente de diciembre a marzo, además de los meses de mayo, octubre y noviembre (anexo 1).

Durante el periodo de muestreo se observaron diferencias significativas ($P < 0.05$) de la LP promedio mensual en las hembras (figura 7 A). Durante los meses de mayo, junio y julio se capturaron las hembras de mayor tamaño, correspondiendo la LP promedio máxima al mes de mayo (227.1 ± 21.5 mm), mientras que la talla promedio mínima se encontró en febrero (159.2 ± 17.4 mm). En el caso de los machos no se encontraron diferencias significativas entre las tallas promedio mensual (figura 7 B).

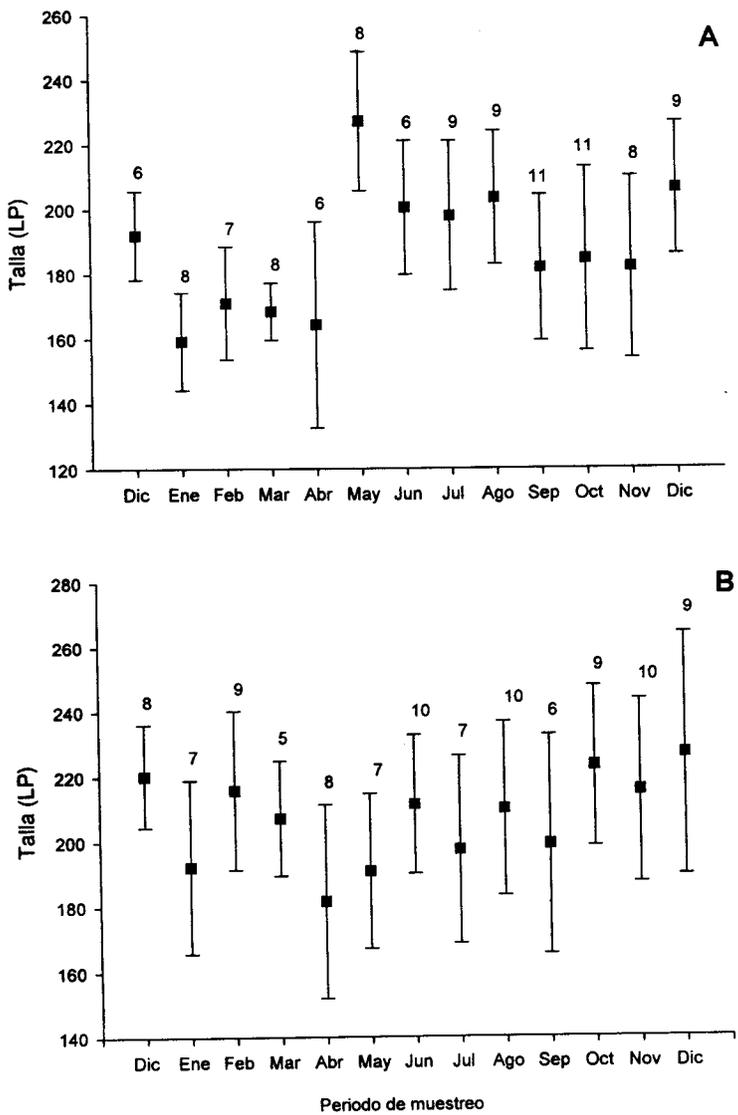


Figura 7. Tallas promedio mensual en hembras (A) y machos (B). El número en la parte superior de barra de la desviación estándar representa el número de organismos capturados.

FACTORES AMBIENTALES

Se observó que en la zona existen dos periodos muy marcados en la temperatura del agua para la zona de muestreo: el primero que comprendió de diciembre de 1998 a junio de 1999, en el cual la temperatura superficial del agua no alcanzó mas allá de los 25 °C, y un segundo que va de julio a noviembre de 1999, donde la temperatura llegó los 29 °C. La temperatura mínima registrada durante el muestreo fue de 21 °C en febrero y la máxima de 29 °C en agosto y septiembre. Para la zona de muestreo el promedio mas alto de horas luz se presenta en el mes de junio (13 horas 36 minutos de radiación), mientras que el promedio mas bajo ocurre en diciembre (10 horas 40 minutos de radiación). Como puede observarse en la figura 8, el calentamiento del agua en la zona de estudio ocurre dos meses después de que se ha presentado la máxima radiación solar, decreciendo la temperatura superficial del agua conforme se reduce la cantidad de horas luz.

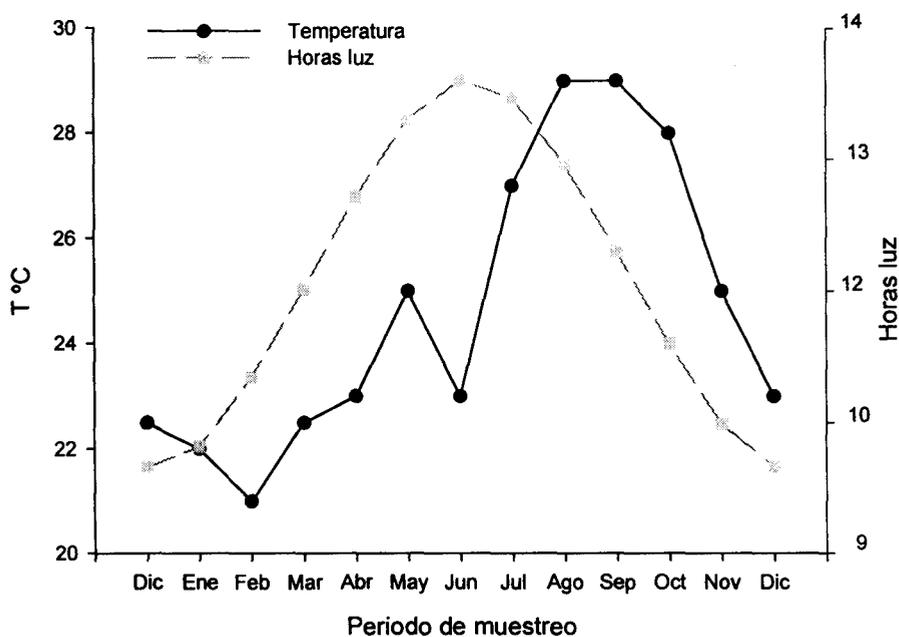


Figura 8. Variaciones de temperatura superficial del agua y horas promedio de luz en la zona de estudio. Se presentan los valores de la temperatura en la fecha de muestreo y el promedio mensual en las horas luz de diciembre de 1998 a diciembre de 1999.

CRECIMIENTO DEL OOCITO

Se describieron tres fases de crecimiento de los oocitos: en la fase de crecimiento primario se incluyeron las oogonias y oocitos perinúcleolares; en el crecimiento secundario los estadios de alvéolo cortical, inclusiones lipídicas y la vitelogénesis, y finalmente la maduración-hidratación. En cada fase se registraron los cambios morfométricos que se dieron durante el desarrollo del oocito (Tabla 3).

CRECIMIENTO PRIMARIO

OOGONIAS

Las oogonias correspondieron a la primera fase, se localizaron en el epitelio germinal formando pequeñas agrupaciones o nidos, su forma es esférica, con escaso citoplasma y un núcleo central que ocupa casi toda la célula (figura 9 A). En la coloración de hematoxilina-eosina adquieren una coloración azul.

ESTADIO DE OOCITOS PERINUCLEOLARES

En este estadio los oocitos tienen una forma mas o menos poligonal por efecto del tratamiento, su diámetro va de los 8 a 104 μm (promedio de $70.1 \pm 12.6 \mu\text{m}$, $n = 187$). El citoplasma es más abundante que en el estadio anterior. La proporción núcleo-citoplasma disminuye. Presentan núcleo esférico ($33.8 \pm 7.7 \mu\text{m}$), con 6 a 8 nucléolos ($7.9 \pm 0.2 \mu\text{m}$) de forma esférica, localizados en la periferia del núcleo (figura 9 B y C). Los oocitos en este estadio son basófilos. Al final del estadio perinúcleolar los nucléolos pierden su forma esférica, se tornan ovoides y se encuentran más cerca de la periferia del núcleo.

CRECIMIENTO SECUNDARIO

En esta fase de crecimiento se incluyeron los estadios de alvéolo cortical, inclusiones lipídicas y vitelogénesis, siendo esta ultima etapa en donde se registraron los cambios más notables en el desarrollo del oocito.

Tabla 3. Características diagnosticas de los oocitos durante los diferentes estadios de desarrollo en *Paralabrax maculatofasciatus*.

Estadio Ovárico	Fase de Crecimiento	Estadios de desarrollo del oocito	Diámetro (µm)	Descripción Histológica
I	Crecimiento primario	Oogonia	---	Células localizadas en el epitelio germinal formando nidos (figura 9 a).
		Perinúcleolar	70	Oocitos de forma poligonal, núcleo ($33.8 \pm 7.7 \mu\text{m}$) con 6 o más nucleolos periféricos (figuras 9 b y c).
II	Crecimiento secundario	Alvéolo Cortical	130	Oocitos de formas mas o menos esféricas, incremento en el diámetro del núcleo ($65.4 \pm 9.8 \mu\text{m}$) con nucleolos periféricos, presencia de los alvéolos corticales como pequeñas inclusiones en la periferia del oocito (figura 10).
		Inclusiones lipídicas	185	Presencia de inclusiones lipídicas cerca del núcleo, se observa la zona radiata y los primeros gránulos de vitelo en la parte media del oocito (figura 11).
		Vitelogénesis	322	Vitelogénesis inicial, incremento del diámetro del núcleo ($102.7 \pm 11.2 \mu\text{m}$), vesículas de lípidos rodeando el núcleo, abundantes gránulos de vitelo ($4.3 \pm 0.1 \mu\text{m}$), la zona radiata es mas gruesa ($3.1 \pm 0.2 \mu\text{m}$) (figura 12).
			480	Vitelogenesis final, no hay cambios notables en el diámetro del núcleo, pero adquiere una forma estrellada, los gránulos de vitelo son mas abundantes e incrementan su diámetro ($8.8 \pm 2.0 \mu\text{m}$), la zona radiata es mas gruesa ($6.2 \pm 0.2 \mu\text{m}$) y se observan fácilmente las estrías (figura 13).
III	Hidratación-maduración	Hidratación-maduración	793	Se presenta la migración del núcleo hacia el polo animal. En la hidratación inicial los gránulos de vitelo comienzan a fusionarse, y al final de la hidratación se disuelven por completo. La zona radiata se distiende por la acumulación de agua (figuras 14 y 15).

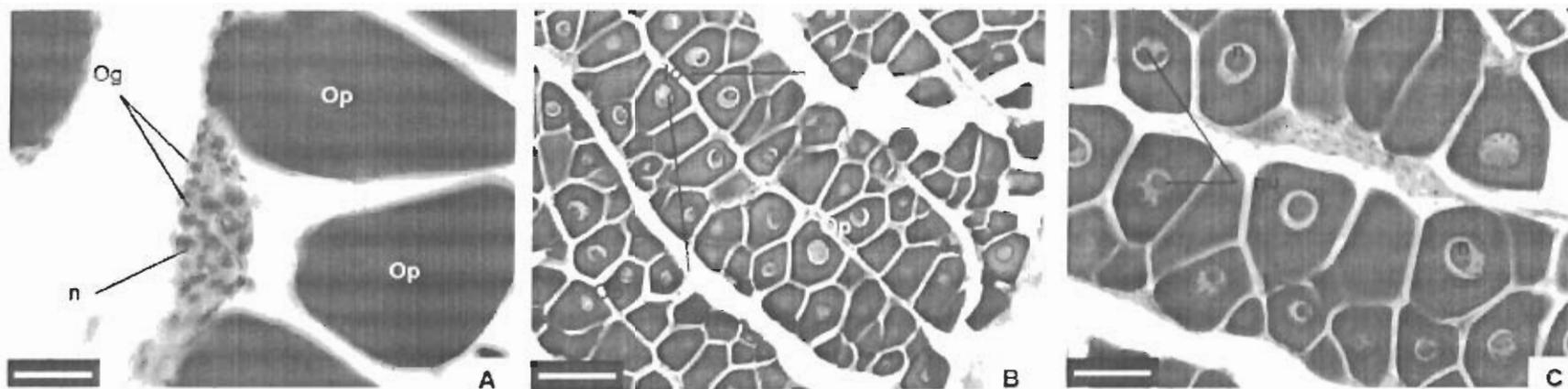


Figura 9. Micrografía del ovario de *Paralabrax maculatofasciatus*. A) Se observa un nido de Oogonias (Og) con núcleo (n) y oocitos perinucleolares (Op) 1000X. Barra = 20 μ m. B) Oocitos perinucleolares (Op). Se puede observar su forma y la presencia del lumen ovárico (lo). 200X. Barra = 100 μ m. C) Disposición de los nucléolos (nu) en el núcleo (n) de los oocitos perinucleolares. 400X. Barra 50 μ m. Técnica Hematoxilina-Eosina.

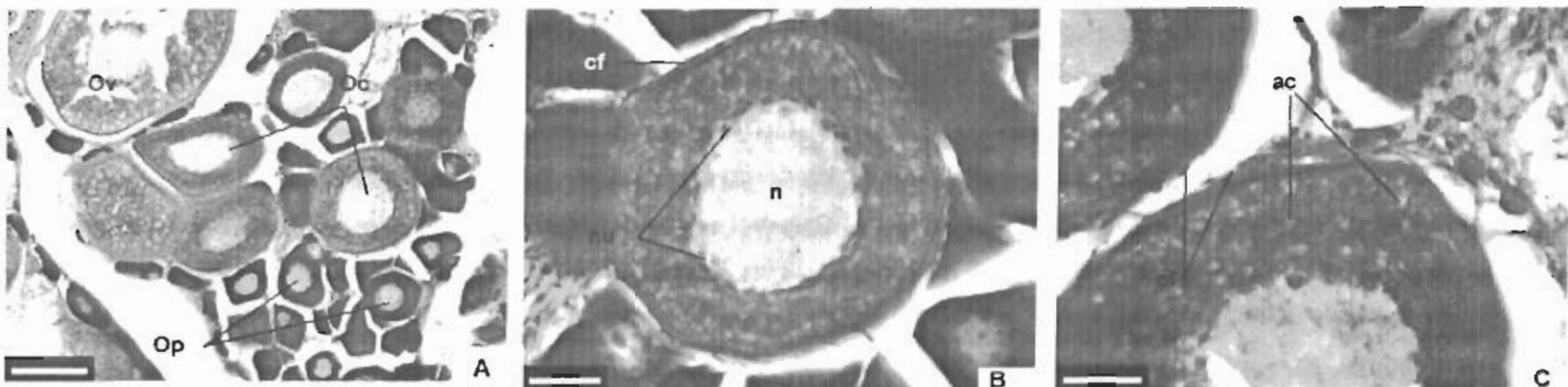


Figura 10. Micrografía del ovario de *Paralabrax maculatofasciatus* con oocitos en estadio de alvéolo cortical. A) Grupo de oocitos en diferentes estadios. Oocitos vitelogénicos (Ov), oocitos en alvéolo cortical (Oc), oocitos perinucleolares (Op). 200 X. Barra = 100 μ m. B) Oocito en alvéolo cortical. Se aprecian las capas foliculares (cf), núcleo (n) y los nucléolos (nu). 600X. Barra = 30 μ m. C) Oocito en alvéolo cortical. Se pueden apreciar las capas foliculares (cf) y los alvéolos corticales (ac) en el ooplasma. 1000X. Barra = 20 μ m. Técnica Hematoxilina-Eosina.

ESTADIO DE ALVEOLO CORTICAL E INCLUSIONES LIPIDICAS

Los oocitos en estadio de alvéolo cortical tuvieron diámetro que va de los 88.3 a 181.6 μm (promedio de $130.1 \pm 20.6 \mu\text{m}$, $n = 129$). En este estadio el núcleo presentó un diámetro promedio de $65.4 \pm 9.8 \mu\text{m}$ conservando su forma esférica y presentando algunos nucléolos de forma ovoide en la periferia del núcleo (figura 10 B). El ooplasma se observó menos denso que en el estadio anterior, pero siguieron siendo basófilos a la tinción. Los alvéolos corticales, localizados en la parte más cercana a la incipiente zona radiata, se observaron como pequeños cuerpos esféricos, observándose también la presencia de las células foliculares (figura 10 C).

En el estadio de inclusiones lipídicas los oocitos tienen un diámetro que va de los 130.1 a 250.2 μm (promedio de $185.3 \pm 31.1 \mu\text{m}$, $n = 102$). No se observan entre este estadio y el anterior, cambios notables en los diámetros del núcleo y de los nucléolos. En el ooplasma, que ya es más abundante y aun de tinción basófila, se pueden apreciar los primeros gránulos de vitelo. Este estadio se caracteriza por la presencia de vesículas de lípidos que se apreciaron como espacios vacíos en el corte, debido a que durante el proceso histológico la mayoría de los lípidos son eliminados por los solventes utilizados. La zona radiata es más evidente, al igual que las células foliculares (figura 11).

ESTADIO DE VITELOGENESIS

En este estadio se dieron los cambios más notables durante el crecimiento del oocito. Durante la vitelogénesis inicial, el oocito alcanzó un diámetro promedio de $322.0 \pm 32.7 \mu\text{m}$ ($n = 189$), el núcleo de forma esférica alcanzó un diámetro de $102.7 \pm 11.2 \mu\text{m}$, y se encontró rodeado de vesículas de lípidos con poca afinidad a los colorantes empleados. Los nucléolos, de forma esférica, tuvieron un diámetro de $7.8 \pm 0.1 \mu\text{m}$. Los gránulos de vitelo, de forma esférica, que se observaron ya desde el estadio de inclusiones lipídicas, presentaron un diámetro promedio de $4.3 \pm 0.1 \mu\text{m}$, encontrándose los de mayor diámetro en la porción media entre la zona radiata y el núcleo. Presentan una gran afinidad acidófila. La zona radiata tuvo un espesor promedio de $3.1 \pm 0.2 \mu\text{m}$, observándose claramente las secciones externa e interna de la zona radiata, que presentan diferente coloración (figura 12).

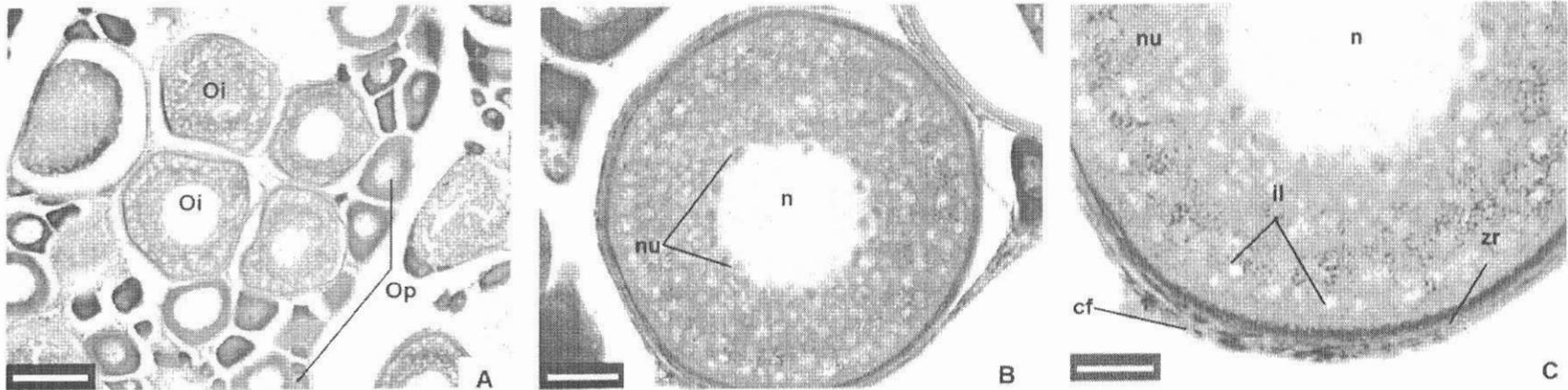


Figura 11. Micrografía del ovario de *Paralabrax maculatofasciatus* con oocitos en estado de inclusiones lipídicas. A) Grupo de oocitos en diferentes estadios. Oocitos con inclusiones lipídicas (Oi), oocitos perinucleolares (Op). 200X. Barra = 20 μ m. B) Oocito con inclusiones lipídicas. Se observa el núcleo (n) y la disposición de los nucléolos (nu). 600X. Barra = 30 μ m. C) Oocito con inclusiones lipídicas. Se observa parte del núcleo (n), los nucléolos (nu), las inclusiones lipídicas (il), la zona radiata (zr) y las células foliculares (cf). 1000X. Barra = 20 μ m. Técnica Hematoxilina-Eosina.

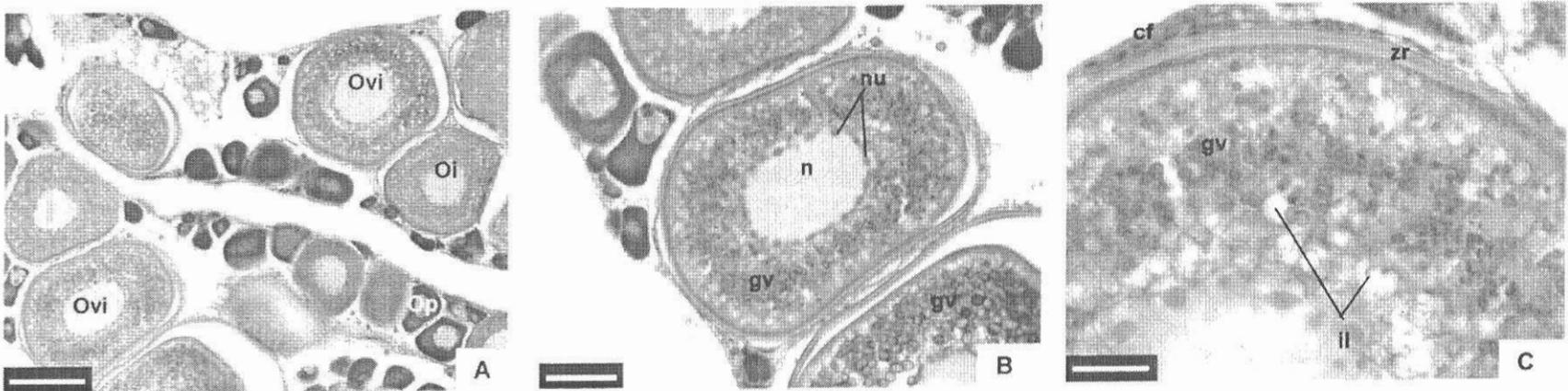


Figura 12. Micrografía del ovario de *Paralabrax maculatofasciatus* con oocitos en vitelogénesis inicial. A) Grupo de oocitos en diferentes estadios. Oocitos vitelogénicos iniciales (Ovi), oocitos perinucleolares (Op) y oocitos con inclusiones lipídicas (Oi). 200 X. Barra = 100 μ m. B) Oocito en vitelogénesis inicial. Se observa el núcleo (n), los nucléolos (nu), y los gránulos de vitelo (gv). 600X. Barra = 30 μ m. C) Sección de oocito en vitelogénesis inicial. Se pueden observar los gránulos de vitelo (gv), la zona radiata (zr), las inclusiones lipídicas (il) y las células foliculares (cf). 1000X. Barra = 20 μ m. Técnica Hematoxilina-Eosina.

En la vitelogénesis final el oocito alcanza un diámetro de $480.0 \pm 56.5 \mu\text{m}$ ($n = 80$), el núcleo no varía en tamaño pero adquiere una forma estrellada por su borde irregular. El aspecto del borde estrellado del núcleo se debe a la acumulación de vesículas de lípidos que darán origen a la gota de lípidos durante el núcleo migratorio. Los nucléolos se observaron en la periferia del núcleo.

Al final de la vitelogénesis los gránulos de vitelo ocuparon todo el espacio citoplasmático (figura 13 B), y su diámetro promedio fue de $8.8 \pm 2.0 \mu\text{m}$. Los gránulos de vitelo presentaron una fuerte afinidad al colorante ácido. La zona radiata tiene un espesor de $6.9 \pm 0.2 \mu\text{m}$, y en esta etapa son más evidentes la zona radiata interna y externa, así como las estrías (figura 13 C).

ESTADIO DE HIDRATACION Y MADURACION

El estadio de hidratación en esta especie inició al momento en que ocurre la migración del núcleo hacia el polo animal. La presencia de vesículas de lípidos alrededor del núcleo, lo que le confiere a este último el aspecto estrellado, y la desaparición de la membrana nuclear (figura 14), marcan el inicio de la migración nuclear. El lugar que antes ocupaba el núcleo fue ocupado por una vesícula de origen lipídico, que se observó como un espacio vacío en el centro del oocito (figura 15 A), que fue un efecto de la técnica de inclusión utilizada. Los gránulos de vitelo comenzaron a fusionarse para formar vesículas que aumentaron su tamaño conforme se daba la proteólisis del vitelo. Al parecer la fusión de los gránulos de vitelo no ocurre de manera simultánea en todo el oocito. Los gránulos comienzan a fusionarse en la zona opuesta a la que ha migrado el polo animal. La zona radiata y las células de la granulosa se distienden por la acumulación de agua en el oocito (figura 15 B y C).

En la hidratación avanzada el oocito alcanzó su máximo desarrollo. El vitelo se encontró completamente fusionado, sin observarse inclusiones de ningún tipo en el ooplasma. La zona radiata se distendió por la incorporación de agua, al igual que las células foliculares. El oocito en hidratación avanzada tuvo un diámetro promedio de $793.7 \pm 74.5 \mu\text{m}$. Es de aspecto completamente traslucido y se puede observar fácilmente la gota de aceite al observarse al estereomicroscopio.

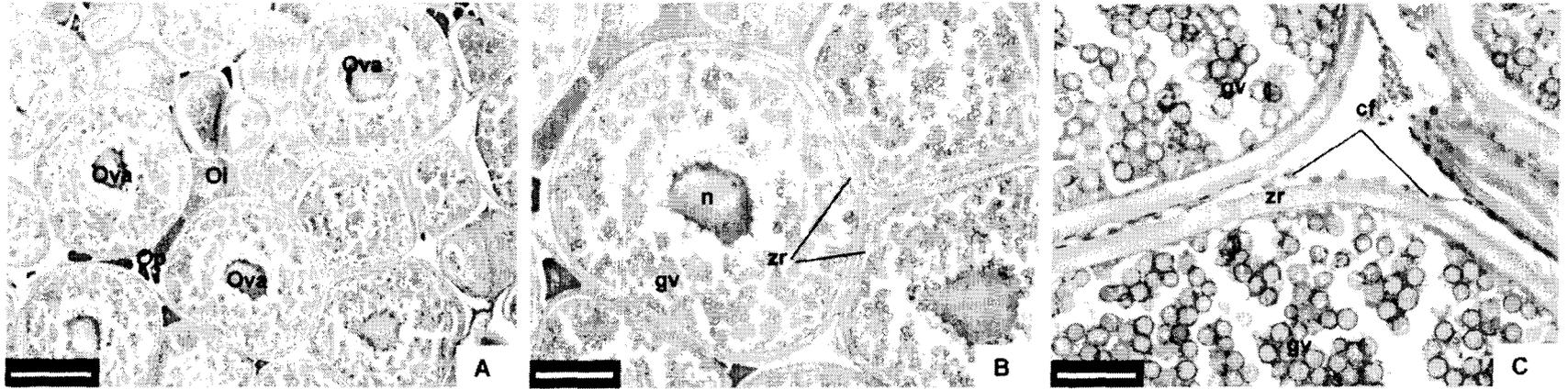


Figura 13. Micrografía del ovario de *Paralabrax maculatofasciatus* con oocitos en vitelogénesis avanzada. A) Grupo de oocitos en diferentes estadios. Oocitos vitelogénicos avanzados (Ova), Oocitos perinucleolares (Op), oocitos con inclusiones lipídicas (Oi). 100X. Barra = 200 μm . B) Oocitos en vitelogénesis avanzada. Se observa el núcleo de forma estrellada (n), los gránulos de vitelo (gv), y la zona radiata (zr). 200X. Barra = 100 μm . C) Sección de oocito en vitelogénesis avanzada. Se observan la zona radiata (zr), las células foliculares (cf) y los gránulos de vitelo (gv). 1000X. Barra = 20 μm . Técnica Hematoxilina-Eosina.

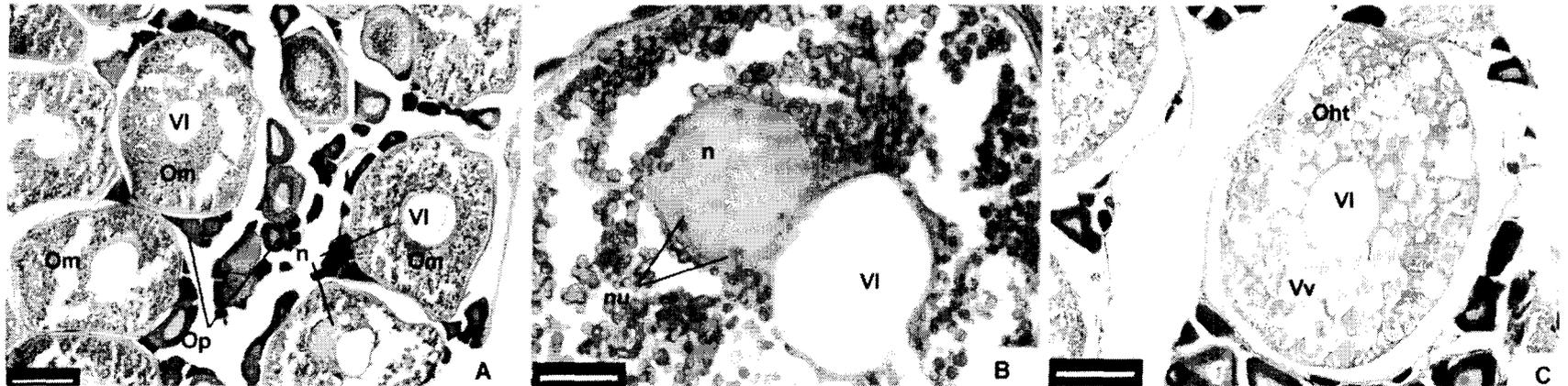


Figura 14. Micrografía del ovario de *Paralabrax maculatofasciatus* con oocitos en hidratación inicial. A) Oocito con núcleo migratorio (Om) y oocitos perinucleolares (Op). Se aprecia la gota de lípido (VI) en el centro del oocito y restos del núcleo (n). 100X. Barra = 150 μm . B) Sección de oocito en núcleo migratorio. Se observa el núcleo (n) desplazado con los nucleolos (nu) y la gota de lípidos (VI). 400X. Barra = 50 μm . C) Oocito en hidratación temprana (Oht). Se aprecian las vesículas de vitelo (Vv) y la gota de lípidos (VI) en el centro del oocito. 200X. Barra = 100 μm . Técnica Hematoxilina-Eosina.

FOLICULOS POSTOVULATORIOS Y ATRESIAS.

Los folículos postovulatorios (FPO) se observaron como estructuras de forma irregular, como resultado de la ovulación. Solo fueron registrados los FPO recientes como indicadores del desove. Los FPO se observaron como grupos de células foliculares en un arreglo intrincado y con un lumen central visible (figura 16), sin presentar aún degeneración aparente de las células. Las atresias no se presentaron únicamente en oocitos en maduración final, sino que también fueron observados oocitos atrésicos en vitelogénesis inicial y en oocitos perinúcleolares (figura 17). En los oocitos en vitelogénesis, la atresia se manifestó inicialmente con el rompimiento de la zona radiata, que presenta un aspecto discontinuo por la penetración de las células foliculares al interior del oocito, ya que durante la atresia dichas células se hipertrofian y adquieren función fagocitaria. En oocitos en atresia avanzada, la zona radiata no se observó, y se presentó una desorganización del citoplasma y la desintegración del núcleo, reabsorbiendo el contenido del oocito. En el caso de los oocitos perinúcleolares solo se observó una desorganización citoplasmática el cual presentaba un aspecto de vesículas grandes dentro del oocito.

DISTRIBUCION DE FRECUENCIA DE DIAMETROS DE OOCITOS

La distribución de frecuencias de diámetros de oocitos para cada hembra se presenta en la figura 18. Las figuras A y B corresponden a dos hembras en las cuales no se encontró el grupo de oocitos maduros o hidratados. En la hembra A, el grupo dominante (400–550 μm) representa a oocitos que se encontraban en estadio de vitelogénesis, y que correspondieron al 62 % de la muestra, pudiéndose observar también un grupo de oocitos que se encontraban en hidratación inicial (550-700 μm). Para la hembra B los dos grupos más notables corresponden a oocitos en vitelogénesis inicial (250 a 400 μm) y oocitos en proceso de hidratación (550-700 μm). En las otras hembras (C, D, E y F) se puede observar que dominan dos grupos de oocitos: el primer grupo correspondería a oocitos en un periodo ya sea de vitelogénesis inicial o avanzada (250-550 μm), y el segundo grupo en el que se encuentran los oocitos próximos al desove, esto es oocitos maduros (700-900 μm), notablemente separados del resto de los demás oocitos y que representan entre el 11 y 24 % de la muestra.

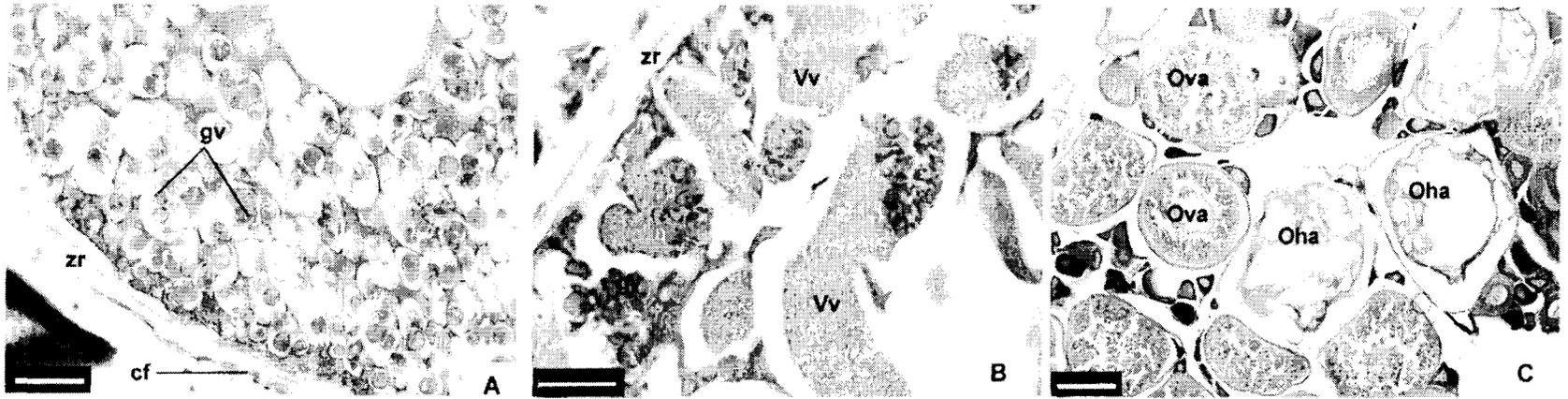


Figura 15. Micrografía del ovario de *Paralabrax maculatofasciatus* con oocitos en hidratación. A) Sección de oocito en hidratación temprana. Se observa la zona radiata (zr), los gránulos de vitelo (gv) y las capas foliculares (cf). 600X. Barra = 30 μ m. C) Sección de oocito en hidratación temprana. Se observan algunos gránulos de vitelo (gv), vesículas de vitelo (Vv) y la zona radiata (zr). 1000 X. Barra = 20 μ m. C) Oocitos en hidratación avanzada (Oha) y oocitos vitelogénicos avanzados (Ova). Se puede apreciar que el vitelo está completamente fusionado. 100X. Barra = 150 μ m. Técnica Hematoxilina-Eosina.

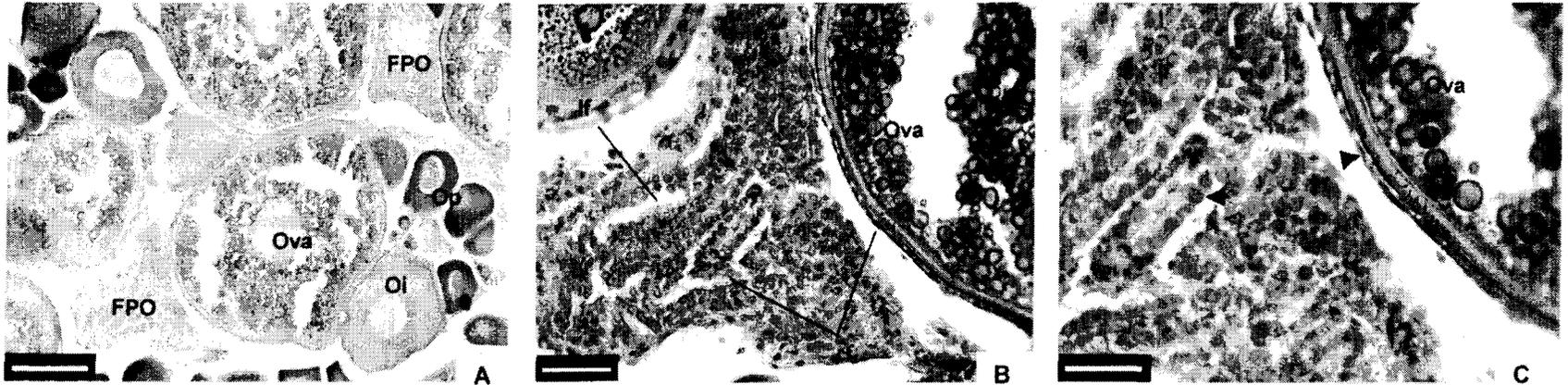


Figura 16. Micrografía de ovario de *Paralabrax maculatofasciatus* con folículos postovulatorios. A) Folículos postovulatorios (FPO), oocitos vitelogénicos avanzados (Ova), oocitos perinucleolares (Op) y oocitos con inclusiones lipídicas (Oi). 200 X. Barra = 100 μ m. B) Folículo postovulatorio. Se observa el lumen del folículo (lf) y las células foliculares (cf) en el oocito (Ova). 600X. Barra = 30 μ m. C) Sección del FPO. Se observan los núcleos de las células (\blacktriangleright) en el FPO y en una sección de un oocito vitelogénico avanzado (Ova). 1000X. Barra = 20 μ m. Técnica Hematoxilina-Eosina.

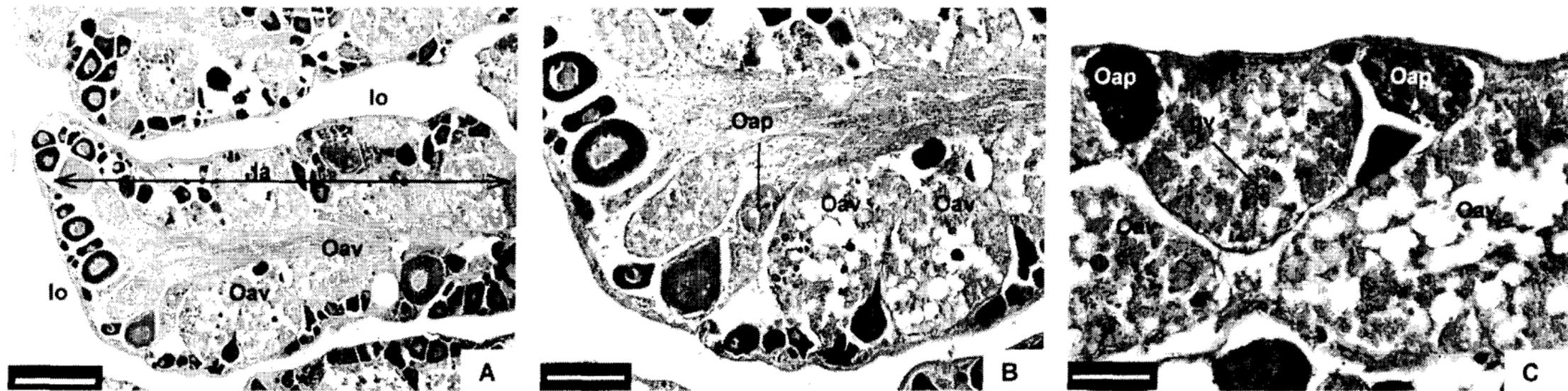


Figura 17. Micrografía de ovario de *Paralabrax maculatofasciatus* en atresia masiva. A) Sección del ovario donde se observa una lamela ovárica (la), los oocitos atrésicos vitelogénicos (Oav) y el lumen ovárico (lo). 100X. Barra = 200 μm . B) Oocitos vitelogénicos atrésicos (Oav) en los cuales no se observa el núcleo y oocito perinúcleolar atrésico (Opa). 200X. Barra = 100 μm . C) Oocitos atrésicos vitelogénicos (Oav) y perinúcleolares (Oap). Se aprecia la desorganización y reabsorción del interior del oocito, observándose en el caso del oocito vitelogénico restos de gránulos de vitelo (gv). 400X. Barra = 50 μm . Técnica Hematoxilina-Eosina.

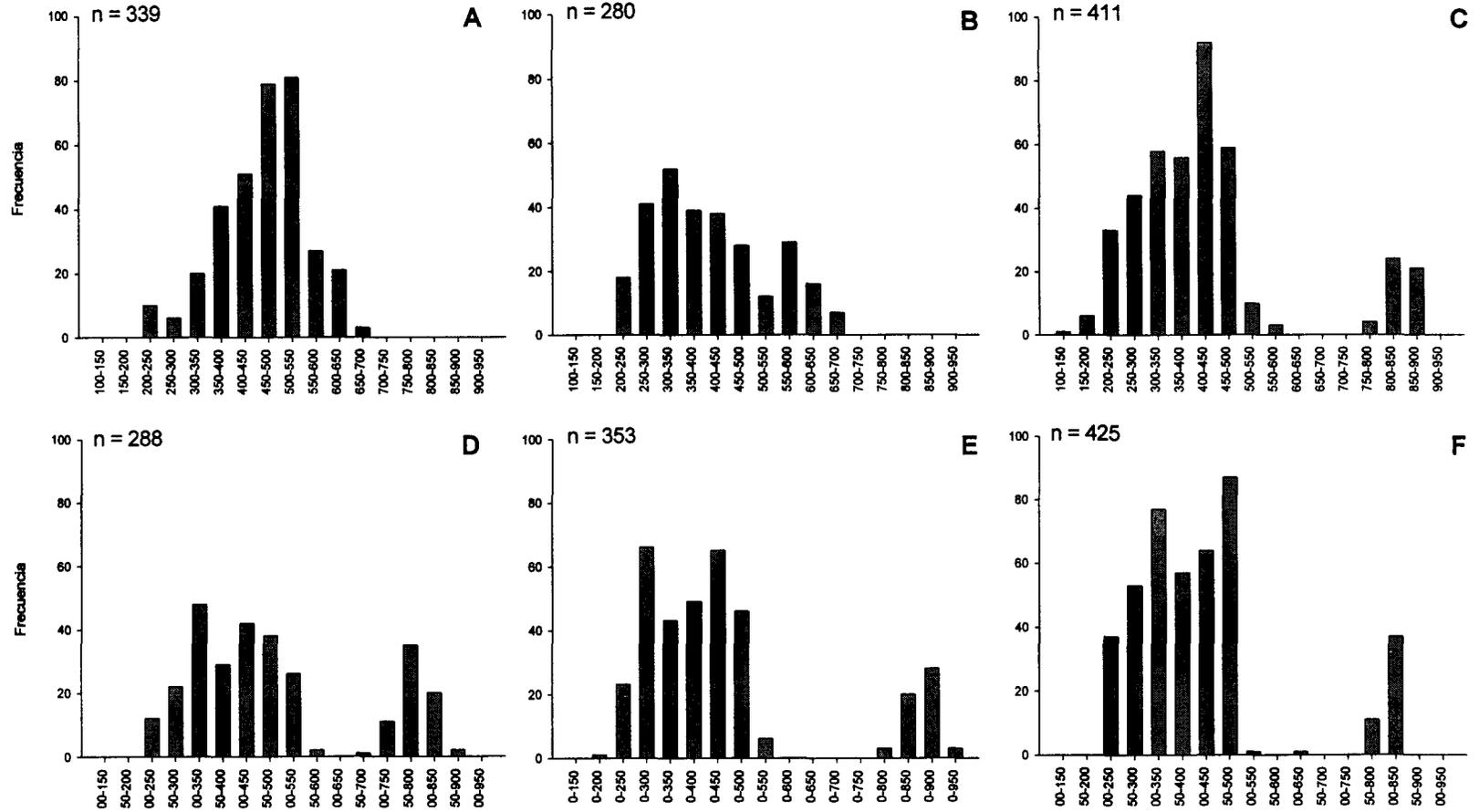


Figura 18. Distribución de frecuencia de diámetros de oocitos en ovarios maduros, obtenidos de diferentes hembras: A y B) hembras en vitelogenésis (diciembre 98 y febrero respectivamente); C, D, E y F) hembras en hidratación-maduración (febrero, marzo, abril y mayo, respectivamente).

MADURACION TESTICULAR

Se describieron cinco estadios de maduración testicular. En cada estadio se registraron los cambios morfológicos que se dieron durante la maduración del testículo (Tabla 4).

ESTADIO DE PROLIFERACION (P)

Este estadio se caracterizó por la presencia de espermatogonias agrupadas que se extienden desde la parte extrema hacia la base de las lamelas. También fue posible observar algunos grupos de espermatocitos y restos de espermatozoides en el lumen de las lamelas y en los conductos espermáticos. En los machos de la cabrilla arenera el epitelio germinal continuo (EGC) se extiende desde la membrana basal de las lamelas hasta los conductos espermáticos.

Otra característica morfológica muy evidente son las células que conforman un epitelio, de aspecto cúbico en este estadio, y que rodea la parte externa de las lamelas (figura 19). En esta clase las lamelas son pequeñas, y es posible observar las separaciones que delimitan a los túbulos seminíferos. El lumen testicular es evidente, forma espacios vacíos en el interior del testículo, y es delimitado por las lamelas testiculares.

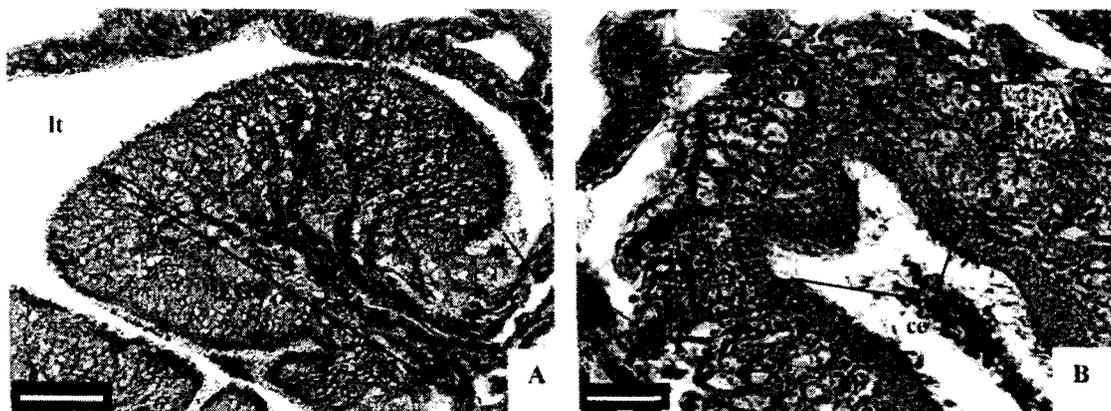


Figura 19. Micrografía de testículo de cabrilla arenera en proliferación. A) Se observa el epitelio germinal continuo (EGC), una sección de la túnica albugínea (T), los conductos espermáticos (de), el lumen testicular (lt) y un cuerpo amarillo (►) 200X Barra = 100 μ m. B) La presencia abundante de espermatogonias (Eg) caracteriza a esta clase. Se pueden apreciar las células epiteliales (ce) en la parte externa de la membrana basal y un túbulo seminífero (ts) con restos de espermatozoides. 600X Barra = 30 μ m. Técnica tricrómica de Mallory.

Tabla 4. Características morfológicas del testículo de *Paralabrax maculatofasciatus* durante su maduración.

Estadio	Índice espermático	Características Morfológicas
Proliferación	--	Presencia de espermatogonias y algunos grupos de espermatocitos. Epitelio germinal continuo, células del epitelio externo de la membrana basal de aspecto escamoso.
Maduración temprana	28 %	Presencia de los diferentes grupos de células germinales (espermatogonias, espermatocitos, espermátides y espermatozoides. Epitelio germinal continuo, las células de la membrana basal se tornan cúbicas en la parte media de las lamelas.
Maduración media	57 %	Presencia de los diferentes grupos de células germinales, las espermatogonias solo se observan en la periferia y la unión de las lamelas. El epitelio germinal continuo no llega a la túnica albúgina, y comienza a sustituirse por el epitelio germinal discontinuo. Las células epiteliales de la parte externa de la membrana basal permanecen cúbicas en la periferia de las lamelas.
Maduración avanzada	75 %	El epitelio germinal discontinuo ocupa la mayor parte de las lamelas, el epitelio germinal continuo se limita a la periferia de las lamelas, cesa el desarrollo de las células germinales. Las células epiteliales de la parte externa de la membrana basal se tornan planas en la periferia de las lamelas.
Reabsorción	--	Se observan algunas espermatogonias sobre de la membrana basal y restos de espermatozoides en los conductos espermáticos. Las células de la membrana basal de aspecto escamoso, pero no tan altas como en el estadio de proliferación. Presencia de cuerpos amarillos.

ESTADIO DE MADURACION INICIAL (MI)

La maduración inicial se caracterizó por la presencia del EGC desde el extremo de las lamelas hasta los conductos espermáticos. Se pudieron observar los diferentes grupos de células germinales (espermatogonias, espermatocitos, espermatídes y espermatozoides) distribuidas a lo largo del EGC.

Algunos grupos de espermatogonias se pudieron observar en las uniones de las lamelas y en la periferia de la membrana basal. Una característica de los espermatozoides que se encuentran rodeados de otros grupos de células germinales es que se mantienen unidos por el flagelo formando grupos sin ninguna orientación aparente, por lo que se consideró que estos grupos de espermatozoides aun no concluían el proceso de maduración. Sin embargo, en el lumen de las lamelas y los conductos espermáticos se observaron espermatozoides maduros, con los flagelos libres. Las células epiteliales que rodean las lamelas comienzan a distenderse, a excepción de los extremos y en las uniones de las lamelas donde sigue observándose como un epitelio cúbico (figura 20).

ESTADIO DE MADURACION MEDIA (MM)

En este estadio ya no se observó un EGC, los grupos de células germinales no se extienden hasta la túnica albúgina y se mantuvieron en la periferia de las lamelas, mientras que del centro de las lamelas y hacia los conductos espermáticos se constituye un epitelio germinal discontinuo (EGD). Los grupos de células germinales del EGC se observaron como agrupaciones principalmente de espermatocitos. Los grupos de células del EGD se conformaron de grupos de espermatídes y espermatozoides. Se observaron espermatogonias aisladas en la periferia de las lamelas, y en las uniones de las mismas en pequeños grupos.

El lumen de los túbulos seminíferos se observó lleno de espermatozoides maduros, al igual que los conductos espermáticos, mientras que en la parte extrema de las lamelas los espermatozoides aún se encontraban unidos por los flagelos. Las células epiteliales que rodean las lamelas se distienden más que en el estadio anterior, mientras que en las uniones y la parte extrema de las lamelas continuó siendo un epitelio cúbico (figura 21).

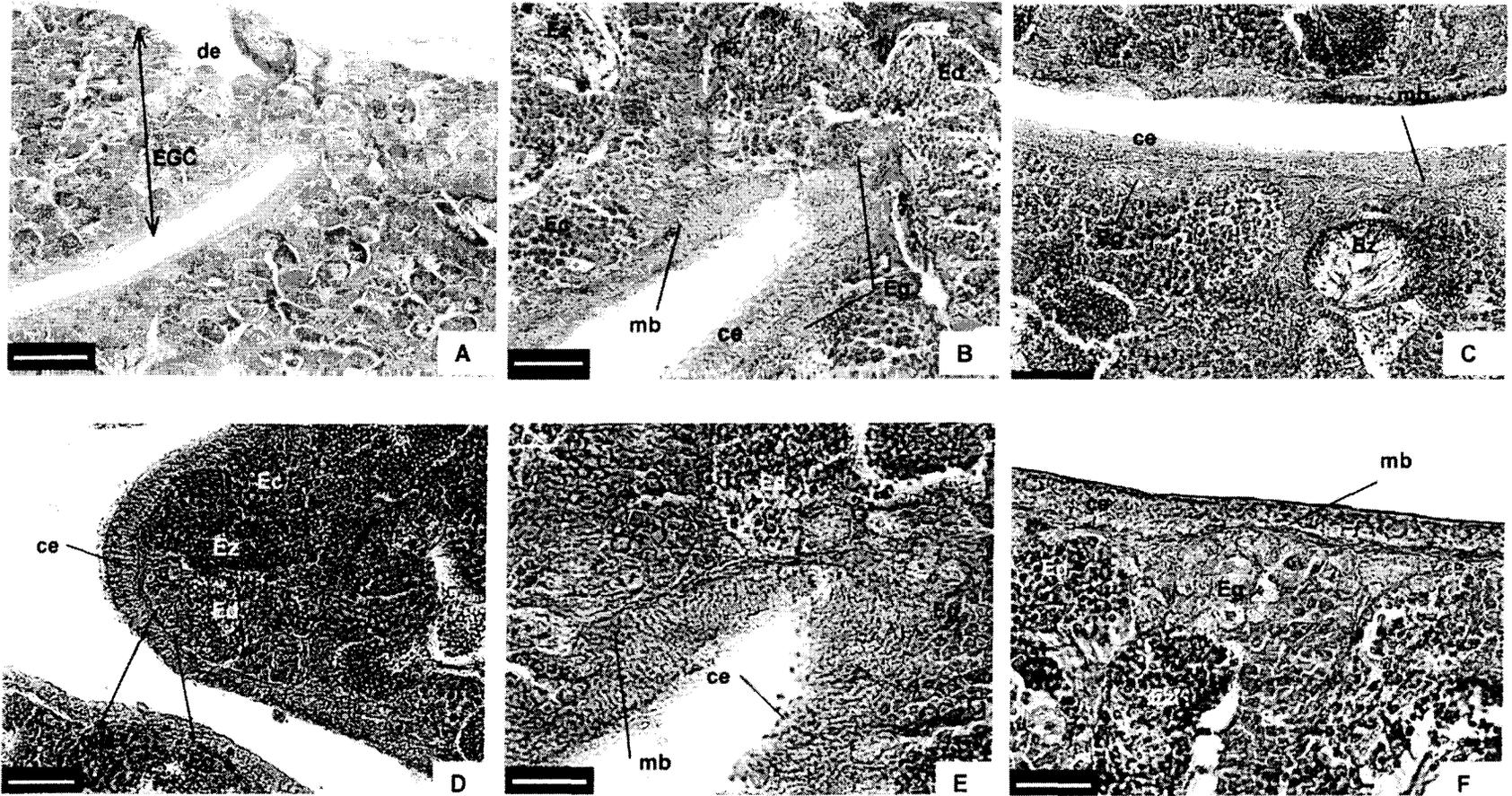


Figura 20. Micrografía del testículo de *Paralabrax maculatofasciatus* en maduración temprana. A) Se observa el epitelio germinal continuo y los conductos espermáticos vacíos. 200X. Barra = 100 μm . B) Se observan grupos de espermatogonias en la unión de las lamelas, además de la membrana basal y las células que forman el epitelio en la parte externa de la membrana. 600X. Barra = 30 μm . C y D) Se puede apreciar la diferencia en la altura de las células epiteliales en la parte central de la lamela (C) y el final de la misma (D). Se observan los diferentes grupos de células germinales: espermatogonias, espermatocitos, espermátides y espermatozoides. 600X. Barra = 30 μm . E y F) Aspecto de la membrana basal y las células epiteliales. En la unión de las lamelas (E) las células son altas, mientras que en la parte media son de aspecto cúbico (F). 1000X Barra = 20 μm . Epitelio germinal continuo (EGC); conducto espermático (de); membrana basal (mb); espermatogonias (Eg); espermatocitos (Ec); espermátides (Ed); espermatozoides (Ez); células epiteliales (ce). Técnica Tricrómica de Mallory.

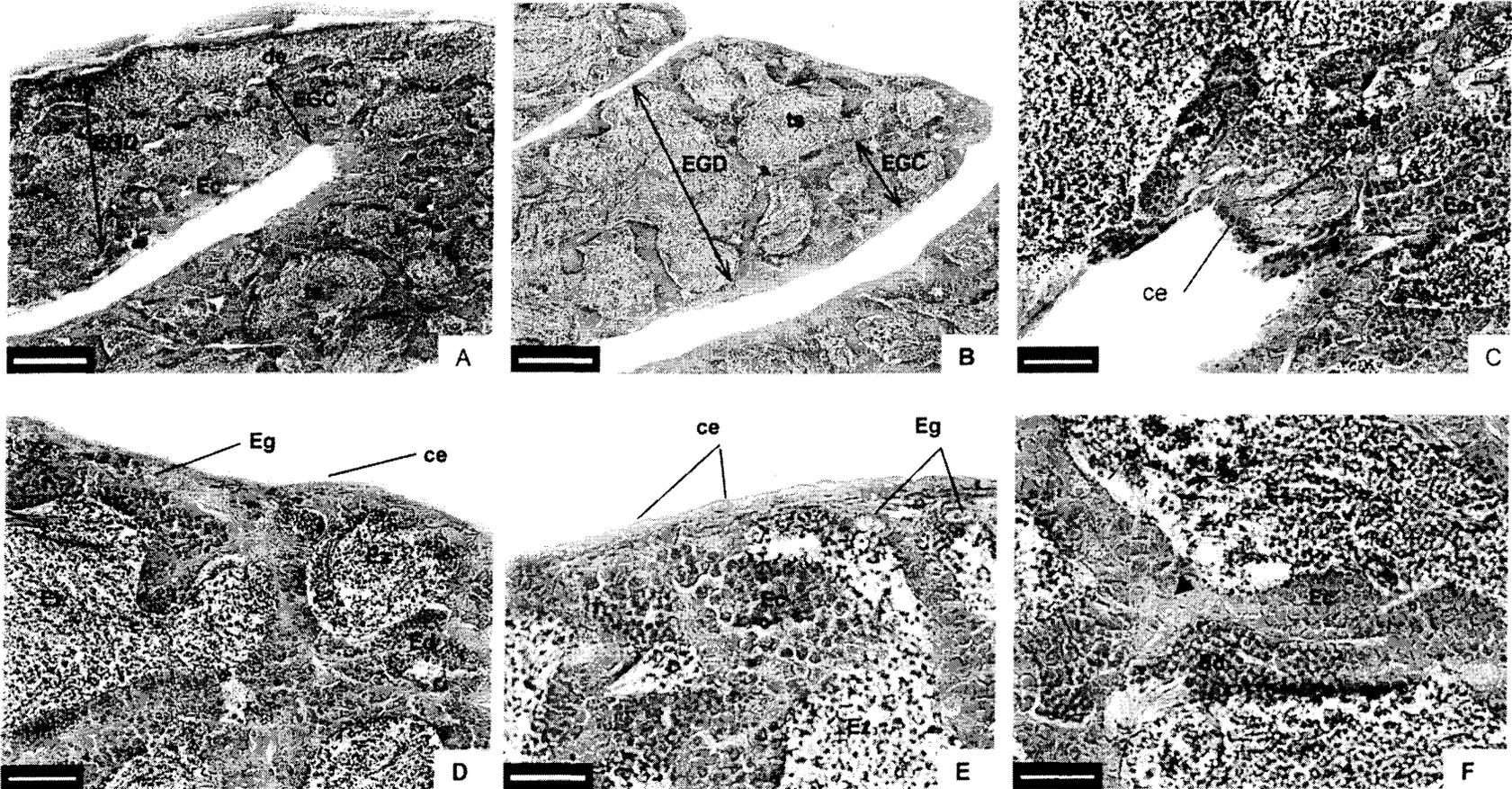


Figura 21. Micrografía del testículo de *Paralabrax maculatofasciatus* en maduración media. A y B) Se observa el epitelio germinal discontinuo (EGD), restos de epitelio germinal continuo (EGC), los conductos espermáticos (de) y los túbulos seminíferos (ts) llenos de espermatozoides. 200X. Barra = 100 μ m. C y D) Se observa un grupo de espermatogonias (Eg) en la unión de las lamelas (C), y algunas aisladas en la parte media de las lamelas (D). Se puede apreciar las células epiteliales (ce) de aspecto escamoso en la unión de las lamelas, mientras que en la parte media son cúbicas. 600X. Barra = 30 μ m. E) Se pueden apreciar las células epiteliales (ce) en la parte distante de la lamela, espermatogonias (eg), espermatocitos (Ec), y espermatozoides (Ez). Aumento 1000X. Barra = 20 μ m. F) Se observan grupos de espermatocitos (Ec) y espermatídes (Ed) unidos a un cordón formado por células mioides (\blacktriangleright). 1000X. Barra = 20 μ m. Técnica Tricrómica de Mallory.

ESTADIO DE MADURACION AVANZADA (MA)

En este estadio el epitelio germinal discontinuo (EGD) ocupa prácticamente todas las lamelas, es el indicador más evidente para diferenciar la maduración media de la avanzada. Al inicio de este estadio se pueden observar espermatogonias en pequeños grupos en las uniones de las lamelas y son escasas o ausentes en la periferia. Algunos grupos de espermátocitos primarios y secundarios y espermátides permanecen unidos a los cordones formados por las células mioides. Fue evidente que no todas las lamelas entran en esta clase de maduración en forma sincrónica y uniforme, ya que mientras algunas lamelas estaban ocupadas completamente por el EGD otras presentaban restos del EGC grandes en la unión de las lamelas.

Al final de la maduración es posible encontrar algunas espermatogonias, mientras que espermátocitos y espermátides se reducen a grupos más pequeños que ya no son regenerados y se unen a lo largo de los cordones formados por las células mioides. Las lamelas y los conductos espermáticos se encontraron completamente llenos de espermatozoides maduros. Las células epiteliales que rodean las lamelas constituyen un epitelio plano en toda la periferia de las lamelas, mientras que en las uniones siguen formando un epitelio cúbico (figura 22).

ESTADIO DE REABSORCION (RA)

En este estadio no se observaron grupos de células germinales en proceso de maduración, la actividad espermatogénica ha cesado y no hay regeneración de estas células. Sin embargo, fue común encontrar restos de espermatozoides en el lumen de las lamelas y en los conductos espermáticos. Se encontraron espermatogonias sobre la membrana basal aunque no tan abundantes como en la fase de proliferación. Se observó que durante el proceso de reabsorción las lamelas se contraen muy cerca de la túnica albúgina, haciendo más evidente el lumen dentro del testículo. Las células epiteliales que rodean las lamelas presentaron aspecto cúbico en toda la periferia de las lamelas. Otro aspecto importante de la clase de reabsorción es la abundancia de los cuerpos amarillos, que en algunos casos fueron abundantes, localizados generalmente en la base de las lamelas, donde se observó una mayor cantidad de espermatozoides no liberados durante el periodo de reproducción (figura 23).

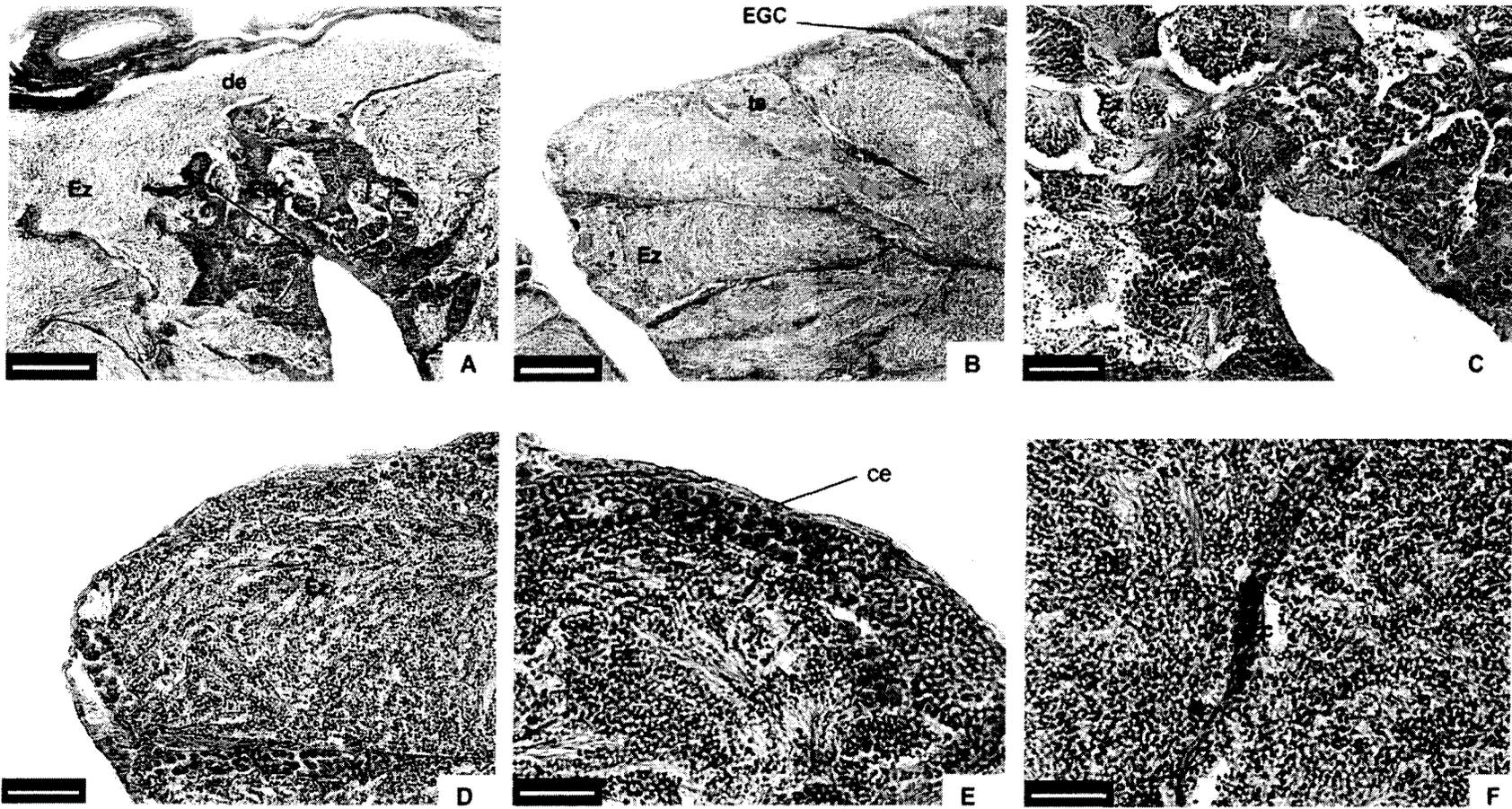


Figura 22. Micrografía del testículo de *Paralabrax maculatofasciatus* en maduración avanzada. A y B) Se observan restos del epitelio germinal continuo (EGC) en la unión los bordes de las lamelas. Los conductos espermáticos (de) y los túbulos seminíferos (ts) están llenos de espermatozoides. 200X. Barra = 100 μ m C) Se observa una porción de EGC. Solo se encuentran visibles grupos de espermátocitos (Ec), espermátides (Ed) y espermatozoides (Ez). 600X. Barra = 30 μ m. D y E) Se observan pequeños grupos de espermátocitos (Ec), espermátides y espermatozoides (Ez) en la periferia de las lamelas. Las células epiteliales (ce) son planas en este estadio. 600X y 1000X. Barra = 30 y 20 μ m respectivamente. F) Se observan los espermatozoides y un grupo de espermátocitos (Ec) unidos a un cordón de células mioides (\blacktriangleright). 1000X. Barra = 20 μ m. Técnica Tricrómica de Mallory.

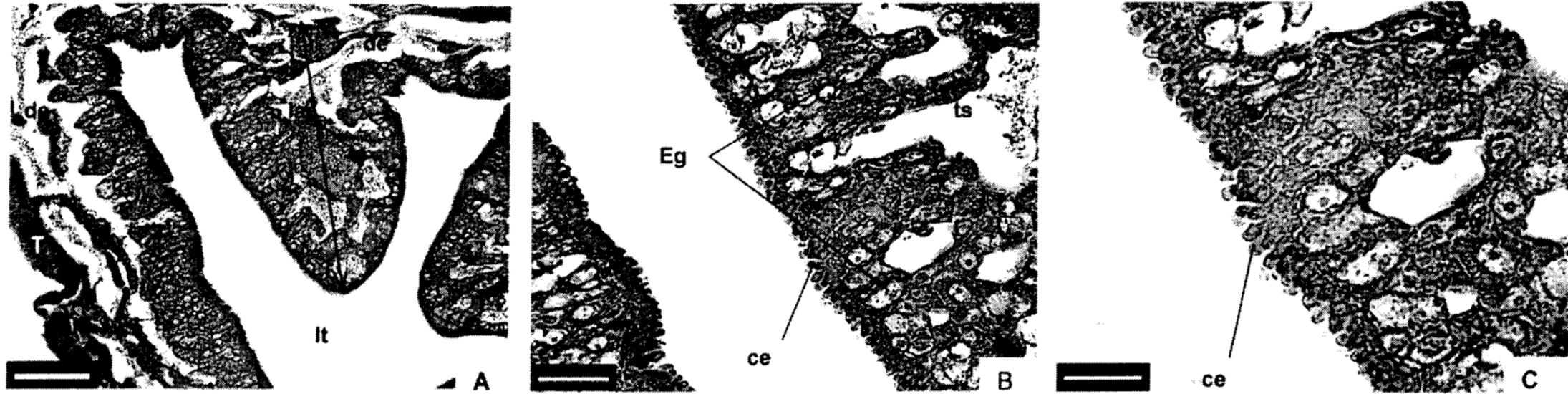


Figura 23. Micrografía del testículo de *Paralabrax maculatofasciatus* en reabsorción. A) Lamela testicular (la) en reabsorción. Se observa la túnica albúginea (T), el lumen testicular (lt), un cuerpo amarillo (►) y restos de espermatozoides en los conductos espermáticos (de). 200X. Barra = 100 μ m. B) Se observan la células epiteliales (ce) en la parte externa de la lamela, algunas espermatogonias (Eg) muy cercanas a la membrana basal (mb) y un túbulo seminífero (ts) con restos de espermatozoides. 600X. Barra = 30 μ m. C) A diferencia del estadio de proliferación, en el estadio de reabsorción las células del epiteliales (ce) presentan un aspecto escamoso. Se observan también un grupo de espermatogonias (Eg). 1000X. Barra = 20 μ m. Técnica Tricrómica de Mallory.

ACTIVIDAD GONÁDICA

INDICE GONADOSOMÁTICO

El índice gonadosomático (IGS) se mostró en promedios mensuales. En las hembras alcanzó su valor máximo en el mes de febrero (6.3 ± 1.8), decreciendo de manera gradual hasta el mes de agosto en donde alcanza su valor mas bajo (0.3 ± 0.1), manteniéndose bajo hasta el final del muestreo (figura 24 A). Se observaron diferencias significativas entre los diferentes meses ($P < 0.05$), principalmente entre los meses con IGS alto, de enero a abril, con respecto al restos de los meses que presentaron valores bajos de IGS. En los machos se observó que el promedio mensual del IGS se mantuvo bajo en los meses de diciembre a febrero, incrementándose hasta alcanzar su valor máximo en mayo (2.26 ± 1.20), para después ir decreciendo de manera gradual hasta alcanzar su valor mas bajo en octubre (0.07 ± 0.02) (Figura 24 B). Se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$) entre los meses de abril y mayo, en donde se presentaron los valores mas altos de IGS, y el resto de los meses de muestreo, que presentaron valores de IGS bajos.

Se encontró una correlación inversa ($r = -0.632$) entre el IGS de las hembras y la temperatura del agua, donde se observo que el valor máximo del IGS (6.3 ± 1.8) correspondió con la temperatura mas baja registrada durante el periodo de muestreo, al igual que el valor más bajo del IGS (0.35 ± 0.14) correspondió con la temperatura más alta registrada en la zona de captura. En el caso de los machos la correlación también fue inversa ($r = -0.341$).

INDICE GONÁDICO RELATIVO

Los índices gonádicos relativos promedio mensuales (IGR) de las hembras se presentan en la figura 25. Estos índices presentaron el mismo patrón de comportamiento que el IGS durante el periodo de estudio: se presenta un incremento que alcanza el máximo durante febrero, mientras que en marzo descenden ambos índices para incrementarse nuevamente en el mes de abril, y a partir del mes de mayo comienza a decrecer de manera gradual manteniéndose bajo durante el resto del periodo.

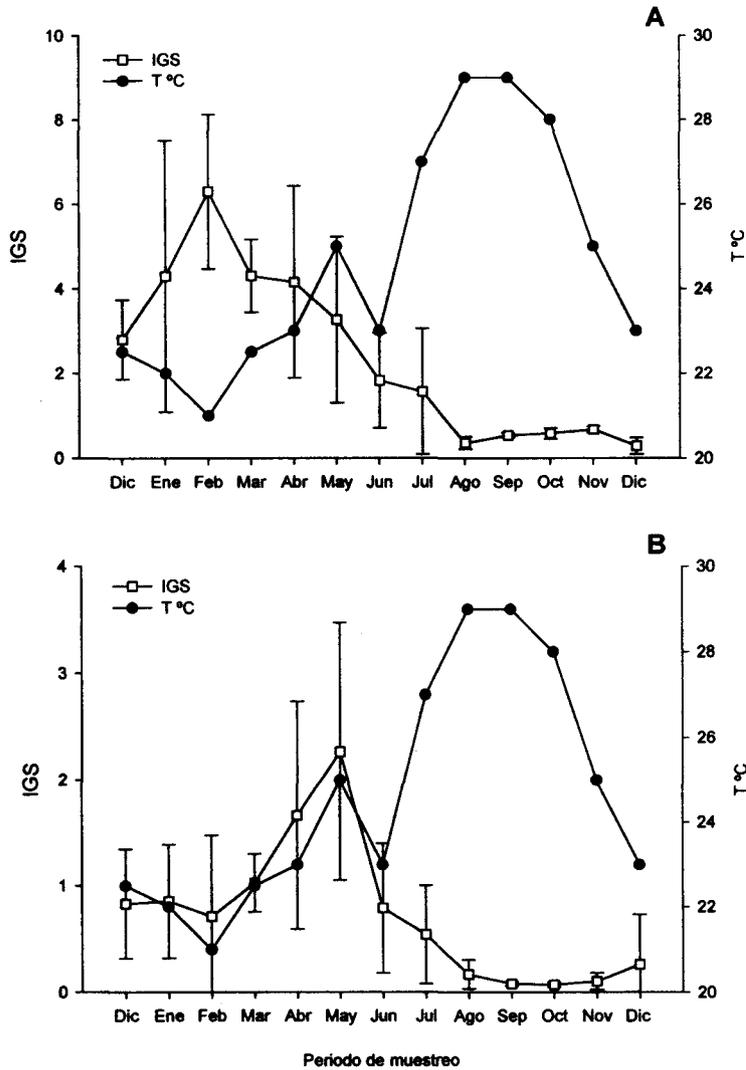


Figura 24. Variación del IGS en las hembras (A) y machos (B) de cabrilla arenera y de la temperatura superficial del agua. Se presenta el valor promedio y la desviación estándar.

Al analizar los promedios mensuales del IGR en los machos, se encontró que estos no presentaban el mismo comportamiento que los valores promedio mensuales del IGS (figura 26). El IGS promedio presentó un incremento gradual a partir de diciembre para alcanzar el máximo en mayo y comenzar a decrecer a partir de junio. En el caso del IGR los valores máximos se encontraron en febrero y marzo, con un descenso en abril, incrementándose nuevamente en mayo y a partir de junio el IGR decae. Cabe mencionar que en el caso de los machos los valores de IGR, utilizándose tanto la longitud

patrón como el peso del organismo para calcular el índice, presentan valores y comportamientos semejantes, observándose que en este caso si hay una correspondencia entre los valores máximos del IGR y de las temperaturas más bajas como en el caso de las hembras.

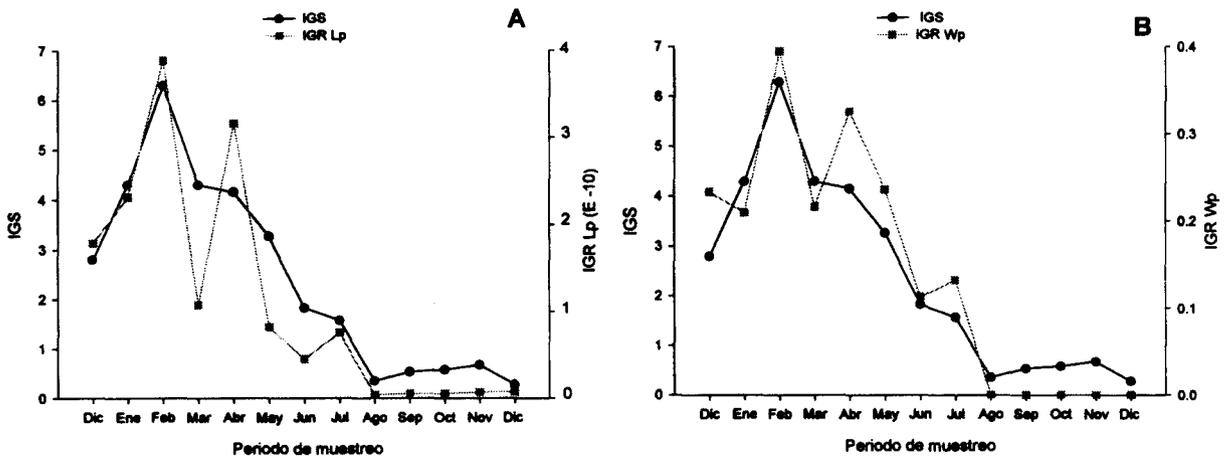


Figura 25. Variaciones del IGR en hembras. A) Variación utilizando la longitud patrón (LP). B) Variación utilizando el peso del pez (Wg).

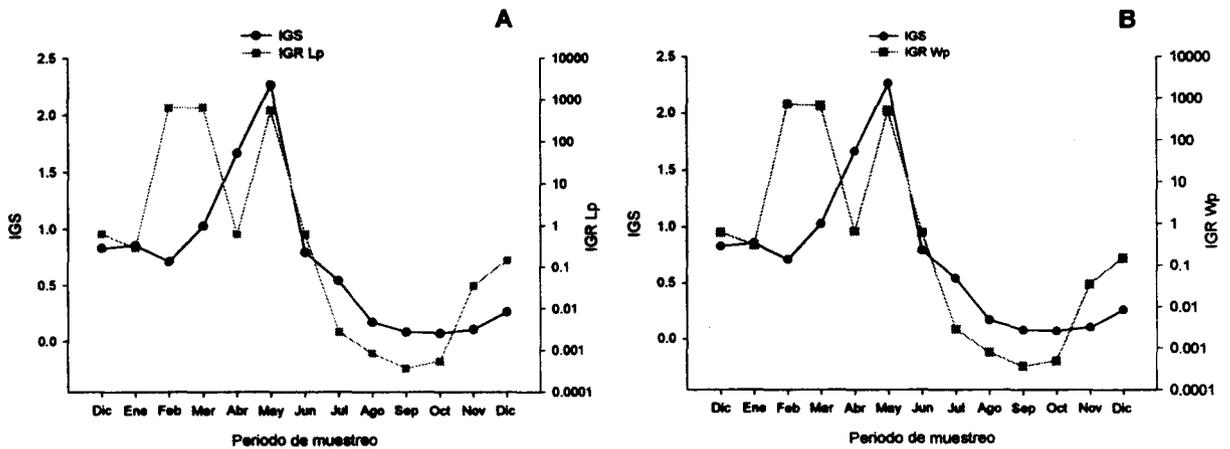


Figura 26. Variaciones del IGR en machos. A) Variación utilizando la longitud patrón (LP). B) Variación utilizando el peso del pez (Wg).

ESTADIOS OVÁRICOS

La frecuencia de los estadios ováricos durante el periodo reproductivo se muestra en la figura 27. Para la asignación del estadio se revisaron las laminillas histológicas de las 105 hembras. El EO I, que corresponde a hembras con ovarios inmaduros que solo muestran oocitos perinúcleolares, fue observado en enero y de mayo a diciembre. Del mes de agosto a diciembre el 100 % de las hembras se encontraron en EO I, registrándose la presencia de oocitos perinúcleolares atrésicos en dos hembras en este estadio en el mes de agosto. El EO II, correspondiente a hembras con ovarios en proceso de maduración o en vitelogénesis, se observó en los meses de diciembre a julio, encontrándose en marzo, mayo y junio más del 50 % de las hembras capturadas en este estadio ovárico. El EO III, que corresponde a hembras con ovarios maduros o hidratados, se registró de diciembre a febrero, abril y julio, solamente en diciembre, febrero y abril es donde se observa que más del 50 % de las hembras capturadas se encuentran en este estadio ovárico.

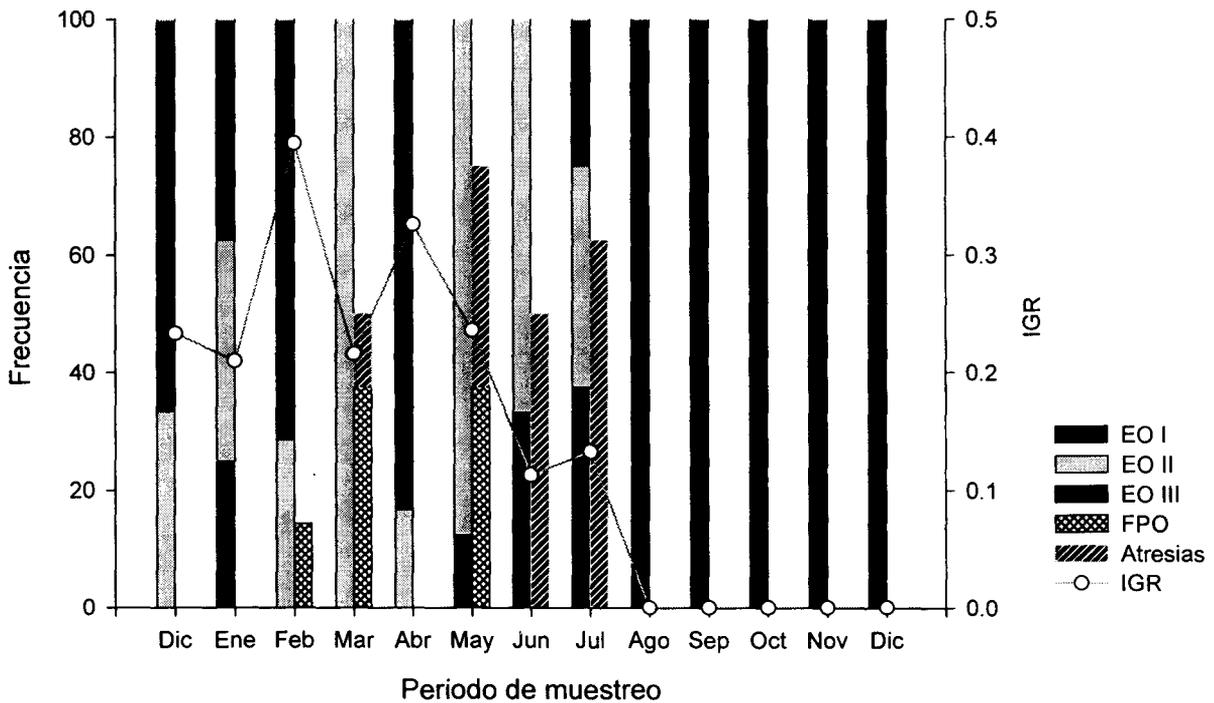


Figura 27. Frecuencia de los estadios ováricos durante el periodo de muestreo, así como la incidencia de folículos postovulatorios (FPO), atresias foliculares. Se presenta también el IGR promedio mensual. (EO I) inmaduro, oocitos perinúcleolares; (EO II) en maduración, oocitos vitelogénicos; (EO III) maduro, oocitos hidratados.

Las atresias foliculares comenzaron a registrarse a partir de marzo, donde el 12.5 % de las hembras capturadas presentaron atresias. A partir de mayo, el porcentaje de hembras con atresias fue mayor, teniendo el máximo en julio, donde el 62.5% de las hembras presentaron atresias masivas. La presencia de los folículos postovulatorios se registró en febrero, marzo y mayo. Sin embargo la mayor presencia de estas estructuras se observaron de marzo y mayo, con aproximadamente el 37.5 % de las hembras capturadas.

ACTIVIDAD TESTICULAR

En la figura 28 se puede observar los promedios mensuales para el IGR y el porcentaje de tejido activo. Ambas gráficas presentan el mismo patrón a lo largo del periodo de estudio, presentándose la proporción de organismos con más tejido activo y los valores más altos del IGR durante febrero, marzo y mayo, mientras que en el resto del ciclo los valores son bajos.

La clase de proliferación (P) se presentó de junio a diciembre (1999), siendo en este ultimo mes donde se presenta el mayor porcentaje de organismos en esta clase (67 %). Los organismos registrados en esta clase presentaron un bajo IGR ($8.7 \times 10^{-4} \pm 1.1 \times 10^{-3}$). La clase de maduración inicial (MI) fue registrada en organismos capturados de diciembre (1998) a marzo y en junio, para presentarse nuevamente en noviembre y diciembre (1999). El porcentaje de organismos más alto observado en la clase MI se registro en Junio (80 %). El IGR en estos organismos sigue siendo bajo (0.7 ± 0.4), mientras que el porcentaje de tejido activo o índice espermático fue de 27.6 ± 16.4 %. Los machos en maduración media (MM) se registraron de diciembre (1998) a febrero, de abril a mayo y en diciembre (1999), encontrándose una mayor incidencia de estos machos en enero y mayo (57 % para ambos meses). El IGR para machos en clase MM fue bajo (0.03 ± 0.02), y el índice espermático fue de 57.1 ± 15.2 %. Los machos en maduración avanzada (MA) solo se registraron en febrero, marzo y mayo, encontrándose la incidencia mas alta en febrero (67 %). El IGR en esta clase fue el mas alto (1007.99 ± 834.3), mientras que el índice espermático en la MA fue del 74.8 ± 9.1 % (figura 28).

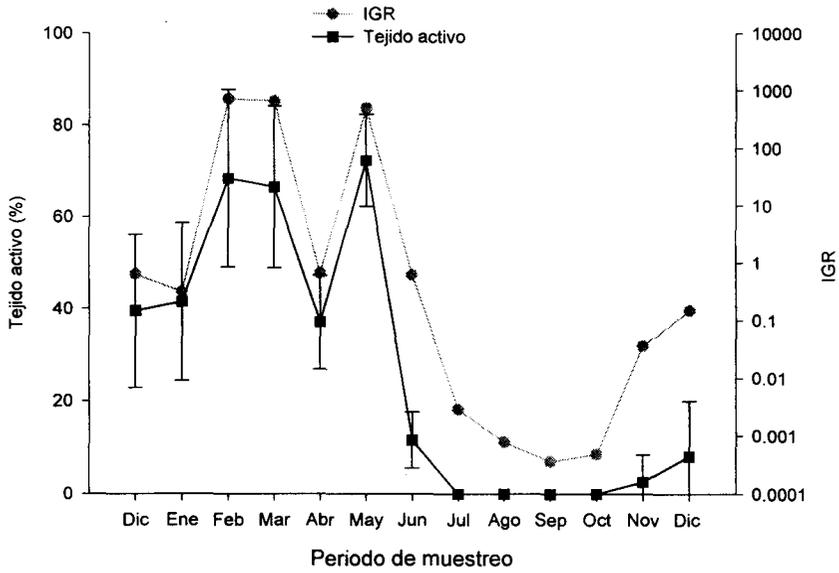


Figura 28. Variaciones del porcentaje de tejido activo promedio mensual en el testículo y del índice gonádico relativo promedio mensual durante el periodo de muestreo.

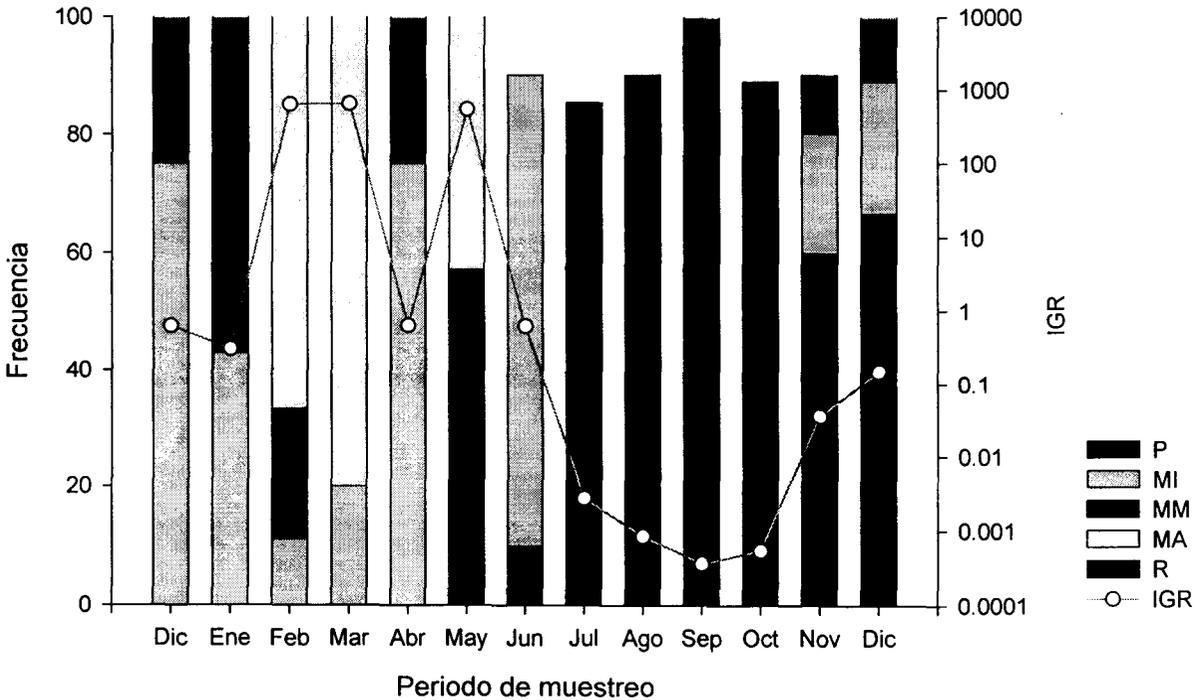


Figura 29. Porcentaje de machos en las diferentes clases testiculares y la variación del IGR durante el periodo de muestreo. Proliferación (P); maduración temprana (MT); maduración media (MM); maduración avanzada (MA); reabsorción (R).

ORGANISMOS EN TRANSICION SEXUAL

El aspecto morfológico de las gónadas en los organismos transformantes vario considerablemente. En los organismos considerados como hembras se presento tejido ovárico ocupando la mayor parte de la gónada, en tanto que el tejido testicular en desarrollo vario de un ejemplar a otro, ya que en algunos el desarrollo del testículo fue incipiente, evidenciado por la presencia de espermatogonias y espermatocitos, mientras que en otros se observo actividad espermatogénica, presentando incluso espermatozoides maduros en los conductos espermáticos. Por otro lado, los machos que presentaron algunos oocitos en el tejido testicular también presentaron variación en cuanto a las características morfológicas de la gónada, ya que la proporción de oocitos iba desde ocupar lamelas completas en algunos ejemplares hasta aquellos que solo presentaron restos de los oocitos, evidenciados en algunos casos únicamente por su afinidad basófila a colorantes.

Un total de 10 organismos en transición sexual fueron observados en este estudio, representando el 5 % del total de ejemplares capturados, de los cuales el 50 % presento tejido ovárico dominante con porciones de tejido testicular, que incluso en algunos casos ya presentaban actividad espermatogénica (figura 30 A, B y C). El resto de los organismos presentaba tejido testicular en diferentes clases de actividad, con restos de oocitos en estadio perinucleolar (figura 30 D, E y F). La talla mínima registrada en los organismos en transición sexual fue de 168 mm de LP que correspondía a un ejemplar considerado como hembra, mientras que la máxima fue de 23.2 mm de LP en ejemplares considerados como machos.

La presencia de organismos en transición sexual se registró de junio a agosto y de octubre a noviembre, encontrándose una mayor incidencia de transformantes durante junio. Los organismos que presentaron tejido testicular con actividad espermatogénica se registraron en todos los meses antes mencionados, mientras que aquellos que presentaban tejido ovárico dominante se observaron únicamente en junio y julio.

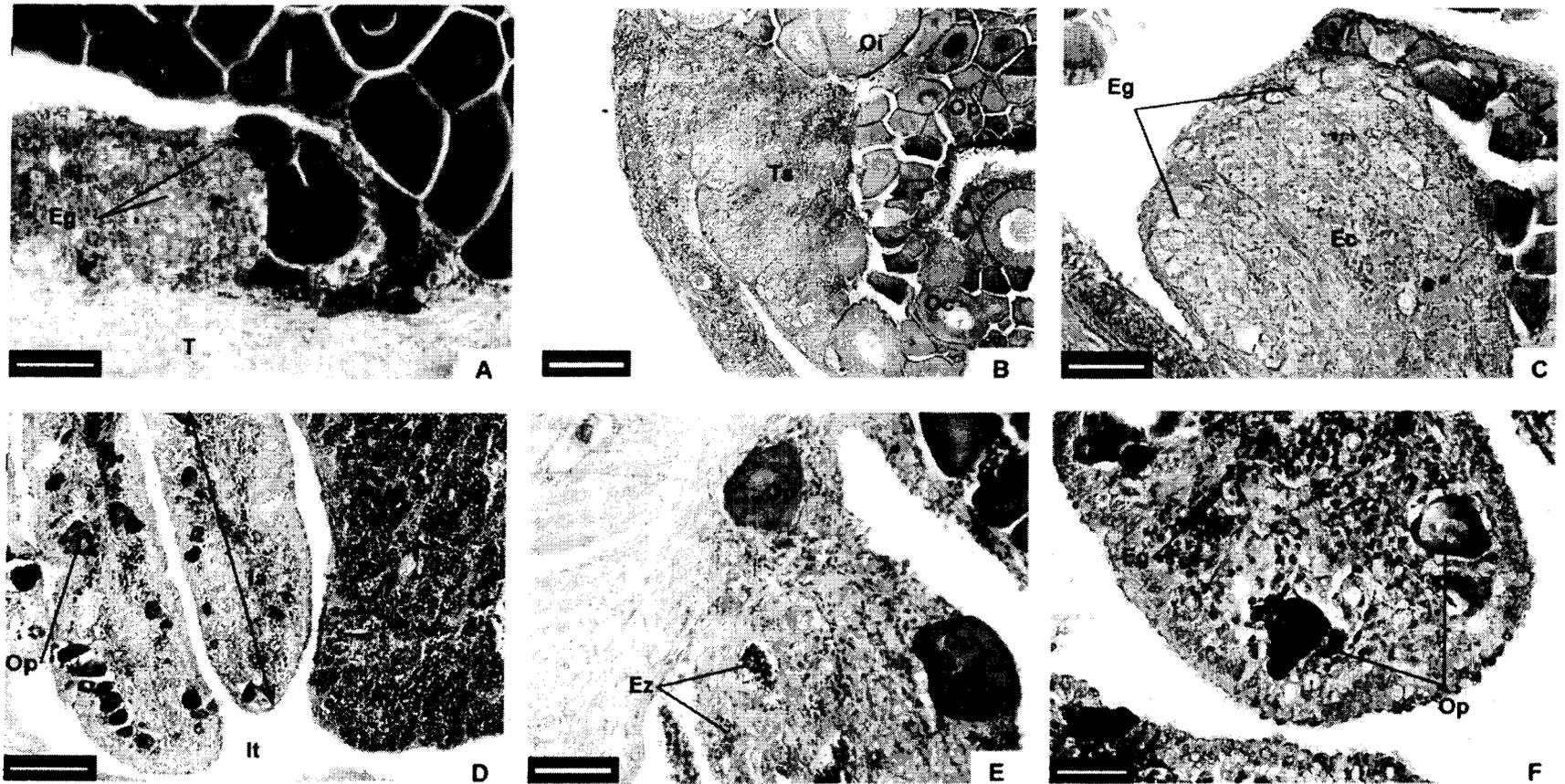


Figura 30. Micrografía de gónadas de *Paralabrax maculatofasciatus* en transición sexual. A) Porción de tejido testicular en desarrollo. Se observa un grupo de espermatogonias (Eg), en la misma porción de tejido se encuentran oocitos perinúcleolares (Op). Hematoxilina-Eosina. 400X. Barra = 50 μ m B) Se aprecia la porción de testículo (Ts) en desarrollo, oocitos perinúcleolares (Op), oocitos en alvéolo cortical (Oc) y una sección de la túnica albúginea (T). 200X. Barra = 100 μ m. Tricrómica de Mallory. C) Sección de testículo (Ts) en desarrollo en donde se observan espermatogonias (Eg), espermatocitos (Ec) y oocitos perinúcleolares (Op). 400X. Barra = 50 μ m. D) Sección de gónada en la que domina el tejido testicular (Ts). Se observa el lumen testicular (lt), las lamelas testiculares en desarrollo (la) y restos de oocitos perinúcleolares (Op). 200X. Barra = 100 μ m. Hematoxilina-Eosina. E y F) Tejido testicular en desarrollo. Se observan grupos de espermatogonias (Eg), espermatocitos (Ec) y espermatozoides (Ez) con restos de oocitos perinúcleolares (Op). 400X y 600X. Barra = 50 y 30 μ m respectivamente. Técnica Hematoxilina-Eosina.

DISCUSION

Según los resultados obtenidos, la muestra de ejemplares de *P. maculatofasciatus* recolectada en la Bahía de La Paz presento un comportamiento similar al descrito por otros autores. La talla promedio de los machos y las hembras obtenidas en este trabajo coincide con los resultados obtenidos por Sergio-Ferreira (1997) para la misma población, aunque no coinciden con los de Avilés-Quevedo (1994), quien también estudió la población de la Bahía de La Paz. Hastings (1989) y Lluch-Cota (1995), quienes trabajaron con la misma especie en Puerto Peñasco y Bahía Magdalena-Almejas respectivamente, mencionan que el método de captura puede influir decisivamente en los resultados que se obtengan al analizar los datos obtenidos en campo, pues el uso de trampas o líneas con anzuelo podrían excluir a organismos de tallas menores. Al analizar la estructura de la distribución de frecuencias de tallas, se observa que existe una sobreposición de tallas en ambos sexos, pero existe una incidencia más alta de hembras en tallas menores a los 200 mm de longitud patrón, mientras que los machos tienen mayor talla. El significado de estos resultados puede tener una mejor aplicación al momento de discutir la modalidad reproductiva, puesto que la distribución de tallas es uno de los criterios que utilizan Sadovy y Shapiro (1987) para la determinación del hermafroditismo.

El desarrollo del oocito en la cabrilla arenera presenta el mismo patrón de crecimiento reportado en otras especies de teleósteos, tanto marinas (Mayer *et al.* 1988; Kjetsub *et al.* 1996; Ochoa-Báez, 1998; Rideout *et al.* 1999) como dulceacuícolas (Coward y Bromage, 1998), el cual se divide básicamente en crecimiento primario, crecimiento secundario y maduración. Durante la fase de crecimiento primario las oogonias se identificaron como nidos de células. Se ha sugerido que los grupos de oogonias siempre están presentes para el reclutamiento, lo cual es importante en especies con desoves múltiples (Coward y Bromage, 1998). Tyler y Sumpter (1996) mencionaron que durante el crecimiento de oogonias a oocitos perinúcleolares se da una síntesis intensa de ARN y la formación de los cuerpos de Balbiani mientras que Ochoa-Báez (1998) menciona que la acumulación de ARN y proteínas confieren la afinidad basófila a este estadio.

En *P. maculatofasciatus* fueron observados oocitos con alvéolos corticales, y estos fueron muy parecidos a los descritos por Ochoa-Báez (1998), quien describió los precursores de los alvéolos corticales para *Engraulis encrasicolus* como pequeñas inclusiones en las que se alojaba el precursor. El papel de los alvéolos corticales es el de evitar la poliespermiación, liberando su contenido en el momento de la fertilización al darse la reacción cortical (Wallace y Selman 1981; Billard 1992, Tyler y Sumpter 1996).

Micale *et al.* (1999), que trabajaron con *Seriola dumerilii*, mencionan que los oocitos de esta especie no desarrollan una cantidad considerable de estas inclusiones como en otros teleósteos, y sugieren la posibilidad de que en esta especie los alvéolos tengan un papel menos importante en la prevención de la poliespermiación. En especies como *Oncorhynchus keta* (Kobayashi y Yamamoto 1981, citados por Billard 1992), aun habiéndose realizado la fertilización y sin haberse dado la liberación del material de los alvéolos corticales, no se observa la penetración de otros espermatozoides por el canal del micrópilo. Se ha observado que en los salmónidos (Billard 1992) la reacción cortical no es inducida por la fertilización. En este caso es una reacción osmótica, al momento de ser liberado el óvulo, la que endurece la membrana del huevo. Para poder demostrar que en *P. maculatofasciatus* podría ocurrir un proceso parecido, es necesario realizar pruebas histoquímicas que permitan evaluar la cantidad de alvéolos corticales presentes en los oocitos, ya que con la técnica de tinción utilizada no fueron fáciles de evidenciar y por lo tanto, tampoco fueron cuantificados.

La presencia de las inclusiones lipídicas en la cabrilla arenera se observaron de forma conjunta con pequeñas inclusiones que dadas sus características a los colorantes de la tinción pueden ser consideradas como los primeros gránulos de vitelo. En *D. labrax*, que también es un serranido, la acumulación de las inclusiones lipídicas, que están compuestas por lípidos insaturados, se da de manera conjunta con los primeros gránulos de vitelo, que difieren en su morfología, propiedades de tinción y composición química. La aparición de ambas inclusiones marca el inicio de la vitelogénesis endógena y después de haberse completado la acumulación de los lípidos, se inicia inmediatamente la vitelogénesis exógena (Mayer *et al.* 1988).

Para el estadio de vitelogénesis, en este trabajo se hizo una división de la vitelogénesis en inicial y avanzada, aunque diferentes autores generalmente la dividen en tres etapas (Mayer *et al.* 1988; Coward *et al.* 1990; Matsuyama *et al.* 1991; Tyler y Sumpter, 1996). Tyler y Sumpter (1996) mencionaron que es en esta fase donde el oocito puede alcanzar hasta el 95 % de su diámetro final en especies que desovan en nidos o sustratos, mientras que en especies con huevos pelágicos el crecimiento del oocito por la vitelogénesis solo representa entre el 11 % y el 40% de la talla final.

La fase de hidratación puede ser un proceso que ocurra de manera rápida en *P. maculatofasciatus*. Oda *et al.* (1993), encontraron que en las hembras de *P. nebulifer* se presentaron oocitos hidratados a menos de 15 horas después de haber ocurrido el desove. Oda *et al.* (1993) reportan que la cabrilla arenera es un desovador crepuscular, y durante nuestras recolectas de organismos, efectuadas entre las 9:00 y las 14:00 horas del día, se encontraron en el lumen de la ovarios, oocitos con un diámetro promedio muy parecido al reportado por otros autores para esta especie y otras del mismo género (Bórquez *et al.* 1988; Oda *et al.* 1993; Rosales-Velázquez 1996).

En este trabajo no fue posible determinar el tiempo que lleva el proceso de hidratación, ya que los muestreos se realizaban una vez al mes. Sin embargo, se observó que en la cabrilla arenera se presentan más de dos generaciones de oocitos próximos al desove. Se observaron simultáneamente en la fase pre-ovulatoria: oocitos en vitelogénesis oocitos con núcleo migratorio en hidratación inicial y oocitos hidratados. Por lo tanto, esta continuidad en el proceso de maduración de los oocitos puede ser un indicador del ritmo de desove, que puede ser diario en esta especie, por lo que el proceso de acumulación de reservas debe de ser continuo en la cabrilla arenera durante la temporada de desove, por su condición de desovador múltiple.

Oda *et al.* (1993) observan en la cabrilla arenera la presencia simultánea de oocitos con núcleo migratorio o hidratados y de folículos posovulatorios. Concluyen que la capacidad de desove de la cabrilla arenera puede ser diaria con un promedio de 1.5 días entre desoves. Mencionan, además, que los folículos posovulatorios solo se observan hasta después de 24 horas de ocurrido el desove, lo

cual es una evidencia mas de la rapidez con que esta especie puede producir nuevas generación de oocitos durante la temporada reproductiva.

El proceso de la espermatogénesis en *P. maculatofasciatus* es similar al que ocurre en otros teleósteos, principalmente en los que presentan estructura lobular o no restringida (Grier 1981; Quintio *et al.* 1988; Ratty *et al.* 1989; Billard 1992; Quintio *et al.* 1992; Grier y Taylor 1998, Yoneda *et al.* 1998). Estos autores hacen una descripción comparable del proceso de espermatogénesis, coincidiendo en cuatro clases de maduración utilizando diferente nomenclatura, sin embargo, solo Grier y Taylor (1998) agregan una clase mas que corresponde a la reabsorción.

Se han utilizado algunos criterios para describir el proceso de maduración en teleósteos, como en el caso de *Sciaenops ocellatus*, en el que se describe el proceso de espermatogénesis basándose en los cambios estructurales que ocurren en los túbulos testiculares, con observaciones de los procesos de división de las células germinales localizadas en la parte basal y distal de los túbulos (Grier *et al.* 1987). Sin embargo, esta escala de maduración no se aplico a la cabrilla arenera, puesto que se buscaba aplicar una técnica que no implicara observaciones a una escala tan fina' como lo es la división celular. Grier y Taylor (1998) hacen una descripción a escala microscópica muy detallada que hace notar los cambios morfológicos del testículo durante el ciclo reproductivo. Al aplicar la escala de estos autores a la cabrilla arenera se observó que el proceso de espermatogénesis fue comparable, por lo que se considero que el criterio de los cambios en el epitelio germinal fue el mas fácil de aplicar.

Por otro lado, en los machos la asignación de estadios no se pudo realizar en función del estadio celular más avanzado, ya que aún concluido el proceso de espermatogénesis fue posible encontrar restos de espermatozoides maduros que podrían llevar a confusión al aplicar el criterio del estadio más avanzado. Se observo que la espermatogénesis es un proceso continuo y que no es estrictamente sincrónico en todo el testículo, ya que en algunos casos se observó que la proliferación de células germinales no se llevaba a cabo de la misma forma en todas las lamelas. Sin embargo, la presencia o ausencia de los diferentes grupos celulares y los cambios en la estructura testicular permitieron establecer los diferentes estadios testiculares.

La clase de proliferación testicular en la cabrilla arenera fue difícil de distinguir de la clase de regresión, ya que aparentemente presentaban la misma morfología. Sin embargo, se observó que durante la clase de proliferación, las células epiteliales ubicadas en la parte externa de la membrana basal difieren en aspecto a las de la clase de regresión. Las observaciones realizadas en este trabajo demostraron que en el caso de la clase de regresión las células epiteliales presentaban un aspecto más escamoso que en la clase de proliferación. El cambio en la morfología de estas células epiteliales puede deberse a que representen un papel importante en el proceso de maduración del testículo. Lluch-Cota (1995) menciona que los cambios que presentan estas células epiteliales, son el resultado de una adaptación de la especie para mantener los gametos viables en el interior de las lamelas. Aunque existen descripciones del testículo de la cabrilla arenera (Hastings 1989; Lluch-Cota 1995), no se menciona el papel de este epitelio, sin embargo, sí se hacen notar los cambios que en este ocurren durante el proceso de maduración. La posibilidad de que estas células epiteliales formen parte del epitelio germinal es poco probable, ya que se encuentran en la parte externa del testículo.

Grier y Taylor (1998) encuentran que en *Centropomus undecimalis* la población de espermatogonias es regenerada a partir de las espermatogonias residuales de la clase de regresión, lo cual también fue observado en *Esox lucius* e *Ictalurus natans* (Grier 1981). En el caso del testículo de *P. maculatofasciatus* también se encontraron espermatogonias residuales en la clase de regresión, y es posible que en esta especie se pueda dar también una repoblación de células germinales a partir de las células de la temporada reproductiva anterior, ya que, como menciona Balinsky, las células germinales son células madres o regeneradoras y una parte de ellas permanece como fuente de nuevas células sexuales a lo largo de la vida del animal.

Otra característica distintiva entre las clases de proliferación y reabsorción podría ser la presencia de los cuerpos amarillos, como centros de melanomacrófagos encargados de reabsorber restos de espermatozoides no liberados (Quinitio *et al.* 1988, Grier y Taylor 1998). En ambas clases, e incluso en las clases de maduración, se observó la presencia de cuerpos amarillos. Aunque no fueron cuantificados, fue en la clase de regresión en la que se observaron más cuerpos amarillos.

En las clases de maduración inicial, media y avanzada el proceso ocurre de la misma forma en que es descrito para otras especies. Al igual que en *C. undecimalis* (Grier y Taylor 1998), la maduración gonádica en los machos de *P. maculatofasciatus* inicia con un epitelio germinal continuo que sufre modificaciones conforme madura el testículo. La proliferación de los cistos, que corresponden a las criptas mencionadas por Hastings (1989) y Lluch-Cota (1995), contienen los diferentes grupos de células se inicia en la periferia del testículo durante la maduración temprana y van invadiendo el resto del testículo. Durante la maduración media los cistos contienen a todos los diferentes grupos celulares (espermatogonias, espermatídes, espermatocitos y espermatozoides). Hastings (1989) hace referencia a la polaridad de los espermatozoides en cuanto a su arreglo dentro del cisto, mencionando que generalmente están orientados en una sola dirección. En este estudio se observó que si bien los espermatozoides se orientan con las cabezas hacia la pared y los flagelos hacia el centro de los cistos, fue poca la evidencia encontrada de acomodo en una sola dirección.

Durante la maduración avanzada se observó a los espermatozoides alojados en los túbulos seminíferos y los conductos espermáticos sin arreglo aparente. Lluch-Cota (1995) menciona que los espermatozoides se pueden acumular en los conductos espermáticos para completar su maduración. En las observaciones realizadas en este estudio no se encontró evidencia de que esto ocurra así, ya que en la maduración avanzada, los espermatozoides se encontraban llenando prácticamente todo el testículo.

Los valores bajos del IGS permiten identificar claramente a la cabrilla arenera como un desovador asincrónico, donde el IGS más alto registrado para un desovador asincrónico es de 14 en *Solea senegalensis* (Tyler y Sumpter 1996). El IGS en el presente estudio coincidió con el reportado por Allen et al. (1995), que fue de 6.2 para las hembras de cabrilla arenera en las costas de California. El valor más alto reportado por Sergio-Ferreira (1997) fue de 4.2. Allen et al. (1995) reportaron en machos un valor máximo de 3.7 y un mínimo de 0.1 en poblaciones de las costas de California. En el presente estudio, los valores máximos y mínimos fueron de 2.26 y 0.07 respectivamente.

Aunque el IGS como método de evaluación de la madurez gonádica es el más utilizado (West 1990; Stoumboudi *et al.* 1993; Jons y Miranda 1997), de Vlaming *et al.* (1982) mencionan que el uso del IGS en organismos de diferentes tallas puede ser inapropiado, puesto que el crecimiento gonadal generalmente es alométrico. Por otro lado Stoumboudi *et al.* (1993) mencionan que el uso del IGS difiere al aplicarse en machos y hembras. En el ovario el incremento del peso de la gónada se debe a la acumulación de reservas de vitelo y lípidos, reflejándose en el IGS. En los machos, al iniciarse la espermatogénesis, se da un aumento de peso en el testículo que es continuo hasta la espermiogénesis. Al darse el proceso de maduración de los espermatozoides se producen cuerpos residuales, que son fagocitados por las células de Sertolli. La eliminación de estos cuerpos residuales significa una reducción en el peso del testículo, ocurriendo este proceso en el momento en que los machos alcanzan su máxima madurez.

En el caso de las hembras tanto el índice gonadosomático como el índice gonádico relativo presentaron patrones similares, sin embargo, en los machos no fue así. El máximo valor de IGS de los machos se presentó con un desfase de dos meses respecto al máximo de las hembras. Al aplicar el IGR a los machos, se observó que los resultados obtenidos con este método correspondieron con los patrones de variación de los dos índices en las hembras. El IGR permitió hacer una mejor estimación de la madurez en los machos, ya que en este método no se considera el crecimiento de las gónadas como dependiente del peso o talla del pez. Además, las variaciones del IGR en los machos se pudieron corroborar al comparar estos resultados con los patrones de actividad testicular, los cuales presentaron la mayor proporción de tejido activo en los meses en que se alcanzaron los máximos de IGR.

La cuantificación de las proporciones de tejido activo en el testículo fue una herramienta de utilidad para comprobar a escala microscópica la maduración del testículo, por lo que puede ser empleada como una técnica de valoración de madurez testicular. A diferencia de Stoumboudi *et al.* (1993), quienes lo manejan como índice espermático, solo analiza las áreas que contenían espermatozoides, obteniendo menos del 50 % del área analizada como tejido maduro; en nuestro caso, al analizar las áreas de las células tanto con presencia de espermátides como espermatozoides, se alcanzó hasta

un 75 % de tejido maduro o activo. Stoumboudi *et al.* (*op. cit.*) respecto al uso del IGS, encontraron un desfase de 2 meses entre ambos índices. La razón para explicar este desfase se atribuye a la diferencia en el proceso de maduración del testículo, ya mencionado con anterioridad.

Como lo muestran los resultados, en la cabrilla arenosa la actividad gonádica puede relacionarse con los cambios de temperatura. Tanto en machos como en hembras la maduración ocurrió de febrero a abril, que fueron los meses en que se registraron las temperaturas más bajas en un ciclo anual para la zona de estudio. La presencia de atresias foliculares masivas y la disminución del tejido activo a partir del mes de julio, cuando se inicia el calentamiento del agua de mar, indica la reabsorción de gametos y el cese del desarrollo testicular. Lluch-Cota (1995) discute sobre la importancia de la temperatura y el fotoperiodo en el proceso de maduración, y al no encontrar un patrón entre el desove y el fotoperiodo para tres poblaciones estudiadas (costa de California, E.U.; Bahía Magdalena y Bahía de La Paz, en B.C.S.), da mayor importancia a la temperatura como factor determinante de la maduración, así, se observa que en la Bahía de La Paz el máximo desarrollo gonádico coincide con la temperatura más baja registrada en este estudio.

Se ratificó que en *P. maculatofasciatus* el proceso de maduración y reproducción, en la Bahía de La Paz, ocurre de enero a mayo, cuando la temperatura del agua está entre los 20 y 24 °C. Los rangos de temperatura en los que desova esta especie varían de una localidad a otra, al igual que el periodo del año: en las costas de California va de los 16 a 20 °C (Oda *et al.* 1993, Allen *et al.* 1995, Lluch-Cota 1995) y la actividad reproductiva va desde marzo a octubre. La actividad gonádica en este caso tiene su mayor actividad dentro de estos intervalos de temperatura, por lo que se considera que la especie desova en aguas más bien templadas.

El porcentaje de ejemplares en transición sexual encontrados en este trabajo es considerable, comparado con otros trabajos en diferentes poblaciones, incluso aun con lo reportado por Sergio-Ferreira (1997) para la misma población. Este autor reporta el 3.5 % del total de sus ejemplares con la presencia de organismos transformantes de febrero a julio en la Bahía de La Paz, mientras que Lluch-Cota (1995) reporta transformantes inactivos prácticamente en todos los meses del año en Bahía

Magdalena. En este trabajo la presencia de organismos en transformación sexual solo se encontró a partir del final del periodo reproductivo, por lo que habría que hacer consideraciones respecto a los resultados y las observaciones de estos autores. Por un lado Sergio-Ferreira (op. cit.) trabajó exclusivamente a las hembras, por lo que es posible que una falsa interpretación al momento de identificar a los transformantes. Lluch-Cota (op. cit.) solo los menciona como posibles transformantes, sin confirmar con certeza un número de organismos en franca transformación sexual, además de que no señala los criterios que utilizó para definirlos como transformantes.

La principal causa de cambio de sexo en otras especies protogínicas se debe a la remoción del macho dominante o a la alteración de las interacciones entre sexos en los sistemas sociales, lo que estimula la transformación sexual de las hembras, además de que en cierta forma los organismos en transición sexual pueden identificar las condiciones favorables, asegurándose el éxito de la transformación (Shapiro 1987). Lluch-Cota (1995), quien reporta organismos en transición inactivos en todos los meses de año, aplica la idea anteriormente expuesta a la población de Bahía Magdalena para explicar la presencia de organismos transformantes durante el periodo reproductivo, asociándolo, además, al tipo de sustrato. Él mismo señala que los serranidos asociados a fondos arenosos presentan mayor competencia por gametos en el momento de la reproducción, a diferencia de aquellos asociados a sustratos rocosos o coralinos, lo que podría estimular el cambio de sexos. De ser esto cierto, se esperaría que la transformación sexual ocurriera de la misma forma en las poblaciones de la Bahía de La Paz, donde la especie esta asociado también a los fondos arenosos.

No se ha encontrado en la literatura una relación entre la talla o la edad en la cual ocurra el cambio de sexo. Es posible que el cambio de sexo se vea influenciado por factores ambientales. Se ha comprobado que muchos de los procesos hormonales que intervienen en la maduración de los peces se ven afectados por los factores ambientales, principalmente el fotoperiodo y la temperatura (Carrillo 1987; Carrillo y Zanuy 1990; Munro 1990; Zanuy y Carrillo 1991; Peter y Yu 1997), además de que existe evidencia de que la transformación sexual en los serranidos se puede dar por manipulación hormonal (Oda *et al.* 1993; Lee 1994; Tan-Fermin 1992 y 1994).

Las descripciones que se han hecho sobre la transición sexual en la cabrilla arenera hasta la fecha no han permitido establecer de manera clara el proceso de sucesión de tejidos en la gónada. Hovey *et al.* (2000) observaron oocitos en vitelogénesis en los ejemplares en transición. En su micrografía se puede observar a oocitos con inclusiones lipídicas como estadio más avanzado. En las observaciones hechas en el presente trabajo, el estadio de inclusiones lipídicas fue el más avanzado que se encontró en hembras que presentaban tejido testicular en desarrollo, siendo lo más común que presentaran solo oocitos perinúcleolares.

Dado que las hembras se encontraban en proceso de transformación sexual, la acumulación de reservas de vitelo en el oocito representaría un gasto energético inútil, puesto que la gónada esta dejando de funcionar como ovario para transformarse en testículo. Esto podría soportarse en el hecho mismo del desarrollo del oocito, el cual hasta el estadio de inclusiones lipídicas presenta una síntesis de carácter endógeno. La presencia de gránulos de vitelo puede implicar ya una síntesis exógena, y por lo tanto el uso de reservas provenientes del hígado, a menos que dichos gránulos de vitelo sean los precursores generados en la síntesis endógena y no representen un gasto energético para el organismo.

También sigue siendo un poco problemático la definición del tipo de tejido testicular que se presenta en las gónadas en reversión sexual. Lluch-Cota (1995) menciona que en las etapas iniciales de la transformación los tejidos ovárico y testicular se encuentran separados, pero sin tejido conjuntivo que los delimite. Hovey *et al.* (2000) mencionan que observaron desarrollo de tejido testicular delimitado y no delimitado del tipo I y II, sin hacer la aclaración de si estos tipos de tejidos en desarrollo ocurrieron en todos los ejemplares o vario de uno a otro. Sadovy y Shapiro (1987) mencionan que el tejido testicular delimitado se origina fuera del ovario, rodeado por tejido conjuntivo, mientras que los tejidos no delimitados del tipo I y II se originan dentro del ovario.

Al revisar la micrografía que presentan Hovey *et al.* (2000), se puede observar que el tipo de configuración que presenta el tejido testicular corresponde más bien al no delimitado tipo I, donde los tejidos tanto masculino como femenino no están separados por tejido conjuntivo, pero no se

encuentran mezclados. En este trabajo se pudo observar que el tejido testicular no delimitado tipo I fue el que se presentó al inicio de la reversión sexual. La confusión de asignar como tejido testicular no delimitado tipo II en las observaciones reportadas por Hovey *et al.* (2000) quizás se deban a que conforme el tejido testicular se desarrolla, invade el resto de las lamelas.

Al contar con una mayor cantidad de ejemplares en diferentes etapas de la transición sexual, se pudo realizar una secuencia del proceso de transformación de las gónadas. La proliferación de espermatogonias inicia en la base de las lamelas formando pequeños islotes de tejido testicular, sin tejido conectivo que lo limite con el resto de la gónada, lo que corresponde al tejido no delimitado tipo I. Conforme el tejido testicular se desarrolla, el tejido ovárico es sustituido, sin observarse que existiera tejido conjuntivo que los separara. La proliferación del tejido testicular no ocurre de manera simultánea en toda la gónada, lo cual puede dar la apariencia de ser tejido testicular no delimitado del tipo II, donde el tejido testicular puede aparecer en cualquier parte del ovario, sin tejido conectivo que lo delimite. Finalmente, el tejido ovárico es sustituido completamente por el tejido testicular, pero es posible encontrar restos de oocitos perinúcleolares en reabsorción. Al finalizar el proceso de transformación, el nuevo tejido testicular puede presentar actividad espermatogénica, encontrándose incluso espermatozoides maduros.

Dadas las características que presentó la cabrilla arenera en este estudio, como fueron la presencia de organismos en transformación sexual, la presencia de machos y hembras en todos los intervalos de tallas y la presencia de hembras que no se transformaron sexualmente, se puede decir que la población de *P. maculatofasciatus* en la Bahía de La Paz, exhibe como modalidad reproductiva el hermafroditismo protogínico diándrico. La asignación de esta modalidad reproductiva puede soportarse en el hecho de la cantidad de organismos en transformación sexual encontrada. Hastings (1989) reporta la presencia de tres transformantes en una muestra de 199 ejemplares, de los cuales solo analizó 33 con la técnica histológica. Oda *et al.* (1993) reporta un solo ejemplar en transformación, mantenido en condiciones de laboratorio y al cual se le aplicó tratamiento hormonal con LHRH. Por su parte, Hovey y Allen (2000) analizaron un total de 1155 ejemplares provenientes de seis poblaciones diferentes, reportando solamente 5 ejemplares en transformación sexual en las

poblaciones de Los Pulpos (195 ejemplares) y la Bahía de San Diego (215 ejemplares). En este trabajo se encontraron 10 ejemplares en una muestra de 210 organismos, y aunque exista la posibilidad de un sesgo en cuanto a la técnica de muestreo y la extrapolación a un nivel poblacional, se consideró que estos resultados muestran una clara tendencia de la modalidad reproductiva de la especie en la Bahía de La Paz.

CONCLUSIONES

De acuerdo a los resultados obtenidos en este estudio, se puede concluir que en la Bahía de La Paz *Paralabrax maculatofasciatus* presenta un desarrollo gametogénico similar al de otros teleósteos.

En el desarrollo del oocito se identificaron tres fases de crecimiento: primario, en el que se incluyeron las oogonias y el estadio de oocitos perinúcleolares. En crecimiento secundario, oocitos en los estadios de alvéolo cortical, inclusiones lipídicas y la vitelogénesis; y la fase de hidratación-maduración.

La espermatogénesis en esta especie presentó cinco estadios: proliferación, maduración temprana, media y avanzada y reabsorción, utilizando criterios morfológicos bien definidos que caracterizaron a cada una de estos estadios, como fue la presencia de un epitelio germinal continuo y la presencia o ausencia de las diferentes clases de células germinales.

La actividad reproductiva franca ocurre de enero a mayo, con presencia de organismos maduros y en puesta. Se confirmó que el periodo reproductivo de esta especie en la Bahía de La Paz se presenta en los meses templados, con temperaturas del agua que se encuentran entre los 20 y 25 °C, lo que refleja un claro efecto de los factores ambientales sobre la reproducción.

La actividad reproductiva interpretada en base a los estadios ováricos y las clases de desarrollo testicular determinados por métodos histológicos se complementa con el uso del IGR, ya que este índice complementa a los resultados que se obtienen mediante el análisis histológico.

En el caso de los machos, la estimación del tejido activo fue una herramienta útil para observar los patrones de actividad testicular, que además puede ser utilizada como una técnica de evaluación de la madurez.

Se confirmó la presencia de organismos en transición sexual en la población de Bahía de La Paz. La mayor incidencia de éstos correspondió con el periodo de inactividad reproductiva.

Los resultados obtenidos en este trabajo cubren los criterios establecidos por Sadovy y Shapiro (1987) para la determinación del hermafroditismo en peces. Estos criterios permitieron establecer evidencias sólidas para establecer que *Paralabrax maculatofasciatus* presenta la modalidad de hermafroditismo protogínico diándrico en la población de la Bahía de La Paz.

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE
CIENCIAS MARINAS
BIBLIOTECA
I.P.N.
DONATIVO**

RECOMENDACIONES

Aunque ya se han cubierto algunos aspectos de la biología reproductiva de esta especie, aun quedan aspectos que necesitan ser estudiados más a fondo. En virtud de estas necesidades las recomendaciones que se hacen para trabajos futuros que pretendan ampliar el conocimiento de la fisiología reproductiva de *Paralabrax maculatofasciatus* son los siguientes:

- La aplicación de técnicas histoquímicas y estudios *in vitro* que permitan comprender de mejor manera el desarrollo del oocito, especialmente en el estadio de vitelogénesis, ya que es aquí donde se da la acumulación de reservas que aseguran la viabilidad y la calidad de los desoves.
- De igual forma se recomienda aplicar técnicas histoquímicas que permitan observar cambios durante la espermatogénesis que puedan proporcionar más elementos al momento de determinar el proceso de la maduración testicular.
- La aplicación de las técnicas histoquímicas y de microscopía electrónica podrían ayudar a comprender la función que tienen las células epiteliales que rodean las lamelas testiculares, ya que su morfología varía de acuerdo a la clase de madurez del testículo, lo que sugiere que estas células tienen alguna función en la maduración del testículo.
- Es necesario realizar estudios sobre la variación de los perfiles de esteroides sexuales a lo largo de un ciclo reproductivo y el efecto de estos esteroides en el desarrollo gametogénico, complementando estos estudios con observaciones histológicas.
- Dado que en esta especie el hermafroditismo es una condición intrínseca, sería importante realizar estudios sobre las variaciones y el papel de los esteroides sexuales en organismo en transformación sexual.
- Finalmente se recomienda realizar estudios sobre la influencia de factores ambientales o sociales en la transformación sexual, y el efecto de esteroides sexuales en organismos bajo condiciones de laboratorio.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allen, L.G., T.E. Hovey, M.S. Love y J.H. Smith. 1995. The life history of the spotted sand bass (*Paralabrax maculatofasciatus*) within the southern California Bight. Calif. Coop. Oceanic. Fish. Rep. 36: 193-203.
- Álvarez-González, C.A.; J.L. Ortiz-Galindo, S. Dumas, S.F. Martínez-Díaz, D.E. Hernández-Ceballos, T. Grayeb-del Alamo, M. Moreno-Legorreta, R. Peña-Martínez, y R. Civera-Cerecedo. 2001. Effect of stocking density on the growth and survival of spotted sand bass *Paralabrax maculatofasciatus* larvae in a closed recirculation system. J. World Aquaculture Soc. 32: 130-137.
- Anonimo. 2001. (En línea) Oceanografía Física. CICESE. Ensenada, México. Predicción de Mareas. MAR V 0.32. (<http://oceanografia.cicese.mx/predmar/index.html>). Consultado el 23 de marzo del 2001.
- Avilés-Quevedo, A., M. Izawa, C. Zúñiga-Pacheco, R. Rodríguez-Ramos y U. McGregor-Pardo. 1994. Aspectos reproductivos de la cabrilla arenera *Paralabrax maculatofasciatus* (Steindachner, 1868) en Bahía de La Paz, B.C.S., durante 1992-93. Mem. X Simp. Int. Biol. Mar., La Paz, B.C.S. Junio de 1994.
- Balinsky, B. I. 1978. 644 p. Introducción a la embriología. Ed. Omega. Barcelona
- Billard, R. 1992. Reproduction in rainbow trout: sex differentiation, dynamics of gametogenesis, biology and preservation of gametes. Aquaculture 100: 263-298.
- Borquez R., A., A. Olivares P. y L. Tapia M. 1988. Estructura gonadal e inversión sexual de la "cabrilla común" *Paralabrax humeralis* Valenciennes 1828 (Pisces, Serranidae). Est. Oceanol. Un. Antofagasta 7: 51-58.
- Carrillo, M. 1987. Fisiología de la reproducción de los peces y su aplicación a los cultivos marinos. pp.45-77. En: Verreth, J.A.J., M. Carrillo, S. Zanuy y E.A. Huisman (Eds.) Investigación Acuícola en América Latina. IFS.
- Carrillo, M. y S. Zanuy. 1990. Control ambiental y hormonal en teleósteos, con especial énfasis en la lubina europea. Proc. VI Congreso Nacional de Acuicultura.
- Cavaco, J.E.B., J.G.D. Lambert, R.W. Schulz y H.J.Th. Goos. 1997. Pubertal development of male African catfish, *Clarias gariepinus*. *In vitro* steroidogenesis by testis and tissue and plasma levels of sexual steroids. Fish Physiol. Biochem. 16: 129-138.
- Chávez, H. y J. Arvizu. 1972. Estudio de los peces demersales del Golfo de California, 1968-1969. III. Fauna de acompañamiento del camarón (peces finos y "basura"). pp. 361-378. En: J. Carranza (Ed). Mem. IV Cong. Nal. Oceanog., México, D.F., 17-19 noviembre de 1969.
- Chan, S.T.H. y W.S.B. Yeung. 1983. Sex control and sex reversal in fish under natural conditions. pp.171-222. En: Hoar, W.S. y D.J. Randall (Eds.). Fish Physiology. Vol. IXB. Academic Press, Inc.

- Christiansen, H., S.R. Brodsky y M. E. Cabrera. 1973. Aplicación de una técnica histométrica en la determinación de la fecundidad en los invertebrados marinos. Phycis sección A, Buenos Aires. 32 : 121-135.
- Coward, K. y N.R. Bromage. 1998. Histological classification of oocyte growth and the dynamics of ovarian recrudescence in *Tilapia zilli*. J. Fish Biol. 53: 285-302.
- Crim, L.W. y B.D. Glebe. 1990. Reproduction. pp 529-547. Methods for fish biology. C.B. Schreck y P.B. Moyle (Eds). Bethesda, MD, USA. American Fish Society.
- De Vlaming V.L., G. Grossman y F. Chapman. 1982. On the use of the gonadosomatic index. Comp. Biochem. Physiol. 73 A: 31-39.
- Emerson, L.S., M. G. Walker y P.R. Witthames. 1990. A stereological method for estimating fish fecundity. Journal of Fish. Biology 36:721-730.
- Erickson, D.L., J.E. Hightower y G.D. Grossman. 1985. The relative gonadal index: an alternative index for quantification of reproductive condition. Comp. Biochem. Physiol. 81A(1): 117-120.
- Goodall, J.A., M.F. Capra y W. Blackshaw. 1987. Quantitative histology of the seasonal changes in the gonads of summer whiting, *Sillago ciliata*. J. Fish Biol. 30: 589-595.
- Grier, H.J. 1981. Cellular organization of the testis and spermatogenesis in fishes. Am. Zool. 21: 345-357.
- Grier, H.J., R.G. Taylor y R. O. Reese. 1987. The mechanism of tubule elongation during testicular recrudescence in the redbfish, *Sciaenops ocellatus* (Perciformes). pp. 285-291. En: Proceedings of the V Congress of European Ichthyologists, Stockholm 1985 (Kullander, S. O. y Fernholm, B., Eds.), Stockholm: Swedish Museum of Natural History.
- Grier, H.J. y R.G. Taylor. 1998. Testicular maturation and regression in the common snook. J. Fish Biol. 53:521-542.
- Gutiérrez-Urbe, M. C. 1987. Composición específica de la captura de "escama" (pesquería artesanal) en Bahía Magdalena, Baja California Sur, México. Tes. Lic. Fac. Cien. U.N.A.M., 61p.
- Ham, A.W. 1975. Tratado de histología. Ed. Interamericana. 7ª. ed. 935 p.
- Hastings, P.A. 1989. Protogynous hermaphroditism in *Paralabrax maculofasciatus* (Pices:Serranidae). Copeia 1: 184-188.
- Heemstra, P.C. y J.E. Randall. 1995. Groupers of the world. FAO Fisheries Synopsis 125: 1-15.
- Hovey T.E. y L.G. Allen 2000. Reproductive patterns of six populations of the spotted sand bass, *Paralabrax maculofasciatus*, from Southern and Baja California. Copeia 2: 459-468.
- Hunter, J. R., y B.J. Macewicz. 1985. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. pp.79-74. En: An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. (Ed. R. Laker) NOAA Tech. Rep. NMFs 36.

- Johnson, A.K., P. Thomas y R.R. Wilson Jr. 1998. Seasonal cycles of gonadal development and plasma sex steroid levels in *Ephinephelus morio*, a protogynous grouper in the eastern Gulf of Mexico. *J. Fish Biol.* 52: 502-518.
- Jons, G.D. y L.E. Miranda. 1997. Ovarian weight as an index of fecundity, maturity, and spawning periodicity. *J. Fish Biol.* 50: 150-156.
- Kjesbu, O.S., H. Kryvi y B. Norberg. 1996. Oocyte size and structure in relation to blood plasma steroid hormones in individually monitored spawning Atlantic cod. *J. Fish Biol.* 49: 1197-1215.
- Kobayashi, W. y T. Yamamoto. 1981. Fine structure of the micropilar apparatus of the chum salmon egg, with a discussion of the mechanisms for blocking polyspermy. *J. Exp. Zool.* 217: 265-275.
- Koldras, M., K. Bieniarz y D.E. Kime. 1990. Sperm production and steroidogenesis in test of the common carp, *Cyprinus capio* L., at different stages of maturation. *J. Fish Biol.* 37: 635-645.
- Lam, T.J. 1983. Environmental influences on gonadal activity in fish. pp. 63-116. En: (W.S. Hoar y D.J. Randall Eds.). *Fish Physiology*. Vol. IXB. Academic Press, Inc.
- Lau, E.I, B.Y. Lin, F.Y. Lee, L.T. Sun, S. Dufour y C.F. Chang. 1997. Stimulation of testicular function by exogenous testosterone in male protandrous black porgy, *Acanthopagrus schlegeli*. *J. Fish Biol.* 51:327-333.
- Lee, Y.D. 1994. Sexual phenomenon of protogynous serranid fish. *Proc. 2nd Intl Symp. on Mar. Sci. Exploitation of Marine Resources*. p.p. 143-150.
- Leija-Tristan, A. y J.L. Castro-Aguirre. 1991. Estudio biológico pesquero del camarón de la costa occidental de Baja California Sur (zona protegida: complejo lagunar Magdalena-Almejas). *Inf. Téc. Final CIB-CONACyT Proy. PO20CCOR892996*.
- Lluch-Cota, D.B. 1995. Aspectos reproductivos de la cabrilla arenera *Paralabrax maculatofasciatus* (Pisces: Serranidae) en Bahía Magdalena-Almejas, Baja California Sur, México. Tesis Maestría.CICIMAR-IPN. 116 p.
- Lone, K.P., S. Al Ablani y A. Al-Yaqout. 2001. Steroid hormone profiles and correlative gonadal histological changes during natural sex reversal of sobaity kept in tanks and sea-cages. *J. Fish Biol.* 58: 305-324.
- Matsuyama, M., Y. Nahagama y S. Matsursa. 1991. Observations on ovarian follicle ultrastructure in the marine teleost, *Pagrus major*, during vitellogenesis and oocyte maturation. *Aquaculture* 92: 67-82.
- Mayer, I., S.E. Sjakley y P.R. Witthames. 1988. Aspects of the reproductive biology of the bass, *Dicentrarchus labrax* L. I. An histological and histochemical study of oocyte development. *J. Fish Biol.* 33: 609-622.
- Mayer, I., S.E. Sjakley y P.R. Witthames. 1990. Aspects of the reproductive biology of the bass, *Dicentrarchus labrax* L. II. Fecundity and pattern of oocyte development. *J. Fish Biol.* 36: 141-148.

- Micale, V., F. Perdichizzi y G. Basciano. 1996. Aspects of the reproductive biology of the sharpsnout seabream *Diplodus puntazzo* (Cetti, 1777) I. Gametogenesis and gonadal cycle in captivity during the third year of life. *Aquaculture* 140: 281-291.
- Micale, V., G. Maricchiolo y L. Genovese. 1999. The reproductive biology of the amberjack, *Seriola dumerilii* (Risso 1810). I. Oocyte development in captivity. *Aquaculture Res.* 30: 349-355.
- Munro, A.D. 1990. General Introduction. pp. 1-31. En: (Munro, Scott y Lam, Eds). *Reproductive seasonality in teleosts: environmental influences*. CRC Press, Inc.
- Mylonas, C.C., I.C. Woods III y Y. Zohar. 1997. Cyto-histological examination of post-vitellogenesis and final oocyte maturation in captive-reared striped bass. *J. Fish Biol.* 50: 34-49.
- Nagahama, Y. 1983. The functional morphology of teleost gonads, pp. 223-276. En: W.S Hoar. y D.J. Randall (Eds.). *Fish Physiology*. Vol. IX A. Reproduction, Endocrine Tissues and Hormones. Academic Press, Inc.
- Nagahama, Y., M. Yoshikuni, M. Yamashita, T. Tokumoto y Y. Katsu. 1995. Regulation of oocyte growth and maturation in fish. *Current Topics on Developmental Biology*. 30: 103-145.
- Nikolsky, G.V. 1963. *The ecology of fishes*. Academic press, London. 352 pp.
- Ochoa-Báez, R.I. 1992. Cultivo experimental de peces marinos: reproducción en cabrilla arenera. Informe Técnico. CICIMAR-IPN: 24 p.
- Ochoa-Báez, R.I. 1998. Estacionalidad reproductiva y producción ovárica de la anchoa europea, *Engraulis encrasicolus* (Clupeiformes: Engraulidae) en el mar Catalán. Tesis Doctoral. Universidad politécnica de Cataluña. Barcelona. 232 p.
- Oda, L.D., R.J. Lavenberg y J.M. Rounds. 1990. Reproductive biology of California species of *Paralabrax*. *CalCOFI Ann. Conf.* October 31- November 2, 1990, Pacific Grove, Ca, U.S.A.
- Oda, D.L., R.J. Lavenberg y J.M. Rounds. 1993. Reproductive biology of three California species of *Paralabrax* (Pisces: Serranidae). *Calif. Coop. Oceanic. Fish. Rep.* 34: 122-132.
- Peter, R.E. y K.L. Yu. 1997. Neuroendocrine regulation of ovulation in fishes: basic and applied aspects. *Rev. Fish Biol. Fish.* 7:173-197.
- Quinitio, G.F., H. Takahashi y A. Goto. 1988. Annual changes in the testicular activity of the river Sculpin, *Cottus hangiongensis* Mori, with emphasis on the occurrence of aberrant spermatids during spermatogenesis. *J. Fish Biol.* 33:871-878.
- Rahman, M.S., A. Takemura y K. Takano. 2000. Lunar synchronization of testicular development and plasma steroid hormone profiles in the golden rabbitfish. *J. Fish Biol.* 57: 1065-1074.
- Ratty, F.J., R.M. Laurs y R.M. Kelly. 1990. Gonad morphology, and spermatogenesis in south Pacific albacore tuna *Thunnus alalunga* (Scombridae). *Fish. Bull.* 88:207-216.
- Rideout, R.M., D.M. Maddock y M.P.M. Burton. 1999. Oogenesis and the spawning pattern in Greenland halibut from the North-west Atlantic. *J. Fish Biol.* 54: 196-207.
- Rodríguez Gutiérrez, M. 1992. Técnicas de evaluación cuantitativa de la madurez gonádica en peces. AGT Eds. México. 79 p.

- Rosales-Velásquez, M.O., R. E. Martínez-Pecero, B. Anguas-Vélez, M. Contreras-Olguin y E.O. Rodríguez-Morales. 1992. Inducción al desove de la cabrilla arenera *Paralabrax maculatofasciatus* (Steindachner) (Pisces: Serranidae) mantenida en laboratorio. III Cong. Nal. Ictiología, Oaxtepec, Morelos, 24-27 de noviembre de 1992. p.18.
- Rosales-Velásquez, M.O. 1997. Efecto de la alimentación sobre los desoves de la cabrilla arenera *Paralabrax maculatofasciatus* (Teleostei: Serranidae) mantenida en cautiverio. Tesis Maestría. CICIMAR-I.P.N. La Paz, B.C.S. 62 p.
- Sadovy, Y. y D.Y. Shapiro. 1987. Criteria for the diagnosis of hermaphroditism in fishes. *Copeia* 1:136-156.
- Selman, K., R.A. Wallace y V. Barr. 1986. Oogenesis in *Fundulus heteroclitus*. IV. Yolk-vesicle formation. *J. Exp. Zool.* 239: 277-288.
- Sergio-Ferreira, A.N. 1997. Ciclo reproductivo de hembras de *Paralabrax maculatofasciatus* (Steindachner, 1868) y su importancia para la acuicultura. Tesis Maestría. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 94 p.
- Shapiro, D. Y. 1987. Reproduction in groupers. pp. 295-327. En J.J. Polovina and S. Ralston, Eds. *Tropical snappers and groupers, biology and fisheries management*. Westview Press, Boulder and London.
- Smith, C.L. y P. H. Young. 1966. Gonad structure and the reproductive cycle of the kelp bass, *Paralabrax clathratus* (Girard), with comments on the relationships of the serranid genus *Paralabrax*. *Calif. Fish and Game.* 52: 283-292.
- Stoumboudi, M. Th., Villwock, J. Sela y M. Abraham. 1993. Gonadosomatic index in *Barbus longiceps*, *Capoeta damascina* and their natural hybrid (Pices, Cyprinidae), versus spermatozoan index in the parental males. *J. Fish Biol.* 43:865-875.
- Summerfelt, R.C. y L.S. Smith. 1990. Anesthesia, surgery, and related techniques. *Methods for fish biology.* pp 213-263. En: C.B. Schreck y P.B. Moyle (Eds). Bethesda, MD, USA. American Fish Society.
- Tan-Fermin, J.D. 1992. Withdrawal of exogenous 17-alpha methyl-testosterone causes reversal of sex-inversed male grouper *Epinephelus suillus* (Bloch and Schneider). *The Philippine Scientist* 29: 33-39.
- Tan-Fermin, J.D., L. M. B. García y A. R. Castillo Jr. 1994. Induction of sex inversion in juvenile grouper, *Epinephelus suillus*, (Valenciennes) by injections of 17- α methyltestosterone. *Jpn. J. Ichthyol.* 40(4):413-420.
- Taylor, R.G., H.J. Grier y J.A. Whittington. 1998. Spawning rhythms of common snook in Florida. *J. Fish Biol.* 53: 502-520.
- Thresher, R.E. 1984. *Reproduction in reef fishes*. T. F. H. Publications. Neptune City. U.S.A.
- Torres-Villegas, J.R. y R.I. Ochoa-Báez. 1997. La pesquería de la sardina en México. II parte. *Investigación hoy.* 25-31.

- Tucker, J. W. Jr. 1994. Spawning by captive serranid fishes: a review. *J. World Aquaculture Soc.* 25: 345-359.
- Tyler, C.R., J.P. Sumpter y P.R. Whitthames. 1990. The dynamics of oocyte growth during vitellogenesis in the rainbow trout, (*Oncorhynchus mykiss*). *Biol. Reprod.* 43: 202-209.
- Tyler, C.R. y J.P. Sumpter. 1996. Oocyte growth and development in the teleosts. *Rev. Fish Biol. Fish.* 6: 287-318.
- Van Eenennaam, J.P. y S.I. Doroshov. 1998. Effects of age and body size on gonadal development of Atlantic sturgeon. *J. Fish Biol.* 53: 624-637.
- Verreth, J.A.J., M. Carrillo, S. Zanuy y E.A. Huisman. 1987. Bases fisiológicas de la reproducción de los peces y su relación con la acuicultura. pp. 45-127. En: *Investigación Acuícola en América Latina*. IFS. Proceedings of the Latinamerican seminar on Aquaculture.
- Wallace, R.A. y K. Selman. 1981. Cellular and dynamics aspects of oocyte growth in teleosts. *Amer. Zool.* 21:325-343.
- Webster, D. y M. Webster. 1974. *Comparative vertebrate morphology*. Academic Press. London. 517 p.
- West, G. 1990. Methods of assessing ovarian development in fishes: a review. *Aust. J. Freshwater Res.* 41: 199-222.
- Yoneda, M., M. Tokimura, H. Fujita, N. Takeshita, K. Takeshita, M. Matsuyama y S. Matsura. 1998. Reproductive cycle and sexual maturity of the angelfish *Lophiomus setigerus* in the East China Sea with a note on specialized spermatogenesis. *J. Fish Biol.* 53: 164-178.
- Zanuy, S. y M. Carrillo. 1987. La reproducción de los teleósteos y su aplicación en la acuicultura. pp. 1-131. En: *Reproducción en acuicultura*. J. Espinosa de los Monteros y U. Labarta (Eds.). Plan de Formación de Técnicos en Acuicultura, Programa Especial de I+D de Acuicultura CAICYT, Madrid, España.
- Zanuy, S. y M. Carrillo. 1991. Control de la reproducción en los teleósteos. pp. 29-34. En: *Política Científica*. Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología (Ed.). Secretaría de Estado de Universidades e Investigación, Gabinete de Prensa. Madrid, España.

Anexo 1. Resultados de la prueba de Tukey para muestras desiguales. Se presenta para cada mes las tallas promedio (M=), las diferencias son significativas cuando $p < 0.05$.

	DM M=220.25	DH M=192.00	EM M=192.29	EH M=159.25	FM M=215.89	FH M=171.00	Ma M M=207.20	Ma H M=168.38	Ab M M=181.63	Ab H M=164.33	My M M=191.00	My H M=227.13	Jn M M=211.50	Jn H M=200.43	Jl M M=197.57	Jl H M=197.88	Ag M M=210.10	Ag H M=203.44	SM M=199.17	SH M=181.82	Oc M M=223.33	Oc H M=184.50	NM M=215.70	NH M=182.00	DM M=227.11	DH M=206.33
DM		0.961	0.921	0.000	1.000	0.037	1.000	0.006	0.227	0.018	0.879	1.000	1.000	0.999	0.994	0.987	1.000	1.000	0.999	0.236	1.000	0.380	1.000	0.244	1.000	1.000
DH	0.961		1.000	0.836	0.995	0.999	1.000	0.996	1.000	0.969	1.000	0.725	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.888	1.000	0.996	1.000	0.726	1.000
EM	0.921	1.000		0.695	0.989	0.997	1.000	0.987	1.000	0.965	1.000	0.585	0.999	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.803	1.000	0.990	1.000	0.586	1.000
EH	0.000	0.836	0.695		0.001	1.000	0.261	1.000	0.987	1.000	0.767	0.000	0.005	0.232	0.374	0.227	0.008	0.062	0.454	0.985	0.000	0.945	0.001	0.984	0.000	0.027
FM	1.000	0.995	0.989	0.001		0.108	1.000	0.024	0.474	0.055	0.978	1.000	1.000	1.000	1.000	0.999	1.000	1.000	1.000	0.357	1.000	0.538	1.000	0.499	1.000	1.000
FH	0.037	0.999	0.997	1.000	0.108		0.824	1.000	1.000	1.000	0.999	0.005	0.262	0.873	0.954	0.947	0.331	0.729	0.962	1.000	0.016	1.000	0.113	1.000	0.005	0.554
Ma M	1.000	1.000	1.000	0.261	1.000	0.824		0.708	0.997	0.499	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.997	1.000	1.000	1.000	0.997	1.000	1.000
Ma H	0.006	0.996	0.987	1.000	0.024	1.000	0.708		1.000	1.000	0.994	0.001	0.082	0.751	0.881	0.778	0.115	0.422	0.905	1.000	0.002	1.000	0.026	1.000	0.001	0.258
Ab M	0.227	1.000	1.000	0.987	0.474	1.000	0.997	1.000		1.000	1.000	0.043	0.757	1.000	1.000	1.000	0.831	0.990	1.000	1.000	0.116	1.000	0.486	1.000	0.043	0.956
Ab H	0.018	0.969	0.965	1.000	0.055	1.000	0.499	1.000	1.000		0.980	0.002	0.141	0.673	0.816	0.802	0.184	0.500	0.740	1.000	0.008	1.000	0.057	1.000	0.002	0.343
My M	0.879	1.000	1.000	0.767	0.978	0.999	1.000	0.994	1.000	0.980		0.505	0.999	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.735	1.000	0.980	1.000	0.506	1.000
My H	1.000	0.725	0.585	0.000	1.000	0.005	1.000	0.001	0.043	0.002	0.505		1.000	0.951	0.868	0.792	1.000	0.973	0.965	0.046	1.000	0.093	1.000	0.048	1.000	0.995
Jn M	1.000	1.000	0.999	0.005	1.000	0.262	1.000	0.082	0.757	0.141	0.999	1.000		1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.546	1.000	0.739	1.000	0.778	1.000	1.000
Jn H	0.999	1.000	1.000	0.232	1.000	0.873	1.000	0.751	1.000	0.673	1.000	0.951	1.000		1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.993	1.000	1.000	1.000	0.951	1.000
Jl M	0.994	1.000	1.000	0.374	1.000	0.954	1.000	0.881	1.000	0.816	1.000	0.868	1.000	1.000		1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.967	1.000	1.000	1.000	0.869	1.000
Jl H	0.987	1.000	1.000	0.227	0.999	0.947	1.000	0.778	1.000	0.802	1.000	0.792	1.000	1.000	1.000		1.000	1.000	1.000	1.000	0.940	1.000	1.000	1.000	0.792	1.000
Ag M	1.000	1.000	1.000	0.008	1.000	0.331	1.000	0.115	0.831	0.184	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000		1.000	1.000	0.649	1.000	0.824	1.000	0.848	0.999	1.000
Ag H	1.000	1.000	1.000	0.062	1.000	0.729	1.000	0.422	0.990	0.500	1.000	0.973	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000		1.000	0.982	0.994	0.997	1.000	0.992	0.948	1.000
SM	0.999	1.000	1.000	0.454	1.000	0.962	1.000	0.905	1.000	0.740	1.000	0.965	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000		1.000	0.995	1.000	1.000	1.000	0.966	1.000
SH	0.236	1.000	1.000	0.985	0.357	1.000	0.997	1.000	1.000	1.000	0.046	0.546	1.000	1.000	1.000	1.000	0.649	0.982	1.000		0.065	1.000	0.262	1.000	0.021	0.926
OM	1.000	0.888	0.803	0.000	1.000	0.016	1.000	0.002	0.116	0.008	0.735	1.000	1.000	0.993	0.967	0.940	1.000	0.994	0.995	0.065		0.131	1.000	0.126	1.000	0.999
OH	0.380	1.000	1.000	0.945	0.538	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.093	0.739	1.000	1.000	1.000	0.824	0.997	1.000	1.000	0.131		0.434	1.000	0.047	0.980
NM	1.000	0.996	0.990	0.001	1.000	0.113	1.000	0.026	0.486	0.057	0.980	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.262	1.000	0.434		0.511	1.000	1.000
NH	0.244	1.000	1.000	0.984	0.499	1.000	0.997	1.000	1.000	1.000	1.000	0.048	0.778	1.000	1.000	1.000	0.848	0.992	1.000	1.000	0.126	1.000	0.511		0.048	0.963
Dic M	1.000	0.726	0.586	0.000	1.000	0.005	1.000	0.001	0.043	0.002	0.506	1.000	1.000	0.951	0.869	0.792	0.999	0.948	0.966	0.021	1.000	0.047	1.000	0.048		0.989
Dic H	1.000	1.000	1.000	0.027	1.000	0.554	1.000	0.258	0.956	0.343	1.000	0.995	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.926	0.999	0.980	1.000	0.963	0.989	