



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**ESTRATEGIA REPRODUCTIVA VINCULADA A
LA EDAD Y AL CRECIMIENTO DE LA LISA
RAYADA *Mugil cephalus* LINNAEUS, 1758 Y
DE LA LISETA *Mugil curema* VALENCIENNES,
1836 EN DOS ZONAS DE BAJA CALIFORNIA
SUR, MÉXICO**

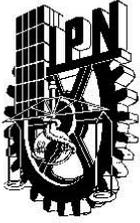
TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS**

PRESENTA

LUIS SALGADO CRUZ

LA PAZ, B.C.S., JUNIO DE 2020



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de **La Paz, B.C.S.**, siendo las **12:00** horas del día **07** del mes de **Julio** del **2020** se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Posgrado de: **CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS** para examinar la tesis titulada:

"ESTRATEGIA REPRODUCTIVA VINCULADA A LA EDAD Y AL CRECIMIENTO DE LA LISA RAYADA *Mugil cephalus* LINNAEUS, 1758 Y DE LA LISETA *Mugil curema* VALENCIENNES, 1836 EN DOS ZONAS DE BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO" del (la) alumno (a):

| | | | | | |
|-------------------|---------|-------------------|------|-------------|------|
| Apellido Paterno: | SALGADO | Apellido Materno: | CRUZ | Nombre (s): | LUIS |
|-------------------|---------|-------------------|------|-------------|------|

Número de registro: **B 1 6 1 0 0 2**

Aspirante del Programa Académico de Posgrado:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

Una vez que se realizó un análisis de similitud de texto, utilizando el software antiplagio, se encontró que el trabajo de tesis tiene **7** % de similitud. **Se adjunta reporte de software utilizado.**

Después que esta Comisión revisó exhaustivamente el contenido, estructura, intención y ubicación de los textos de la tesis identificados como coincidentes con otros documentos, concluyó que en el presente trabajo **SI** **NO** **SE CONSTITUYE UN POSIBLE PLAGIO.**

JUSTIFICACIÓN DE LA CONCLUSIÓN: El porcentaje de similitud se localiza a lo largo del documento adecuadamente referido a las fuentes originales.

****Es responsabilidad del alumno como autor de la tesis la verificación antiplagio, y del Director o Directores de tesis el análisis del % de similitud para establecer el riesgo o la existencia de un posible plagio.**

Finalmente, y posterior a la lectura, revisión individual, así como el análisis e intercambio de opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR** **SUSPENDER** **NO APROBAR** la tesis por **UNANIMIDAD** o **MAYORÍA** en virtud de los motivos siguientes:

"SATISFACE LOS REQUISITOS SEÑALADOS POR LAS DISPOSICIONES REGLAMENTARIAS VIGENTES"

COMISIÓN REVISORA DE TESIS

DR. CASIMIRO QUIÑONEZ VELÁZQUEZ

Director de Tesis
Nombre completo y firma

DR. VÍCTOR MANUEL GÓMEZ MUÑOZ

Nombre completo y firma

DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA

Nombre completo y firma

DR. FEDERICO ANDRÉS GARCÍA DOMÍNGUEZ

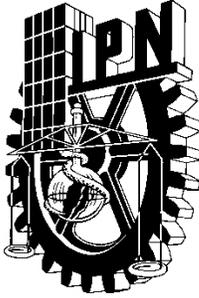
Director de Tesis
Nombre completo y firma

DR. LEONARDO ANDRÉS ABITIA CÁRDENAS

Nombre completo y firma

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO

Nombre completo y firma
**PRESIDENTE DEL COLEGIO DE
PROFESORES**



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 07 del mes de Julio del año 2020

El (la) que suscribe M en C. LUIS SALGADO CRUZ Alumno (a) del Programa

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

con número de registro B161002 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DR. CASIMIRO QUIÑONEZ VELÁZQUEZ Y DR. FEDERICO ANDRÉS GARCÍA DOMÍNGUEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"ESTRATEGIA REPRODUCTIVA VINCULADA A LA EDAD Y AL CRECIMIENTO DE LA LISA RAYADA

Mugil cephalus LINNAEUS, 1758 Y DE LA LISETA Mugil curema VALENCIENNES, 1836 EN DOS
ZONAS DE BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO"

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

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: luis_5_@hotmail.com - cquinone@ipn.mx - fdoming@ipn.mx

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

M en C. LUIS SALGADO CRUZ

Nombre y firma del alumno

DEDICATORIA

A mis padres Servando Salgado Ballesteros y Araceli Cruz Castillo, por su apoyo, cariño y sacrificio. Son un gran equipo que ha sabido conducirnos por un buen camino. Gracias por estar siempre conmigo y por las lecciones brindadas. Soy muy afortunado por contar con ustedes. Todo lo que soy se los debo, son y serán siempre mi ejemplo para seguir. Son los mejores, los quiero....

A mis hermanos Carlos Salgado Cruz y Adriana Salgado Cruz, por sus consejos, enseñanzas, cariño, amistad, confianza y todos los momentos compartidos. Estoy muy orgulloso de ustedes.

A Stephanie Bernal Pérez, por su compañía, amor incondicional, comprensión, confianza, consejos, regaños y sobre todo paciencia. Gracias por aventarte y confiar en que podíamos ser un gran equipo y familia (que crece cada vez más), por ser mi amiga y compañera de vida, brindarme apoyo en las buenas y malas, enseñarme a ser mejor persona y, sobre todo, por mantenerme vivo (como dices). Espero poder seguir caminando a tu lado.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y al programa Beca de Estímulo Institucional de Formación de Investigadores (BEIFI) del Instituto Politécnico Nacional por el apoyo económico otorgado.

A mis directores de tesis, el Dr. Casimiro Quiñonez Velázquez, y el Dr. Federico A. García Domínguez, les agradezco el apoyo, confianza, consejos, sus valiosos y acertados comentarios respecto al ejercicio de tesis, por su gran disposición, paciencia y aporte en la dirección de este trabajo, y sobre todo por su valiosa amistad.

A los miembros del comité de revisores: Dr. Víctor M. Gómez Muñoz, Dr. Leonardo Andrés Abitia Cárdenas y Dr. Agustín Hernández Herrera por sus acertados comentarios y observaciones en la revisión de este trabajo.

A quienes realizaron el trabajo de campo para la obtención del material y su procesamiento. Gracias a ellos se generó la información de este estudio.

Al técnico del Laboratorio de Biología de Invertebrados Marinos, Alma Rivera por su apoyo, disposición y amistad.

A mis compañeros del Laboratorio de dinámica de poblaciones del CICIMAR, por los momentos compartidos, tanto en el ámbito académico como en el social.

Mis amigos y compañeros del CICIMAR por su convivencia, experiencias compartidas tanto en CICIMAR como fuera de él.

A Stephanie Bernal Pérez por ser parte fundamental para que este proyecto pudiera ser concluido, GRACIAS POR ESTAR SIEMPRE QUE TE NECESITÉ.

A mi amigo y hermano Iván Pérez Quiñonez, gracias por todas las enseñanzas, momentos vividos, confianza, y sobre todo el gran aporte que brindaste en algunos capítulos de este estudio.

A Valeria Aguilar Camacho por tenerme la confianza y ser excelente alumna.

A Valeria Edith Chávez García por formar parte de esta etapa.

A mis padres y hermanos (Araceli Cruz Castillo, Servando Salgado B., Adriana Salgado Cruz y Carlos Salgado Cruz) por su apoyo incondicional.

ÍNDICE

| | |
|--|-----|
| GLOSARIO..... | I |
| RESUMEN | V |
| ABSTRACT | VII |
| 1. INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| 1.1 Crecimiento somático..... | 5 |
| 1.2 Reproducción | 10 |
| 1.3 Crecimiento somático y reproducción | 15 |
| 1.4 Familia Mugilidae | 25 |
| 1.5 Características de las especies de estudio | 27 |
| 2. ANTECEDENTES..... | 34 |
| 3. JUSTIFICACIÓN..... | 43 |
| 4. HIPÓTESIS..... | 45 |
| 5. OBJETIVOS..... | 45 |
| 5.1 Objetivo general | 45 |
| 5.2 Objetivos específicos | 46 |
| 6. ÁREA DE ESTUDIO | 46 |
| 7. RESULTADOS | 49 |
| 7.1 CAPÍTULO 1 | 49 |
| 7.1.1 CAPÍTULO 1.1 | 79 |
| 7.2 CAPÍTULO 2 | 114 |
| 7.2.1 CAPÍTULO 2.1 | 137 |
| 7.3 CAPÍTULO 3 | 163 |
| 7.3.1 CAPÍTULO 3.1 | 194 |
| 8. DISCUSIÓN GENERAL..... | 228 |
| 9. CONCLUSIONES GENERALES | 231 |
| 10. REFERENCIAS..... | 233 |

LISTA DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1. Asignación de flujo de energía en peces..... | 17 |
| Figura 2. Morfología típica de una lisa. | 26 |
| Figura 3. Área de distribución de la liseta <i>Mugil curema</i> | 28 |
| Figura 4. Aspecto de la liseta <i>Mugil curema</i> | 29 |
| Figura 5. Microfotografía de los ctenii de la escama de <i>Mugil curema</i> | 29 |
| Figura 6. Área de distribución la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> | 31 |
| Figura 7. Aspecto de la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> | 32 |
| Figura 8. Microfotografía de los ctenii de la escama de <i>Mugil cephalus</i> | 32 |
| Figura 9. Ubicación geográfica del área de estudio del presente trabajo. | 48 |
| Figura 10. Distribución de frecuencia de tallas de <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM)..... | 59 |
| Figura 11. Relación peso-longitud de <i>Mugil curema</i> por zona de estudio. | 60 |
| Figura 12. Proceso de maduración del ovario de <i>Mugil curema</i> | 62 |
| Figura 13. Proceso de maduración del testículo de <i>Mugil curema</i> | 64 |
| Figura 14. Frecuencia de organismos maduros en un año tipo (2010-2013) de <i>Mugil curema</i> en Bahía de la Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM)..... | 65 |
| Figura 15. Variación temporal del Índice gonadosomático (IGS), Índice hepatosomático (IHS) y Factor de condición (FC) por sexos de la liseta <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).. | 67 |
| Figura 16. Longitud media de madurez sexual ($L_{50\%}$) por sexos de <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). | 69 |
| Figura 18. Longitud mensual promedio durante un año tipo (2010-2013) de la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).. | 90 |

| | |
|---|-----|
| Figura 19. Relación Peso-Longitud de la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> en cada localidad.. | 91 |
| Figura 20. Microfotografías del ovario de <i>Mugil cephalus</i> , que ilustran el proceso de maduración y fases celulares durante el desarrollo.. | 94 |
| Figura 21. Microfotografías del testículo de <i>Mugil cephalus</i> | 97 |
| Figura 22. Patrón reproductivo durante un año tipo (2010-2013) de la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). | 98 |
| Figura 23. Variación temporal del Índice gonadosomático (IGS), Índice hepatosomático (IHS) y Factor de condición (FC) por sexos de la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz (a) y Bahía Magdalena (b). | 100 |
| Figura 24. Longitud media de madurez sexual ($L_{50\%}$) por sexos de la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). | 102 |
| Figura 25. Longitud mensual promedio durante un año tipo (2010-2013) de la liseta <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). | 124 |
| Figura 26. Distribución de frecuencias de radio, del núcleo a la primera marca de crecimiento (R_1) de la liseta <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). | 125 |
| Figura 27. Valores mensuales de Incremento Marginal de la liseta <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).. | 126 |
| Figura 28. Importancia relativa de los grupos de edad en la captura de la pesca artesanal de liseta <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). | 127 |
| Figura 29. Curvas de crecimiento individual a partir del modelo promedio de la liseta <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). | 129 |
| Figura 30. Frecuencia de tallas y pesos por sexos de <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz (BLP) durante 2010 a 2013. | 147 |
| Figura 31. Frecuencia de tallas y pesos por sexos de <i>Mugil cephalus</i> en Bahía Magdalena (BM) durante 2010 a 2013. | 148 |

| | |
|---|-----|
| Figura 32. Longitud mensual promedio durante un año tipo (2010-2013) de la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).. ... | 149 |
| Figura 33. Relación Peso-Longitud de <i>Mugil cephalus</i> en cada localidad..... | 150 |
| Figura 34. Distribución de frecuencias de radio a la primera marca de crecimiento (R_1) de la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).. | 151 |
| Figura 35. Patrón de los valores mensuales promedio de Incremento Marginal durante un año tipo de la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM), BCS.. | 153 |
| Figura 36. Importancia relativa de los grupos de edad en la captura de la pesca artesanal de la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM)..... | 154 |
| Figura 37. Curvas de crecimiento individual a partir del modelo promedio de la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). | 155 |
| Figura 38. Frecuencia de organismos maduros y promedio de incremento marginal (IM) por mes de la lisa rayada <i>Mugil curema</i> durante un año tipo en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM)..... | 172 |
| Figura 39. Frecuencia mensual de organismos maduros y promedio del incremento marginal (MIA) por mes de la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> durante un año tipo en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). | 173 |
| Figura 40. Tasa instantánea de crecimiento por grupo de edad y sexo, y etapas de crecimiento durante la ontogenia de <i>Mugil curema</i> y <i>M. cephalus</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). | 176 |
| Figura 41. Valores promedio del factor de condición (FC), índice gonadosomático (IGS) e índice hepatosomático (IHS) por grupo de edad de <i>Mugil curema</i> y <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). | 180 |
| Figura 42. Estadio de madurez por grupo de edad de la lisa rayada <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). | 181 |

| | |
|--|-----|
| Figura 43. Estadio de madurez por grupo de edad de la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz (BLP) y en Bahía Magdalena (BM). | 182 |
| Figura 44. Longitud media de madurez sexual ($L_{50\%}$) por cohorte de la liseta <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz (BLP) y en Bahía Magdalena (BM). | 184 |
| Figura 45. Longitud media de madures sexual ($L_{50\%}$) por cohorte de la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). | 186 |
| Figura 46. A) Representación esquemática de la cara externa del otolito de sagita de la liseta <i>Mugil curema</i> en la Bahía de La Paz. B) Ubicación de las 20 marcas utilizadas para representar la forma del otolito..... | 204 |
| Figura 47. A) Patrón reproductivo de la liseta <i>Mugil curema</i> en la Bahía de La Paz, durante 2010-2013. B) Ciclo anual..... | 209 |
| Figura 48. Ciclo anual del Factor de Condición (FC) y el Índice Gonadosomático (IGS) de la liseta <i>Mugil curema</i> en la Bahía de La Paz. | 210 |
| Figura 49. Distribución unimodal del radio a la primera marca de crecimiento (R_1) en otolitos de la liseta <i>Mugil curema</i> en la Bahía de La Paz. | 211 |
| Figura 50. Cambios mensuales del Incremento Marginal (MIA) y organismos maduros durante un año tipo de la liseta <i>Mugil curema</i> en la Bahía de La Paz. . | 211 |
| Figura 51. Imagen superior: esquema del otolito asociado a cada stock. Imagen inferior: cuadrículas de deformación resultantes de la comparación del otolito promedio de cada grupo con respecto a la forma promedio global..... | 212 |
| Figura 52. Distribución de frecuencias de talla (A) y pesos (B) por grupo (G1, G2) de la liseta <i>Mugil curema</i> en la Bahía de La Paz..... | 213 |
| Figura 53. Distribución de frecuencias de edad por grupo (G1, G2) de liseta <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz. | 214 |
| Figura 54. Curva de crecimiento a partir del modelo de von Bertalanffy por grupo (G1, G2) de liseta <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz. | 216 |
| Figura 55. Talla media de madurez sexual ($L_{50\%}$) por grupo (G1, G2) de liseta <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz. | 216 |

LISTA DE TABLAS

| | |
|---|-----|
| Tabla 1. Criterio histológico para asignar el estadio reproductivo una vez ocurrida la diferenciación sexual de <i>Mugil curema</i> .. | 55 |
| Tabla 2. Criterio histológico para asignar el estadio reproductivo y la diferenciación sexual de <i>Mugil cephalus</i> .. | 85 |
| Tabla 3. Composición de la muestra de <i>Mugil cephalus</i> y biometrías promedio por localidad.. | 88 |
| Tabla 4. Modelos de crecimiento individual evaluados mediante un enfoque multimodelo en la liseta <i>Mugil curema</i> .. | 121 |
| Tabla 5. Composición de la muestra de <i>Mugil curema</i> y biometrías promedio por localidad.. | 123 |
| Tabla 6. Longitudes del núcleo a cada marca de crecimiento (inicio de una banda opaca o de crecimiento rápido) de los otolitos de <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz y Bahía Magdalena. | 125 |
| Tabla 7. Valores de los parámetros de crecimiento individual por cada modelo evaluado de la liseta <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).. | 128 |
| Tabla 8. Longitudes promedio (mm) por grupo de edad estimadas a partir del modelo de von Bertalanffy de la liseta <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).. | 130 |
| Tabla 9. Composición de la muestra de <i>Mugil cephalus</i> y biometrías promedio por localidad.. | 146 |
| Tabla 10. Longitudes medias (mm) del núcleo a cada marca de crecimiento (inicio de una banda opaca o de crecimiento rápido) de los otolitos de <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz y Bahía Magdalena. | 152 |
| Tabla 11. Valores de los parámetros de crecimiento individual por cada modelo evaluado de la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).. | 154 |

| | |
|--|-----|
| Tabla 12. Longitudes medias (mm) a la edad de la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> , estimadas a partir del modelo de von Bertalanffy en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM)..... | 156 |
| Tabla 13. Parámetros de crecimiento de <i>Mugil cephalus</i> en costas mexicanas.. | 158 |
| Tabla 14. Tasa de crecimiento instantánea por grupo de edad, parámetros de crecimiento del modelo de von Bertalanffy, longevidad y talla media de madurez sexual (L _{50%}) por sexos de <i>Mugil curema</i> y <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM)..... | 174 |
| Tabla 15. Proporción sexual por grupo de edad de la liseta <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM)..... | 177 |
| Tabla 16. Proporción sexual por grupo de edad de la liseta <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM)..... | 178 |
| Tabla 17. Valores estimados de L _{50%} por cohorte de la liseta <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz (BLP) y en Bahía Magdalena (BM)..... | 183 |
| Tabla 18. Valores estimados de L _{50%} por cohorte de la lisa rayada <i>Mugil cephalus</i> en Bahía de La Paz (BLP) y en Bahía Magdalena (BM). | 185 |
| Tabla 19. Valores de los parámetros de crecimiento individual de cada grupo de liseta <i>Mugil curema</i> en Bahía de La Paz. | 215 |
| Tabla 20. Valores de la longitud media de madurez sexual L _{50%} de la liseta <i>Mugil curema</i> estimado por varios autores. | 227 |

GLOSARIO

Atresia: Proceso de reabsorción de gametos no desovados. Normalmente ocurre en gametos posvitelogénicos, pero puede ocurrir en previtelogénesis. Las células foliculares adquieren propiedades fagocitarias, reabsorbiendo al ovocito (Leeson & Leeson, 1985).

Banda opaca: Zona de la vértebra que por su composición densa (mayor concentración de carbonatos) impide el paso de la luz y se asocia a periodos de crecimiento rápido y se tiende a depositar en verano o meses cálidos (puede ser banda, zona o región opaca) (Caillet *et al.*, 2006).

Banda hialina: Zona de la vértebra que permite el paso de luz y se asocia a periodos de crecimiento lento y tiende a depositarse en invierno o meses fríos (puede ser zona, banda o región translúcida) (Caillet *et al.*, 2006).

Células de Sertoli: Células ubicadas en los túbulos seminíferos en los testículos, que brindan soporte estructural y metabólico a las células durante la espermatogénesis (Leeson & Leeson, 1985).

Desovante parcial: Es relativo a las especies o grupos de especies de peces capaces de producir desoves múltiples en la temporada reproductiva (Parker, 1980).

Espermátide: Célula haploide (n) formada por división de un espermatocito secundario en el testículo que da lugar a un espermatozoide (Leeson & Leeson, 1985).

Espermatocito: Célula germinal masculina que se encuentra en proceso de maduración (Lender *et al.*, 1982).

Espermatogénesis: Proceso biológico llevado a cabo en los testículos, por el cual la espermatogonia se transforma en un espermatozoide maduro (Wourms, 1977).

Espermatogonia: Célula germinal masculina diploide, que inicia la espermatogénesis, se multiplica por mitosis en la zona germinativa de los testículos (Wourms, 1977).

Fecundidad: Capacidad máxima reproductiva. Está basada en la tasa de producción de huevos en especies ovíparas y el número de embriones en los úteros de especies vivíparas (Dood, 1983).

Fecundidad determinada: En peces con fecundidad determinada, el stock de oocitos maduros a ser desovados durante la temporada de puesta se define antes del inicio de esta. Es considerada equivalente a la fecundidad anual potencial (Hunter *et al.*, 1992).

Fecundidad indeterminada: En peces con fecundidad indeterminada, el stock de oocitos maduros a ser desovados durante la temporada de puesta no se define antes del inicio de esta. Este término se refiere a especies en las que la fecundidad anual potencial no se fija antes del inicio de la temporada de puesta. Los oocitos no madurados continúan madurándose y desovándose durante la época de desove. (Hunter *et al.*, 1992).

Folículo postovulatorio (Fpo): Estructura intraovárica presente sólo después de haber ocurrido la ovulación en los peces. Constituida por las capas epiteliales colapsadas que formaron el folículo, la granulosa y la teca externa. Presenta una

morfología característica con signos de muerte celular, según el tiempo transcurrido desde el momento de la ovulación (Hunter *et al.*, 1985).

Iteróparos: Término que se aplica a las especies que se reproducen varias veces en su vida (Munro, 1990).

Morfometría: Conjunto de técnicas que permiten obtener las características dimensionales de los objetos (área, perímetro, longitud etc.) (Pertusa Grau, 2003).

Ovarios con desarrollo sincrónico: Presencia de ovocitos en un estadio de desarrollo dentro del ovario (Babin *et al.*, 2007).

Ovogénesis: Proceso biológico mediante el cual los gametos femeninos pasan por las etapas de multiplicación y maduración hasta transformarse en óvulos (Curtis *et al.*, 2008).

Pesquería: Conjunto de sistemas de producción pesquera, que comprenden en todo o en parte las fases sucesivas de la actividad pesquera como actividad económica, y que pueden comprender la captura, el manejo y el procesamiento de un recurso o grupo de recursos afines y cuyos medios de producción, estructura organizativa y relaciones de producción ocurren en un ámbito geográfico y temporal definido (SAGARPA, 2017).

Reclutamiento: Incorporación de organismos a una etapa de desarrollo dentro del ciclo de vida de la especie, reclutamiento larval, reclutamiento juvenil reclutamiento al stock reproductivo. (Trujillo-Millán, 2009).

Talla media de madurez: Estadísticamente se le conoce como L50, a la talla cuando al menos el 50% de la población entra a la etapa reproductiva (Pratt & Otake, 1990).

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

RESUMEN

El conocimiento de las estrategias de historia de vida de los peces es fundamental para comprender los mecanismos de adaptación que conducen a la supervivencia de cada especie. Dos de los aspectos básicos de dichas estrategias, son el crecimiento individual y la reproducción. Las costas de Baja California Sur (BCS) se destacan por su gran productividad pesquera en México. Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM), son dos de las principales zonas de pesca del estado en las que se capturan especies de gran importancia económica para la pesca artesanal, entre ellas, la liseta *Mugil curema* y la lisa rayada *Mugil cephalus*. A pesar del potencial económico de estas especies, poco se conoce sobre su dinámica poblacional, y en particular de la interacción entre reproducción, edad y crecimiento individual. El presente trabajo, evalúa por primera vez en la zona del Golfo de California y en la costa occidental de BCS, aspectos sobre la biología reproductiva, edad y crecimiento de *M. curema* y *M. cephalus*. Los resultados del estudio se describen en tres capítulos. El capítulo 1, incluye el análisis de las estrategias reproductivas de ambas especies, a partir de la descripción histológica del proceso de madurez y la estimación de algunos parámetros reproductivos. Los resultados revelaron que *M. curema* presentó un patrón reproductivo con dos máximos anuales en BLP (marzo-junio y octubre-noviembre) y uno en BM (abril-agosto); *M. cephalus* mostró un patrón reproductivo con dos eventos anuales en ambas zonas (BLP en marzo-mayo y octubre-diciembre, y BM en abril-mayo y noviembre). En ambas especies, la proporción de sexos estuvo dominada por las hembras, sin embargo, la condición física determinada por el factor de condición (FC) y el índice

hepatosomático (IHS), y la temporalidad reproductiva identificada a partir del índice gonadosomático (IGS), fueron similares en hembras y machos en ambos sitios. Se identificaron rasgos de desovador total, desarrollo gonadal sincrónico por grupos y una talla promedio de madurez sexual ($L_{50\%}$) superior en hembras que en machos. El capítulo 2 aborda la estimación de la edad y descripción del crecimiento individual mediante un enfoque multimodelo. Para la liseta se detectó alometría negativa ($b = 2.49$ en BLP y $b = 2.6$ en BM), se identificaron siete grupos de edad en BLP (3-9 años) y 10 en BM (3-12 años) y el modelo más adecuado para describir el crecimiento fue von Bertalanffy en ambas zonas. En el caso de la lisa rayada se detectó alometría negativa en BLP ($b = 2.85$) e isometría en BM ($b = 3.1$), se identificaron hasta 13 grupos de edad en ambas zonas (2 a 14 años en BLP y 3 a 15 en BM), y el modelo más adecuado para describir el crecimiento en ambas zonas fue von Bertalanffy. El capítulo 3 contiene información que sugiere que la población de *Mugil curema* está estructurada en al menos dos stocks en BLP, identificados a partir de morfometría geométrica del otolito sagitta, aspectos reproductivos y de crecimiento individual. Y se complementa con el análisis de la interacción entre la reproducción, edad y crecimiento de ambas especies. Los resultados muestran una asociación entre fase de crecimiento lento con el inicio del periodo reproductivo en *M. curema*, y con el reposo reproductivo en *M. cephalus*. La tasa de crecimiento (TC_e) de ambas especies fue mayor antes de alcanzar la madurez sexual (primeros tres años en la liseta y cuatro en la lisa rayada). Se identificaron tres etapas de crecimiento para ambas especies, 1: juveniles y adultos jóvenes, 2: adultez y 3: vejez. Se sugiere una segregación por sexos y edad en ambas zonas de estudio. Se identificó una disminución en el FC y un incremento del IHS conforme avanza la

edad, y una edad reproductiva optima con valores máximos de IGS (*Mugil curema* de cuatro a seis años en BLP y de seis a ocho años en BM, *M. cephalus* de ocho a 10 años en BLP y de nueve a 11 años en BM). Finalmente se determina que la L_{50%} presenta diferencias entre cohortes, y se encuentra directamente relacionada con la estructura en talla y edad de los organismos.

ABSTRACT

Knowledge of fish life history strategies is critical to understanding the adaptive mechanisms that lead to prevalence as a species. Two of the basic aspects of these strategies are individual growth and reproduction. The coasts of Baja California Sur (BCS) are identified by a great fishing productivity in Mexico. Bahía de La Paz (BLP) and Bahía Magdalena (BM), are two of the main fishing areas of the state in which species of economic importance for artisanal fishing are caught, among them, the white mullet *Mugil curema* and the striped mullet *Mugil cephalus*. Despite the evidence of the potential of these species, little is known about their population dynamics, and in particular the interaction between reproduction, age and individual growth. The present work evaluates for the first time in the area of the Gulf of California and the western coast of BCS, aspects of the reproductive biology, age and growth of the white mullet *Mugil curema* and striped mullet *Mugil cephalus*. The results of the study are described in three chapters. Chapter 1 includes the analysis of the reproductive strategies of both species, based on the histological description of the maturity process and the estimation of some reproductive parameters. The results revealed that *Mugil curema* presented a reproductive pattern with two annual

maximums in BLP (March-June and October-November) and one in BM (April-August); *Mugil cephalus* showed a reproductive pattern with two annual events in both areas (BLP March-May and October-December, and BM April-May and November). In both species, the sex ratio was dominated by females, while the physical condition (FC and IHS) and reproductive (IGS) were similar in females and males in both sites. Total spawning traits, synchronous gonadal development by groups and an $L_{50\%}$ higher in females than in males were identified. Chapter 2 includes estimating age and describing individual growth from a multimodel approach. Negative allometry was detected for the White mullet ($b = 2.49$ in BLP and $b = 2.6$ in BM), seven age groups were identified in BLP (3-9 years) and 10 in BM (3-12 years) and the most suitable model for describing the growth was von Bertalanffy in both areas. In the case of striped mullet, negative allometry was detected in BLP ($b = 2.85$) and isometry in BM ($b = 3.1$), up to 13 age groups were identified in both areas (2 to 14 years in BLP and 3 to 15 in BM), and the most suitable model to describe growth in both areas was von Bertalanffy. Chapter 3 contains information that suggests that the *Mugil curema* population is structured in at least two stocks in BLP, identified from otolith geometric morphometry, reproductive aspects, and individual growth. And it is complemented by the analysis of the interaction between reproduction, age and growth of both species. The results show an association between slow growth phase with the beginning and end of the reproductive period in *Mugil curema*, and with the reproductive rest in *M. cephalus*. The growth rate (TC_e) of both species was higher before reaching sexual maturity (first three years in the White mullet and four years in the striped mullet). Three growth stages were identified for both species, 1: juveniles and young adults, 2:

adulthood and 3: old age. A segregation by sex and age is suggested in both study areas. A decrease in FC and an increase in IHS were identified as age progresses, and an optimal reproductive age with maximum IGS values (*Mugil curema* from four to six years in BLP and from six to eight years in BM, *M. cephalus* of eight to 10 years in BLP and from nine to 11 years in BM). Finally, it is determined that the L_{50%} presents differences between cohorts, and is directly related to the size and age structure of the organisms.

1. INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la historia de vida de las especies es fundamental para comprender como actúa el mecanismo de selección natural sobre los organismos vivos, es decir, la manera en que se expresa la variación genética a través del tiempo para su adaptación a condiciones y entornos cambiantes (Winemiller & Rose, 1992). Dichas adaptaciones tienen como finalidad la supervivencia individual y consecuentemente la supervivencia como especie por medio de la reproducción (Martínez-Andrade, 2003; Saborido-Rey & Kjesbu, 2005). Generar esta información implica gran interés económico, principalmente si se trata de recursos que se encuentran bajo constante aprovechamiento, ya que, para lograr una explotación sostenible de cualquier especie, estas variables deben considerarse y comprenderse en su totalidad (Stearns, 1980).

Para entender cómo se llevan a cabo los procesos biológicos de adaptación en los organismos, es necesario tener en cuenta la naturaleza de los problemas a los que se enfrentan y conocer el diseño de las estrategias que desarrollan para resolverlos (Williams, 1966). Cada estrategia está compuesta por un conjunto de tácticas o rasgos coadaptados que son partícipes durante alguna etapa de la vida del organismo (rasgos de la historia de vida), cuyo objetivo es superar condiciones adversas. Algunos de estos rasgos no presentan variación dentro de las poblaciones, o bien, les lleva millones de años hacerlo. En contraste, hay otros que pueden ser ajustados en poco tiempo, conforme cambian las circunstancias (Stearns, 1976). Estas adaptaciones pueden tener un origen fisiológico, demográfico, ecológico o filogenético, y están directamente influenciadas por las

variables particulares del medio en el que se habita, principalmente características fisicoquímicas, disponibilidad de alimento, competencia y depredación (Martínez-Andrade, 2003).

Debido a la gran influencia de estas variables sobre los rasgos de la historia de vida, los organismos están sujetos a una continua modificación de estos (Roff, 1992). Algunos de los más importantes son la tasa de crecimiento, edad-talla de madurez sexual, proporción de sexos, fecundidad, mortalidad y longevidad, que interactúan constantemente por medio de compensaciones para conformar la aptitud de una población (Stearns & Bernardo 1994; Martínez-Andrade, 2003).

Stearns (1976), define que los organismos aptos o “en forma” son aquellos que logran tener mayor descendencia; por lo tanto, tendrán más probabilidades de que su genoma prevalezca durante más generaciones. Característica que conserva relación directa con el éxito reproductivo, ya que de ello dependerá su contribución a dichas generaciones. Para que este proceso se logre satisfactoriamente, es necesario que un conjunto de factores y condiciones sucedan de manera coordinada a lo largo de la ontogenia del organismo (entiéndase por ontogenia: el desarrollo de un individuo a partir del nacimiento hasta su muerte).

La reproducción no es el único componente que determina la aptitud de una población (Martínez-Andrade, 2003). Priede (1985) y Partridge & Sibly (1991), proponen que los tres aspectos básicos del ciclo de vida que definen la aptitud son el mantenimiento biológico, el crecimiento y la reproducción. Para comprender claramente el desarrollo de estos procesos durante la ontogenia, es necesario considerar la existencia de ciertas restricciones que los limitan o favorecen, debido

a que los recursos son finitos y aquellos que sean asignados a cierto proceso estarán limitados para otro (Wootton, 1992); por ejemplo, en la mayoría de las especies de peces el aumento de la inversión energética hacia el crecimiento somático afectará negativamente los recursos destinados para la reproducción y viceversa (Enberg *et al.*, 2012, Folkvord *et al.*, 2014). En este sentido, un individuo destinará determinada cantidad de energía hacia cualquiera de los tres aspectos (desde el punto de vista fisiológico), generando una interacción constante en función de las necesidades biológicas que predominen durante cierta etapa. Con base en ello, el patrón del ciclo de vida de un organismo será definido a partir del tipo de interacciones que se presenten entre el mantenimiento, crecimiento y reproducción. Sin embargo, no es tarea sencilla comprender tal mecanismo, debido a la gran plasticidad genotípica y fenotípica con la que cuentan los peces, ya que están programados para sobrevivir y reproducirse dentro de una amplia gama de entornos, incluso los más cambiantes (Stearns, 1977). La manera en que la energía se asigna para cumplir las diferentes demandas del organismo tiene un profundo efecto sobre su forma y función, lo cual se refleja directamente en la estrategia del ciclo de vida, principalmente en la relación temporal entre el crecimiento y la reproducción (Vazzoler, 1996). Para explicar esta variabilidad, se planteó un enfoque teórico que parte del supuesto de que toda especie tiene una cantidad determinada de recursos disponibles y que existe una relación directa entre la cantidad de recursos gastados para producir una generación y el éxito de esta (Dobzhansky, 1950; MacArthur & Wilson, 1967). Tal enfoque fue llamado “selección r-K”, que involucra el efecto de factores físicos contra biológicos cuando se determina la edad de madurez. Los términos r y K se refieren a los parámetros de

la curva logística de crecimiento poblacional, donde r representa la inclinación de la tasa de crecimiento y K la asíntota superior o capacidad de soporte del ambiente.

Los rasgos del ciclo de vida asociadas con la clasificación r incluyen una edad temprana en la madurez, tasa de crecimiento acelerada, longevidad baja o moderada, alta fecundidad, semelparidad, ausencia de cuidado parental, un gran esfuerzo reproductivo, descendencia pequeña y numerosa, baja eficiencia de asimilación y un tiempo de generación corto (Stearns, 1976). La selección K presenta características dirigidas hacia una mayor capacidad de competir y evitar la depredación, por lo tanto, la edad de reproducción se retrasa, la tasa de crecimiento es moderada, hay baja fecundidad y alto grado de cuidado parental, un esfuerzo reproductivo moderado y descendientes de gran tamaño.

En resumen y de manera muy general, siguiendo dicho enfoque, en ambientes poco estables y no previsibles, la mejor estrategia será asignar el máximo de recursos en la reproducción y producir el mayor número posible de descendientes (selección r). En situaciones opuestas, en las cuales los factores de mortalidad son estables y/o previsibles, la mejor estrategia será asignar recursos para desarrollar la habilidad competitiva (selección K), produciendo un menor número de descendientes, pero con mayores probabilidades para enfrentar el ambiente (Vazzoler, 1996). Sin embargo, es importante destacar que actualmente esta clasificación no es completamente acertada, ya que no existen especies totalmente estrategias r o K , sino aquellas que tienden más hacia uno u otro extremo o que se encuentran entre ambos, pero con distribución a lo largo de un continuo r - K . Debido a ello, Winemiller (1989) sugiere una nueva clasificación de las estrategias de ciclo

de vida para peces, donde los agrupa en tres clases: equilibrio (K), oportunista (r) y estacional (grupo intermedio entre selección r y K). De este modo, quizás sea menos complicado comprender la relación y dependencia entre aspectos biológicos tan importantes como la reproducción y el crecimiento individual, además de sus variaciones a través de la ontogenia.

Para ello, es fundamental conocer detalladamente el mecanismo de acción y los factores que influyen cada aspecto bajo un enfoque holístico, además de contar con una referencia de escala temporal en la vida del organismo (como la estimación de la edad). De esta manera habrá mayor precisión para identificar los periodos y eventos en los que se genere una compensación de la energía disponible hacia cada proceso y posteriormente comprenderlos como un sistema que funciona en equilibrio, que muy probablemente será la clave para conocer el ciclo de vida de los organismos.

1.1 Crecimiento somático

En este escrito se define al crecimiento somático como el proceso mediante el cual sucede un incremento absoluto en el tamaño corporal, ya sea en longitud o en peso, durante un periodo determinado. Esto, como resultado de la interacción entre catabolismo y anabolismo, donde el contraste refleja la producción de células y tejidos, que finalmente se expresa como un incremento en las proporciones corporales del individuo (Ricker, 1979; Ragonese, 2004).

En los peces, así como en la mayoría de los vertebrados, el crecimiento depende básicamente de dos elementos clave, la adquisición y la asignación de recursos (Henio & Kaitala, 1999). Dentro de la adquisición de recursos se involucran procesos

como la búsqueda de alimento, ingestión y digestión. Posteriormente, los recursos obtenidos son asignados para cubrir las diversas necesidades del organismo, como el metabolismo y la actividad rutinaria. Cualquier exceso de energía asimilada que no sea empleado hacia alguna de estas vías, será considerado como “recurso excedente”, que puede ser almacenado en forma de polímeros orgánicos (lípidos y glucógeno), y utilizarse en periodos futuros sin ingesta dietética o bien, para realizar otra actividad en un entorno que garantice el éxito ecológico del individuo (Abrams & Rowe, 1996).

Una continua adquisición de recursos excedentes propicia la oportunidad de canalizar esta energía hacia procesos como el crecimiento y la reproducción, que pueden llevarse a cabo de diversas maneras dependiendo de la trayectoria de la historia de vida de la especie, pero siempre con el objetivo de maximizar su aptitud. (Enberg *et al.*, 2012). Sin embargo, es importante resaltar que la adquisición y asignación de recursos son procesos adaptativos. Por lo tanto, la cantidad de recursos adquiridos y disponibles se ve afectada por muchos factores, ya sean fisiológicos, ambientales o ecológicos, todos determinantes de cuanto crecimiento y en qué momento es posible llevarlo a cabo (Moyle & Cech, 1996).

Anteriormente se consideraba que, dentro de los límites fisiológicos, el crecimiento debería evolucionar hacia tasas máximas (Ricklefs, 1969). Sin embargo, en la actualidad se ha comprobado que, en gran cantidad de ocasiones, un crecimiento submáximo puede ser más conveniente en cuanto a costos energéticos y como estrategia del ciclo de vida. Esto conduce a la conclusión de que evolutivamente el crecimiento se optimiza en lugar de maximizarse (Case,

1978; Arendt, 1997; Enberg *et al.*, 2012). Por ejemplo, si un pez ingiere comida en exceso después de un período amplio sin alimentarse, a menudo crecerá más rápido que otros cuya alimentación ha sido constante. A este ajuste se le conoce como crecimiento compensatorio, el cual revela, cómo la tasa de crecimiento normalmente se encuentra muy por debajo de la capacidad fisiológica del organismo (Metcalfé & Monaghan 2001).

Sin embargo, Dupont-Prinet *et al.* (2010), encuentran que la capacidad de crecimiento rápido puede ser costosa, debido a una correlación positiva entre la pérdida de masa durante un período de inanición y el crecimiento acelerado en un período compensatorio posterior. La variación contragraduada es otro fenómeno que genera diversas adaptaciones en el crecimiento somático de algunas especies de teleósteos marinos (Conover & Present, 1990). Esta adaptación consiste en la capacidad de modificar la tasa de crecimiento en función de las condiciones (tanto bióticas como abióticas) del ecosistema en el que habita una especie, que básicamente dependen de la latitud. Resultando en una relación inversa entre la tasa de crecimiento y la duración de la temporada de crecimiento típica de la zona (Conover, 1990; Conover & Present, 1990).

Los peces muestran gran variedad en los patrones de crecimiento y generalmente si los medimos a lo largo de la vida de los organismos resultan ser uniformes. Sin embargo, en muchos casos se observan diferencias sustanciales entre y dentro de las poblaciones, sexos o cohortes (Present & Conover, 1992). Estos cambios repentinos en la tasa de crecimiento suceden en momentos específicos y pueden estar relacionados con la metamorfosis de las larvas, los

cambios fisiológicos (provocados por cambios de hábitat) o la maduración sexual (Ricker, 1979; Balon, 1984; Fuiman & Higgs, 1997). Todas estas posibilidades evidencian la plasticidad del crecimiento de los peces, es decir, la respuesta fenotípica a un entorno cambiante, incluso si se debe a la presión de la pesca (Summerfelt & Hall, 1987; Radtke & Fey, 1996; Enberg *et al.*, 2012).

Aunque actualmente se tenga el conocimiento de que el crecimiento es un proceso muy complejo, se puede medir a través del cambio en longitud o peso de un pez o un grupo de ellos entre dos tiempos de muestreo (Salgado-Ugarte *et al.*, 2005). Para ello, es necesario estimar y llevar un registro de la edad de los organismos. Según Devries & Frie (1996), en el caso de los peces, los métodos más comunes son: i) La observación directa de los individuos, que es el método más preciso, ya que implica mediciones directas del crecimiento de algunos ejemplares y su extrapolación al total de la población. ii) Análisis de frecuencia de tallas o “método de Petersen”, el cual sirve para separar grupos de edad bajo la suposición de que la distribución de tallas en cada grupo de edad es normal (o al menos unimodal) alrededor del valor más frecuente. Este método es de gran utilidad para las ocasiones en las que únicamente se tiene la talla como información de los organismos. iii) A partir de las marcas de crecimiento que son evidenciadas en estructuras duras del cuerpo, debido a variaciones en la tasa de crecimiento generalmente causadas por estacionalidad del ambiente. Las estructuras utilizadas pueden ser escamas, otolitos, radios, espinas, opérculos y vértebras, cuyo uso más frecuente dependerá de la especie (Ricker, 1979). En algunos casos, la asignación de la edad a partir de la interpretación de las marcas de crecimiento es

completamente inequívoca y en otros, principalmente cuando se trata de los peces más viejos, prevalece cierto nivel de incertidumbre en cuanto a la edad que debe asignarse. Sin embargo, existen bastantes ejemplos donde se ha contrastado la edad determinada mediante este método en peces de edad conocida y generalmente han coincidido, resultando ser una opción confiable y práctica para el uso rutinario (Graham, 1929; Tesch, 1971; Ricker, 1979). Otra ventaja al trabajar con estructuras duras es la posibilidad de estimar longitudes anteriores (utilizando retrocálculo), a partir de una relación determinada empíricamente entre la longitud del pez y el radio o diámetro de la estructura dura analizada (Ricker, 1979; Francis, 1990). Herramienta con la que es posible reconstruir la historia del crecimiento a lo largo de la vida del organismo.

Una vez que se ha estimado la edad de los organismos y su respectiva talla o peso, es necesario implementar un modelo, que describa lo más preciso posible el patrón de crecimiento individual. A pesar de que actualmente existen varios métodos para la modelación del crecimiento individual de peces (Gompertz, Logístico, Richards, Shnute, etc.), se ha demostrado que el modelo de crecimiento de von Bertalanffy (MCvB) es el que mejor se ajusta y describe dicho proceso para la mayoría de teleósteos marinos (Pauly, 1979; Moreau, 1987). Este modelo tiende a un valor asintótico de la longitud o peso en función del tiempo, y se basa en los principios fisiológicos, donde el crecimiento representa la diferencia entre el anabolismo y el catabolismo. Bajo las suposiciones de que el organismo crece isométricamente (de manera proporcional) y la tasa de crecimiento de un individuo no está influida por el tamaño de la población, el MCvB describe un crecimiento

promedio el cual es rápido durante las primeras etapas de vida; con una pendiente que disminuye continuamente a partir de cierta edad y se aproxima a una asíntota máxima (Pauly, 1979; Salgado-Ugarte *et al.*, 2005).

Si bien, actualmente el MCvB es uno de los modelos más empleados para la descripción del crecimiento en teleósteos marinos, es importante recordar que los patrones de crecimiento pueden presentar gran flexibilidad, dependiendo de la etapa de vida en la que se encuentran los organismos y otros factores mencionados en párrafos anteriores, por lo tanto, la función de crecimiento que proporcione la mejor representación de los datos no siempre será la misma (Ricker, 1979).

A causa de ello, es necesario realizar una evaluación y selección previa del modelo más apropiado para obtener una explicación precisa del comportamiento de los datos. Bajo esta necesidad se emplea el criterio de información de Akaike (AIC) (Akaike, 1974), a partir del cual se reconoce la importancia de un buen modelo a través de la interpretación de la distancia entre dos distribuciones, la observada a partir de la muestra y la teórica a partir del modelo (Trinidad-Bello, 2014).

1.2 Reproducción

La reproducción es el proceso biológico mediante el cual los organismos vivos tienen la capacidad de generar a expensas de su propio cuerpo, células que dan origen un nuevo organismo, de modo que se transmitan las características de su genoma; cuyo éxito será determinado por la capacidad de la descendencia de reproducirse nuevamente, y que de esta manera las especies persistan a través del tiempo (Vazzoler, 1996; Lowerre-Barbieri, 2009). Para poder lograrlo, los peces han desarrollado diversas estrategias reproductivas, cuyo sistema es complejo y

adaptable, y que ha evolucionado bajo un régimen dado de mortalidad natural (Young *et al.*, 2006; Lowerre-Barbieri *et al.* 2011).

Las estrategias reproductivas son un estándar general de reproducción; están compuestas por un conjunto de tácticas que cada especie deberá manifestar para tener éxito en la reproducción y garantizar un equilibrio en la población. Dichas tácticas reproductivas son rasgos variables o adaptaciones, cuyo origen puede ser fisiológico, ecológico o energético, acordes a características propias del lugar en el que habitan los organismos, e incluso a condiciones anómalas generadas por la pesca (Wootton, 1994; Vazzoler, 1996).

Lograr el entendimiento del proceso reproductivo en los peces, implica conocer las etapas que componen el desarrollo de los gametos o células sexuales (oogénesis en hembras y espermatogénesis en machos) necesarios para que un organismo tenga éxito en la maduración sexual. Aunque se dan algunas diferencias entre especies de peces teleósteos, en el caso de las hembras pueden generalizarse cuatro fases principales de la oogénesis (Wallace & Selman, 1981; Tyler & Sumpster, 1996): i) crecimiento primario: ovocitos sin vitelo y todavía constituyen un fondo de reserva energética; ii) formación de alvéolos corticales: el ovocito incrementa de tamaño y se observa la aparición de proteínas en forma de gránulos (vesículas de los alvéolos corticales) en el citoplasma; iii) vitelogénesis: se caracteriza por la aparición de vesículas de vitelo a medida que este se acumula en el citoplasma, el ovocito alcanza su tamaño máximo; iv) maduración: migración del núcleo al polo animal de la célula.

La hidratación comienza en muchas especies al final de la etapa de maduración, justo antes del desove. Posterior al desove, el ovario contiene folículos postovulatorios (POFs), ovocitos no desovados, en crecimiento primario y en peces con estaciones de desove continua o prolongada, ovocitos en varias etapas de desarrollo (Ünver & Ünver-Saraydin, 2004). Es importante mencionar la atresia folicular (Atr), que se ha caracterizado como un proceso de degeneración y reabsorción de ovocitos durante cualquier etapa de su desarrollo, el cual permite un reciclaje energético bajo condiciones adversas (Nagahama, 1994).

En el caso de los machos, la espermatogénesis es un proceso en el cual se producen células con un genoma haploide a partir de células diploides, las cuales se diferencian para formar espermatozoides maduros (Nóbrega *et al.*, 2009). Morfofuncionalmente se puede dividir en tres fases: i) la fase mitótica o espermatogonial con las diferentes generaciones de espermatogonias (indiferenciadas y diferenciadas); ii) la fase meiótica con los espermatocitos primarios y secundarios; y iii) la fase espermiogénica con las espermátides haploides que emergen de la meiosis y se diferencian, en vectores genómicos flagelados y móviles, los espermatozoides (Nóbrega *et al.*, 2009).

La maduración sexual es el parámetro reproductivo más utilizado en los modelos tradicionales de evaluación de poblaciones y es considerado como el rasgo que se espera tenga el mayor impacto en la aptitud física de un organismo (Stearns, 1992), debido a la gran cantidad de energía que se necesita para llevarlo a cabo. Incluso, la maximización del éxito reproductivo depende principalmente del momento en el que un organismo inicia la maduración, ya que, a partir de ese punto se optimiza el

cronograma reproductivo, regido por la edad de primera maduración (EPM) y el esfuerzo reproductivo (ER) (Roff, 1992).

A causa de su gran importancia, la EPM es utilizada como punto de referencia biológico para las decisiones de gestión de la mayoría de las pesquerías (Lowerre-Barbieri, 2009). Por esta razón, es necesario comprender a detalle cuáles son los factores y condiciones que desencadenan tal acontecimiento en los peces, además de los cambios fisiológicos y ecológicos que implica llegar a este estado.

Según Le Bail (1988) y Roff (1992), para cada individuo parece existir un tamaño corporal óptimo al cual inicia la maduración; la mayoría de los teleósteos maduran sexualmente cuando alcanzan del 65 al 80% de su longitud asintótica (Beverton & Holt, 1959; Beverton, 1963). Si bien, llegar a cierta talla o edad puede ser un punto clave en el inicio de la maduración (Jobling, 1995; Evans, 1998), es probable que el crecimiento corporal y la acumulación de reservas de energía, actúen como primeras señales desencadenantes, para determinar el inicio de la etapa previa a la madurez (Rowe *et al.*, 1991; Hutchings & Jones, 1998; Dufour *et al.*, 1999).

Dieckmann & Heino (2007), argumentan que los cronogramas de maduración en peces se consideran estrategias flexibles de asignación de energía y que existe un umbral de nutrición o condición por encima del cual se producirá la madurez. Si estos requerimientos no se cumplen en el momento preciso es muy probable que el proceso de maduración se retrase o sea completamente suspendido. El desove omitido se reconoce cada vez más como un componente de las estrategias reproductivas de muchas especies (Rideout & Tomkiewicz, 2011).

A pesar de que las estrategias reproductivas en los peces marinos son extremadamente diversas (Murua & Saborido-Rey, 2003), todas contienen ciertos rasgos reproductivos universales. Para todas las especies de peces, los individuos alcanzan la madurez sexual, participan en uno o más ciclos reproductivos, liberan gametos o crías una o más veces dentro de un ciclo reproductivo dado, alcanzan la edad reproductiva máxima (a menudo sinónimo de edad máxima) y mueren.

Al desarrollar un modelo conceptual de sistemas reproductivos basado en rasgos universales e identificar una terminología común (Brown-Peterson *et al.*, 2011), es posible construir el marco necesario para mejorar la capacidad de realizar análisis comparativos y evaluar la variabilidad individual en estos rasgos, una consideración importante para monitorear los cambios en la productividad del stock (Rideout & Morgan, 2007; Morgan & Rideout, 2008) (de acuerdo con Ihssen *et al.* (1981) el stock es un grupo intraespecífico de individuos que se aparean al azar y mantienen la integridad espacial y temporal).

La información reproductiva generalmente se recopila en el momento de la captura de peces a través del examen de las gónadas (Enberg *et al.*, 2012). Sin embargo, el ciclo reproductivo de la mayoría de los peces es un proceso continuo, de modo que las gónadas generalmente se reponen anualmente y no dejan un indicador a largo plazo que pueda usarse para indicar el estado reproductivo en los últimos años (Magnaye *et al.*, 2019). Un método complementario que ha tenido gran aceptación en los últimos años es el seguimiento de la historia de vida a través del análisis de otolitos, ya que ha demostrado ser una herramienta bastante útil y precisa, debido a que los compuestos acumulados en su superficie se retienen

permanentemente, proporcionando un registro cronológico de la información durante toda la vida de los peces, no solo sobre la edad y las tasas de crecimiento, sino también sobre las rutas migratorias, la reconstrucción de las condiciones ambientales la identificación de poblaciones y la reproducción (Campana & Neilson, 1985; Campana, 1999; Campana & Thorrold, 2001; Begg *et al.*, 2005; Campana, 2005).

1.3 Crecimiento somático y reproducción

La interacción entre el crecimiento y la reproducción ocurre en muchos vertebrados y puede ser particularmente evidente en ciertas etapas del ciclo de vida en los peces (Le Bail, 1988). A diferencia de la mayoría de los vertebrados terrestres los peces pueden presentar una gran variación intraespecífica en el tamaño corporal entre los individuos activos reproductivamente (Folkvord *et al.*, 2014).

Uno de los fundamentos teóricos de la historia de la vida es que un individuo tiene energía limitada para el crecimiento y la reproducción (Cody, 1966; Williams, 1966; Magnaye *et al.*, 2019). Una vez que inicia el primer evento reproductivo, la energía es canalizada hacia el desarrollo de las gónadas, proceso que disminuye el crecimiento somático y desencadena una compensación permanente entre crecimiento y reproducción (Jones & Johnston, 1977; Ware, 1980, 1982; Browne, 1982; Roff, 1983; Reznick, 1985; Winemiller & Rose, 1992). Los peces asignan la energía asimilada siguiendo las reglas determinadas por su estado fisiológico y equilibran el presupuesto entre mantenimiento, crecimiento y reproducción; que en conjunto es lo que define el flujo de energía (Saborido-Rey & Kjesbu, 2005) (Fig. 1).

Existen mecanismos importantes de retroalimentación entre la energía invertida hacia estos tres aspectos. Por ejemplo, si se da prioridad al crecimiento, caso que generalmente sucede en etapas tempranas del ciclo de vida, el organismo compensa la falta de energía hacia el desarrollo de células sexuales con el aumento del tamaño corporal, generando ventajas como la disminución del riesgo de ser depredado y una mejora en las oportunidades de alimentación. En este sentido, lo óptimo es alcanzar el tamaño adecuado y el mejor estado físico que sea posible, para que el evento de madurez comience más pronto y sea de mejor calidad que en organismos de menor tamaño (Saborido-Rey & Kjesbu, 2005).

El crecimiento somático es de particular importancia en los peces, ya que la fecundidad generalmente es un rasgo cuya magnitud se incrementa proporcionalmente al tamaño del cuerpo (Bagenal, 1973; Wootton, 1979). A tal grado que, si se presenta una tasa de crecimiento más baja, puede retrasar la maduración, o bien disminuir la calidad reproductiva, debido a que los peces con un suministro limitado de alimentos llegan a sacrificar total o parcialmente la producción de oocitos, de modo que se preserve la condición corporal. Sin embargo, otros organismos pueden mantener la inversión energética en la reproducción a expensas de las reservas corporales (Roff, 1983).

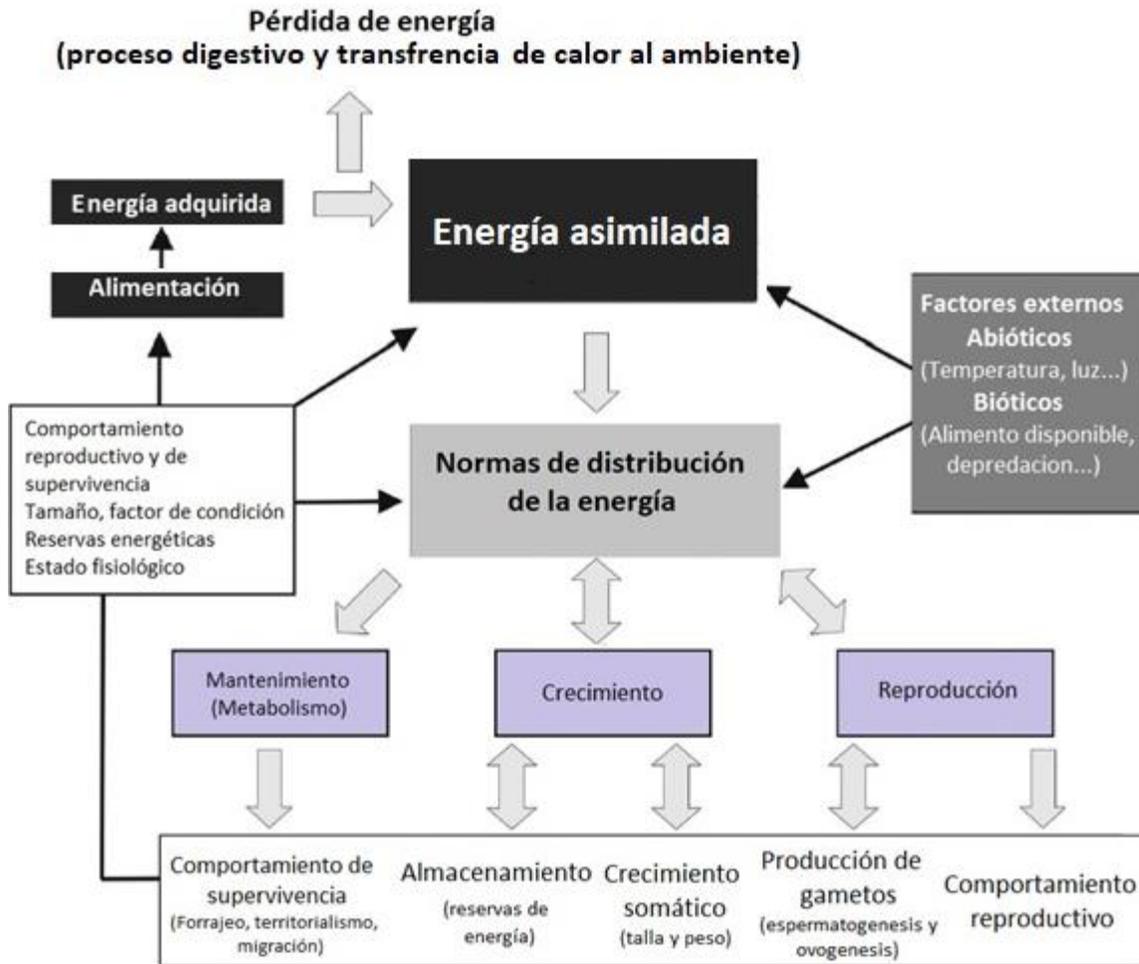


Figura 1. Asignación de flujo de energía en peces. La energía para el mantenimiento, crecimiento y reproducción se divide entre supervivencia, reservas de energía, crecimiento somático, producción de gametos y actividad reproductiva. Basado en Saborido-Rey & Kjesbu (2005).

Cada vez existe más evidencia de que en la mayoría de las especies de teleósteos marinos, el crecimiento somático y la reproducción están estrechamente relacionados (Le Gac *et al.*, 1993). Es bien sabido que el inicio de la maduración refleja que ciertos requisitos, ya sea con respecto al tamaño, la acumulación de reservas de energía, o ambos, se han cumplido en un momento específico de la

vida. Por lo tanto, un prerrequisito para la maduración es indiscutiblemente, el crecimiento somático (Saborido-Rey & Kjesbu, 2005).

A pesar de que el organismo sigue presentando un incremento en tamaño y peso luego del primer evento reproductivo, la tasa de crecimiento disminuye considerablemente en comparación con la que se presentaba en la etapa juvenil. Por esta razón, la proporción de energía asignada a la producción total se utiliza de forma diferente durante las etapas de la ontogenia: en la fase juvenil, para el crecimiento lineal y el desarrollo de las estructuras somáticas; en la fase adulta, en el almacenamiento de reservas y el desarrollo de las estructuras reproductivas; en la fase senil, para el mantenimiento del metabolismo.

Cualquier factor que tenga un impacto negativo en el crecimiento y la acumulación de reservas de energía, sobre todo en las primeras etapas de la gametogénesis, puede disminuir el éxito reproductivo del individuo, debido a que la fecundidad y la viabilidad de la descendencia están relacionadas positivamente con el tamaño y condición de la madre (Alm, 1959; Roff, 1983). Si este fuera el caso, dos de los fenómenos que se presentarían con mayor probabilidad serían la apoptosis celular por medio de atresia y/o el desove omitido, implementados como estrategia para el ahorro de recursos destinados a desoves posteriores con mayor éxito (Saborido-Rey & Kjesbu, 2005).

Tal como sucede en poblaciones silvestres de sardina monterrey (*Sardinops sagax*) de la costa occidental de Baja California Sur, cuyo porcentaje normal de atresia folicular al principio de la temporada de reproducción es del 2%, y se eleva a 5% al final. Sin embargo, se presentan casos en los cuales se observa un evento

de atresia mayor, cuando los oocitos en esta condición sobrepasan el 50% del total. Una vez alcanzado este nivel de apoptosis, se reduce la probabilidad de que estas hembras desoven nuevamente (Torres-Villegas *et al.*, 2007). Las posibles causas de atresia mayor se han vinculado con condiciones de baja temperatura, problemas nutricionales, hacinamiento y contaminantes.

En la sardina monterrey la aparición de atresia en oocitos sin vitelo se asocia a factores de condición corporal subóptimos, lo que sugiere un efecto ambiental a largo plazo e inanición prolongada, ya que esta condición se presentó principalmente en peces pequeños. A pesar de este conocimiento, establecer las causas exactas de la interrupción del desarrollo ovárico es complicado (Torres-Villegas *et al.*, 2007), debido a la ineludible compensación energética entre el crecimiento y la maduración, cuya variación provoca cambios en la tasa de crecimiento y posteriormente en el cronograma reproductivo (Valdebenito *et al.*, 2011). Por ejemplo, si se reduce el crecimiento en peces juveniles, se espera que el tamaño en la maduración ocurra a una edad más avanzada.

Por el contrario, si se presenta un crecimiento acelerado, la maduración debe ocurrir antes. Entonces, si la maduración ocurre cuando se logra un cierto tamaño corporal, el crecimiento acelerado debería implicar una reducción en la edad de maduración, pero no necesariamente en tamaño. Aunque en la naturaleza esta analogía no siempre se cumple, ya que la mayoría de los cambios documentados en la maduración no solo se refieren a la edad, sino también al tamaño (Saborido-Rey & Kjesbu, 2005).

En este sentido, los peces más pequeños aparentemente han logrado acumular suficiente energía excedente para soportar con éxito el costo de la reproducción, disminuyendo tanto la edad como el tamaño de maduración. Sin embargo, la edad de maduración también es un rasgo hereditario, y experimentar tal variación se puede convertir en una función de los cambios en las frecuencias de genotipo en la población a lo largo del tiempo, bajo el principio de que la edad y el tamaño óptimos en la maduración no serán los mismos en diferentes condiciones ecológicas o fisiológicas (Trippel, 1995).

La relación compleja entre los cambios de edad o tamaño en la primera reproducción con las variaciones en el crecimiento corporal ha sido fuente de investigación para algunos autores (Alm, 1959; Beverton, 1992; Chen & Harvey, 1994; Trippel, 1995; Trippel *et al.*, 1997; Jennings *et al.*, 1998; Marjadi *et al.*, 2018). Según los cuales, existe la posibilidad de que conforme se incrementa la longitud asintótica, el tamaño corporal en la primera reproducción puede aumentar, disminuir o no cambiar notablemente. Con cada uno de los tres casos anteriores, la edad de primera reproducción puede aumentar, disminuir o permanecer igual. Esas complejidades difieren en formas cualitativas, por lo que es un desafío realizar predicciones cuantitativas, sin embargo, se ha intentado.

Para ello, se han propuesto algunos enfoques teóricos: i) una combinación de crecimiento corporal, madurez sexual, fecundidad y mortalidad se considera como una solución óptima para que un organismo dado busque maximizar su aptitud en un ambiente (Roff, 1984; Stearns & Koella, 1986; Kozlowski, 1996). En este enfoque, cada rasgo del ciclo de vida es crítico para comprender y predecir la edad

o el tamaño en la primera reproducción; ii) para un grupo dado de peces, puede haber una relación constante entre la longitud del cuerpo en la primera reproducción y la tasa de crecimiento (Beverton & Holt, 1959).

De acuerdo con ese enfoque, debería ser un ejercicio simple estimar la longitud corporal de la primera reproducción directamente de las trayectorias de crecimiento, la desventaja es que la hipótesis rara vez se ha evaluado específicamente contra los datos. Jensen (1996), sugirió que la primera reproducción debería ocurrir en el máximo anual del crecimiento corporal. Pero su modelo no es suficientemente flexible para abordar la complejidad completa de dicha relación; iii) el tercer enfoque intenta incluir los vínculos entre la historia de vida y los procesos del ecosistema, a partir de la teoría que clasifica las especies de acuerdo con su estrategia de historia de vida mencionada en párrafos anteriores (Winemiller 1989; Winemiller & Rose, 1992; Winemiller 2005).

Sin embargo, no existe un límite claro entre esos tipos de historias de vida; iv) Finalmente, un enfoque prometedor puede ser estimar la talla de primera reproducción a partir de las trayectorias de crecimiento que cambian según las condiciones ambientales y los grupos taxonómicos. He & Stewart (2001), sugirieron que en toda ocasión donde una trayectoria de crecimiento cambie significativamente, también lo harán la edad o el tamaño en la primera reproducción. Además, determinan que el patrón de tasas de crecimiento específicas es el más importante para estimar la talla de primera madurez y no el valor absoluto de una tasa de crecimiento o una tasa de crecimiento específica en un período de crecimiento particular.

Una alternativa para la descripción del crecimiento tomando en cuenta los costos de la reproducción, es la propuesta por Day & Taylor (1996), quienes señalaron que una propiedad muy importante que debe tener cualquier especificación de crecimiento adecuada es una distinción entre los procesos de crecimiento pre y posmadurez. Además, la trayectoria de crecimiento previo a la madurez debe describir el crecimiento puro y su forma debe reflejar la relación tamaño-edad, cuando todos los recursos disponibles se dedican al crecimiento.

A diferencia de la formulación original de la ecuación de von Bertalanffy, donde se fundamenta que la tasa de crecimiento es la diferencia entre el catabolismo y anabolismo. Por lo que se ignora cualquier cambio en la asignación de energía debido a la madurez, debido a que el interés se centró en la comprensión del crecimiento a través de una consideración de la entrada y salida total de energía. Por lo tanto, la ecuación de von Bertalanffy incluye el crecimiento pre-reproductivo, la edad de madurez y el crecimiento posterior a la madurez, en una descripción compuesta. A causa de esto, los autores argumentan que se requiere una ecuación para el crecimiento previo a la madurez (modelo PF), mediante una función potencial, y luego emplear una disminución exponencial en la asignación de recursos para el crecimiento después de la madurez. Finalmente se propone que la edad en la madurez a partir del modelo de Bertalanffy es una función decreciente de k , mientras que la edad al emplear el PF en la madurez es una función creciente de k en todos sentidos.

Como se mencionó en párrafos anteriores, la fecundidad es otra táctica reproductiva que se ve directamente afectada por cambios en la tasa de crecimiento

somático y disponibilidad de energía (McDonough *et al.*, 2003, 2005; Saborido-Rey & Kjesbu, 2005). Por ejemplo, algunas especies semélparas que presentan un desove total de emisión pelágica sólo pueden alcanzar altas fecundidades a través de la madurez retrasada y un mayor tamaño corporal.

En cambio, para las especies que desovan por lotes, cuya fecundidad está limitada por la energía disponible y no por el tamaño de la cavidad del cuerpo, el crecimiento y la condición corporal parecen tener el mayor efecto, pero se evita la necesidad de retrasar la madurez para lograr altas fecundidades como en el caso anterior (McDonough *et al.*, 2003). En estas especies, generalmente hay una relación lineal entre la fecundidad y longitud o peso del organismo, a tal grado que, una duplicación en la longitud del pez puede conducir a un aumento de 10 veces o más en la fecundidad (Berkeley *et al.*, 2004).

Se ha encontrado que la condición corporal y la deposición de las reservas de lípidos aumentan también con el tamaño y la edad (Lambert *et al.*, 2003, Berkeley *et al.*, 2004). Esta condición aumentada conduce a una mayor fecundidad relativa (número de huevos por gramo de peso corporal), estacionalidad del desove (Trippel, 1997), frecuencia de desove y potencialmente la capacidad de individuos más grandes de reproducirse y sobrevivir bajo un mayor rango de condiciones y ambientes que los más pequeños (Berkeley *et al.*, 2004).

También se ha reportado que en algunas especies los organismos en sus primeros eventos reproductivos pueden tener un menor éxito que los reproductores recurrentes. Trippel (1998), encontró que los primeros reproductores de bacalao atlántico demostraron una menor fecundidad, menos desoves, huevos más

pequeños y menores tasas de fertilización y eclosión que aquellos cuya experiencia era mayor. Por lo tanto, las hembras más grandes y de mayor edad no solo están contribuyendo desproporcionadamente al rendimiento reproductivo, sino que tienen un mayor éxito reproductivo debido a la calidad de sus oocitos (Kamler, 2006).

El desarrollo de diversos enfoques para la comprensión de la relación entre la reproducción y el crecimiento somático, como los mencionados anteriormente, no quiere decir que sean totalmente adecuados o que invaliden otros métodos. Simplemente se basan en principios distintos, pero siempre manteniendo el objetivo de considerar el mayor número de factores que intervienen en cada proceso y describirlo con la mayor precisión posible, en este caso, considerar el efecto de la reproducción en la tasa de crecimiento somático y viceversa. De manera que se establezca una secuencia de cambios en los rasgos reproductivos con referencia a la talla y edad de los organismos. Ya que comúnmente la condición de los peces adultos depende en gran medida de la interacción entre estos dos procesos y es usada como uno de los puntos clave para establecer vedas y futuros niveles de captura de la mayoría de las pesquerías (Ehrhardt, 1981; Sparre, 1989; Vitale *et al.*, 2006).

Por tal motivo, en el presente estudio se aborda la descripción de las tácticas reproductivas y el crecimiento individual de la liseta *Mugil curema* y la lisa rayada *Mugil cephalus*, así como su posible relación y variabilidad durante la ontogenia en dos zonas de Baja California Sur. Conocimiento que aportará la base sobre la condición y estado en el que se encuentran las poblaciones de ambas especies en la zona de estudio, y que será parte fundamental si se desea replantear la estrategia

de manejo actual, sobre todo si el objetivo de este es mantener las poblaciones explotadas en niveles que soporten determinadas tasas captura.

1.4 Familia Mugilidae

Las especies de la familia Mugilidae (20 géneros y 75 especies) conocidas como “lisas” son peces que generalmente viven en aguas costeras marinas, estuarios y lagunas de agua salobre (Nelson *et al.*, 2016). La mayoría de las especies son eurihalinas (0 a 55 UPS) y euritermos (10 a 36 °C) y forman pequeños cardúmenes. Su dieta consiste en microorganismos asociados con detritos del fondo, ingieren grandes cantidades de sedimento y lo filtran en su órgano faríngeo, algunas especies también se alimentan de algas, huevos de peces, plancton e insectos (FAO, 1995).

Esta última característica hace que la familia Mugilidae tenga una importancia ecológica relevante en los ecosistemas donde se presenta, ya que contribuye de manera decisiva en el flujo de materia y energía (Laffaille *et al.*, 2002; Almeida, 2003). Este grupo de peces se caracteriza por presentar una coloración dorsal azul o aceitunado con flancos y regiones ventrales plateados; con un cuerpo moderadamente alargado; dos aletas dorsales cortas y muy espaciadas entre sí, aletas pectorales en posición alta, aletas pélvicas con una espina y cinco radios blandos, una aleta caudal cóncava o débilmente bifurcada. La boca terminal o inferior relativamente pequeña y los labios delgados en la mayoría de las especies; los dientes usualmente son muy pequeños o están ausentes. Cabeza y cuerpo con escamas grandes o medianas, cicloides o ctenoides, no presentan línea lateral (Fig. 2) (FAO, 1995).

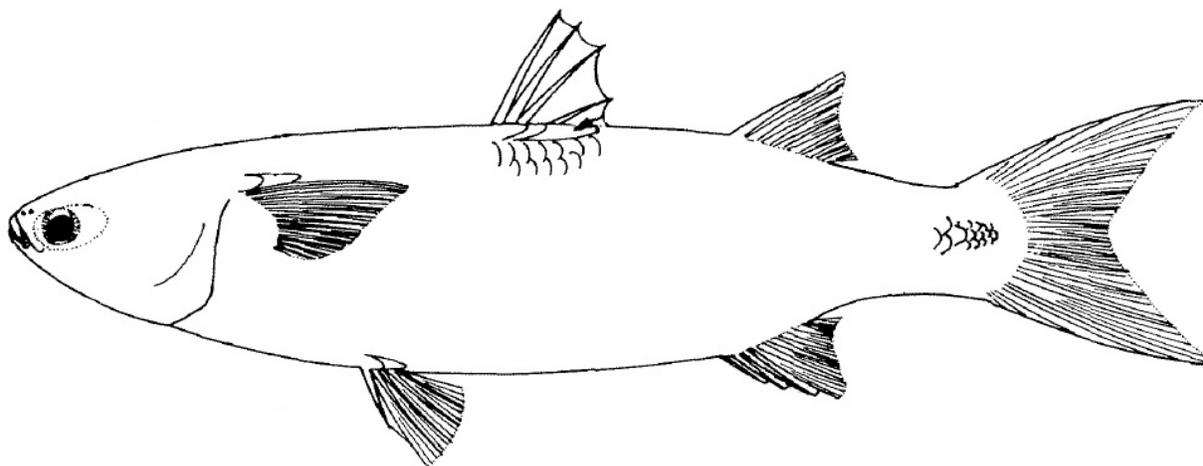


Figura 2. Morfología típica de una lisa (Modificado de FAO, 1995).

Las lisas son organismos iteróparos, muy fecundos y durante el periodo de reproducción, la mayoría de las especies se congregan y forman cardúmenes para migrar a la zona pelágica costera a realizar el desove, después las postlarvas migran hacia estuarios y lagunas costeras donde permanecen hasta alcanzar la etapa juvenil (Ibáñez-Aguirre, 1993; Quiñonez-Velázquez & Mendoza-Guevara, 2009).

Las especies de la familia Mugilidae representan uno de los principales recursos en las pesquerías comerciales de estuarios en las regiones templadas y tropicales del mundo (Blaber, 1997). En la costa del Pacífico mexicano y Golfo de México esta pesquería explota principalmente dos especies, *Mugil curema* y *M. cephalus* que se incluyen en la categoría "Lebrancha" y "Lisa", respectivamente en la Carta Nacional Pesquera (Vasconcelos *et al.*, 1996; Briones-Ávila, 1998; Meléndez-Galicia & Romero-Acosta, 2010).

1.5 Características de las especies de estudio

***Mugil curema* Valenciennes, 1836**

Nombre común: liseta o lebrancha

Biología y hábitos:

Presenta amplia distribución geográfica en el continente americano, habita en lagunas, estuarios y las costas ubicadas a lo largo de la franja subtropical. En el Pacífico Oriental se distribuye desde California hasta Chile, mientras que, en el Atlántico Occidental, desde Cabo Cod, Estados Unidos hasta Brasil (Castro-Aguirre, 1978), incluido el Golfo de México (Robins *et al.*, 1991) (Fig. 3).

Pasa la mayor parte de su ciclo biológico en aguas protegidas (estuarios, bahías, lagunas y desembocaduras de ríos) (Harrison, 1995; Ibáñez & Gallardo-Cabello, 2004; González-Castro *et al.*, 2006). Los adultos forman cardúmenes y migran a la zona pelágica costera, para desovar. Después las postlarvas migran hacia estuarios y lagunas costeras donde permanecen hasta alcanzar la fase adulta (Blaber, 1997; Trape *et al.*, 2009).

Esta especie presenta un desarrollo gonadal sincrónico por grupos con desove total, con huevos pelágicos (Ruíz-Ramírez *et al.*, 2017). El crecimiento en juveniles es moderado (30-40 cm en 4 años). Se alimentan de algas microscópicas o filamentosas y pequeños juveniles de organismos planctónicos. La reproducción ocurre en primavera-verano (Breder & Rosen, 1966; Ruíz-Ramírez *et al.*, 2017).

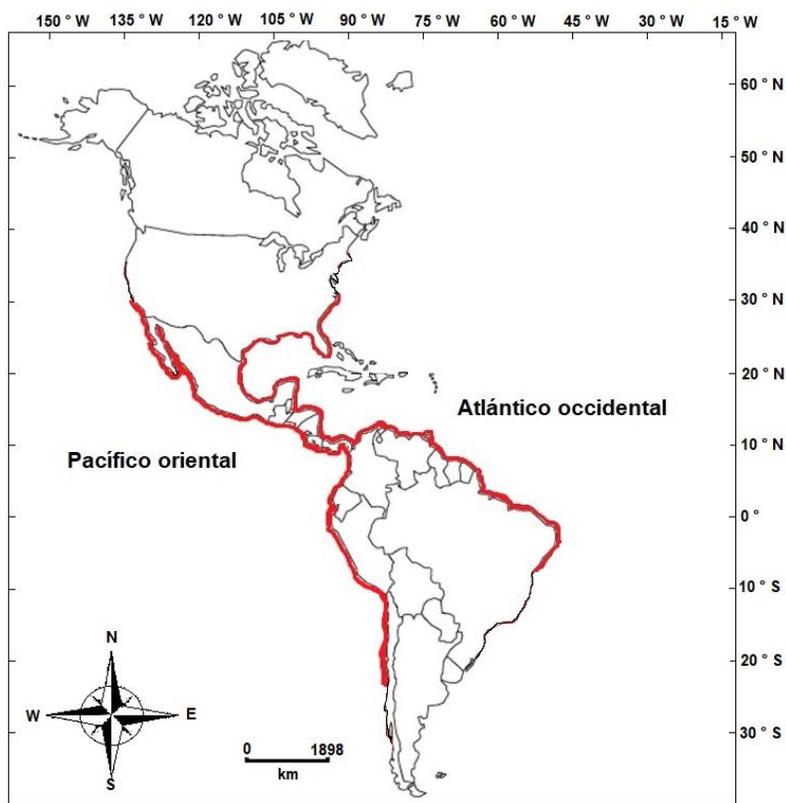


Figura 3. Área de distribución en el Continente americano de la liseta *Mugil curema*.

Morfología externa:

Puede alcanzar hasta 90 cm de longitud total. El labio superior es simple, más grueso y profundo que en la mayoría de las especies de mugílidos, armado con 2-3 hileras de dientes; en la hilera exterior son curvados monocúspides y moderadamente apretados. El labio inferior presenta una hilera de dientes unicúspides, generalmente más pequeños que los de la hilera externa del labio superior; con almohadilla maxilar no visible debajo de la esquina de la boca cuando está cerrada.

Su coloración va de oliva a azulado en el dorso, plateado en los costados, blanco por abajo. El iris es blanco, el opérculo con una mancha dorada de tamaño medio; la mayor parte de la base de la aleta pectoral está cubierta por una mancha; aleta anal oscura, aletas pélvicas amarillentas y la segunda dorsal uniformemente oscura (Fig. 4), escamas ctenoideas con los ctenii en forma de placa romboidal blanda (Allen & Robertson, 1998; Ibáñez y Gallardo-Cabello, 2005; Fishbase, 2019) (Fig. 5).



Figura 4. Aspecto de la liseta *Mugil curema*.

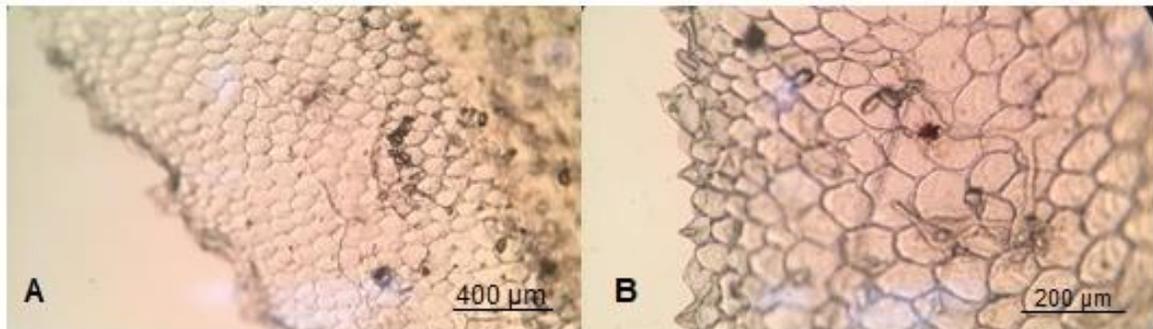


Figura 5. Microfotografía de los ctenii de la escama de *Mugil curema*. Aumento: 10x (A) y 20x (B). (Modificada de Aguilar-Camacho, 2019).

***Mugil cephalus* Linnaeus, 1758**

Nombre común: lisa rayada

Biología y hábitos:

La lisa rayada *Mugil cephalus*, es una especie circumglobal de aguas templadas y tropicales, que se distribuye en el Pacífico americano desde California hasta Chile, incluyendo las islas Galápagos (Allen & Robertson, 1998). En el Atlántico occidental desde Nueva Escocia, Canadá hasta Brasil (Robins & Ray, 1986) (Fig. 6).

Son principalmente diurnos, los adultos se alimentan de detritos, microalgas y organismos bentónicos (Blaber, 1976; Tung, 1981), y los juveniles de zooplancton hasta aproximadamente 3.0 cm de longitud estándar (Kottelat & Freyhof, 2007). Durante el periodo de reproducción, las lisas se congregan en cardúmenes para emigrar a la zona pelágica costera a realizar el desove (Ramos-Santiago *et al.*, 2010).

Esta especie presentan un desove total y un desarrollo gonadal sincrónico por grupo (McDonough *et al.*, 2003). Son organismos muy fecundos (entre 0.8 y 2.6 millones de huevos) y maduran alrededor de los 4 años (Tung, 1981; McDonough *et al.*, 2005).

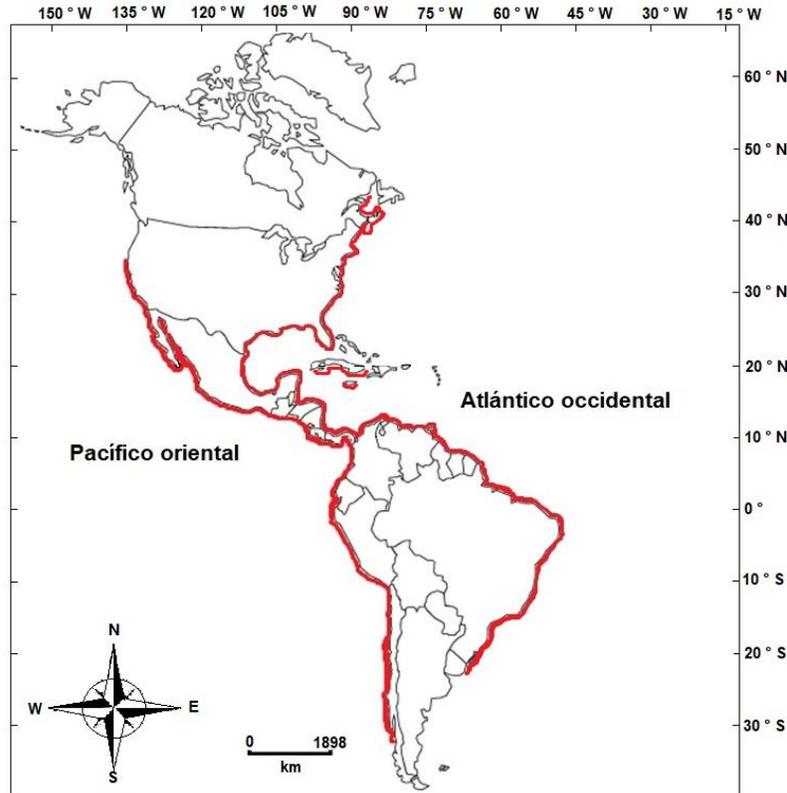


Figura 6. Área de distribución en el Continente americano de la lisa rayada *Mugil cephalus*.

Morfología externa:

Pueden alcanzar hasta 120 cm de longitud total y 12 kg de peso (Fadeev, 2005). Presentan un tejido adiposo que cubre casi todo el ojo; labio inferior con una protuberancia prominente en el centro; boca pequeña, el extremo posterior de la mandíbula superior alcanza el nivel del borde anterior del ojo; fila externa de dientes (primarios) en las mandíbulas, simples; color oliva en el dorso, plateado en los costados, blanco abajo; seis a siete franjas color pardo en el costado (Fig. 7); con escamas ctenoideas cuyos ctenii presentan ornamentaciones que terminan en forma de espinas, parecidas a la forma de un diente de tiburón (Fig. 8) (Allen & Robertson, 1998; Ibáñez y Gallardo-Cabello, 2005; Fishbase, 2019).

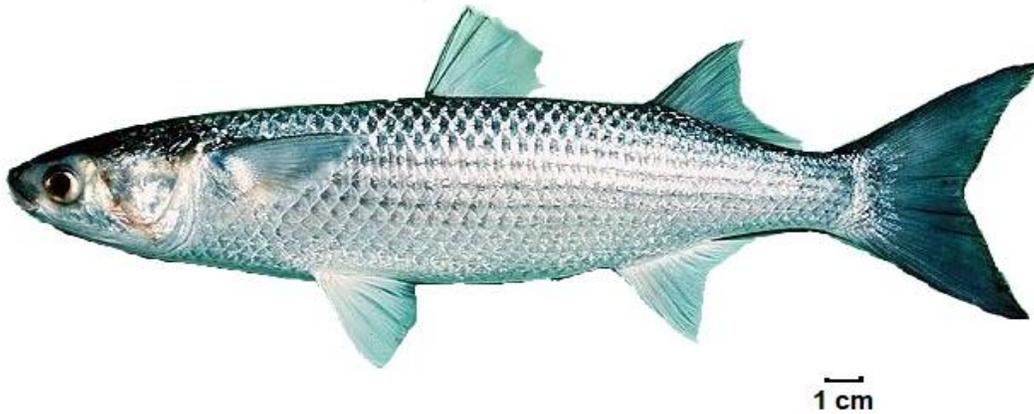


Figura 7. Aspecto de la lisa rayada *Mugil cephalus*.

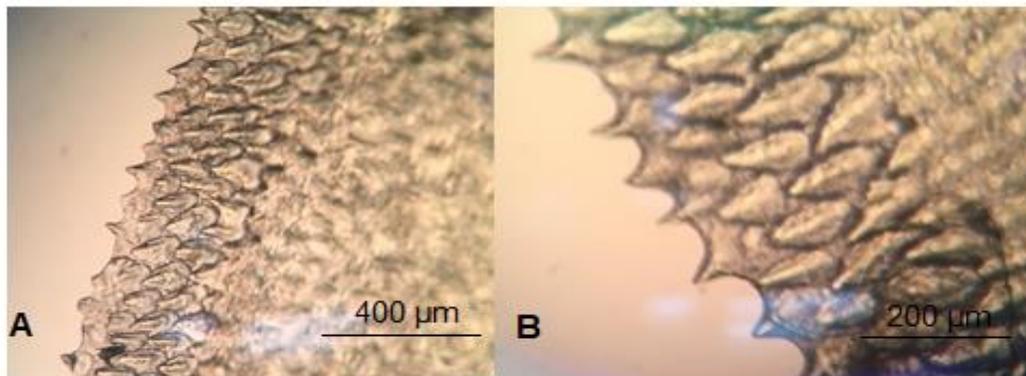


Figura 8. Microfotografía de los ctenii de la escama de *Mugil cephalus*. Aumento: 10x (A) y 20x (B). (Modificada de Aguilar-Camacho, 2019).

Pesca:

La lisa rayada y la liseta constituyen un importante recurso económico en sistemas lagunares y bahías del Pacífico mexicano y Golfo de México (AEAP, 2017), ya que, se encuentran entre las 15 especies más importantes de la pesquería artesanal (Ibáñez & Gallardo-Cabello, 2004). De las capturas provenientes del Pacífico mexicano (en promedio 4317 t anuales, en los últimos 18 años), más del 75% proviene de los estados que bordean el Golfo de California (Nayarit, Sinaloa, Baja California Sur, Sonora y Baja California en orden de importancia); en el estado

de Baja California Sur las capturas del recurso han promediado 437 t anuales durante las últimas dos décadas (AEAP, 2017).

En el caso del Golfo de México y Mar Caribe (en promedio 5300 t anuales, durante los últimos 10 años), más del 80% de las capturas provienen de los estados de Tamaulipas y Veracruz (AEAP, 2017). En México, la pesca de *M. curema* y *M. cephalus* está regida por la NOM-016-SAG/PESC-1994 (DOF, 1995) y por la Carta Nacional Pesquera (DOF, 2006), donde se definen tallas mínimas de captura (30 cm la lisa rayada y 28 cm la liseta), así como luz de malla mínima para su captura (8 y 7.1 cm, respectivamente). El periodo de veda establecido para la lisa rayada es del 1° de diciembre al 31 de enero, en los estados de Baja California, Baja California Sur, Sonora, Sinaloa, Nayarit y Jalisco (Zona A) y del 1° de noviembre al 31 de diciembre en Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas (Zona B). En el caso de la liseta del 1° de abril al 30 de junio en la Zona A y del 15 de mayo al 15 de julio para la Zona B.

Estatus taxonómico de las especies. Según Nelson *et al.* (2016)

Reino Animalia

Phylum Chordata

Subphylum Craniata

Clase Actinopterygii

Subclase Neopterygii

División Teleostei

Subdivisión Euteleostei

Superorden Acanthopterygii

Series Mugilomorpha

Ordene Mugiliformes

Familia Mugilidae

Género *Mugil* Linnaeus, 1758

***Mugil curema* Valenciennes, 1836**

***Mugil cephalus* Linnaeus, 1758**

2. ANTECEDENTES

A nivel mundial, se han realizado múltiples estudios sobre la biología, ecología y pesquería de varias especies de la familia Mugilidae. Particularmente, en el Pacífico oriental y Golfo de México, se han abordado los parámetros biológico-pesqueros de dos especies, *Mugil curema* y *M. cephalus* (e.g. reproducción, crecimiento, mortalidad, reclutamiento, tallas de primera captura) (McDonough *et al.*, 2003;2005; Ibáñez & Colín, 2014, Ruíz-Ramírez *et al.*, 2017).

En el caso de *M. curema*, Resendez-Medina (1970) describió la importancia comercial de esta especie en la laguna de Tamiahua, Veracruz y reportó datos biométricos. Alvarez-Lajonchere (1974) en Cuba, aportó datos sobre la reproducción y las relaciones longitud-peso. Para la misma zona, Alvarez-Lajonchere (1976) señaló que la especie desova en la superficie, sobre aguas profundas, en mar abierto lejos de la costa y que la fertilización es externa. Estimó

una talla de madurez sexual ($L_{50\%}$) de 200 y 230 mm de longitud furcal (LF) para machos y hembras respectivamente, asimismo señaló que la intensidad del desarrollo sexual se incrementó con el aumento del tamaño del pez y que se presentaron dos épocas de desove (junio a agosto y noviembre a enero).

Posteriormente Yáñez-Arancibia (1976) en el sistema lagunar costero de Guerrero, reportó que la liseta se alimenta preferentemente de detritus, sedimentos finos inorgánicos y algas filamentosas, y que los juveniles (en promedio 7.0 cm LT) penetran a las lagunas costeras y permanecen ahí hasta alcanzar la fase adulta (23.0 cm o más de LT) y contar con un desarrollo gonádico avanzado, para posteriormente migrar hacia el mar y desovar en los próximos meses.

Para la costa de Tamaulipas, Dueñas (1981) aporta parámetros poblacionales de *M. curema*, y señaló que la $L_{50\%}$ fue de 189 mm en machos y de 219 mm en hembras con una época de desove entre febrero y abril. Para la misma zona, García (1982) reportó que, en la Laguna Madre, la $L_{50\%}$ es de 235 mm en machos y de 255 mm en hembras, y la presencia de dos eventos reproductivos al año de febrero a marzo y de diciembre a febrero.

Posteriormente en la Bahía de la Paz, Chávez (1985) realizó un estudio de los aspectos biológicos de tres especies de lisas, una de ellas *Mugil curema*, y deduce una temporada reproductiva durante primavera-verano. Un año más tarde, Orozco-Alvarez (1986) realizó un estudio poblacional de *M. curema* en la laguna de La Mancha, Veracruz, y reportó una fecundidad relativa de 11,245 ovocitos/g de gónada, una $L_{50\%}$ de 260 mm LT, y un desove durante marzo y abril.

Villaseñor-Talavera (1991) lleva a cabo un estudio en Nayarit y describió macroscópicamente a las gónadas de *M. curema*, registraron siete estadios de desarrollo sexual, e identificaron seis tipos de ovocitos, asimismo señalaron que el período reproductivo abarcó de abril a julio y reportó una relación entre el desove y las concentraciones elevadas de oxígeno disuelto en el agua. Ibáñez-Aguirre (1993), estudió la coexistencia de la liseta con la lisa rayada en la laguna de Tamiahua, Veracruz e Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello (1996 a, b), determinaron la edad y describieron el crecimiento individual en la misma zona, a partir de escamas y otolitos, también estimaron la mortalidad natural de la liseta. Los autores reportaron mayor crecimiento y menor mortalidad en hembras que en machos.

Para la zona norte del Golfo de México, Ditty & Shaw (1996) realizaron un análisis sobre la estacionalidad, distribución y abundancia de larvas de tres especies de lisa, una de ellas *M. curema*, y determinaron que la abundancia de larvas fue mayor durante abril y mayo, además de una asociación con la temperatura (promedio de 26° C) y salinidad (29.9 UPS). Un año después en la Laguna de Agua Dulce, Jalisco Lucano-Ramírez & Michel-Morfin (1997) reportan dos periodos reproductivos al año, el primero en marzo y el segundo en julio, además de una proporción sexual que favoreció a las hembras.

Una vez más para la laguna de Tamiahua, Ibáñez *et al.* (1999), analizaron el crecimiento de la liseta y estimaron una longitud máxima (L_{∞}) de 461 mm de longitud total (LT) y una longevidad mayor a 18 años. En el mismo año, en la laguna de Cuyutlán, Colima, Cabral-Solís (1999) identificó seis grupos de edad y detectó un mayor crecimiento en longitud durante los meses de abril y mayo, caso contrario

durante la época de madurez gonádica (julio-agosto y enero-febrero), también reportó que las hembras alcanzaron la madurez sexual a una edad de seis años.

Para el estero El Conchalito, en Bahía de La Paz, Baja California Sur, López-Olmos (2000) reportó actividad reproductiva durante todo el año, y que la mayor abundancia de juveniles (otoño-invierno) se relacionó con los mayores volúmenes de agua en el estero. Además, sugirió que una alta tasa de crecimiento favorece la supervivencia de los juveniles.

De nueva cuenta en la laguna de Tamiahua, Ibáñez & Gallardo-Cabello (2004) reportaron que la liseta desova durante febrero-mayo, estiman una $L_{50\%}$ entre 274 y 278 mm LT (que en promedio se alcanza a los 3 años), y una fecundidad total entre 82,278 y 379,992 ovocitos. Otros estudios más donde se abordó el crecimiento de la liseta fueron los realizados por Gallardo-Cabello *et al.* (2005) y Espino-Bar *et al.* (2005) en Cuyutlán, Colima, donde en ambos trabajos se reportaron seis grupos de edad, una $L_{\infty} = 364.7$ mm LT y una longevidad de hasta 15 años. Los autores argumentaron que más del 60% de la L_{∞} es alcanzado durante los primeros dos años de vida.

En la misma zona, Cabral-Solís *et al.* (2007) realizaron un análisis del efecto de la pesquería multi-específica en el stock de liseta, determinaron que el 55 % de la población reclutada cada año muere y que la pesquería afecta principalmente organismos que ya han presentado al menos un evento reproductivo (4 y 5 años). En la Bahía de La Paz Quiñonez-Velázquez & Mendoza-Guevara (2009), analizaron los cambios estacionales de abundancia relativa de juveniles de liseta e identificaron

dos pulsos de reclutamiento por año (invierno y verano), además sugirieron un prolongado periodo de desove.

En la misma zona, Quiñonez-Velázquez & López-Olmos (2011) reportaron que el modelo de Gompertz describió adecuadamente la relación entre la edad y la talla de juveniles de liseta y que el crecimiento fue más rápido en la costa que en el estero. Espino-Barr *et al.* (2013) en la laguna de Cuyutlán, reportaron un crecimiento excéntrico de los otolitos de liseta y que estas estructuras son adecuadas para describir el crecimiento. Además, argumentaron que durante la etapa inmadura las hembras presentaron otolitos de mayor tamaño que los machos. En aguas del oeste del Golfo de México Ibáñez & Colín (2014), abordaron la biología reproductiva de esta especie en ocho localidades, y reportaron que algunos parámetros fueron inferiores a los valores informados previamente para la misma región de estudio desde principios de la década de 1990. Por lo que sugirieron que las diferencias pudieran estar relacionadas con aumentos en la intensidad de la pesca comercial.

Posteriormente Ibáñez (2015), analizó las diferencias geográficas y la estabilidad anual de la relación longitud-peso algunas especies de mugílidos, entre ellas la liseta. El autor determinó que el parámetro b de la relación, varió de 2.39 a 3.11, el cual se incrementó a medida que disminuyó la latitud. El mismo año en Bahía de La Paz, Quiñonez-Velázquez *et al.* (2015) reconstruyeron la distribución de las fechas de nacimiento de juveniles de liseta, a partir de lo cual reportaron desoves durante todo el año y la existencia de una correlación inversa significativa entre la supervivencia y el crecimiento.

El estudio más reciente referente al ciclo reproductivo de la liseta se realizó en la costa de Jalisco por Ruíz-Ramírez *et al.* (2017), en el cual se reportaron una dominancia significativa de hembras en la muestra, un desarrollo gonadal sincrónico por grupos con un desove total, una $L_{50\%}$ de 217 y 245 mm LT para machos y hembras respectivamente y se argumentó que más del 50% de los organismos capturados fueron individuos que se reprodujeron al menos una vez.

En el caso de la lisa rayada *Mugil cephalus*, Shehadeh *et al.* (1973) realizaron un seguimiento *in vivo* de la madurez en cautiverio, y demostraron que esta especie presentó un desarrollo gonadal sincrónico. Más tarde, en la zona Norte del Golfo de México, Moore (1974) y Finucane *et al.* (1978) reportaron que el periodo reproductivo va de diciembre a mayo, observando la presencia huevos (dos días de edad y diámetro promedio de 0.95 mm) en las afueras de la costa de Texas y sugieren que quizás la especie pueda desovar más de una vez durante la misma temporada. En la misma zona, Cech & Wohlschlag (1975) encontraron dos períodos de crecimiento lento al año, uno después de la formación del anillo de crecimiento, durante los meses más fríos de finales de otoño e invierno, y el otro durante el verano, asociada a cambios en la asimilación de alimentos y rutas metabólicas.

Shireman (1975), analizó el desarrollo gonadal de esta especie en agua dulce y concluyó que ambos sexos pueden madurar en este ambiente, pero comienzan a reabsorber sus productos gonadales poco después de la madurez, si no se les permite regresar al mar para desovar. Posteriormente, Chávez (1985) sugirió que la época reproductiva en Bahía de la Paz, México ocurre durante el invierno (diciembre a febrero). Tal como se reportó en costas de Florida por Greeley *et al.* (1987),

quienes detectaron una temporada reproductiva de noviembre a enero, y determinaron que la lisa rayada presentó un desarrollo gonadal sincrónico, durante un período de tiempo muy corto (días).

Sin embargo, Collins & Stender (1989) reportaron que esta especie presentó una temporada reproductiva más prolongada (octubre a abril) en la zona norte del Golfo de México y concluyeron que el desove se produce alrededor del borde de la plataforma continental. Posteriormente Ibáñez-Aguirre (1993), estudió la coexistencia de la lisa rayada (mayor abundancia en otoño) con la liseta (mayor abundancia en invierno) en la laguna de Tamiahua.

Render *et al.* (1995), reportaron que en estuarios de Louisiana la liseta tiene un periodo reproductivo que va de noviembre a enero y que existe gran variación en los valores del Índice Gonadosomático (IGS) en hembras inferiores a 330 mm de longitud furcal (LF). Chang *et al.* (1995) reportaron que, en cautiverio más del 70% de los ejemplares de lisa rayada se diferencian sexualmente a partir de los 15 meses de edad, y que las hembras presentan una diferenciación más temprana que los machos. En la Laguna de Tamiahua, Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello (1996a) encontraron hasta cinco grupos de edad, con un mayor crecimiento de marzo a agosto y determinaron que las hembras alcanzan tallas mayores que los machos.

Nuevamente en costas de Louisiana, Franks *et al.* (1998) reportaron el registro de un organismo con hermafroditismo sincrónico, ambos ovarios y testículos con células sexuales maduras y viables para ser desovadas. De nueva cuenta en la laguna de Tamiahua, Ibáñez *et al.* (1999) estimaron que la lisa rayada puede alcanzar 64.2 cm LT, una edad de hasta 28 años y que las hembras generalmente

son más grandes y pesadas que los machos. Posteriormente McDonough *et al.* (2003) y McDonough & Wenner (2003) reportaron que en estuarios de Carolina del Sur la lisa rayada se reproduce de octubre a abril, con un reclutamiento de enero a mayo. También sugirieron que la fecundidad está altamente correlacionada con la talla y peso, pero no con la edad y que el crecimiento durante el primer año de vida es constante.

Van der Kooy & Guindon-Tisdell (2003) intentaron estandarizar los métodos de preparación de otolitos para la determinación de la edad de varias especies de lisas del Golfo de México, incluyendo *M. cephalus*, y recomendaron usar una sección transversal del otolito sagitta. Nuevamente en la Laguna de Tamiahua, Ibáñez & Gallardo-Cabello (2004) reportaron una proporción sexual de 1:1 H:M, un periodo de desove de noviembre a febrero y una $L_{50\%}$ superior a los 370 mm LT y seis años para ambos sexos.

McDonough *et al.* (2005) en costas de Carolina del Sur, determinaron que durante los primeros 12 meses de vida, la liseta es sexualmente indiferenciada, y que a partir de los 13 meses comienza a serlo. Sin embargo, la diferenciación completa (90% de los organismos) sucede entre los 15 y 19 meses de edad y una LT de 225 mm. Más tarde, en un sistema lagunar entre Oaxaca y Chiapas, Ramos-Santiago *et al.* (2010) argumentaron que existió mayor presencia de hembras (2H:1M) y que esta especie presentó un crecimiento alométrico negativo. Los autores sugirieron un periodo reproductivo de noviembre a enero y estiman una $L_{50\%}$ de 328 mm LT.

En Carolina del Sur, Vincent (2010) encontró que la tasa de crecimiento de la lisa rayada está fuertemente influenciada por factores como la temperatura y la osmorregulación. Posteriormente Whitfield *et al.* (2012) realizaron una revisión acerca de la información publicada sobre el complejo *Mugil cephalus* de todo el mundo, y sugirieron que la evidencia disponible indicó que la especie consiste en un grupo de mugílidos especializados en función de un nicho ecológico ligeramente diferente. Posteriormente Ibáñez & Colín (2014), analizaron el ciclo reproductivo de la lisa rayada en ocho localidades del Golfo de México y determinaron que en algunas zonas existen diferencias en los valores de parámetros con respecto a aquellos estimados en la década de los 90s, lo que sugiere un efecto relacionado con el incremento en la pesca comercial.

Más tarde, Ibáñez (2015) realizó un análisis de la variación del parámetro b (entre 2.15 y 3.87) de la relación longitud peso a lo largo del Golfo de México (desde Tabasco hasta Texas), y detectó que en la mayoría de los casos se presenta alometría negativa, por lo cual sugiere que las capturas del Golfo de México están representadas principalmente por adultos jóvenes. En el mismo año, Espino-Barr *et al.* (2015) en dos lagunas costeras (Colima y Jalisco), estimaron que la lisa rayada puede alcanzar longitudes hasta de 603 mm LT, una longevidad de 23.5 años y argumentaron que es una especie con crecimiento lento, por lo cual debe protegerse a organismos inmaduros mediante el uso de los artes de pesca adecuados.

Un año más tarde, para la misma zona Gallardo-Cabello *et al.* (2016) reportaron que la longitud de primera captura fue de 39 y 33 cm LT para Colima y Jalisco respectivamente (seis años en ambos casos), y sugirieron que un uso generalizado

del tamaño de malla de 4 pulgadas aumentaría el reclutamiento y el rendimiento por recluta de esta pesquería. Un estudio complementario referente a la reproducción de la lisa rayada para esta zona es realizado por Espino-Barr *et al.* (2016), donde estimaron una $L_{50\%}$ de 340 mm en los machos (4.64 años) y 350 mm en las hembras (4.98 años), una longitud de primera madurez ($L_{25\%}$) de 300 mm en ambos sexos (3.4 años) y una temporada reproductiva que va de noviembre a enero. En este trabajo se registraron dos estaciones principales en el ciclo de vida de *M. cephalus*: primero, a partir de las edades cero y tres años, cuando la mayor parte de la energía obtenida a través de los alimentos se usa para aumentar su duración (reduciendo la depredación y la competencia interespecífica), y segundo, de cuatro a doce años, cuando esta energía se orienta para formar los productos sexuales y las reservas de grasa.

Recientemente Colín *et al.* (2020), sugirieron que las poblaciones de *M. cephalus* del Golfo de México y Pacífico mexicano no comparten haplotipos y que cada litoral representa un grupo genético distinto con una distancia genética del 5.4%. Además de ello, también plantean la probabilidad que las poblaciones del Pacífico mexicano estén divididas en dos grandes grupos genéticos (norte y sur).

3. JUSTIFICACIÓN

Como se mencionó anteriormente, tanto para *M. curema* como para *M. cephalus* se han realizado diversos estudios donde se abordan rasgos de la historia de vida en diferentes áreas de su distribución; aunque, generalmente en el litoral de México dichos trabajos se concentran solo para algunas zonas en particular. En el caso del

Pacífico mexicano la mayor parte de la información es referente a las poblaciones de Colima y Jalisco, y en menor medida de Oaxaca, Guerrero, Nayarit y Sinaloa, siendo limitada o nula aquella proveniente de los estados que bordean el Golfo de California.

Teniendo en cuenta que, las características biológicas de los recursos marinos, así como el estado en el que se encuentran sus poblaciones, son la base para la toma de decisiones cuyo objeto sea la conservación y aprovechamiento sostenible; quizás el primer paso para un adecuado manejo sea generar toda la información posible acerca de estos rasgos de vida en la mayor parte del área de su distribución, sobre todo si son puntos donde estas especies se ven sujetas a un aprovechamiento pesquero, de manera tal que los escenarios de pesca estén fundados en información local y no a partir de una generalización como se ha llevado a cabo con la mayoría de las especies demersales; como sucede con la liseta y la lisa rayada en gran parte de noroeste del Pacífico mexicano (Sinaloa, Baja California Sur, Sonora y Baja California); donde ambas especies constituyen un importante recurso económico para la pesca artesanal.

A pesar de ello, la normatividad que regula la captura de este recurso en la zona de estudio no está basada en información local, ya que muy pocos trabajos han sido enfocados a alguna de estas dos especies en la región. Por lo que describir la estrategia reproductiva, determinar la edad, describir el crecimiento, así como la relación entre estos aspectos de ambas especies en dos zonas con diferentes características ambientales de Baja California Sur (Bahía de La Paz y Bahía Magdalena), brindará información importante para evaluar el estado de las

poblaciones en dichas localidades y contribuirá en la integración de acciones útiles para una adecuada administración.

4. HIPÓTESIS

La descripción del ciclo reproductivo de ambas especies a partir de un análisis microscópico de las gónadas proporcionará información más precisa referente a la temporada reproductiva y desove; que quizás difiera con la temporada de veda establecida por la NOM-016-SAG/PESC-2014. Además de ello, los parámetros de crecimiento individual y las tácticas reproductivas de la lisa rayada y la liseta presentarán diferencias entre localidades. Finalmente, mediante el conocimiento de las tácticas reproductivas, la determinación de la edad y descripción del crecimiento individual será posible establecer una secuencia de cambios en la estrategia reproductiva en función del crecimiento y edad de la lisa rayada y de la liseta en Bahía de La Paz y Bahía Magdalena.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Describir la estrategia reproductiva y el crecimiento individual, así como sus cambios a través del tiempo de la lisa rayada, *Mugil cephalus* y de la liseta, *Mugil curema* en dos zonas con diferentes características ambientales de Baja California Sur (Bahía de La Paz y Bahía Magdalena).

5.2 Objetivos específicos

- Analizar y comparar las características y estacionalidad del proceso reproductivo de cada especie, mediante la descripción macro y microscópica del desarrollo gonadal.
- Describir la estructura de tallas y pesos, y evaluar el tipo de crecimiento de las especies en ambas localidades.
- Determinar la estructura de edad y describir el crecimiento individual de ambas especies en las dos localidades.
- Establecer una secuencia de cambios través del tiempo en las tácticas reproductivas y analizar la relación entre los parámetros reproductivos y el crecimiento.

6. ÁREA DE ESTUDIO

La Bahía de La Paz (BLP) se ubica en la costa este de la Península de Baja California a 200 km de la boca del Golfo de California (GC) ($24^{\circ}1'-24^{\circ}8'N$ y $110^{\circ}2'-110^{\circ}8'W$) (Fig. 9). Su extensión aproximada es de 80 km de largo y 35 km en su parte más ancha. La región presenta un clima del tipo BW (desértico) (García, 1973), con temperatura promedio anual de $23.8^{\circ}C$, mínima en enero-febrero ($8^{\circ}C$) y máxima agosto-septiembre ($37^{\circ}C$) (INEGI, 1994). Las lluvias son escasas todo el año, con máxima precipitación entre julio y octubre, asociada a vientos del sureste, tormentas tropicales y huracanes. El ciclo anual de la temperatura superficial del mar (TSM) presenta dos estaciones bien definidas, invierno-primavera ($21 - 24^{\circ}C$), y verano-otoño ($27 - 31^{\circ}C$) (Bernal *et al.*, 2001).

Dentro de la bahía la salinidad promedio varía entre 35.1 y 35.6 y se presenta un régimen de marea predominantemente semidiurno (Obeso-Nieblas, 2003). Bahía Magdalena (BM) es un sistema lagunar que se encuentra en la costa occidental de Baja California Sur ($24^{\circ}15'$ - $25^{\circ}20'N$ y $111^{\circ}30'$ - $112^{\circ}15'O$) (Fig. 9). La región presenta un clima seco, semicálido, con temperatura del aire promedio anual superior a los $18^{\circ}C$, con temperatura mínima en enero ($14.5^{\circ}C$) y máxima en agosto-septiembre ($32^{\circ}C$) (Funes-Rodríguez *et al.*, 2007).

El sistema BM está dividido en tres zonas: norte o zona de canales, central o Bahía Magdalena y sur o Bahía Almejas (López-Ibarra & Palomares-García, 2006). Las condiciones que predominan son anti-estuarinas, con escasas precipitaciones y alta evaporación (Álvarez-Borrego *et al.*, 1975). El promedio de la TSM en el mes típicamente más frío del año (mayo) es de $17.8^{\circ}C$ y el más cálido (agosto) de $29^{\circ}C$, presenta un tipo de mareas mixto semidiurno y una salinidad que va de 34.7 a 35.5 (Funes-Rodríguez *et al.*, 2007).

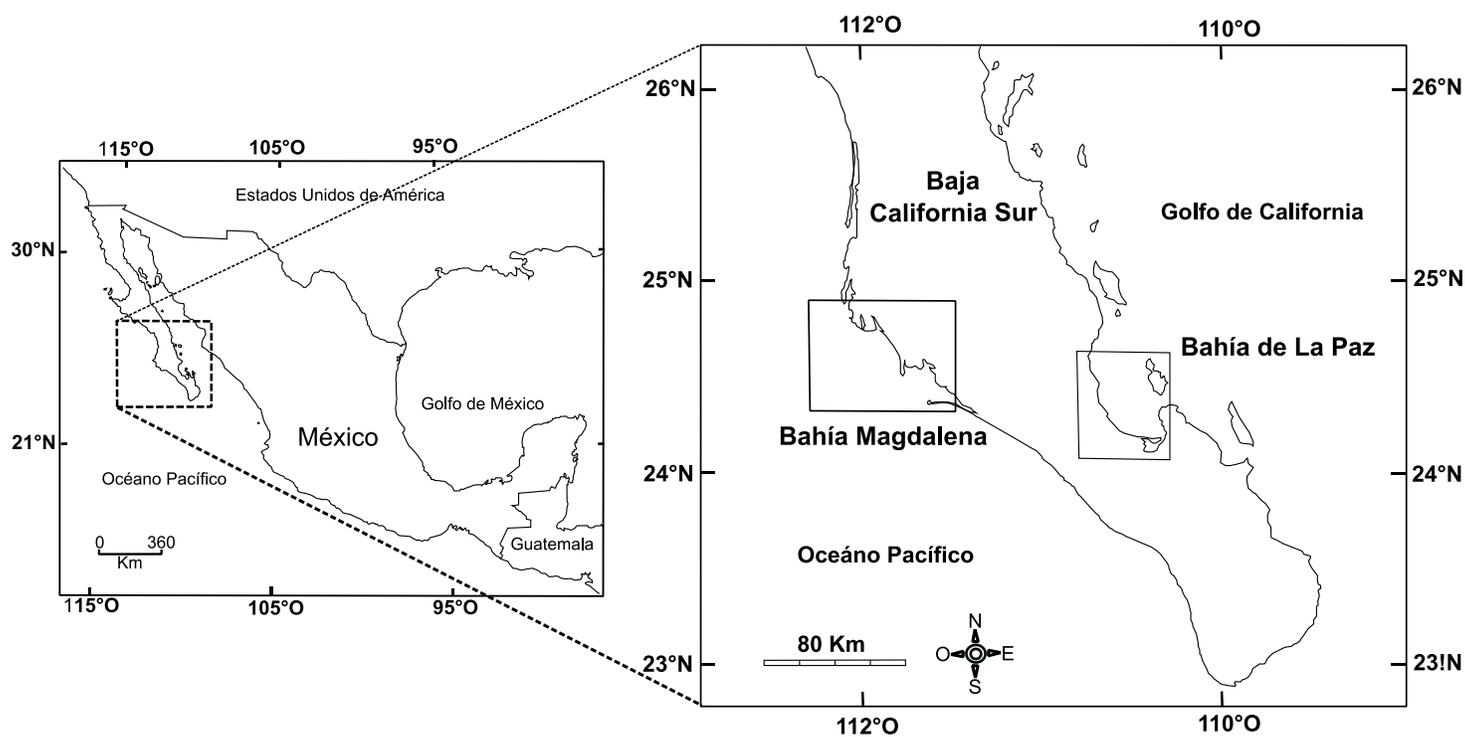


Figura 9. Ubicación geográfica del área de estudio en ambas costas de Baja California Sur, donde la flota artesanal captura a la liseta *Mugil curema* y a la lisa rayada *Mugil cephalus*.

Los materiales y métodos de cada objetivo específico se encuentran descritos en los capítulos siguientes:

7. RESULTADOS

7.1 CAPÍTULO 1

ASPECTOS REPRODUCTIVOS DE *Mugil curema* (PERCIFORMES: MUGILIDAE) EN DOS ZONAS DE BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO. Salgado-Cruz, L., C. Quiñonez-Velázquez, F. A. García-Domínguez & C.I. Pérez-Quíñonez. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* (Sometido).

RESUMEN

La liseta *Mugil curema* está entre las principales especies que explota la pesquería artesanal en la costa mexicana del Océano Pacífico. Abordar los aspectos reproductivos de las especies por zona de pesca reducirá el sesgo en la evaluación del estado de sus poblaciones. El objetivo del presente estudio fue describir el ciclo reproductivo y estimar algunos parámetros biológicos de la liseta en dos sitios de pesca de la costa de Baja California Sur. Mensualmente, se muestreo la captura de Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM), de 2010 a 2013. Se analizó histológicamente la maduración gonadal y se describió el ciclo reproductivo. Se estimaron, el índice gonadosomático (IGS), el factor de condición (FC), el índice hepatosomático (IHS), la relación peso-longitud y la longitud promedio de madurez sexual ($L_{50\%}$). La talla de los peces varió entre 244 y 455 mm de longitud total (LT). Las hembras fueron más abundantes, grandes y pesadas que los machos en ambos sitios de pesca. Se identificó un patrón reproductivo con dos periodos de máximo desove al año en BLP (marzo-junio y octubre-noviembre) y uno en BM (abril-agosto). Se identificó un patrón similar del IGS, FC e IHS por sexos en ambos sitios. La liseta mostró alometría negativa en crecimiento, rasgos de desovador total, desarrollo gonadal sincrónico por grupos y una la $L_{50\%}$ superior en hembras que en machos. Se recomienda reajustar la veda temporal por sitio de pesca y con base en la $L_{50\%}$ ser precautorios en el tamaño de la luz de malla de las redes de pesca.

Palabras clave: Ciclo reproductivo, Bahía de La Paz, Bahía Magdalena, método histológico, talla media de madurez sexual.

INTRODUCCIÓN

En peces, la información sobre los aspectos reproductivos y sus variaciones interanuales es clave para conocer la respuesta a la presión del ambiente (Gherard *et al.*, 2013), y de la pesca en aquellos recursos que se encuentran bajo constante aprovechamiento, ya que, para lograr una explotación sostenible, estas respuestas deben evaluarse y comprender sus causas (Stearns, 1980). Por tal motivo, se requiere generar conocimiento sobre el ciclo reproductivo de las poblaciones explotadas (Enberg *et al.*, 2012), donde las características de las tácticas reproductivas son fundamentales para comprender las diferencias entre y dentro de las poblaciones, información que reducirá el sesgo en la evaluación de los recursos (Present & Conover, 1992).

La descripción de los aspectos reproductivos de peces de importancia comercial, generalmente se ha abordado a partir del análisis macroscópico (Nikolsky, 1963) y microscópico (Brown-Peterson *et al.*, 2011, Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011) del desarrollo gonadal. Aunque ambos métodos son válidos y se siguen utilizando, el análisis microscópico a partir de la técnica histológica es el de mayor precisión y aprobación actualmente (Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011).

La liseta presenta amplia distribución geográfica, habita en lagunas, estuarios y costas ubicadas a lo largo de la franja subtropical. En el Pacífico Oriental se distribuye desde California hasta Chile y en el Atlántico Occidental, desde Cabo Cod, Estados Unidos hasta Brasil, incluido el Golfo de México (Castro-Aguirre, 1978). Estos peces pasan la mayor parte de su ciclo biológico en aguas protegidas (Harrison 1995), los adultos forman cardúmenes y migran a la zona pelágica

costera, para desovar. Después las postlarvas migran hacia estuarios y lagunas costeras donde permanecen hasta alcanzar la fase adulta (Trape *et al.*, 2009).

En el caso del Pacífico mexicano, sus volúmenes de captura han superado las 12.000 t anuales durante la última década (AEAP, 2017), de las cuales más del 75% proviene de las costas del Golfo de California, donde la pesca de *M. curema* está regulada por la Norma Oficial Mexicana NOM016-PESC-1994 (DOF, 1995) y por la Carta Nacional Pesquera, la cual establece la talla mínima de captura (28 cm LT) y el periodo de veda (1 de abril al 30 de junio).

Se han realizado diversos estudios en costas mexicanas que abordan aspectos reproductivos de la liseta (Yáñez-Arancibia, 1976; Villaseñor-Talavera & González-Vega, 1991; Lucano-Ramírez & Michel-Morfin, 1997; Cabral-Solís, 1999; Ibáñez & Gallardo-Cabello, 2004; Ibáñez & Gutiérrez-Benítez, 2004; Cabral-Solís *et al.*, 2010; Ibáñez & Colín, 2014; Ruíz-Ramírez *et al.*, 2017). Sin embargo, la mayor parte de los trabajos están concentrados al norte del Golfo de México y al sur del Golfo de California; por tal motivo, es necesario generar información referente a la reproducción de esta especie en las zonas no estudiadas de ambos litorales, sobre todo en aquellas donde este recurso se captura frecuentemente, tal como sucede en gran parte de noroeste del Pacífico mexicano, donde la normativa que regula la captura de este recurso, no está basada en información propia de la región.

El presente trabajo sería el primero en abordar aspectos de la biología reproductiva de la liseta en Baja California Sur (BCS), cuyo objetivo fue describir el ciclo reproductivo y estimar algunos parámetros a partir de un análisis microscópico del desarrollo gonadal en dos localidades con marcadas diferencias ambientales,

Bahía de La Paz en la costa sureste y Bahía Magdalena en la costa suroeste de BCS, brindando información importante para evaluar el estado de las poblaciones y contribuir a la integración de acciones para una adecuada administración, de manera tal que los escenarios de pesca estén fundados en información local y no a partir de una generalización como se ha llevado a cabo con la mayoría de las especies explotadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Bahía de La Paz (BLP) se ubica en la costa este de la Península de Baja California a 200 km de la boca del Golfo de California (GC) ($24^{\circ}1'-24^{\circ}8'N$ y $110^{\circ}2'-110^{\circ}8'O$). El ciclo anual de la temperatura superficial del mar (TSM) presenta dos estaciones bien definidas, invierno-primavera ($21-24^{\circ}C$), y verano-otoño ($27-31^{\circ}C$) (Bernal *et al.*, 2001). Bahía Magdalena (BM) es un sistema lagunar que se encuentra en la costa occidental de Baja California Sur ($24^{\circ}15'-25^{\circ}20'N$ y $111^{\circ}30'-112^{\circ}15'O$). El promedio de la TSM, en el mes típicamente más frío del año (mayo) es de $17.8^{\circ}C$ y en el más cálido (agosto) de $29^{\circ}C$ (Funes-Rodríguez *et al.*, 2007).

Muestreo

A partir de la captura de la flota artesanal se recolectaron 690 organismos en BLP y 865 en BM, durante 2010 a 2013. En cada mes, se seleccionaron hasta 40 organismos, buscando representar la estructura de tallas de la captura. La identificación de los peces se realizó con base en el trabajo de Ibáñez & Gallardo-

Cabello (2005). A cada organismo se le registró la longitud total ($LT \pm 0.1$ cm), peso total y eviscerado (PT y PE, respectivamente ± 0.1 g), se extrajeron las gónadas e hígado y se pesaron (PG y PH ± 0.1 g, respectivamente). El sexo y estadio de madurez se asignó por apreciación visual de acuerdo con Marín *et al.* (2003).

Las gónadas se fijaron en formol al 10%. Una sección (alrededor de 1 cm^3) del lóbulo izquierdo fue extraída para su procesamiento de acuerdo con la técnica histológica: deshidratación en alcohol, inclusión en parafina, cortes con micrótomo ($3\ \mu\text{m}$ de grosor), y tinción con hematoxilina-eosina. Para asignar la fase de desarrollo cada laminilla fue evaluada por dos lectores de manera independiente, siguiendo una modificación de la escala propuesta por Brown-Peterson *et al.* (2011) y la estandarización de términos de Lowerre-Barbieri *et al.* (2011) (Tabla 1). Se seleccionaron algunas gónadas al azar para examinar distintas secciones transversales de todo el lóbulo sin detectar diferencias en estas secciones en el desarrollo de la gametogénesis para esta especie. En el caso de las hembras, se tomaron mediciones del diámetro de aproximadamente 200 células por cada fase de desarrollo ovárico, sólo se midieron aquellas células que presentaron un núcleo definido.

Tabla 1. Criterio histológico para asignar el estadio reproductivo una vez ocurrida la diferenciación sexual de *Mugil curema*. Modificado de Lowerre-Barbieri *et al.* (2011).

| Estadio de desarrollo | Características histológicas | |
|---|--|--|
| | Hembras (H) | Machos (M) |
| Inmaduro (I) | Solo oogonias (Og) y ovocitos en crecimiento primario, en fase perinucleolar inicial (Pi) y final (Pf). Sin atresia y pared ovárica delgada, poco espacio entre los ovocitos. | Sólo presencia de espermatogonias (Sg) y poco o ningún desarrollo de espermatocitos. |
| H) Desarrollo (II) M) Desarrollo temprano (II) | Presencia de ovocitos en la fase de alvéolos corticales (AC) y vitelogénesis primaria (Vtg1) generalmente los ovocitos alcanzan un tamaño de 180 μm y continúan aumentando de tamaño. No hay presencia de Vitelogénesis terciaria (Vtg3). | Presencia de espermatocitos con Sg, espermatocitos primarios (Ep) y secundarios (Es). |
| H) Maduro (III) M) Desarrollo tardío (III) | Ovario con Ovocitos en vitelogénesis secundaria (Vtg2), terciaria (Vtg3), y en la fase de migración de la vesícula germina (Mvg). Presencia de algunas células en proceso de atresia. | Presencia de todas las fases de la espermatogénesis Ep, Es, espermátides (Et) e incluso espermatozoides (Ez) en los espermatocitos. Estos últimos aún no se encuentran en el conducto deferente. |
| (H) Desove (IV) (M) Capacidad de desove (IV) | Mayor parte de los ovocitos en Pi o AC, presencia de atresia y folículos postovulatorios (Fpo). | Acumulación de Ez en espermatocitos y en conducto deferente. Poca o nula presencia de espermatogénesis. |

Estructura de tallas y relación peso-longitud

Se analizó la estructura de tallas por mes, agrupando los organismos en intervalos de 10 mm. Las diferencias entre sexos y localidades se evaluaron mediante una prueba Kolmogorov-Smirnov usando el programa STATISTICA 7.0

(StatSoft, 1995), y el tipo de crecimiento a partir de la relación peso-longitud (PT-LT):

$$PT = a * LT^b , \quad (1)$$

Donde: PT= Peso total estimado, LT= longitud total del organismo y a y b= Constantes de la ecuación.

Posteriormente se comprobó la hipótesis de isometría $b= 3$ mediante una prueba t (Pauly & Munro, 1984). Las diferencias entre sexos se determinaron mediante un análisis de covarianza (ANCOVA).

Aspectos reproductivos

Se describió el patrón reproductivo y el análisis de los cambios en la madurez gonadal durante un ciclo anual, a partir de cinco métodos complementarios: (1) La apreciación visual macroscópica de las gónadas utilizando una escala morfocromática (Marín *et al.*, 2003); (2) análisis microscópico del desarrollo gonadal; (3) índice gonadosomático (IGS), como indicador de los cambios en la relación porcentual entre el peso del pez y el peso de las gónadas (Lucano-Ramírez *et al.*, 2014); (4) factor de condición (FC), bajo el supuesto de que existe una relación inversa con el IGS, que generalmente coincide con el periodo de madurez gonádica (Sánchez-Cárdenas *et al.*, 2007) y (5) índice hepatosomático (IHS), a partir de que el número y tamaño de los hepatocitos (consecuentemente el peso del hígado) está relacionado con la vitelogénesis (Albieri *et al.*, 2009). Los índices anteriores se calcularon a partir de las siguientes ecuaciones (Rodríguez-Gutiérrez, 1992):

$$IGS = \left[\frac{P_G}{P_T - P_G} \right] * 100 , \quad (2)$$

$$FC = \left[\frac{PE}{LT^b} \right] * 100, \quad (3)$$

$$IHS = \left[\frac{PH}{PE} \right] * 100, \quad (4)$$

Donde: b = Pendiente de la relación potencial entre PT y LT.

Para detectar los cambios estacionales en los valores de cada índice, se evaluaron las diferencias en los promedios mensuales a partir de un ANOVA. La relación mensual entre el FC, el IGS y el IHS fue estimada a partir de la prueba de correlación por rangos de Spearman (r_s). Para comparar y determinar si la proporción sexual difiere de la esperada 1:1, se estimó la proporción sexual total, mensual y por grupo de talla mediante la prueba Chi cuadrada χ^2 con corrección por continuidad de Yates (Zar, 2010):

$$X_{Yates}^2 = \sum \left(\frac{(|f_i - f_{iesp}| - 0.5)^2}{f_{iesp}} \right), \quad (5)$$

Donde: f_i = Frecuencia de machos o hembras observada y f_{iesp} = Frecuencia esperada.

Se estimó la longitud a la cual el 50% de los individuos dentro de un intervalo de talla han alcanzado la madurez sexual ($L_{50\%}$), ajustando un modelo logístico al porcentaje de organismos maduros por dicho intervalo (10 mm):

$$P_i = \frac{1}{(1 + e^{-r(LT_i - L_{50\%})})}, \quad (6)$$

Donde: P_i = Porcentaje de organismos maduros en el i intervalo de talla, LT_i = Talla del intervalo i , y r = Intercepto. Este parámetro se calculó para cada localidad y sexo,

cuyas diferencias fueron evaluadas a partir del análisis de los residuos de la suma de cuadrados (ARSS) (Zar, 2010).

RESULTADOS

Estructura de tallas

En el total de ejemplares examinados, la talla varió entre 254 y 405 mm de LT en BLP y de 244 a 455 mm en BM, y el peso de 139 a 595 g y de 133 a 901 g de PT, respectivamente. Los peces de BM (330.1 mm de LT y 326.4 g de PT) fueron en promedio más grandes y pesados ($P < 0.05$) que en BLP (323.7 mm de LT y 309.2 g de PT). En ambas localidades las hembras (H) conformaron la mayor parte de la muestra (84% en BLP y 74% BM) y presentaron tallas y pesos mayores ($P < 0.05$) que los machos (M). En BLP una talla promedio de 326.6 mm en H y 303.1 mm de LT en M. En cuanto al peso 316.2 g H y 262.7g de PT en M. En BM una talla promedio de 336.5 mm de LT en H y 312.3 mm en M, el promedio de peso fue de 343.4 g para H y 280.6 de PT para M. En BLP las mayores frecuencias ($n > 15$) en los machos se presentaron a los 295 y 305 mm de LT; y en las hembras ($n > 100$) a los 315 y 335 mm de LT (Fig. 1). En BM las mayores frecuencias en machos ($n > 20$) fueron a los 315 y 325 mm de LT y en hembras ($n > 80$) a los 335 y 345 mm de LT (Fig. 10).

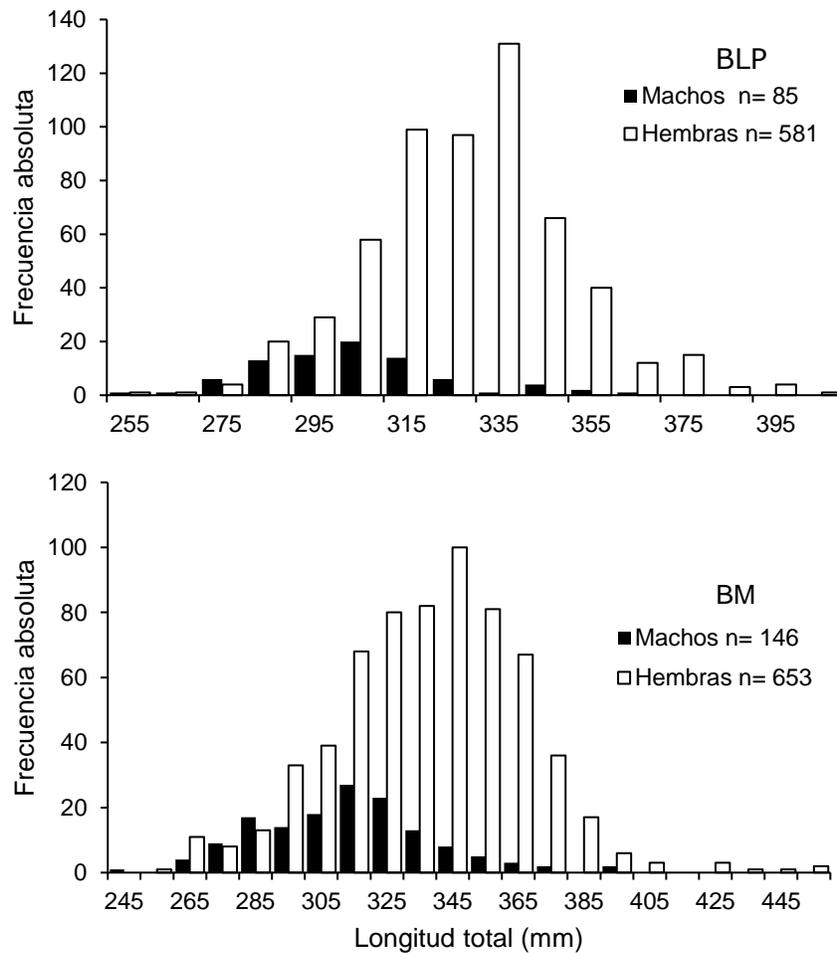


Figura 10. Distribución de frecuencia de tallas para hembras y machos de *Mugil curema* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM)

Relación peso-longitud

Se identificó una alta correspondencia de tipo potencial entre la LT y el PT, tanto para BLP como para BM ($R^2 > 0.8$). En ambas localidades el crecimiento de la liseta presentó alometría negativa ($b= 2.4$ en BLP y $b= 2.6$ en BM), mayor incremento en longitud que en peso (Fig. 11), se detectaron diferencias significativas entre localidades ($F_{(1, 1551)}= 4.1$, $P = 0.02$), pero no entre sexos ($F_{(1, 655)}= 1.56$, $P = 0.21$ y $F_{(1, 804)}= 3.36$, $P = 0.067$, BLP y BM, respectivamente).

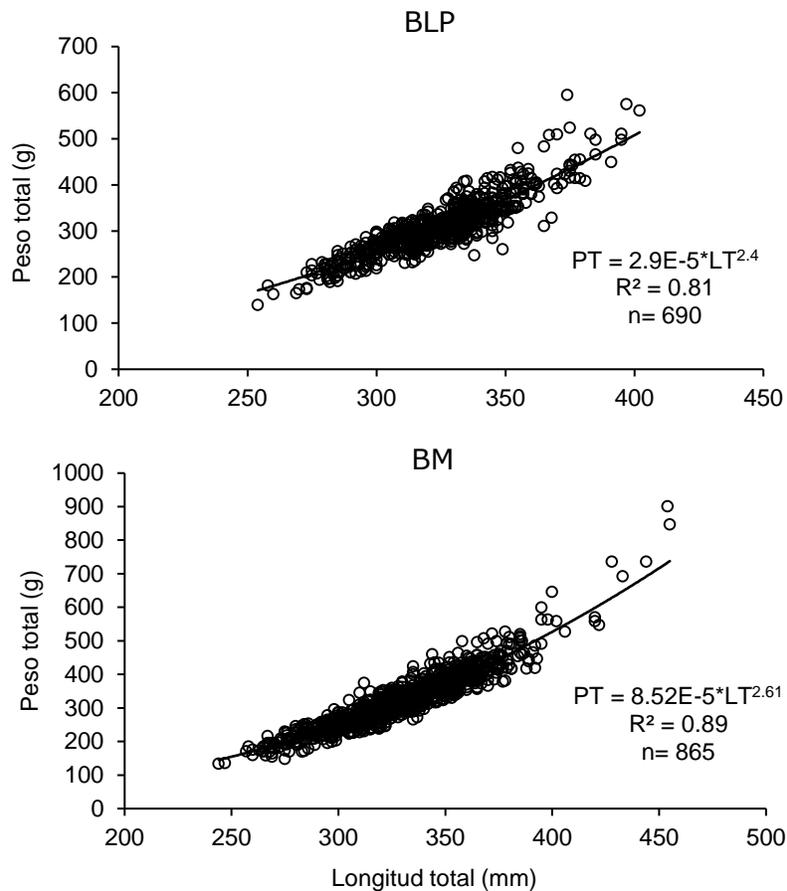


Figura 11. Relación peso-longitud de *Mugil curema* por zona de estudio, BLP: Bahía de La Paz y BM: Bahía Magdalena.

Características del ovario

Se identificaron cuatro estadios de desarrollo gonadal. Los ovarios en estadio I (inmaduro) se caracterizaron por ser dos lóbulos alargados y delgados de longitud similar, de coloración transparente a amarillo, con forma semicircular y una pequeña arteria dispuesta longitudinalmente. Microscópicamente los ovarios presentan oogonias (Og) y ovocitos en crecimiento primario con un diámetro que va de 38.5 a 82 μm ($62.1 \pm 10.8 \mu\text{m}$, promedio y desviación estándar respectivamente), en las fases perinucleolar inicial (Opi) y final (Opf) (Fig. 12A).

En el estadio II (desarrollo) los lóbulos incrementaron su tamaño y su forma redondeada es evidente, el color amarillo es más intenso y se distingue la presencia de vasos sanguíneos paralelos a la arteria. Pueden identificarse histológicamente ovocitos en la fase de alveolos corticales (AC) con un diámetro de 85.9 a 124.5 μm ($106 \pm 11.9 \mu\text{m}$) y ovocitos que inician con el proceso de la vitelogénesis (Vtg1) con un diámetro de 141.6 a 232.1 μm ($186.7 \pm 22.17 \mu\text{m}$) (Fig. 12B). La presencia de AC es el marcador definitivo que da pauta al inicio del periodo reproductivo. Los ovarios en estadio III (madurez) se identificaron macroscópicamente por un incremento considerable en el tamaño de los lóbulos y la arteria que los vasculariza. Presentaron un color amarillo pálido, aspecto liso, turgente y forma redondeada, fue posible distinguir a simple vista los ovocitos (en forma de gránulos). Microscópicamente se observaron algunos ovocitos en vitelogénesis secundaria (Vtg2) con un diámetro de 181.1 a 377.1 μm ($277.7 \pm 41 \mu\text{m}$), la mayor parte en vitelogénesis terciaria (Vtg3) diámetro de 245.2 a 405.4 ($354.6 \pm 34.7 \mu\text{m}$) (Fig. 12C) y algunos en la fase de migración de la vesícula germinal (Mvg) con un diámetro de 405.9 a 656.5 μm ($472.5 \pm 56.8 \mu\text{m}$) (Fig. 12D).

En el estadio IV (desovado) los ovarios presentan lóbulos de menor tamaño que el estadio anterior, apariencia arrugada y de coloración rojiza a púrpura. Histológicamente este estadio se caracterizó por presentar ovocitos en crecimiento primario, algunos en AC y folículos que contenían al ovocito antes de ser liberado (folículos postovulatorios, Fpo). En ambas localidades se identificaron ovarios con células en proceso de atresia folicular (Atr), principalmente en ovocitos característicos del estadio desarrollo (Fig. 12E) y madurez (Fig. 12F).

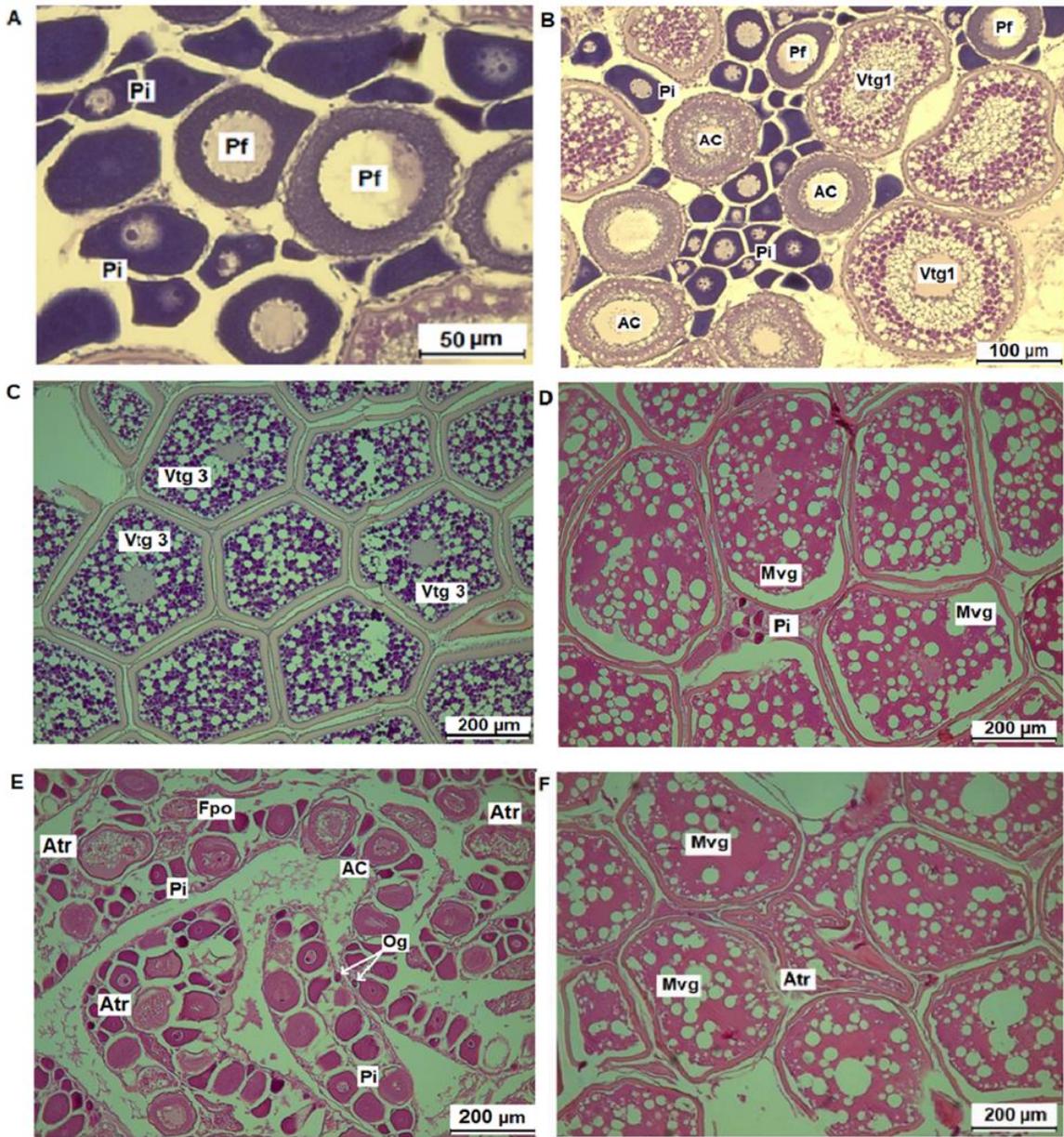


Figura 12. Proceso de maduración del ovario de *Mugil curema*. A) Ovario inmaduro (I) con células en crecimiento primario, en la fase de perinucleolar inicial (Pi) y final (Pf); B) Ovario en desarrollo (II) con células en la fase de alveolos corticales (AC) y Vitelogénesis inicial (Vtg1); C, D) Ovario maduro (III) con células en la fase de vitelogénesis terciaria (Vtg3) y migración de la vesícula germinal (Mvg); E, F) Células en fase AC y Mvg en proceso atresia.

Características del testículo

A partir de las características morfológicas de los testículos el proceso de maduración se dividió en cuatro estadios de desarrollo. En el estadio I (inmaduro) la coloración de los testículos varía de gris a transparente, los lóbulos son alargados y delgados con paredes lisas. Microscópicamente presentaron sólo espermatogonias (Sg) en el epitelio germinal (GE) (Fig. 13A).

En el estadio II (desarrollo temprano), el tamaño de los lóbulos se incrementó, presentaron forma triangular observados a partir de un corte transversal, diferenciación de la arteria longitudinal y coloración blanca. Microscópicamente el testículo se compone por espermatocistos (Ec) conformados por Sg, espermatocitos primarios (Ep), espermatocitos secundarios (Es) y espermatídes (Et) (Fig. 13B).

El inicio de la temporada reproductiva en los machos puede identificarse a partir de este estadio. Conforme continuó el desarrollo del testículo (estadio III o desarrollo tardío), los lóbulos incrementaron considerablemente su tamaño y peso, y su coloración blanca se hizo más intensa. En contraste con el estadio anterior, los Ec contienen todas las etapas de la espermatogénesis, Sg, Ep, Es, Et, incluso espermatozoides (Ez) (Fig. 13C); sin embargo, la liberación de Ez de los espermatocistos hacia los conductos de esperma no ocurre aún. El estadio IV (capaz de desovar) se caracterizó por lóbulos turgentes y color blanco pálido, de gran tamaño y forma triangular. La arteria longitudinal a cada lóbulo es muy evidente. Microscópicamente se identificaron Ez acumulados dentro de los Ec y en los conductos deferentes (Cd) (Fig. 13D).

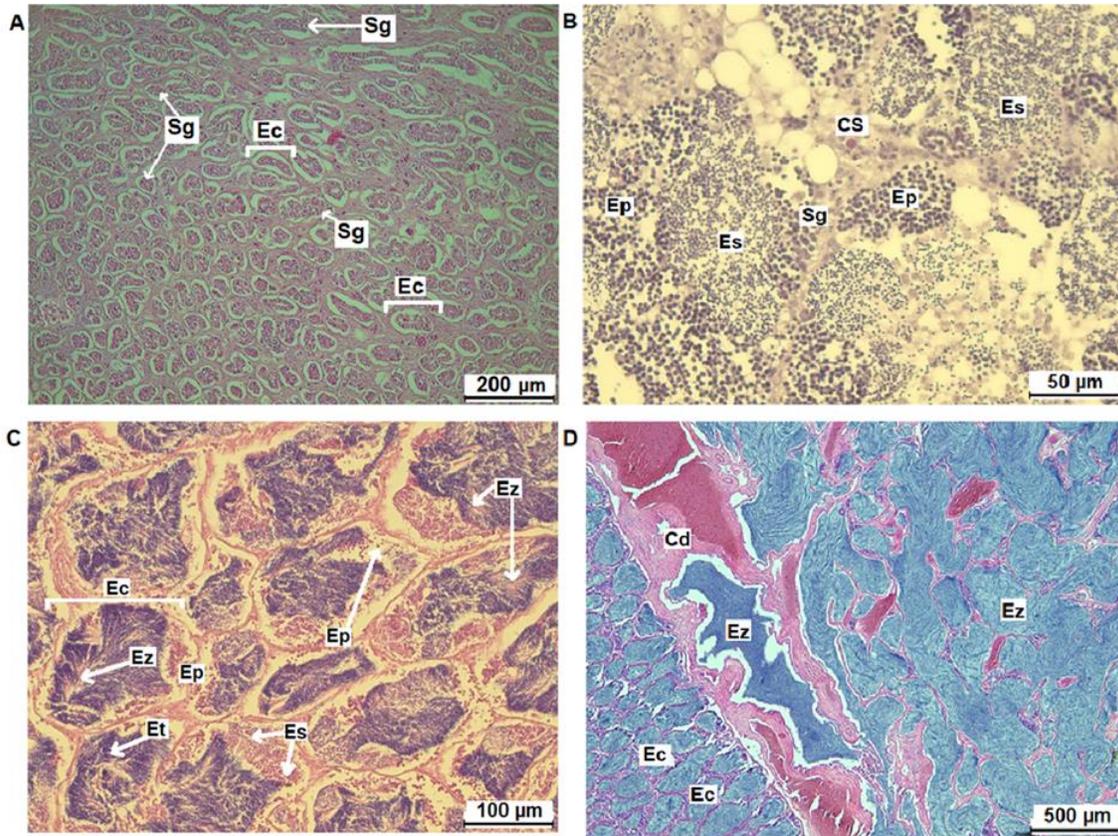


Figura 13. Proceso de maduración del testículo de *Mugil curema*. A) Testículo inmaduro (I) con células en la fase de espermatogonias (Sg); B) testículo en estadio de desarrollo temprano (II) con células en la fase de Sg, espermatocito primario (Ep) y espermatocito secundario (Es); C) Testículo en desarrollo tardío (III) con todas las fases celulares de la espermatogénesis Sg, Ep, Es, espermatídes (Et) y espermatozoides (Ez); D) Testículo capaz de desovar (IV) con Ez acumulados en espermatocistos (Ec) y en los conductos deferentes (Cd). Células de Sertoli (CS).

Ciclo reproductivo

En ambas zonas se detectaron peces maduros (estadios III y IV) durante la mayor parte del año (n= 231 en BLP y n= 204 en BM), sin embargo, el patrón reproductivo anual fue distinto entre localidades. Se identificaron dos picos reproductivos en BLP, el primero de mayor duración y proporción (marzo-junio,

49%) que el segundo (octubre-noviembre, 22%) (Fig. 14). En BM se presentó un solo pico reproductivo durante el año, con mayor amplitud e intensidad (abril-agosto, 82%) que en BLP (Fig. 14). La temporada del año en la que se registró menor frecuencia de organismos maduros fue durante septiembre y diciembre-febrero en BLP, y septiembre-marzo en BM.

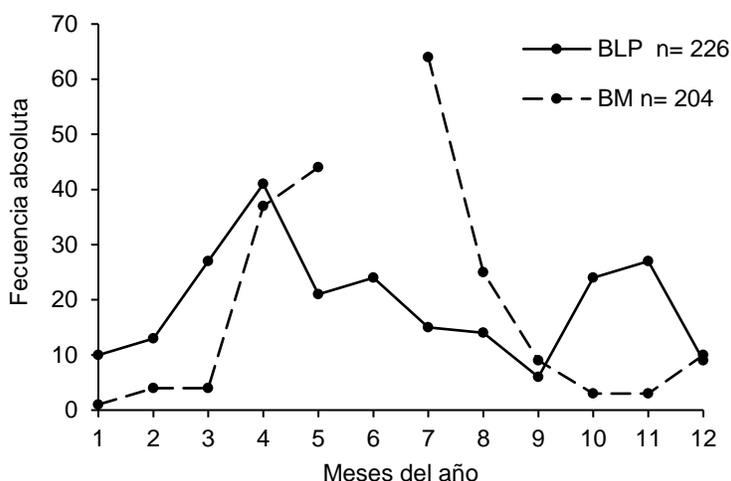


Figura 14. Frecuencia de organismos maduros (estadios III y IV) en un año promedio (2010-2013) de *Mugil curema* en Bahía de la Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM)

Índice gonadosomático

Se detectaron diferencias significativas en los valores mensuales promedio del IGS en ambas localidades ($F_{(11, 657)} = 3.29$, $P < 0.05$ en BLP y $F_{(10, 792)} = 35.45$, $P < 0.05$ en BM), cuyo patrón mostró dos picos durante el año en BLP (máximos en junio y noviembre) y uno en BM (máximo en julio) (Fig. 15). En ambos casos se detectó una correlación positiva significativa ($r = 0.7$, $P < 0.05$, en BLP y $r = 0.8$, $P < 0.05$, en BM) con la frecuencia mensual de organismos maduros, y se identificó una sincronía en la maduración entre machos y hembras, a partir de una correlación

significativa en los valores del IGS entre sexos ($r= 0.6$, $P < 0.05$ en BLP y $r= 0.76$, $P < 0.05$ en BM).

Índice hepatosomático

Los valores promedio del IHS mostraron diferencias significativas en el patrón estacional en ambas localidades ($F_{(11, 623)} = 3.19$, $P < 0.05$ en BLP y $F_{(10, 757)} = 22.1$, $P < 0.05$ en BM). Los menores valores del IHS en BLP se registraron en enero, julio y diciembre, y los máximos en febrero, agosto y noviembre; en BM los mínimos en enero y febrero, y el máximo en diciembre (Fig. 15). Se detectó una correlación positiva entre el IHS y el IGS en ambas localidades ($r= 0.12$ y $r= 0.43$, BLP y BM, respectivamente) sin embargo, no fue significativa en ningún caso. Se identificó un comportamiento temporal cercano en el IHS entre hembras y machos ($r= 0.46$ en BLP y $r= 0.79$ en BM).

Factor de condición

Se identificó un cambio estacional en el FC en ambas localidades ($F_{(11, 657)} = 4.6$, $P < 0.05$ en BLP y $F_{(10, 803)} = 7.8$, $P < 0.05$ en BM), con valores máximos en BLP durante febrero y julio-agosto, y mínimos en mayo-junio y octubre. En BM los máximos durante julio-octubre y mínimos en enero-febrero (Fig. 15). Las hembras y machos presentaron sincronía en la tendencia mensual del FC ($r= 0.83$ en BLP y $r= 0.9$ en BM). La variación mensual del IGS y FC siguió una tendencia similar en ambas localidades, pero no fue significativa ($r= 0.26$ en BLP y $r= 0.48$, respectivamente).

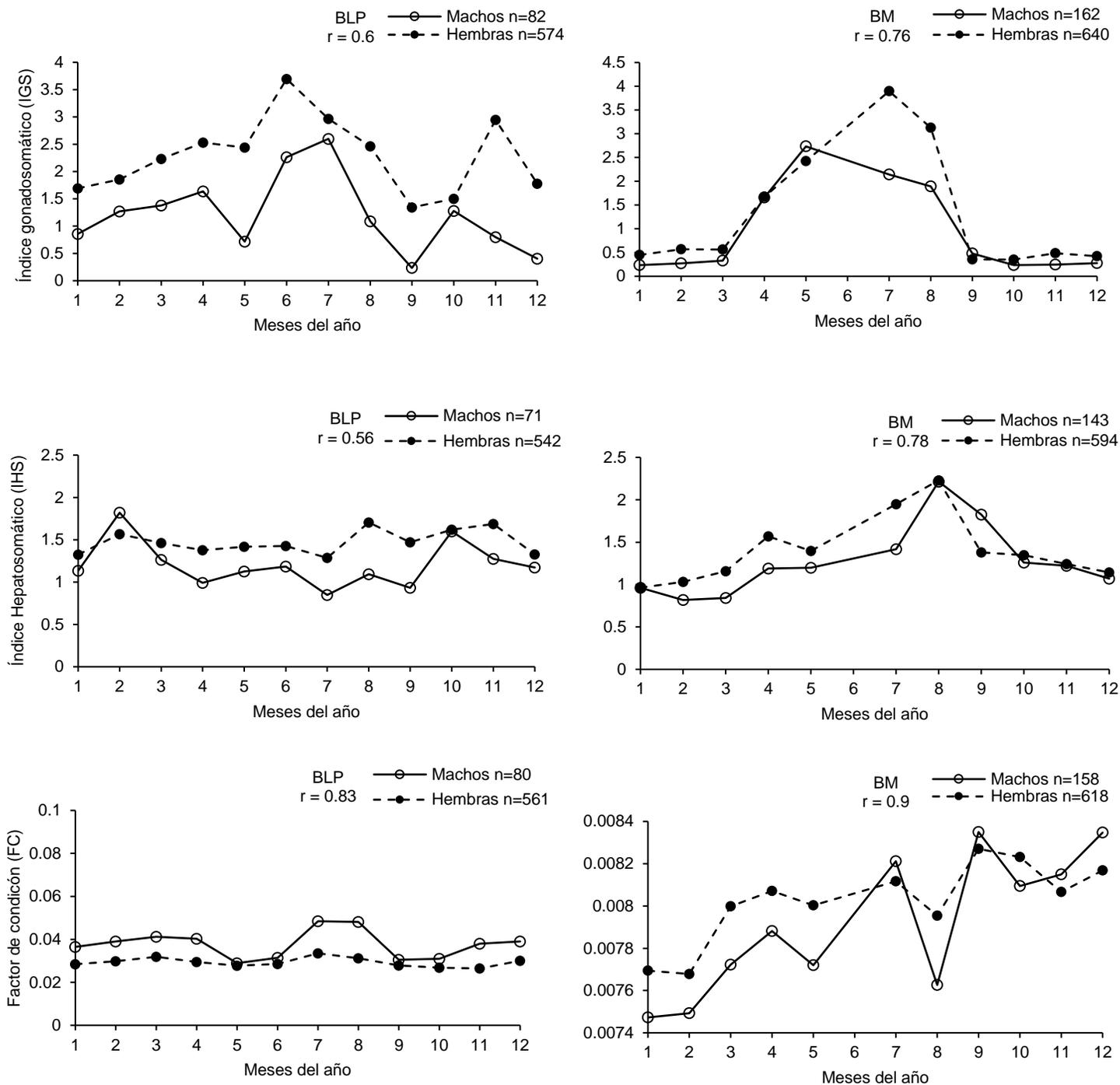


Figura 15. Variación temporal del Índice gonadosomático (IGS), Índice hepatosomático (IHS) y Factor de condición (FC) por sexos de la liseta *Mugil curema* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). r: rango de correlación de Spearman.

Proporción sexual

Para el total de organismos analizados en BLP la proporción sexual fue de 1.0H:0.02M ($\chi^2= 372$, $P < 0.001$), y en BM de 1.0H:0.1M ($\chi^2 = 275$, $P < 0.001$), en ambos casos significativamente distinta de la esperada 1:1. Durante la mayor parte de los meses muestreados la proporción de hembras fue significativamente mayor que la de machos en ambas localidades. En BM, sólo durante septiembre los machos fueron más abundantes que las hembras, sin embargo, dicha proporción no fue significativamente distinta de la esperada ($\chi^2= 0.26$, $P > 0.5$). En el análisis de la proporción sexual por grupo de talla, se registró que después de los 366.7 mm de LT en BLP y 398.9 mm LT en BM los machos están prácticamente ausentes, y que sólo en el grupo de talla menor (281.2 y 280.4 mm LT en BLP y en BM, respectivamente) el número de hembras y machos es similar, sin embargo, en los restantes las hembras superan a los machos.

Longitud media de madurez sexual ($L_{50\%}$)

La hembra (H) y el macho (M) de menor talla con gónadas maduras en BLP midieron 280 y 278 mm de LT respectivamente, y en BM 284 y 265 mm de LT, respectivamente. En ambas localidades se detectaron diferencias significativas en la $L_{50\%}$ entre sexos, ya que los machos maduran en promedio a menor longitud que las hembras. En BLP se estimó una $L_{50\%}$ para machos de 297.4 mm de LT y 322.7 mm de LT para hembras ($F= 8.24$, $P < 0.05$), y en BM 303 mm de LT y 334 mm de LT en machos y hembras, respectivamente ($F= 14.8$, $P < 0.05$) (Fig. 16).

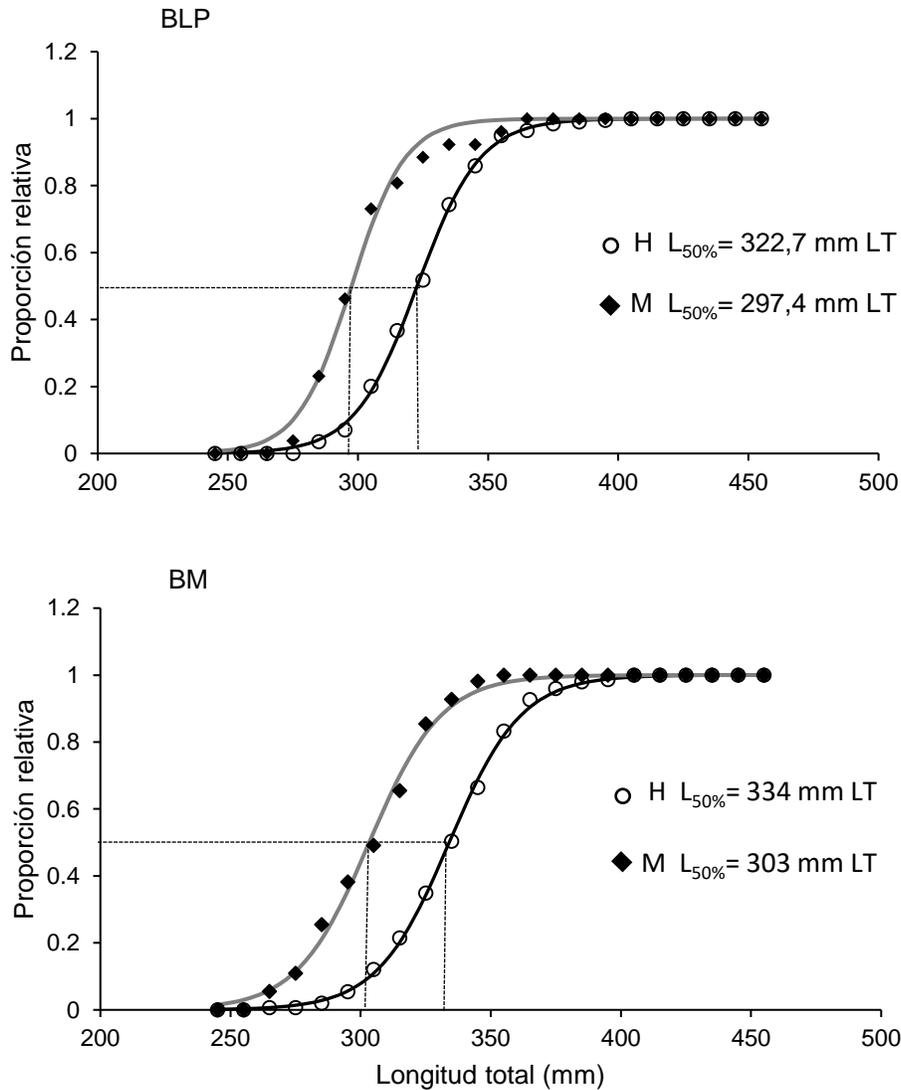


Figura 16. Longitud media de madurez sexual ($L_{50\%}$) de hembras (H) y machos (M) de *Mugil curema* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).

DISCUSIÓN

El presente estudio se constituye como el primero en abordar aspectos sobre la estructura de tallas, relación peso-longitud y biología reproductiva de *Mugil curema* en costas de Baja California Sur, a partir de información de organismos adultos y de un análisis histológico.

Estructura de tallas

El intervalo de tallas registrado en ambas localidades fue menos amplio al reportado para la misma especie en otros sitios del Pacífico mexicano (Gallardo-Cabello *et al.*, 2005, Ruíz-Ramírez *et al.*, 2017), y Golfo de México (Ibáñez & Gallardo-Cabello, 1996b; Ibáñez & Gallardo-Cabello, 2004). Sin embargo, en BM se registraron las mayores tallas para la especie (455 mm de LT) tanto en costas mexicanas (Ibáñez & Gallardo-Cabello, 1996a; Ibáñez & Gallardo-Cabello, 2004; Gallardo-Cabello *et al.*, 2005; Ruíz-Ramírez *et al.*, 2017), como en costas del Atlántico suroccidental (Marin *et al.*, 2003; Oliveira *et al.*, 2011; Fernandez & Dias, 2013).

La ausencia o poca representación de organismos juveniles en este trabajo, quizás sea un efecto asociado al tipo de redes empleadas en su captura (Vazzoler, 1996), debido a que la luz de malla tiene gran influencia en la talla promedio de organismos capturados (Cabral-Solís, 1999; Cabral-Solís *et al.*, 2007); o bien, a la existencia de segregación por clase de talla en el área de captura (Ould-Mohamed-Vall, 2004), ya que, generalmente los organismos de tallas menores permanecen en lagunas y esteros hasta alcanzar la talla adecuada para la reproducción (Ditty & Shaw, 1996). La diferencia en longitud y peso entre sexos (hembras más grandes y pesadas que machos) identificada en el presente trabajo, coincide con lo reportado en la mayoría de los estudios referentes a *Mugil curema* (Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello, 1996b; Lucano-Ramírez & Michelle-Mortín, 1997; Gallardo-Cabello *et al.*, 2005; Solomon & Ramnarine, 2007; Oliveira *et al.*, 2011; Ruíz-Ramírez *et al.*, 2017). Esta estrategia se fundamenta en la capacidad de mejorar la condición corporal y la

acumulación de reservas en lípidos con el tamaño y la edad (Lambert *et al.*, 2003), lo que conduce a una mayor fecundidad relativa (número de huevos por gramo de peso corporal) (Nikolsky, 1963; Wootton, 1992).

Relación peso-longitud

En ambas localidades se identificó una relación alométrica negativa (2.4 en BLP y 2.6 en BM), los valores se encuentran dentro del intervalo (2.39 a 3.11) reportado para la especie en otras zonas del Pacífico mexicano y Golfo de México (Lucano-Ramírez & Michel-Morfín, 1997; Ibáñez, 2015). Este resultado sugiere que las capturas en ambas localidades del presente estudio están compuestas principalmente por adultos jóvenes (Ibáñez, 2015). BM presentó un valor mayor de b que en BLP, dicha diferencia, quizás se relacione con el tamaño y peso promedio de los organismos en cada zona (BLP < BM), ya que valores más bajos de b coinciden con especímenes de menor longitud, más jóvenes y menos robustos (Ibáñez, 2015). También se ha reportado que diferencias en el valor de este parámetro puedan estar relacionadas con la latitud, ya que *Mugil curema* tiende a adaptarse mejor a los ambientes tropicales (Moore, 1974).

Tomando en cuenta lo sugerido por Ibáñez (2015), respecto a la influencia del muestreo en el índice de alometría, se tiene claro que en el presente trabajo faltó incluir a organismos juveniles dentro del análisis, para que las diferentes etapas de crecimiento fueran representadas. Sin embargo, este estudio proporciona información valiosa referente a la composición de la captura comercial.

Características de ovarios y testículos

Las características macroscópicas de los ovarios y testículos de *M. curema* fueron semejantes a las señaladas por la mayoría de los autores que han abordado la reproducción de esta especie (Lucano-Ramírez & Michelle-Morfin, 1997; Marín *et al.*, 2003, Ibáñez & Gallardo-Cabello, 2004; Solomon & Ramnarine, 2007; Albieri, 2009; Cabral-Solís *et al.*, 2010; Oliveira *et al.*, 2011, Ibáñez & Colín, 2014; Ruíz-Ramírez *et al.*, 2017). En el presente estudio, se identificó que en ambas localidades las hembras presentaron un desarrollo gonadal sincrónico por grupos (dos grupos de ovocitos en el ovario maduro, el primero en fase de perinucleolares y el otro post-vitelogénicos), lo que sugiere un desove total de la especie.

Patrón similar al reportado por Albieri *et al.* (2009) en Venezuela, Fernández & Dias (2013) en Brasil, y Ruíz-Ramírez *et al.* (2017) en Jalisco, México. Sin embargo, este tipo de desarrollo no coincidió con lo descrito por Solomon & Ramnarine (2007) en Trinidad y Tobago, quienes identificaron hasta tres grupos de ovocitos en diferentes fases de desarrollo (perinucleolares, vitelogénesis inicial y post-vitelogénicos), a partir de lo cual sugieren que la liseta puede ser catalogada como un desovador múltiple. Tales diferencias podrían ser consecuencia de las características de cada zona (Pacífico mexicano, Caribe y Suroeste del Atlántico), además, es probable que se trate de poblaciones completamente aisladas (Albieri *et al.*, 2009), y teniendo en cuenta la capacidad adaptativa que presentan las especies al estar sometidas a distintos gradientes ambientales (Wootton, 1992), es natural detectar ciertas variaciones en los rasgos de historia de vida, tal como sucede en este caso.

La descripción microscópica del desarrollo gonadal en machos implicó un análisis más detallado de la estructura. Esto debido a factores como la disminución del tamaño de las células conforme avanza la maduración, la presencia simultánea en la misma gónada de células en más de dos fases de desarrollo, células maduras en estadios que aún no son aptos para el desove (fase de desarrollo tardío) y la capacidad de los machos de mantenerse en condiciones de desove durante gran parte de la temporada reproductiva (Brown-Peterson *et al.*, 2011).

Sin embargo, fue posible clasificar a todos los machos analizados y detectar una sincronía con el proceso de maduración en hembras, tal como lo señalaron Oliveira *et al.* (2011), Fernandez & Dias (2013) y Ruiz-Ramírez *et al.* (2017). En algunos casos, después del periodo de máxima actividad reproductiva, se identificaron machos con gónadas en fase de regresión, pero no fueron incluidos en la categoría de capacidad de desove, debido a que se consideraron como organismos en receso reproductivo.

Ciclo reproductivo

Generalmente, los peces se reproducen cuando las condiciones ambientales incrementan la probabilidad de supervivencia de las larvas, evitando periodos de baja disponibilidad de alimento y por consecuencia un lento crecimiento (Chellappa *et al.*, 2010), en este sentido, es probable que, en el presente estudio, las diferencias en la periodicidad reproductiva de la liseta entre localidades pudieran estar relacionadas con la variabilidad ambiental (Albieri *et al.*, 2010a). En zonas subtropicales, como es el caso de BLP y BM, los cambios en temperatura y el fotoperiodo juegan un papel preponderante en el ciclo de vida de los peces,

principalmente en la reproducción (Estrada-Godínez *et al.*, 2014). Por ejemplo, Reyes-Salinas *et al.* (2003) reportaron una tendencia estacional en la productividad primaria (PP) en BLP, con máximos en marzo ($16 \text{ mg C m}^{-3}\text{h}^{-1}$) cuando se incrementa el fotoperiodo y comienza la ganancia de calor) y octubre ($5 \text{ mg C m}^{-3}\text{h}^{-1}$) (pérdida de calor y disminución del fotoperiodo). Estos eventos coinciden con los dos picos reproductivos observados en este estudio, lo que sugiere una posible sincronización del desarrollo gametogénico con un intervalo similar de la temperatura superficial de mar (TSM) entre 23 y 26 °C (Reyes-Salinas *et al.*, 2003) y el desove con un alta PP.

Por otro lado, es posible que la liseta sincronice su periodo de reposo reproductivo con los meses más cálidos del año (agosto y septiembre) con TSM promedio entre 28 y 31°C, y de menor PP ($2 \text{ mg C m}^{-3}\text{h}^{-1}$) (Reyes-Salinas *et al.*, 2003), ya que, durante este periodo se registró la menor proporción de organismos maduros durante los cuatro años de muestreo (8%). Es posible inferir una relación similar en BM, cuyo inicio y fin del periodo reproductivo coincidió con los meses en los que se registró la menor y mayor temperatura superficial del mar (TSM) (marzo-abril con 17.2 °C y agosto-septiembre con 26 °C) (Sánchez-Montante *et al.*, 2007).

Los meses con mayor proporción de organismos maduros en BM (mayo-julio) coincidieron con un intervalo de TSM de 19 a 23 °C, además de una mayor PP y acumulación de materia orgánica. En contraste, los meses en los que se registró un reposo reproductivo coincidieron con las temperaturas más altas del año y menor productividad primaria (Palomares-García & Gómez-Gutiérrez, 1996). Otros estudios referentes de liseta también han sugerido una sincronía entre el periodo de

desove y algunas variables ambientales, como la estación húmeda o temporada de lluvias (Yáñez-Arancibia, 1976; Albieri *et al.*, 2009), los cambios en la TSM (Ibáñez & Gutiérrez-Benítez, 2004), cambios en el fotoperiodo y productividad primaria (Solomon & Ramnarine, 2007), y eventos de surgencias (Marín *et al.*, 2003).

Índice gonadosomático, índice hepatosomático y factor de condición

El FC y el IHS se han utilizado para evaluar la condición fisiológica de los peces y relacionarla con el IGS (Albieri *et al.*, 2009), bajo el fundamento de que los organismos emplean la energía hepática y grasa corporal durante el proceso de gametogénesis (Kanak & Tachihara, 2008). En este sentido, se sugiere que en ambas localidades estudiadas la liseta presentó una sincronía entre sexos en el proceso de maduración y desove (patrón del IGS similar entre hembras y machos), al igual que la condición corporal (comportamiento temporal cercano en el IHS y FC).

También, fue posible identificar una asociación positiva no significativa entre el IGS y el IHS, esto podría sugerir que existe una relación entre el incremento en masa del hígado y la temporada reproductiva, ya que este órgano cumple un papel importante durante la acumulación de lípidos y la síntesis de vitelogenina, por lo que tiende a incrementar el número y el tamaño de los hepatocitos (Saborido-Rey, 2008). En el caso del FC, en ambas localidades se detectó una tendencia similar con respecto a la del IGS, sin embargo, esta no fue significativa, lo cual podría sugerir que el proceso de maduración tiene poca o nula influencia en la condición corporal (composición muscular) de *M. curema*, al menos en BLP y BM, y que quizás la energía necesaria para garantizar el éxito reproductivo provenga en mayor

proporción de fuentes alternas, como la grasa visceral acumulada (Kanak & Tachihara, 2008). Estos resultados contrastan con lo reportado por Cabral-Solís *et al.* (2010) y Ruíz-Ramírez *et al.* (2017) para *M. curema* en costas de Colima y Jalisco, en el Pacífico mexicano, respectivamente, ya que estos autores observaron incrementos del FC en los meses que ocurrieron desoves.

Proporción sexual

Tanto en BLP como en BM durante la mayor parte del periodo de estudio la proporción sexual fue distinta de lo esperado teóricamente (1H:1M) (Nikolsky, 1963), con un claro dominio en el número de hembras sobre el de machos. Estos resultados sugieren que durante casi todo el año gran parte de la población explotada dentro de ambas bahías está conformada por hembras (>70%). Lo que coincide con lo reportado por la mayoría de los trabajos sobre *Mugil curema* tanto en el Pacífico mexicano (Lucano-Ramírez & Michel-Morfin, 1997; Cabral-Solís *et al.*, 2010; Ruíz-Ramírez *et al.*, 2017), como en el Golfo de México (Ibáñez & Gallardo-Cabello, 2004; Ibáñez & Colín, 2014) y en costas de Brasil (Albieri *et al.*, 2009; Albieri *et al.*, 2010; Fernández & Días, 2013). A diferencia del estudio de Oliveira *et al.* (2011) realizado en la costa noroeste de Brasil, donde obtuvieron una proporción igual a la esperada (1H:1M). Estas diferencias entre la cantidad de hembras y machos, quizás se deba a una segregación por clase de edad y sexo, ya que, en especies del género *Mugil*, generalmente los machos permanecen la mayor parte del tiempo en zonas alejadas de la costa (Ould-Mohamed-Vall, 2004), o bien, a causas como diferencias en la mortalidad, el crecimiento, la longevidad, la

actividad sexual, las tasas de migración, zonas de crianza y desove (Wootton, 1992).

Longitud media de madurez sexual

Un aspecto de gran interés en la ecología de la reproducción es el hecho de que la edad y talla media de madurez sexual puede variar dentro de una misma especie, ya sea espacial o temporalmente (Saborido-Rey, 2008). En este sentido, el presente estudio detectó diferencias significativas en el valor de $L_{50\%}$ entre localidades y sexos, en BM la liseta madura a mayores tallas que aquellas en BLP, y en ambas localidades las hembras maduran a una talla mayor que los machos (aproximadamente de 20 a 30 mm de diferencia). Este resultado se ha reportado anteriormente para la especie (Ruíz-Ramírez *et al.*, 2017) y otros mugílidos (Kendall & Gray, 2008), sin embargo, también se ha observado lo contrario (Ibáñez & Gallardo-Cabello, 2004; Oliveira *et al.*, 2011).

McDonough *et al.* (2005), argumentaron que tal variación en la $L_{50\%}$ está condicionada por las características particulares de cada especie e incluso de cada población, por tanto, en el caso de especies detritívoras, de talla grande y vida relativamente longeva como la liseta, la madurez tiende a alcanzarse a tallas y edades mayores. En ambas localidades del presente estudio los valores de $L_{50\%}$ resultaron mayores a los reportados para esta especie en otras costas de México y en Brasil (Tabla 2). La característica de una maduración relativamente tardía puede tener algunas ventajas de supervivencia, esto debido a que la fecundidad está directamente relacionada con el tamaño de la hembra (Ibáñez & Colín, 2014). Por lo tanto, si la talla de madurez sexual es mayor en esta zona, es posible que la

fecundidad y la calidad de los ovocitos también lo sean (Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011).

Es importante tener en cuenta que, en ambas localidades del presente estudio, las tallas promedio de captura (323 y 330 mm LT en BLP y BM, respectivamente) fueron muy cercanas a la $L_{50\%}$, por tal motivo, se recomienda tener precaución en el tamaño de luz de malla empleado para la captura de liseta en ambas costas de BCS, de manera que la mayoría de los organismos hayan tenido la oportunidad de reproducirse al menos una vez antes de ser capturados, tal como proponen Cabral-Solís *et al.* (2007) para la pesca artesanal en la Laguna de Cuyutlán, Colima, México.

7.1.1 CAPÍTULO 1.1

**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LA LISA RAYADA *Mugil cephalus*
(PERCIFORMES: MUGILIDAE) EN COSTAS DE BAJA CALIFORNIA SUR,
MÉXICO.**

RESUMEN

La lisa rayada *Mugil cephalus* está entre los 22 recursos de mayor importancia en la pesca comercial de México. Sin embargo, se dispone de información limitada sobre la biología reproductiva de las poblaciones silvestres. El objetivo del presente trabajo fue abordar el ciclo reproductivo de la lisa rayada en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM), Baja California Sur, México, estimar la talla media de madurez sexual ($L_{50\%}$) y describir algunos aspectos de su estrategia reproductiva. De enero de 2010 a diciembre de 2013, se recolectaron muestras mensuales de *M. cephalus*, 503 en BLP y 306 en BM, con tallas de 229 a 490 mm, y de 269 a 527 mm LT, respectivamente. Se analizó histológicamente el desarrollo gonadal y se describió el ciclo reproductivo. Se estimó el índice gonadosomático (IGS), factor de condición (FC), índice hepatosomático (IHS), la relación peso-longitud y la talla madurez sexual ($L_{50\%}$). Los peces de BM fueron en promedio más grandes y pesados que en BLP. En ambas localidades hubo mayor proporción de hembras 1.0H:0.15M en BLP y 1.0H:0.16M en BM. No se detectaron diferencias significativas en talla entre sexos, pero las hembras son en promedio más pesadas que los machos. La relación P-LT fue alométrica negativa en BLP ($b=2.85$) e isométrica en BM ($b=3.1$), sin diferencias entre sexos. Se identificó un patrón reproductivo con dos eventos anuales en ambas localidades (BLP marzo-mayo y octubre-diciembre, y BM abril-mayo y noviembre). Se detectó un patrón cercano entre la condición física (FC e IHS) y reproductiva (IGS) de ambos sexos. La lisa rayada presentó un desarrollo gonadal sincrónico por grupos, rasgos de desovador total, y una $L_{50\%}$ superior en H (para BLP 335.7 mm en M y 360.9 mm LT en H, y en BM 396.1 mm

en M y 423.7 mm en H). La talla promedio de captura (332.9 en BLP y 390.4 en BM) es cercana a la $L_{50\%}$ en ambos casos, principalmente en machos.

Palabras clave: Ciclo reproductivo, Bahía de La Paz, Bahía Magdalena, método histológico, desovador total, $L_{50\%}$.

INTRODUCCIÓN

La lisa rayada *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758 presenta una distribución circunglobal en aguas tropicales y subtropicales, entre las latitudes 42° N y 42° S (Thomson, 1963; Rossi *et al.*, 1998). En el Pacífico americano se encuentra desde el Golfo de California hasta Perú, incluyendo las islas Galápagos (Allen & Robertson, 1998). Es una especie eurihalina y soporta una amplia gama de niveles de oxígeno disuelto (Hoese, 1985). Generalmente habita áreas costeras y migra al mar abierto para reproducirse, en algunos casos de 50 a 100 km de la costa (Arnold & Thompson, 1958; Powles, 1981; Ditty & Shaw, 1996).

Las larvas y los juveniles forman parte del plancton en mar abierto durante los primeros 2 o 3 meses de vida, y posteriormente migran a cuerpos de agua protegidos (Arnold & Thompson, 1958). En México, esta especie ocupa el lugar 22 en la pesca comercial, con capturas que han superado las 12,000 t anuales en la última década (AEAP, 2017). Su importancia comercial radica en el consumo de carne y "huevas" (gónadas maduras), que alcanza un precio más alto que la carne (aproximadamente \$400 por kg) (Espino-Barr *et al.*, 2015).

La lisa rayada ha sido estudiada ampliamente en diversos países donde se encuentran pesquerías bien establecidas. En el caso de los litorales de México, principalmente se han realizado análisis pesqueros y estudios sobre aspectos biológicos; los más importantes son: Márquez-Millán (1974), García (1980), Díaz-Pardo & Hernández-Vázquez (1980), Romero & Castro (1983), Pérez-García & Ibáñez-Aguirre (1992), Ibáñez-Aguirre & Leonart (1996), Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello (1996a), Sánchez-Rueda *et al.* (1997), Briones-Ávila (1992, 1998), Ibáñez & Gallardo-Cabello (2004), Ramos-Santiago *et al.* (2010), Gallardo-Cabello *et al.* (2012), Espino-Barr *et al.* (2015), Espino-Barr *et al.* (2016), Colín *et al.* (2020).

A pesar del número elevado de estudios referentes a la especie, se dispone de información limitada sobre la biología reproductiva de las poblaciones silvestres (McDonough *et al.*, 2003), debido a que, gran parte del trabajo sobre la reproducción de la lisa rayada has sido realizado bajo condiciones controladas para acuacultura, y en la mayoría de los casos dirigido hacia las hembras (Tamaru *et al.*, 1994; Kuo, 1995). Particularmente, en México son pocos los estudios donde se ha abordado la biología reproductiva de la especie, a partir de una confirmación histológica de las etapas de madurez en ambos sexos.

Considerando que la captura de esta especie se intensifica durante el periodo reproductivo, a causa de la búsqueda de las gónadas para consumo humano; actualmente, en México están establecidos periodos de veda (1º de diciembre al 31 de enero en los estados que bordean el Golfo de California) y una talla mínima de captura (30 cm de LT) (DOF, 1995). Sin embargo, en la mayoría de los casos estas normas no están basadas en información referente al lugar en el que aplican, por

tal motivo, es necesario generar una mayor cantidad de información sobre la biología de esta especie, al menos en las principales zonas de captura.

Debido a ello, el presente trabajo tiene como objetivo generar información precisa sobre el ciclo reproductivo de la lisa rayada en ambas costas de BCS (Bahía de La Paz y Bahía Magdalena), estimar la talla promedio de madurez sexual ($L_{50\%}$) y algunos aspectos de su estrategia reproductiva. Esta evidencia brindará conocimiento importante para evaluar el estado de las poblaciones y contribuirá en la integración de acciones útiles para una adecuada administración.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo y obtención de datos

De enero de 2010 a diciembre de 2013, se recolectaron muestras mensuales de *M. cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) ($24^{\circ}1'-24^{\circ}8'N$ y $110^{\circ}2'-110^{\circ}8'O$) y Bahía Magdalena (BM) ($24^{\circ}15'-25^{\circ}20'N$ y $111^{\circ}30'-112^{\circ}15'O$), Baja California Sur. Cada mes fueron seleccionados hasta 40 organismos, buscando representar la estructura de tallas de la captura. La identificación a nivel de especie fue con base en la estructura de los ctenii de las escamas, tal como sugieren Ibáñez & Gallardo-Cabello (2005).

De cada organismo se registró la longitud total ($LT \pm 0.1$ cm), peso total y eviscerado (PT y PE, respectivamente ± 0.1 g), se extrajeron las gónadas e hígado y se pesaron (PH y PG ± 0.1 g respectivamente). El sexo y estadio de madurez se asignó inicialmente por apreciación macroscópica de las gónadas, de acuerdo con

Marín *et al.* (2003). Una sección (alrededor de 1 cm³) del lóbulo izquierdo de cada gónada fue extraída para su procesamiento siguiendo la técnica histológica: deshidratación en alcohol, inclusión en parafina, cortes con micrótopo (3μ de grosor) y tinción con hematoxilina y eosina. El análisis de los cortes y la asignación del estadio de madurez fue realizado por dos lectores de manera independiente, siguiendo una modificación de la escala propuesta por Brown-Peterson *et al.* (2011) y la estandarización de términos de Lowerre-Barbieri *et al.* (2011) (Tabla 2).

Algunas gónadas maduras fueron seleccionadas al azar para examinar distintas secciones transversales de todo el lóbulo y se determinó que no existen diferencias regionales en el desarrollo de la gametogénesis para esta especie. En el caso de las hembras, se tomaron mediciones del diámetro de aproximadamente 200 células por cada fase de desarrollo ovárico, sólo se midieron aquellas células que presentaron un núcleo definido.

Estructura de tallas y relación peso-longitud

Se analizó la estructura de tallas por mes agrupando los organismos en intervalos de 10 mm, y las diferencias entre sexos y localidades se evaluaron mediante una prueba Kolmogorov-Smirnov. El tipo de crecimiento se determinó a partir de la ecuación potencial $PT = a * LT^b$, que describe la relación entre el peso y la longitud (PT-LT), donde: PT = Peso estimado, LT = Longitud del organismo, a y b = Constantes de la ecuación. Las diferencias entre sexos y localidades se determinaron mediante un análisis de covarianza (ANCOVA).

Tabla 2. Criterio histológico para asignar el estadio reproductivo y la diferenciación sexual de *Mugil cephalus*. Modificado de Lowerre-Barbieri *et al.* (2011).

| Estadio de desarrollo | Características histológicas | |
|------------------------------|--|--|
| | Hembras (H) | Machos (M) |
| H) Inmaduro (I) | Solo oogonias (Og) y ovocitos en crecimiento primario, en fase perinucleolar inicial (Pi) y final (Pf). | Presencia de bandas alargadas de tejido germinal (Tg) perpendiculares al borde del lóbulo (PI), conducto primario (Dp) en proceso de formación. Células del Tg dan origen a espermatogonias (Sg) |
| M) Diferenciación (I) | Sin atresia folicular (Atr) y pared ovárica delgada, poco espacio entre los ovocitos. | |
| H) Desarrollo (II) | Presencia de ovocitos en la fase de alvéolos corticales (AC) y vitelogénesis primaria (Vtg1). No hay presencia de Vitelogenesis avanzada (Vtg2 y Vtg3). | Presencia evidente de Sg y poco o ningún desarrollo de espermatocitos. Conductos secundarios formados (Ds) |
| M) Inmaduro (II) | | |
| H) Madurez (III) | Ovario con Ovocitos en Vtg2, Vtg3, y en la fase de migración de la vesícula germina (Mvg). Es posible la presencia de células en Atr. | Presencia de espermatocistos con Sg, espermatocitos primarios (Ep), secundarios (Es) y espermátides (Et). |
| M) Desarrollo temprano (III) | | |
| H) Desovado (IV) | Mayor parte de los ovocitos en Pi, Pf o AC, presencia de células en Vtg3 y Mvg en proceso de Atr, folículos postovulatorios (Fpo) como principal característica. | Presencia de todas las fases de la espermatogénesis Ep, Es, Et e incluso espermatozoides (Ez) en los espermatocistos. Estos últimos aún no se encuentran Dp ni Ds. |
| M) Desarrollo tardío (IV) | | |
| (H) Reabsorción (V) | Células en crecimiento primario (Pi, Pf y AC) cuyo desarrollo se interrumpe y entran en fase de Atr masiva (>50%) | Acumulación de Ez en espermatocistos y Dp y Ds. Poca o nula presencia de espermatogénesis. |
| (M) Capacidad de desove (V) | | |

Aspectos reproductivos

El patrón reproductivo y el análisis de los cambios en la madurez gonadal durante un ciclo anual, se evaluó a partir de la apreciación visual macroscópica de las gónadas utilizando una escala morfocromática (Marín *et al.*, 2003), el análisis microscópico del desarrollo gonadal, así como el cálculo del índice gonadosomático

(IGS), como indicador de los cambios en la relación porcentual entre el peso del pez y el peso de las gónadas (Lucano-Ramírez *et al.* 2014), el factor de condición (FC), bajo el supuesto de que existe una relación inversa con el IGS, que generalmente coincide con el periodo de madurez gonádica (Sánchez-Cárdenas *et al.*, 2007) y el índice hepatosomático (IHS), a partir de la relación entre el peso del hígado con la vitelogénesis (Albieri *et al.*, 2009). Los índices anteriores se calcularon a partir de las siguientes ecuaciones (Rodríguez-Gutiérrez, 1992):

$$IGS = \left[\frac{P_G}{P_T - P_G} \right] * 100, \quad (7)$$

$$FC = \left[\frac{P_E}{LT^b} \right] * 100, \quad (8)$$

$$IHS = \left[\frac{P_H}{P_E} \right] * 100, \quad (9)$$

Donde: b = Valor de la pendiente de la relación PT-LT.

Los cambios estacionales en los valores de cada índice se evaluaron a partir de un ANOVA de los promedios mensuales. La relación mensual entre el FC, el IGS y el IHS fue estimada a partir de la prueba de correlación por rangos de Spearman (r_s).

Se estimó la proporción sexual total, mensual y por grupo de talla a partir del número de hembras respecto al de machos. Las diferencias de las proporciones respecto de la esperada 1.0H:1.0M, se evaluaron mediante la prueba Chi cuadrada χ^2 con corrección por continuidad de Yates (Zar, 2010):

$$X_{Yates}^2 = \sum \left(\frac{(|f_i - f_{iesp}| - 0,5)^2}{f_{iesp}} \right), \quad (10)$$

Donde: f_i = Frecuencia de machos o hembras observada y f_{iesp} = Frecuencia esperada.

Se estimó la longitud a la cual el 50% de los individuos dentro de un intervalo de talla han alcanzado la madurez sexual ($L_{50\%}$), ajustando un modelo logístico al porcentaje de organismos maduros por dicho intervalo (10 mm):

$$P_i = \frac{1}{(1 + e^{-r(LT_i - L_{50\%})})}, \quad (11)$$

Donde: P_i = Porcentaje de organismos maduros en el i intervalo de talla, LT_i = Talla del intervalo i , y r = Intercepto.

Este parámetro se calculó para cada localidad y sexo, cuyas diferencias fueron evaluadas a partir del análisis de los residuos de la suma de cuadrados (ARSS) (Zar, 2010).

RESULTADOS

Estructura de tallas

En el total de organismos examinados (503 en BLP y 306 en BM), la talla varió entre 229 y 490 mm LT en BLP y 269 y 527 mm en BM, y el peso entre 138.2 y 1008 g y 155.7 y 1424.7 g PT, respectivamente. Los peces de BM fueron en promedio más grandes y pesados que en BLP ($p < 0.05$) (Tabla 3), y en ambas localidades las hembras (H) conformaron la mayor parte de la muestra (54 % en BLP y 56% BM). En ningún caso se detectaron diferencias significativas en talla entre sexos ($p > 0.05$).

En cuanto peso, las hembras resultaron en promedio más pesadas que los machos ($p < 0.05$). La estructura de tallas en BLP, mostró dos grupos modales bien definidos para ambos sexos. Las mayores frecuencias ($n > 6$) en los machos se presentaron entre los 305 y los 355 mm de LT, y en las hembras ($n > 35$) entre los 315 y 345 mm de LT (Fig. 17). En BM la estructura de tallas mostró tres grupos modales bien definidos para ambos sexos. Las mayores frecuencias en machos ($n > 5$) fueron en los intervalos de 365 a 395 y 415 a 435 mm de LT, y en hembras ($n > 10$) de 335 a 355 y de 425 a 445 mm de LT (Fig. 17). Se detectaron diferencias significativas en la distribución mensual de la talla promedio durante un año tipo en ambas localidades. En BLP ($F_{11, 491} = 38, p < 0.05$), se observó un patrón en el cual los organismos de mayor talla son capturados durante los últimos tres meses del año y los de menor talla durante mayo, febrero y septiembre (Fig. 18). En BM ($F_{9, 296} = 30.1, p < 0.05$), las mayores tallas se registraron durante marzo y octubre, las menores en abril y febrero (Fig. 18).

Tabla 3. Composición de la muestra de *Mugil cephalus* y biometrías promedio por localidad. n: tamaño de muestra, H: hembras, M: machos, I: indeterminados. MT: muestra total.

| <i>Mugil cephalus</i> | Bahía de La Paz (BLP) | | | | Bahía Magdalena (BM) | | | |
|-----------------------|-----------------------|------------|------------|------------|----------------------|------------|-----------|-----------|
| | MT | H | M | I | MT | H | M | I |
| n | 503 | 272 (54 %) | 102 (20 %) | 129 (26 %) | 306 | 172 (56 %) | 70 (23 %) | 64 (21 %) |
| LT (mm) | 332.9 | 335.5 | 345 | 317.8 | 390.4 | 402.3 | 394.5 | 353.9 |
| PT (g) | 348.7 | 335.4 | 403.2 | 291.4 | 569 | 622.4 | 588.7 | 403.8 |

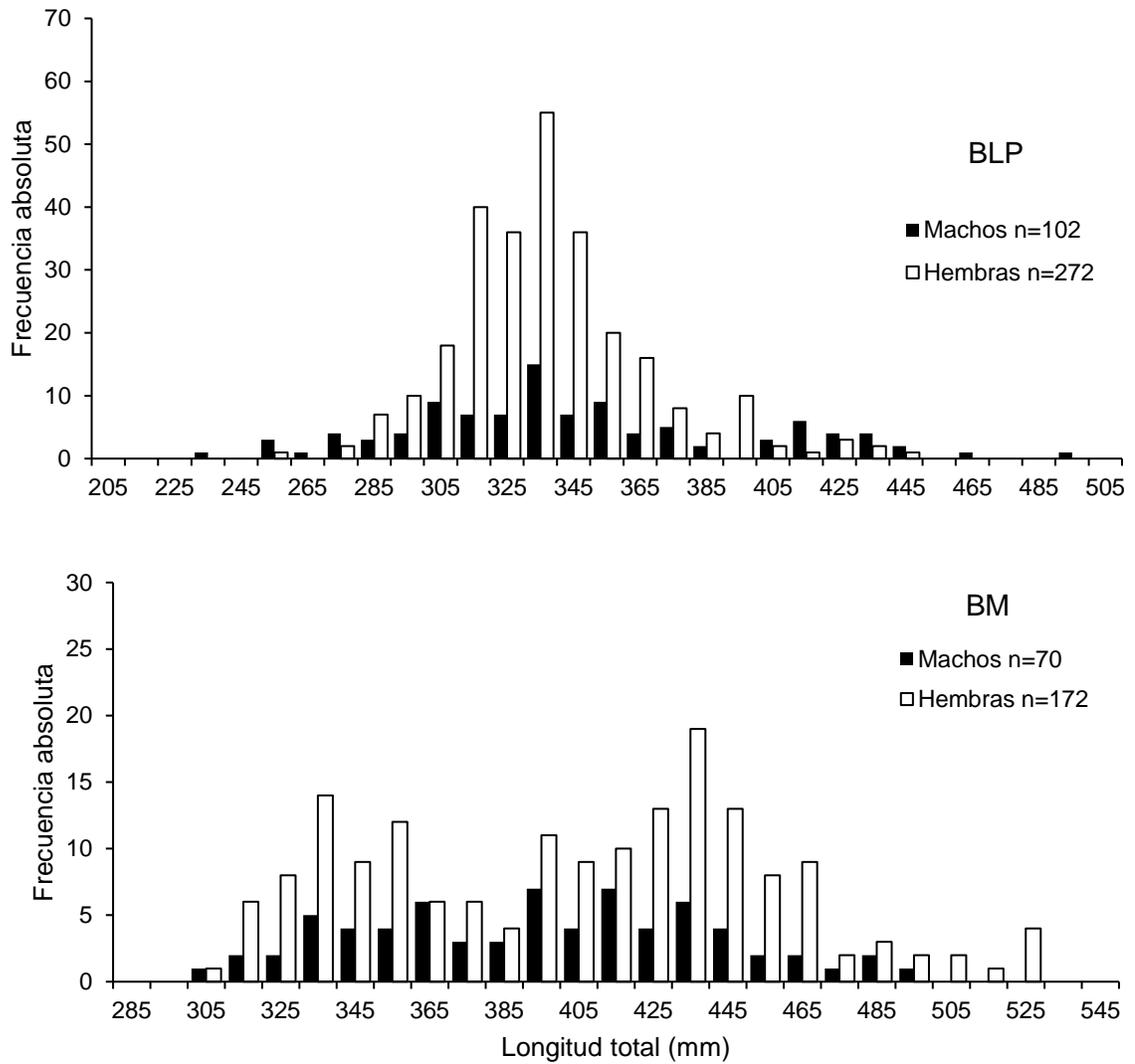


Figura 17. Frecuencia de tallas por sexos de *Mugil cephalus* capturados en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM) de 2010 a 2013.

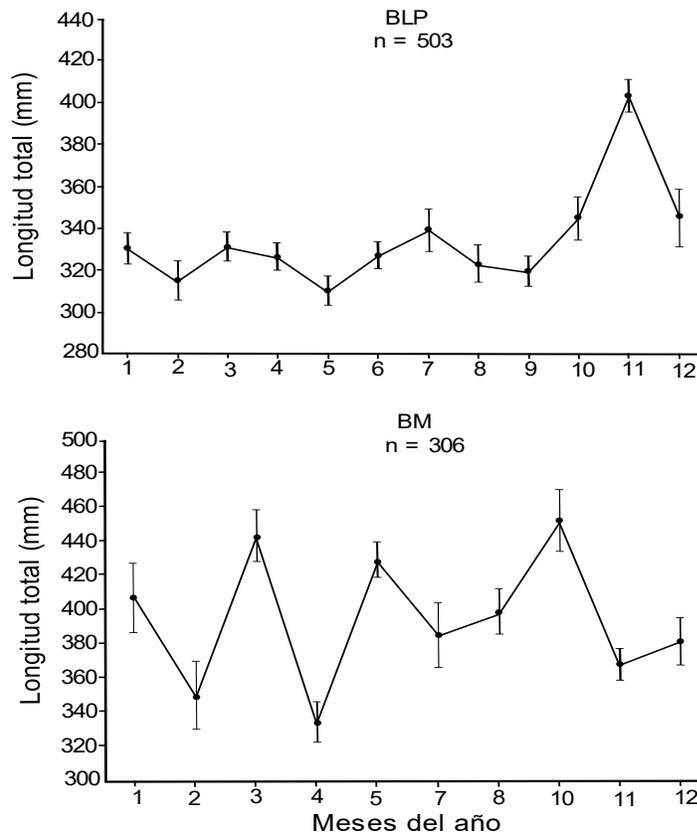


Figura 18. Longitud mensual promedio durante un año tipo (2010-2013) de la lisa rayada *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). Marcador: media, bigotes: intervalos de confianza al 95 %.

Relación peso-longitud

Se identificó una alta correspondencia de tipo potencial entre la LT y el PT en ambos sitios de estudio ($R^2 > 0.9$). Se detectaron diferencias significativas en el tipo de crecimiento entre localidades ($F_{1, 582} = 24, p < 0.05$), alometría negativa (mayor incremento en longitud que en peso) en BLP ($b = 2.85$) e isometría (incremento proporcional en longitud y peso) en BM ($b = 3.1$) (Fig. 19), en ningún caso se

detectaron diferencias significativas entre sexos ($F_{1, 382} = 3.170$, $p > 0.05$ y $F_{1, 242} = 0.170$, $p > 0.05$, respectivamente).

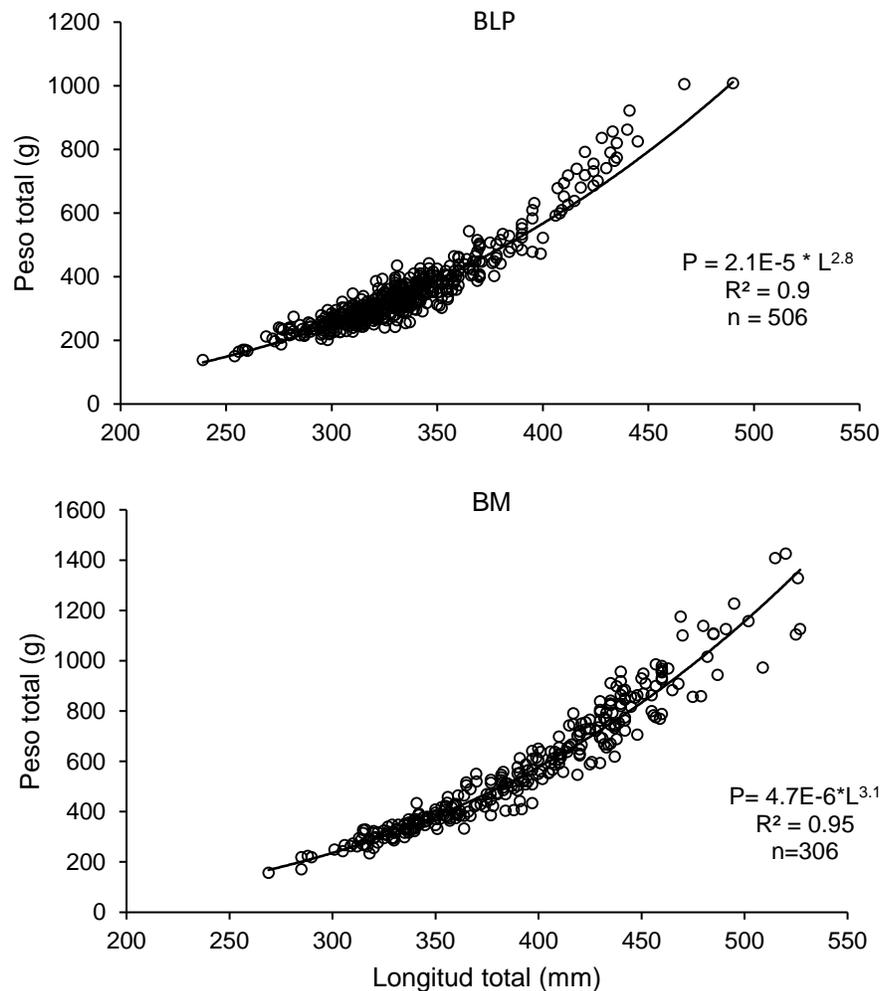


Figura 19. Relación Peso-Longitud de la lisa rayada *Mugil cephalus* en cada localidad. BLP: Bahía de La Paz y BM: Bahía Magdalena.

Aspectos reproductivos

Descripción del proceso de maduración del ovario

A partir de los rasgos histológicos y del tipo de células presentes en cada muestra, se identificaron cinco estadios de desarrollo gonadal. Los ovarios en

estadio I (Inmaduro) se caracterizaron por ser dos lóbulos alargados y delgados de longitud similar, con forma semicircular y una pequeña arteria, apenas visible, que se encuentra dispuesta longitudinalmente. La coloración de los lóbulos va de transparente a amarillo. Microscópicamente en este estadio, ambos lóbulos presentan oogonias (Og) y ovocitos en crecimiento primario, en las fases de perinucleolar inicial (Pi) y final (Pf) (Fig. 20A), con un diámetro que va de 35.8 a 102 μm ($69.7 \pm 16.77 \mu\text{m}$, promedio y desviación estándar, respectivamente).

En el estadio II (desarrollo) los lóbulos comienzan con un incremento notable en su tamaño y su forma redondeada se hace más evidente, la coloración comienza a cambiar y se torna amarillo intenso, es posible distinguir la presencia de vasos sanguíneos delgados que son paralelos a la arteria. Histológicamente puede identificarse la presencia de lamelas (Lm) conformadas por algunas células en la fase de Pi y Pf, en mayor proporción por células en fase alveolos corticales (AC), con un diámetro que va de 113.9 a 185.5 μm ($129 \pm 18.5 \mu\text{m}$), y en menor cantidad ovocitos que inician el proceso de vitelogénesis (Vtg1) cuyo diámetro va de 181.6 a 239.18 μm ($207.6 \pm 17.4 \mu\text{m}$) (Fig. 20B). La presencia de ovocitos en fase de AC es un indicador muy confiable para identificar el inicio de la temporada reproductiva.

Los ovarios en estadio III (madurez) se identificaron macroscópicamente por un incremento considerable en el tamaño de los lóbulos y la arteria que los vasculariza, la cantidad de vasos sanguíneos es mayor y envuelven gran parte del lóbulo. El color de las estructuras es amarillo pálido, con un aspecto liso, turgente y forma redondeada, además, es posible distinguir a simple vista los ovocitos (en forma de gránulos). Microscópicamente los ovarios en este estadio presentaron la mayor

cantidad de ovocitos en vitelogénesis secundaria (Vtg2) con un diámetro que va de 195.3 a 356.2 μm ($274.4 \pm 41.6 \mu\text{m}$) y vitelogénesis terciaria (Vtg3) con diámetro de 302.7 a 548.4 ($398.4 \pm 55.7 \mu\text{m}$) (Fig. 20C) y algunos en la fase de migración de la vesícula germinal (Mvg) cuyo diámetro va de 415.9 a 679.5 μm ($488.9 \pm 69.24 \mu\text{m}$) (Fig. 20D).

El estadio IV (desovado) se caracterizó por ovarios con lóbulos de menor tamaño que el estadio anterior, apariencia arrugada y de coloración rojiza a púrpura. Histológicamente este estadio se caracterizó por presentar algunos ovocitos en crecimiento primario y en AC, además de folículos postovulatorios (Fpo) que contenían al ovocito antes de ser liberado y algunos ovocitos en fases avanzadas de la vitelogénesis o Mvg que se encuentran en proceso de atresia (Atr).

El estadio V (reabsorción) se caracterizó por ovarios con lóbulos similares en coloración y tamaño a los del estadio I. Microscópicamente se observa gran cantidad de células cuyo desarrollo se interrumpe (Os) y posteriormente entran en fase de Atr, generalmente sucede en ovocitos en las fases de crecimiento primario y algunos que alcanzaron la fase de AC (Fig. 20E, F).

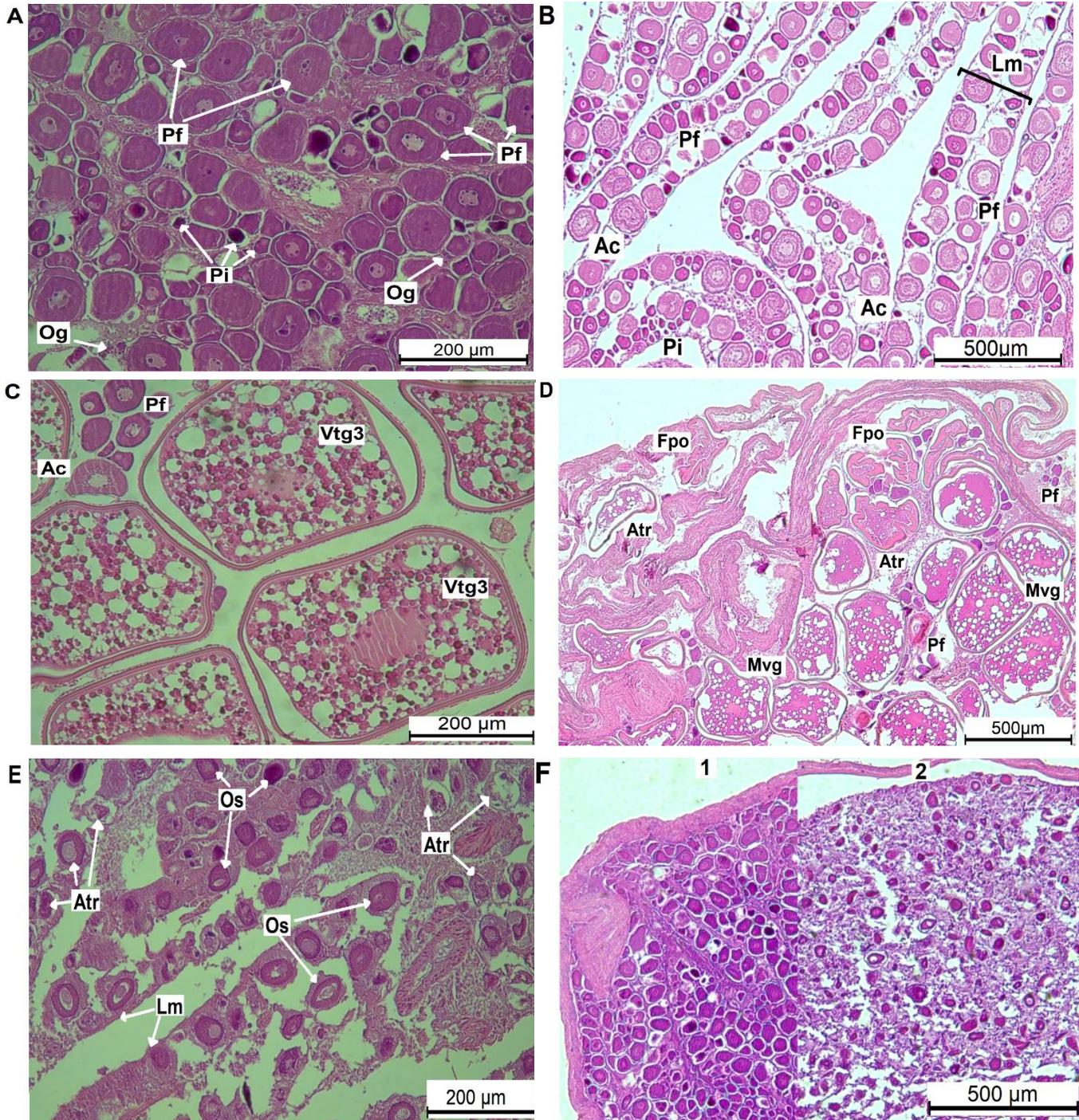


Figura 20. Microfotografías del ovario de *Mugil cephalus*, que ilustran el proceso de maduración y fases celulares durante el desarrollo. A) Ovario inmaduro (estadio I) con oogonias (Og), células en crecimiento primario, en la fase de perinucleolar inicial (Pi) y final (Pf); B) Ovario en desarrollo (estadio II) con células en la fase de Pi, Pf y alveolos corticales (AC); C) Ovario maduro (estadio III) con células en la fase de vitelogénesis terciaria (Vtg3)

y Pf; D) Ovario en desovado (estadio IV), con células en Pf, migración de la vesícula germinal (Mvg), atresia (Atr) y folículos postovulatorios (Fpo); E) Ovario en reabsorción (estadio V), con células en crecimiento primario en proceso de atresia; F) Comparación de ovarios en estadio inmaduro (1) y reabsorción (2). Lm: lamela. 200 µm.

Descripción del proceso de maduración del testículo

A partir de las características morfológicas de los testículos la maduración se dividió en cinco estadios de desarrollo. Estadio I (diferenciación), sólo fue posible identificar esta etapa microscópicamente, y se caracterizó por la presencia de bandas alargadas de tejido germinal (Tg) perpendiculares al borde del lóbulo (Pl), mientras que el tejido somático (Ts) se encontró en forma de bandas fibrosas a lo largo de los bordes del conducto primario (Dp) (Fig. 21A), estructura que igualmente se define en este punto. Conforme continua el desarrollo de los lóbulos, el Tg se alarga en un patrón radial, el Ts forma estructuras que eventualmente se convertirían en conductos secundarios (Ds), y las células germinales se expanden y dan origen a las espermatogonias (Sg) (Fig. 21B).

El estadio II (inmaduro) se caracterizó por una coloración de los testículos que va de gris a transparente, los lóbulos son alargados y delgados con paredes lisas, no es posible identificar macroscópicamente la arteria y los vasos que se encargan de su vascularización. Microscópicamente los lóbulos presentaron sólo Sg que surgen a partir del Tg (Fig. 21C).

En el estadio III (desarrollo temprano), el tamaño de los lóbulos se incrementó, presentaron forma triangular observados a partir de un corte transversal, diferenciación de la arteria longitudinal y coloración blanca. Microscópicamente el

testículo se compone por espermatocistos (Ec) conformados por Sg, espermatocitos primarios (Ep), espermatocitos secundarios (Es) y espermátides (Et) (Fig. 21D). El inicio de la temporada reproductiva en los machos puede identificarse a partir de este estadio.

Conforme continuó el desarrollo del testículo (estadio IV o desarrollo tardío), los lóbulos incrementaron considerablemente su tamaño y peso, y su coloración blanca se hizo más intensa. En contraste con el estadio anterior, los espermatocistos contienen todas las etapas de la espermatogénesis, Sg, Ep, Es, Et, incluso espermatozoides (Ez) (Fig. 21E); sin embargo, la liberación de Ez de los espermatocistos hacia los Ds y Dp no ocurre aún.

El estadio V (capaz de desovar) se caracterizó por lóbulos turgentes y color blanco pálido, de gran tamaño y forma triangular. La arteria longitudinal a cada lóbulo es muy evidente. Microscópicamente se identificaron Ez acumulados dentro de los espermatocistos (Ec) y en los conductos deferentes (Dp y Ds) (Fig. 21F).

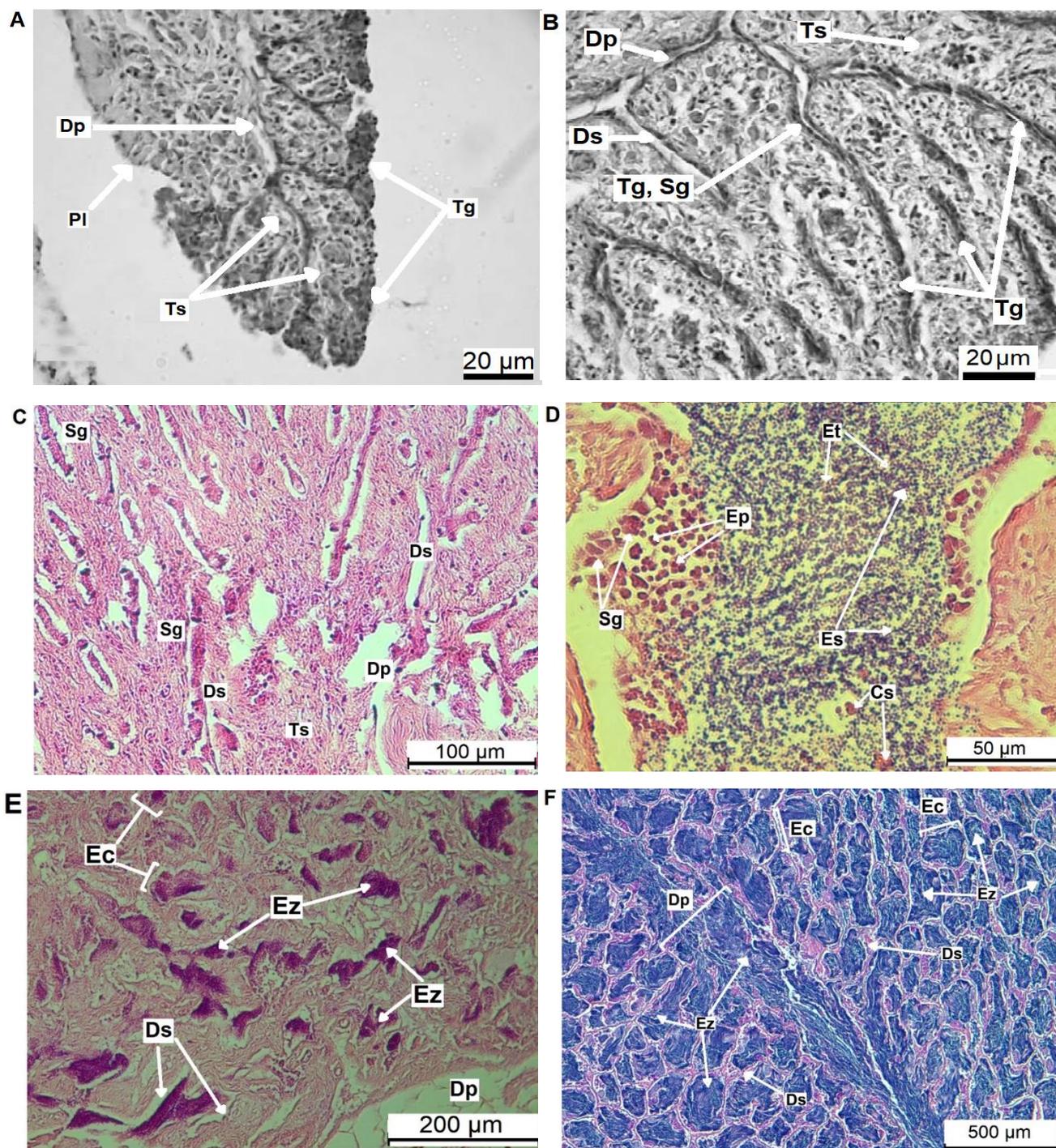


Figura 21. Microfotografías del testículo de *Mugil cephalus*. A, B) Testículo diferenciado (estadio I), se observa tejido germinal (Tg), tejido somático (Ts), los conducto deferentes primario (Dp) y secundario (Ds); C) Testículo inmaduro (estadio II), con espermatogonias (Sg) dentro de espermatocistos (Ec); D) testículo en estadio de desarrollo temprano (III) con

células en la fase de Sg, espermatocono primario (Ep), espermatocono secundario (Es), espermátides (Et); E Testículo en desarrollo tardío (III) con todas las fases celulares de la espermatogénesis Sg, Ep, Es, Et y espermatozoides (Ez); F) Testículo capaz de desovar (IV) con Ez acumulados en espermatoconos (Ec) y en Dp y Ds). Células de Sertoli (CS). Figuras A y B modificadas de McDonough *et al.* (2005).

Ciclo reproductivo

Se identificaron 86 organismos (17 % de la muestra total) con gónadas maduras en BLP y 66 (21.6 % de la muestra total) en BM. El patrón de las frecuencias mensuales de organismos maduros en un año tipo, registró dos picos de actividad reproductiva durante la misma temporada en ambas zonas; el primero (P1) se presentó durante la primavera (marzo-mayo en BLP y abril-mayo en BM) y el segundo (P2) en otoño (octubre-diciembre y noviembre, respectivamente). En BLP, P1 tuvo mayor duración, pero intensidad similar que P2; en BM, P1 fue menor, tanto en duración como en intensidad (Fig. 22).

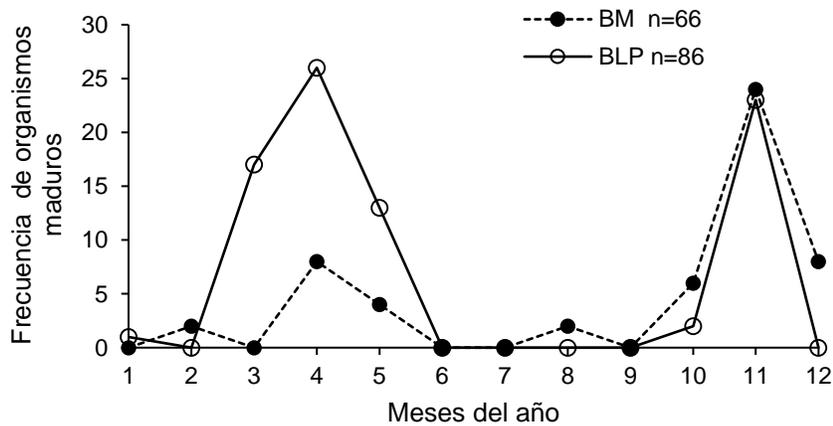


Figura 22. Patrón reproductivo durante un año tipo (2010-2013) de la lisa rayada *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).

Índice gonadosomático

Se detectaron diferencias significativas en el IGS mensual en ambas localidades ($F_{11, 344} = 10.7$, $p < 0.05$ en BLP y $F_{9, 215} = 2.94$, $p < 0.05$ en BM), con dos picos al año en BLP (mayo y noviembre) y uno en BM (diciembre) (Fig. 23). En ambos casos se detectó una correlación positiva significativa con la frecuencia de organismos maduros ($r = 0.86$, $p < 0.05$ en BLP y $r = 0.83$, $p < 0.05$ en BM), y una sincronía en la maduración entre sexos, a partir de una correlación positiva significativa en los valores del IGS ($r = 0.83$, $p < 0.05$ en BLP y $r = 0.71$, $p < 0.05$ en BM).

Índice hepatosomático

Se identificaron diferencias significativas en el IHS promedio en ambas localidades ($F_{11, 481} = 4.73$, $p < 0.05$ en BLP y en $F_{9, 290} = 13.85$, $p < 0.05$ en BM). En BLP los valores máximos se observaron durante enero y septiembre, y el mínimo en julio. En BM los máximos durante agosto-octubre y mínimos en marzo y julio (Fig. 23). Se identificó una sincronía en el patrón mensual del IHS sexos en ambas localidades ($r = 0.58$ en BLP y $r = 0.92$ en BM). El IHS e IGS siguieron una tendencia similar en ambas localidades, pero no fue significativa ($r = 0.37$ y $r = 0.12$, respectivamente).

Factor de condición

Se identificaron diferencias significativas en el FC mensual promedio en ambas localidades ($F_{11, 491} = 9.06$, $p < 0.05$ en BLP y $F_{9, 296} = 7.74$, $p < 0.05$ en BM). En BLP se identificó un patrón similar al patrón reproductivo, con dos picos al año (primavera y otoño) y valores mínimos en diciembre-enero y junio-agosto; en BM se identificó

un pico al año, durante verano-otoño (agosto-octubre), con mínimos en invierno (diciembre-enero) (Fig. 23). La variación mensual del IGS y el FC siguió un patrón similar en ambas localidades, con correlación no significativa en ningún caso ($r = 0.21$ en BLP y $r = 0.1$ en BM). Se identificó un comportamiento temporal cercano en el FC entre sexos ($r = 0.6$ en BLP y $r = 0.98$ en BM).

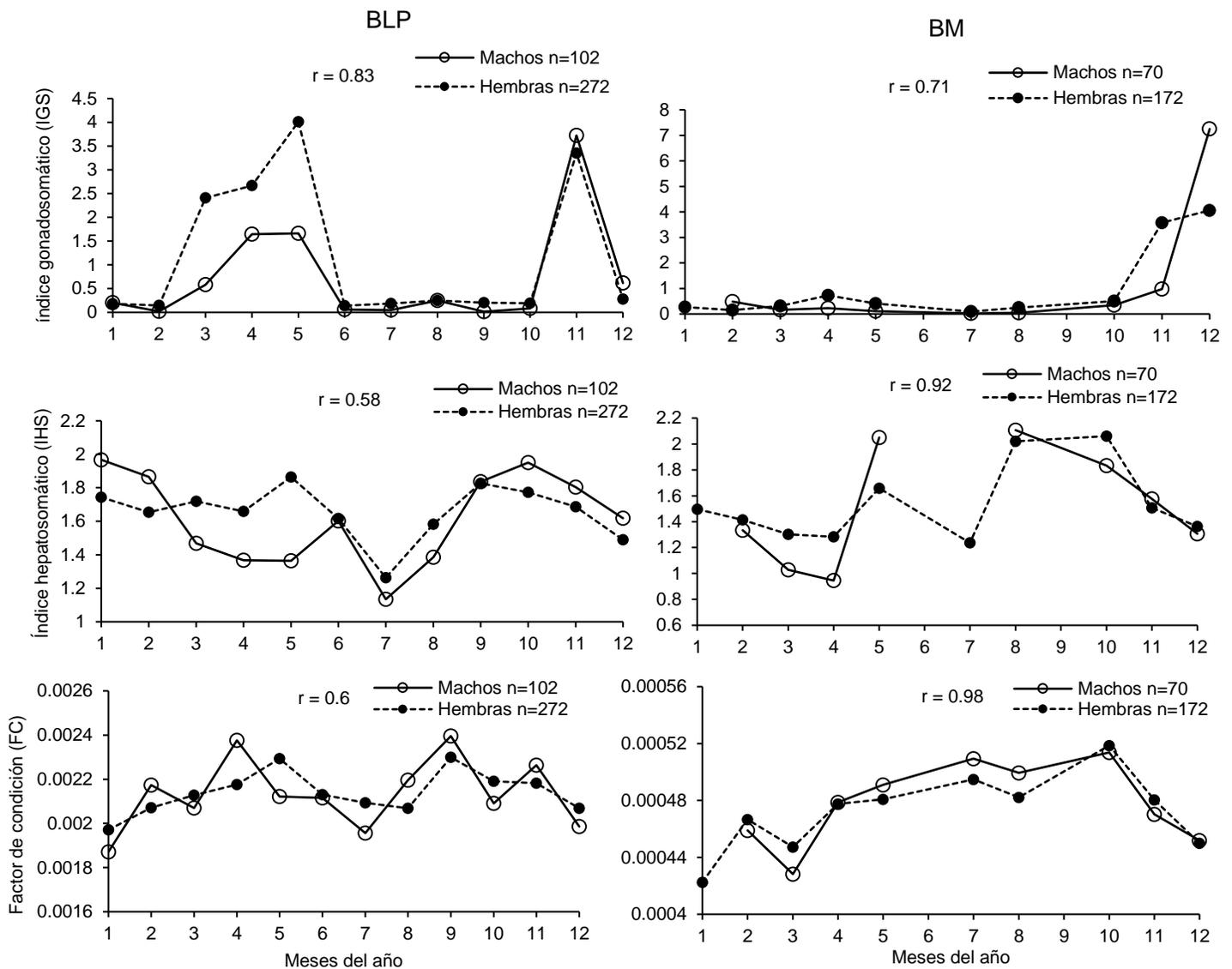


Figura 23. Variación temporal del Índice gonadosomático (IGS), Índice hepatosomático (IHS) y Factor de condición (FC) por sexos de la lisa rayada *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz (a) y Bahía Magdalena (b). Marcador: media, r: rango de correlación de Spearman.

Proporción sexual

A partir del total de organismos examinados, se estimó una proporción sexual distinta de la esperada (1:1) en ambas localidades, con mayor proporción de hembras que de machos, en BLP de 1.0H:0.15M, ($\chi^2= 76.3$, $p < 0.05$), y en BM de 1.0H:0.16M ($\chi^2= 42.2$, $p < 0.05$). Durante casi todos los meses del año la proporción de hembras fue mayor que la de machos en ambas localidades, siendo significativa sólo de febrero a julio y durante septiembre en BLP, y de enero a abril, con excepción de febrero en BM. Únicamente en los meses de noviembre (BLP) y agosto (BM), los machos fueron más abundantes que las hembras, aunque dicha proporción no fue significativamente distinta de la esperada en ningún caso.

Longitud media de madurez sexual (L₅₀ %)

La hembra (H) y el macho (M) de menor talla con gónadas maduras en BLP midieron 285 y 259 mm LT, respectivamente, y en BM 337 y 313 mm de LT, respectivamente. En ambas localidades se detectaron diferencias significativas en la L_{50%} entre sexos, los machos maduran en promedio a una menor longitud y edad que las hembras ($F_{1, 59} = 4.6$, $p < 0.05$ y $F_{1, 63} = 7.7$ $p < 0.05$ BLP y BM, respectivamente). En BLP se estimó una L_{50%} de 335.7 mm de LT para machos, y en hembras 360.9 mm LT (de tres a cuatro y de cuatro a cinco años, respectivamente). En el caso de BM, ambos sexos necesitan alcanzar mayores tallas y edades para llegar a la madurez sexual, 396.1 mm de LT (cinco a seis años) en machos, y 423.7 mm LT (seis a siete años) en hembras (Fig. 24).

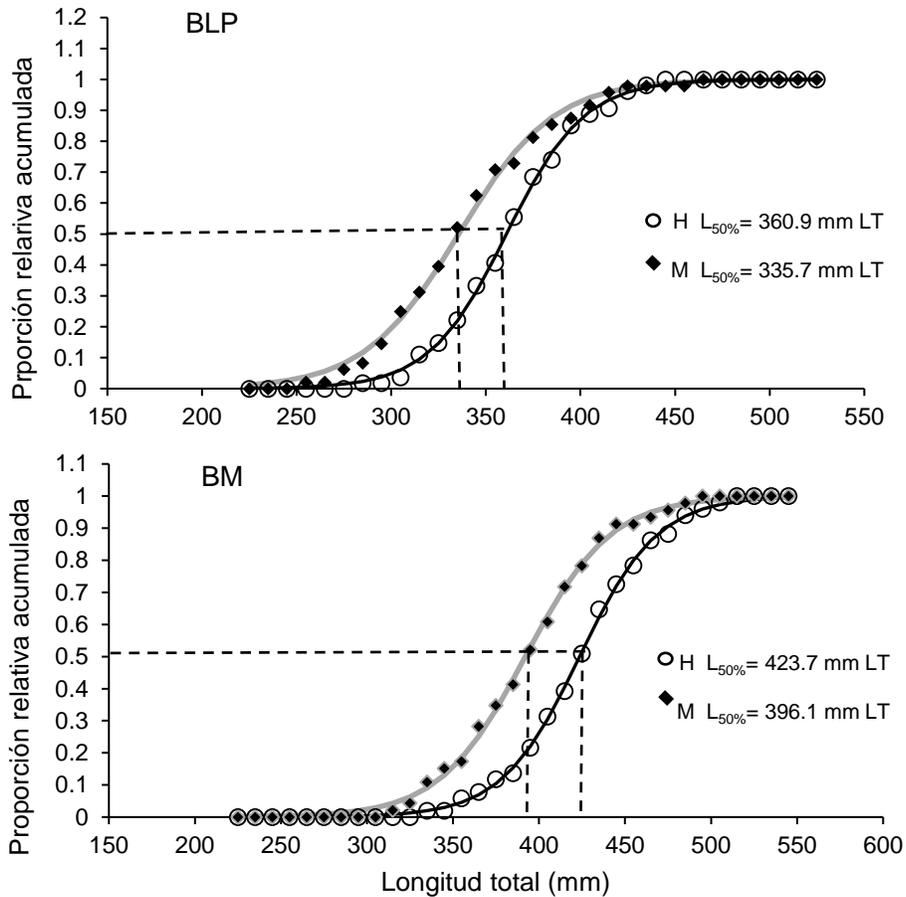


Figura 24. Longitud media de madurez sexual ($L_{50\%}$) por sexos (hembras: H, machos: M) de la lisa rayada *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).

DISCUSIÓN

El presente estudio es el primero en abordar la biología reproductiva de la lisa rayada *Mugil cephalus* a partir del análisis histológico de las gónadas de ambos sexos, en ambas costas de Baja California Sur.

Estructura de tallas y relación peso-longitud

Los intervalos de talla observados en ambas localidades (229-490 mm de LT en BLP y 269-527 mm en BM) fueron similares a los reportados en otras costas del

Pacífico mexicano (Ramos-Santiago *et al.*, 2010, en Oaxaca y Chiapas; Espino-Barr *et al.*, 2016, en Colima y Jalisco) y Golfo de México (Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello, 2004; en Veracruz). Sin embargo, Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello (1996a) e Ibáñez *et al.* (1999), observaron intervalos menos amplios en Veracruz (200 a 410 y 200 a 400 mm de LT, respectivamente). Quizás esta diferencia radique en el tamaño de luz de malla empleado para las capturas (Cabral-Solís *et al.*, 2007), segregación por clase de talla (Ould-Mohamed-Vall, 2004), migración reproductiva (Ditty & Shaw, 1996) o en el impacto de la pesca en las poblaciones explotadas (Gallardo-Cabello *et al.*, 2016).

En BLP el intervalo de talla mejor representado fue de 315 a 345 mm de LT (un grupo modal), y en BM de 335 a 355 mm de LT y de 425 a 445 mm de LT (dos grupos modales). Lo cual sugiere que la población vulnerable a la pesca en BLP está conformada principalmente por adultos jóvenes que no superan los cuatro años, en contraste, la pesca en BM es soportada por dos grupos, adultos jóvenes de cuatro a cinco años y adultos viejos de siete a nueve años (Salgado-Cruz *et al.*, Sometido). Los valores mensuales de las tallas promedio indicaron un patrón similar en ambas localidades, a partir del cual se plantea la existencia de tres temporadas en las que organismos de mayor talla y edad entran a cada bahía, en BLP marzo (331 mm de LT), julio (338 mm de LT) y noviembre (402 mm de LT), y en BM marzo (442 mm de LT), mayo (428 mm de LT) y octubre (452 mm de LT). Dicho comportamiento puede estar relacionado con los eventos de migración reproductiva (Ditty & Shaw, 1996; Ibáñez & Gutiérrez-Benítez, 2004; Whitfield *et al.*, 2012) o que *Mugil cephalus* sea una especie filopátrica (Colín *et al.*, 2019).

En ninguna localidad del presente estudio se detectaron diferencias significativas entre sexos respecto a la talla, pero si las hubo en peso, lo cual coincide con lo reportado por Ramos-Santiago *et al.* (2010) y Espino-Barr *et al.* (2015) en costas del Pacífico mexicano. Esta característica quizás sea parte de una estrategia similar entre especies del género *Mugil*, como en el caso de la liseta (Oliveira *et al.*, 2011; Ruíz-Ramírez *et al.*, 2017), en el que las hembras son más grandes y pesadas que los machos, con la finalidad de potencializar la condición corporal, la acumulación de reservas en lípidos y con ello la fecundidad relativa (Nikolsky, 1963; Wootton, 1992).

A pesar de las diferencias significativas entre BLP ($b=2.8$ alometría negativa) y BM ($3.1=$ isometría) en los valores de la relación peso-longitud, ambos casos se aproximaron a lo reportado por Ibáñez (2015), donde la mayoría de las poblaciones examinadas fluctuaron entre la alometría negativa e isometría. Este autor, sugirió que el parámetro b tiende a incrementarse conforme la latitud, y que la condición de esta especie se ve favorecida en aguas menos cálidas, caso contrario de lo que se observa en *Mugil curema* (Moore, 1974; Ibáñez, 2015). Esta hipótesis quizás pueda explicar las diferencias detectadas en el presente estudio, sin embargo, también es importante considerar la existencia de otros factores que pueden influir en la relación P-LT, como la susceptibilidad a fuertes cambios de temperatura y periodos prolongados de inanición (Martin, 1949), cambios ontogénicos en la dieta (Stergiou & Fourtouni, 1991), tamaño de muestra (Carlander, 1977), tamaño y peso promedio de la muestra (valores bajos de b coinciden con muestras con especímenes de menor longitud, más jóvenes y menos robustos) (Ibáñez, 2015).

Debido a la importancia de la relación peso-longitud en estudios sobre biología pesquera y evaluación de stocks explotados (Entsua-Mensah, 1995), por su frecuente uso en el cálculo del peso promedio de determinada clase de longitud y en la conversión de una ecuación de crecimiento en peso (Pauly, 1993; Quiñónez-Velázquez & Mendoza-Guevara, 2009), es recomendable estimar dichos parámetros con base en valores de la relación peso-longitud propios de cada localidad, a pesar de que las diferencias entre estas sean o no significativas; ya que una variación mínima en el valor de b (e.g 0.2) podría conducir a un sesgo de hasta el 10% en las estimaciones de biomasa de un stock vecino con un valor diferente de b (Gerritsen & McGrath, 2007).

Descripción del proceso de maduración del ovario y testículo

Las características macroscópicas de los ovarios y testículos identificadas en el presente trabajo fueron similares a las señaladas por la mayoría de los autores que han abordado la reproducción de *Mugil cephalus* (Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello, 2004; Ramos-Santiago *et al.*, 2010; Ibáñez & Colín, 2014; Espino-Barr *et al.*, 2016), ya que en todos los casos se concuerda con un crecimiento progresivo de las gónadas (Mahmoud, 2009). Sin embargo, tal como sucedió en el presente estudio, este método de clasificación puede llegar a ser subjetivo y su precisión incierta, sobre todo en la etapa inmadura y posterior al desove (Saborido-Rey, 2008). Debido a ello, en este estudio la clasificación de los estadios de madurez se basó en el análisis histológico de las gónadas (Brown-Peterson *et al.*, 2011; Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011) y el empleo de índices corporales como el IGS, IHS y FC, como métodos complementarios.

Los criterios de clasificación del presente trabajo tuvieron algunas diferencias con los reportados por McDonough *et al.* (2003) y McDonough *et al.* (2005), ya que, en nuestro caso, no se incluyó una fase de reposo reproductivo en ningún sexo, y en machos se incluyó una fase de diferenciación. Independientemente del número de estadios empleados en cada caso, es importante que los criterios de madurez, en hembras, estén basados en la presencia o ausencia de determinado tipo de células, siendo aquella que se encuentre en la fase más avanzada, la que determinará inequívocamente que se ha entrado en un estado particular del desarrollo (Saborido-Rey, 2008).

En el caso de los machos, la clasificación fue basada principalmente en la apariencia estructural del testículo, debido a características particulares que dificultan emplear los mismos criterios que en hembras, como la presencia simultánea de células en más de dos fases de desarrollo, células maduras en estadios que aún no son aptos para el desove (fase de desarrollo tardío) y la capacidad de los machos de mantenerse en el estadio maduro sin desovar durante parte de la temporada reproductiva (Brown-Peterson *et al.*, 2011).

Fue posible identificar el estadio de madurez de la mayor parte de la muestra en ambas localidades, sin embargo, la gran cantidad de organismos indiferenciados (129 en BLP y 64 en BM), se debió a la pérdida de la gónada por la dificultad para su diferenciación y extracción durante el procesamiento de las muestras. Histológicamente se identificaron solo tres organismos en BLP y siete en BM en la fase de diferenciación sexual, en ambos casos fueron machos y superaron los 250 mm de LT (entre dos y tres años). Dicha observación no está fuera de lo común,

independientemente de que la mayor parte de los ejemplares de esta especie se diferencian sexualmente antes de los 200 mm de LT o dos años, ya que, se han reportado ejemplares indiferenciados incluso superiores a los 320 mm de LT (McDonough *et al.*, 2005).

A partir de los resultados observados en el presente estudio se corroboró que, en las costas de Baja California Sur, la lisa rayada es una especie gonocórica con desarrollo sincrónico. Sin embargo, algunos autores como Yamamoto (1969), han descrito que la lisa rayada puede retener algunas características del sexo opuesto (como la presencia de oogonias en los machos o los conductos (Dp) en las hembras) durante las etapas iniciales de diferenciación, fenómeno que podría definirse como la etapa hermafrodita de algunas especies gonocóricas (Atz, 1964). Una vez que avanza la diferenciación, estas características secundarias se atrofian y la gónada se desarrolla hacia el sexo genéticamente determinado (McDonough *et al.*, 2005). Actualmente solo existe un ejemplar de lisa rayada con hermafroditismo simultáneo que ha sido reportado en la literatura (Franks *et al.*, 1998).

El proceso de atresia masiva (estadio V, reabsorción) detectado en algunas hembras del presente estudio, se caracterizó por presentar una proporción mayor al 50% de las células en proceso de apoptosis celular. Esta táctica generalmente se presenta cuando las condiciones no son aptas para que el proceso de maduración continúe de manera exitosa (Saborido-Rey, 2008). Puede funcionar como mecanismo para regular el número de huevos que van a ser liberados y se recupera la energía acumulada en el ovocito, o en casos menos favorables se puede sacrificar parcial o totalmente la reproducción para preservar la condición corporal

(Roff, 1992). Debido a que el conocimiento de la atresia ovárica es fundamental para una estimación precisa de la fecundidad de los peces (Hunter & Macewicz, 1985), es necesario incluir un estudio detallado que evalúe la incidencia de atresia por grupo de talla y edad de la lisa rayada.

Ciclo reproductivo

El conjunto de métodos empleados para analizar la estacionalidad de la madurez gonadal indicó que la lisa rayada presenta un periodo reproductivo con dos picos de máxima actividad al año, de marzo a mayo y posteriormente en noviembre para BLP, y durante abril y de octubre a diciembre en BM. En ambos casos es evidente un periodo de reposo reproductivo de junio a septiembre y de enero a febrero. La lisa rayada, al igual que la mayoría de los teleósteos marinos, opta por una estrategia reproductiva que incremente las probabilidades de supervivencia de las larvas y que coincida con periodos óptimos de crecimiento (Chellappa *et al.*, 2010). Naturalmente, en este sentido el periodo reproductivo de esta especie presenta variaciones en función de las condiciones del lugar en el que habita, siendo más amplio o estrecho dependiendo el caso, sin embargo, la mayoría de los autores que han abordado su biología reproductiva en todas las latitudes del hemisferio norte (Anderson, 1958; Arnold & Thomson, 1958; Moore, 1974; Finucane *et al.*, 1978; Render *et al.*, 1995; McDonough *et al.*, 2003; Ibáñez & Gutiérrez-Benítez, 2004; Ibáñez & Gallardo-Cabello, 2004; Ramos-Santiago *et al.*, 2010; Ibáñez & Colín, 2014; Espino-Barr *et al.*, 2016) coinciden en que la liseta presenta una tendencia hacia una reproducción durante otoño e invierno, tal como se observó en ambas localidades del presente trabajo. Ibáñez & Gutiérrez-Benítez (2004), plantean que

la maduración de la lisa rayada es directamente influenciada por la temperatura y el fotoperíodo.

Según Kelley (1995), las temperaturas frías combinadas con un cambio en la duración del fotoperíodo estimulan la progresión de la vitelogénesis. En este sentido, se sugiere que tanto en BLP como en BM, la lisa rayada sincroniza su maduración con un intervalo de temperatura superficial del mar (TSM) de los 22° a los 26° C (Guevara-Guillen *et al.*, 2015; Sánchez-Montante *et al.*, 2007). Las diferencias en magnitud entre BLP y BM respecto al primer pico reproductivo del año (BLP > BM), quizás se deba a que en BM la TSM durante ese periodo (marzo a abril) llega a ser inferior a los 18° C, lo cual puede ser factor para que maduración no sea de igual escala que en noviembre, cuando la TSM es de 23° a 24° C (Kelley *et al.*, 1991). Algunos autores han relacionado la reproducción de *Mugil cephalus* con factores como los vientos del norte (Ibáñez & Gallardo-Cabello, 2004; Espino-Barr *et al.*, 2016) y el ciclo de mareas (Ibáñez & Gutiérrez-Benítez, 2004).

Índice gonadosomático, índice hepatosomático y factor de condición

El IGS presentó correlación positiva significativa con la frecuencia mensual de organismos maduros en ambas localidades, por lo que se sugiere como un buen método complementario para el análisis del periodo reproductivo de la lisa rayada, tal como sucede en mayoría de especies que presentan una reproducción estacional (Saborido-Rey, 2008). Sin embargo, es importante tener en cuenta las limitaciones de este índice, ya que no es válido para la clasificación de estadios de desarrollo y solo sirve para delimitar la época de reproducción (Saborido-Rey & Kjesbu, 2005).

El IHS y el FC no fueron buenos indicadores para identificar el periodo reproductivo de esta especie, debido a que no se detectó una correlación significativa entre estos y el IGS, por lo tanto, el fundamento de que los organismos emplean la energía hepática y corporal durante el proceso de la gametogénesis (Kanak & Tachihara, 2008), no pudo ser comprobado, y se sugiere que el proceso de maduración tiene poca o nula influencia en la condición corporal. Esto podría indicar que la demanda energética durante el desove de la lisa rayada es tan alta, que el glucógeno almacenado en el hígado y tejido corporal puede ser insuficiente, quizás por esta razón se observó gran acumulación de ácidos grasos en la cavidad abdominal de algunos ejemplares que se capturaron meses previos a la temporada reproductiva (Ibáñez & Gallardo-Cabello, 2004).

A partir de estos índices, fue posible comprobar la sincronización entre sexos en el proceso de maduración y desove (patrón del IGS similar entre hembras y machos), al igual que la condición corporal (comportamiento temporal cercano en el IHS y FC), información importante en el establecimiento de algún periodo de veda.

Proporción sexual

La proporción sexual estimada para el total de datos de ambas localidades fue distinta de la esperada (1.0H:1.0M), con mayor número de hembras que de machos. Esta diferencia fue más marcada en BLP que en BM, quizás debido a la gran cantidad de organismos indiferenciados que se registraron en BLP. Algunos autores que han analizado poblaciones de *Mugil cephalus* coinciden con el dominio de hembras (McDonough *et al.*, 2003; Ramos-Santiago, 2010; Espino-Barr *et al.*, 2016); en otros casos no se han reportado diferencias significativas en las

proporciones (Ibáñez & Gallardo-Cabello, 2004; Ibáñez & Colín, 2014), y en pocas ocasiones, se ha reportado el dominio de machos (Ibáñez & Colín, 2014).

Este patrón general en el comportamiento de las proporciones por sexos suele cambiar a lo largo del año o al separar los datos por grupo de talla o edad (Ould-Mohamed-Vall, 2004). Por ejemplo, McDonough *et al.* (2003) encontraron un dominio de machos durante los primeros dos años de vida y a partir del tercer año la proporción se invierte, lo cual concuerda con un comportamiento que regularmente se ha observado en especies del género *Mugil*, en el cual los machos adultos suelen permanecer la mayor parte del tiempo en zonas alejadas de la costa (Ould-Mohamed-Vall, 2004). Esto concuerda con lo observado en el presente estudio, ya que los meses que presentaron mayor número de machos fueron noviembre en BLP y agosto en BM, y en ambos casos coinciden con una longitud promedio baja (dominio de organismos de menor talla). Es necesario resaltar que varias especies de teleósteos marinos experimentan tales variaciones en la proporción sexual durante alguna etapa del ciclo de vida, debido a factores como mortalidad, crecimiento, reproducción y migraciones (Wootton, 1992; Vazzoler, 1996). Además de ello, es importante mencionar que *Mugil cephalus* ha sido considerada como una especie filopátrica (Whitfield *et al.*, 2012; Colín *et al.*, 2020), característica que generalmente se presenta con mayor frecuencia en solo uno de los sexos, donde a menudo los machos se dispersan más que las hembras, tal como sucede en algunas especies de peces teleósteos y condriictios.

Longitud media de madurez sexual

La ausencia o poca representación de organismos juveniles en el presente estudio, no tiene repercusión en los valores estimados de la $L_{50\%}$, ya que, la mayor parte de los organismos con talla inferior a 200 mm de LT, son indiferenciados (McDonough *et al.*, 2005). Una vez superada esta etapa, cada talla o edad presentará una proporción de organismos maduros e inmaduros. Por tal motivo, es importante muestrear todas las tallas superiores a dicha longitud, ya que individuos grandes pueden ser inmaduros (Saborido-Rey, 2008). La $L_{50\%}$ presentó diferencias significativas entre localidades y sexos, siempre en BLP menor que en BM. En ambos casos las hembras maduraron a mayor talla que los machos (25 mm de diferencia en BLP y 28 mm en BM). Aunque existen excepciones, estas diferencias entre sexos y localidades (a pesar de la cercanía) suelen ser comunes, ya que la edad y talla de primera maduración puede variar espacial o temporalmente entre poblaciones, sexos o cohortes, en función de características particulares de cada especie o población (Saborido-Rey, 2008).

En especies detritívoros, de talla grande y vida relativamente longeva como la lisa rayada, la madurez tiende a alcanzarse a tallas y edades mayores (McDonough *et al.*, 2005). Esta estrategia puede significar ciertas ventajas de fecundidad, calidad y supervivencia de las larvas (Ibáñez & Colín, 2014). Por otro lado, una $L_{50\%}$ muy cercana a la talla promedio de captura puede ser realmente perjudicial para poblaciones sobreexplotadas, reduciendo considerablemente la biomasa reproductora (Saborido-Rey & Kjesbu, 2005).

En las costas de Baja California Sur la talla promedio de captura (332.9 en BLP y 390.4 en BM) es cercana a la $L_{50\%}$ en ambos casos, principalmente de machos. Quizás la talla promedio de captura sea relativamente baja, debido a que, en la mayoría de los casos, la lisa rayada es capturada con las mismas redes que se emplean para la liseta *Mugil curema*, cuya luz de malla es 5 mm más pequeña de lo establecido en la NOM-016-SAG/PESC-1994. Se recomienda precaución en el tipo de redes empleadas para su captura y seguir recolectando información referente al ciclo reproductivo de la lisa rayada principalmente en BLP, debido a la presencia de un pulso reproductivo considerable durante parte de la primavera, periodo no considerado dentro de la veda para la región.

7.2 CAPÍTULO 2

EDAD Y CRECIMIENTO DE LA LISETA *Mugil curema* (PERCIFORMES: MUGILIDAE) EN COSTAS DE BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO

RESUMEN

El crecimiento individual en peces es un rasgo clave para comprender las diferencias entre y dentro de las poblaciones; conocimiento que muy probablemente incrementará la precisión en la evaluación del recurso. La liseta *Mugil curema* es de las principales especies capturadas por la pesca artesanal dentro de sistemas costeros y estuarinos del Pacífico mexicano. El objetivo del presente trabajo fue estimar la edad, describir el crecimiento individual de la liseta y analizar las diferencias en dos zonas de BCS, México (Bahía de La Paz y Bahía Magdalena). Durante 2010 a 2013 se examinaron 690 organismos en BLP y 865 en BM, se analizó la estructura de tallas y la relación P-LT. A partir de 674 pares de otolitos en BLP y 754 en BM se asignó la edad y se estimaron los parámetros de crecimiento individual. Se evaluaron cinco modelos de crecimiento (Gompertz, Logístico, Richard, Shnute y von Bertalanffy) mediante el criterio de información de Akaike. Los peces de BM fueron en promedio más grandes y pesados que en BLP. Se detectó alometría negativa en ambas zonas ($b = 2.49$ en BLP y $b = 2.6$ en BM), y las hembras (H) fueron más abundantes, grandes y pesadas que los machos (M). Se identificaron siete grupos de edad en BLP (3-9 años) y 10 en BM (3-12 años). El modelo más adecuado fue von Bertalanffy en las dos zonas. Las estimaciones de los parámetros (longitud máxima teórica (L_{∞}), coeficiente de crecimiento (k) y la edad a la longitud cero (t_0) fueron $L_{\infty} = 404.39$, $k = 0.359$ y $t_0 = -0.08$ en BLP y $L_{\infty} = 430.32$, $k = 0.31$ y $t_0 = -0.04$ en BM. Los organismos en BLP alcanzan menores tallas, presenta un mayor coeficiente de crecimiento y no son tan longevos como en BM.

Palabras clave: otolitos, modelo de von Bertalanffy, parámetros de crecimiento, Bahía de La Paz, Bahía Magdalena.

INTRODUCCIÓN

Para lograr una explotación sostenible de cualquier recurso pesquero es fundamental comprender como actúa el mecanismo de selección natural sobre los organismos vivos por medio de la adaptación (Winemiller & Rose, 1992). Dichas adaptaciones se verán reflejadas en las estrategias de vida de las especies y la variación de los rasgos biológicos que las componen (Martínez-Andrade, 2003), parámetros que indicarán la respuesta de los organismos a la presión del ambiente y la pesca (Gherard *et al.*, 2013).

El crecimiento individual en peces es un rasgo clave para comprender las diferencias sustanciales entre y dentro de las poblaciones, sexos o cohortes; conocimiento que muy probablemente incrementará la precisión en la evaluación del recurso (Present & Conover, 1992). Actualmente el modelo de von Bertalanffy ha sido el más utilizado para describir el crecimiento de la mayoría de teleósteos marinos (Katsanevakis & Maravelias, 2008). Sin embargo, Moreau (1987) indicó que, debido a los cambios en la historia de vida de los organismos, en la presión pesquera y en el muestreo, el modelo de von Bertalanffy no siempre se ajusta adecuadamente a la tendencia de los datos. Debido a ello, es necesario evaluar más de un modelo para describir el crecimiento de manera precisa y emplear herramientas, como el criterio de información de Akaike, para su selección (Cruz-Vázquez *et al.*, 2012).

La liseta *Mugil curema* se distribuye ampliamente a lo largo de la franja subtropical, en el Pacífico Oriental desde California hasta Chile, y en el Atlántico Occidental, desde Cabo Cod, Estados Unidos hasta Brasil, incluido el Golfo de México (Castro-Aguirre, 1978, Robins *et al.*, 1991). Es una especie que pasa la mayor parte de su ciclo biológico en aguas protegidas, sin embargo, los adultos forman cardúmenes que migran a la zona pelágica costera, para desovar (Harrison, 1995; Ibáñez & Gallardo-Cabello, 2004). Por sus volúmenes de captura (> 12,000 t anuales) y disponibilidad durante el año, la liseta se encuentra en el lugar número 15 en importancia para la pesca artesanal en México (Meléndez-Galicia & Romero-Acosta, 2010).

En el Pacífico mexicano, la edad de la liseta de organismos adultos se ha estimado a partir de escamas y otolitos (Cabral-Solís, 1999; Espino-Barr *et al.*, 2005; Gallardo-Cabello *et al.*, 2005), y la descripción del crecimiento mediante el modelo de von Bertalanffy. Sin embargo, estos estudios son referentes sólo a poblaciones de Colima y Jalisco. Por tal motivo, es necesario generar información referente a la biología de esta especie en el resto del litoral, sobre todo en aquellas zonas donde este recurso se captura con gran frecuencia, como el estado de Baja California Sur (BCS) (tercer lugar en cuanto volumen de capturas del Pacífico mexicano) (AEAP, 2017).

En este contexto, el presente trabajo tiene como objetivo estimar a edad y describir el crecimiento individual de la liseta (incluyendo organismos adultos) en dos localidades de BCS (Bahía de La Paz y Bahía Magdalena), y evaluar las diferencias entre estas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los ejemplares se obtuvieron a partir de las capturas de la pesca comercial de Bahía de La Paz (BLP) (24°1'-24°8'N y 110°2'-110°8'O) y Bahía Magdalena (BM) (24°15'-25°20'N y 111°30'-112°15'O), Baja California Sur. De 2010 a 2013 fueron seleccionados mensualmente hasta 40 ejemplares de *Mugil curema* capturados mediante redes de enmalle de 3 y 3.5 pulgadas de luz de malla. Se examinaron un total de 690 organismos en BLP y 865 en BM. A cada uno se le registró, la longitud total ($LT \pm 0.1$ cm), peso total y eviscerado (PT y PE, respectivamente ± 0.1 g), se extrajeron las gónadas, se determinó el sexo y estadio de madurez a partir de la clasificación de Salgado-Cruz *et al.* (Sometido) en un estudio previo sobre la biología reproductiva de la especie. Para la estimación de la edad se extrajo el par de otolitos sagitta y se conservaron en seco hasta su observación.

Se analizó la estructura de tallas por mes agrupando los organismos en intervalos de 10 mm, las diferencias entre sexos y localidades se calcularon mediante una prueba Kolmogorov-Smirnov. Se analizó la relación PT-LT de acuerdo con la ecuación potencial $PT = a * LT^b$, y se evaluó el coeficiente de alometría a partir de una prueba *t* (Pauly & Munro, 1984), las diferencias entre sexos y localidades se determinaron mediante un análisis de covarianza (ANCOVA).

Se examinaron un total de 674 pares de otolitos en BLP y 754 en BM. La lectura de las marcas de crecimiento se realizó a partir de fotografías de la cara externa del otolito derecho (aumento 8x). Cada otolito fue leído en dos ocasiones por dos lectores de manera independiente (Campana & Thorrold, 2001). Cada lector contó el número de marcas de crecimiento (compuestas por una banda opaca y una

hialina) y se evaluó la precisión individual y entre lectores mediante el porcentaje promedio de error (PPE) (Beamish & Fournier, 1981) y el coeficiente de variación (CV) (Chang, 1982):

$$PPE_j = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \left[\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{X_{ij} - X_j}{X_j} \right] * 100, \quad (12)$$

$$CV = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \frac{\sqrt{\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)^2}{R-1}}}{X_j} * 100, \quad (13)$$

Donde: N = Número de organismos a los que se les determinó la edad, R = Número de lecturas por otolito, X_{ij} = i -ésima lectura del j -ésimo otolito y X_j = Promedio del número de marcas de crecimiento para el j -ésimo otolito.

En ambos casos, valores < 10% son considerados adecuados (Campana *et al.*, 1995; Morison *et al.*, 1998).

La consistencia de la asignación de la primera marca de crecimiento se determinó mediante la distribución de frecuencias de radio, del núcleo a la primera marca de crecimiento (R1) para todos los organismos de cada localidad (Rocha-Olivares & Gómez-Muñoz, 1993; García-Contreras *et al.*, 2009). La periodicidad en la formación de las marcas de crecimiento se identificó mediante el análisis del Incremento Marginal (MIA) (Lai & Liu, 1979):

$$MIA = \frac{R - r_n}{r_n - r_{n-1}}, \quad (14)$$

Donde: R = Radio del otolito, r_n = Distancia del núcleo del otolito a la última marca de crecimiento observada y r_{n-1} = Distancia del núcleo a la penúltima marca de crecimiento observada.

Valores bajos del MIA se interpretan como el comienzo del depósito de una banda opaca, mientras que para los valores altos la culminación de formación de una banda hialina. Las diferencias entre los promedios mensuales del MIA se evaluaron a partir de un ANOVA usando el programa STATISTICA 7.0 (StatSoft, 1995).

Para describir el crecimiento individual se evaluaron cinco modelos: von Bertalanffy, Gompertz, Logístico, Richards y Shnute (Tabla 4). La estimación de los parámetros de los modelos se realizó maximizando el negativo del logaritmo de verosimilitud mediante el algoritmo de búsqueda directa Gauss-Newton. Los intervalos de confianza a 95% de los parámetros se estimaron a partir de los perfiles de verosimilitud suponiendo una distribución X^2 (Polacheck *et al.*, 1993). La selección del modelo más adecuado y su veracidad se basó en el criterio de información de Akaike (AIC_i). Según este criterio, el modelo con menor valor de AIC_i (AIC_{imin}) es el más adecuado para la descripción del crecimiento,

$$AIC_i = 2LL + 2K, \quad (15)$$

Donde LL = Valor de la verosimilitud obtenida en cada ajuste y K = Número de parámetros del modelo.

Para identificar el soporte estadístico de cada modelo se estimaron las diferencias de AIC_i ($\Delta_i = AIC_i - AIC_{imin}$). De acuerdo con Burnham & Anderson (2002), los modelos con $\Delta_i > 10$ no tienen soporte estadístico y deben ser omitidos del análisis, los modelos con $\Delta_i < 2$ tienen un soporte alto, y aquellos entre $4 < \Delta_i < 7$ un soporte medio.

Tabla 4. Modelos de crecimiento individual evaluados mediante un enfoque multimodelo en la liseta *Mugil curema*.

| Modelo | Ecuación | Parámetros |
|-----------------|---|---|
| von Bertalanffy | $L_t = L_\infty(1 - e^{-k(t-t_0)})$ | L_t = talla a la edad t L_∞ = talla asintótica k = coeficiente de crecimiento anual t_0 = edad a la longitud 0 |
| Gompertz | $L_t = L_\infty e(-e^{-k_1(t-t_1)})$ | t = edad en años k_1 = tasa instantánea de crecimiento a la edad t_1 t_1 = punto de inflexión de la curva y edad a la cual la tasa absoluta de crecimiento inicia su descenso |
| Logístico | $L_t = L_\infty(1 + e^{-k_2(t-t_2)})^{-1}$ | k_2 = parámetro relativo a la tasa de crecimiento t_2 = punto de inflexión de la curva sigmoidea |
| Richard | $L_t = L_\infty(1 - e^{-k_3(1-m)(t-t_3)})^{1/(1-m)}$ | k_3 = tasa de crecimiento al punto de inflexión t_3 = edad al punto de inflexión m = parámetro de ajuste del modelo |
| Shnute | $L_t = (y_1^b + (y_2^b - y_1^b) + \frac{1-e(-a(t-t_1))}{1-e(-a(t_2-t_1))})$ | b = incremento relativo de la tasa de crecimiento (constante en el tiempo) y_1 = talla a la edad t_1 y_2 = talla a la edad t_2 |

La credibilidad de cada modelo se evaluó mediante el peso de AIC (W_i) a partir de la ecuación propuesta por Burnham & Anderson (2002):

$$W_i = \frac{\exp(-0.5\Delta_i)}{\sum_{k=1}^5 \exp(-0.5\Delta_k)} \quad (16)$$

Con la finalidad de evitar la sobreestimación de la talla promedio de los grupos de edad más jóvenes, e influir negativamente la estimación del coeficiente de crecimiento, se utilizaron longitudes retrocalculadas en el ajuste de los modelos de crecimiento a los datos edad-longitud. La ecuación que se empleó para el

retrocálculo de las longitudes pretéritas fue la de Fraser-Lee (Araya & Cubillos, 2006):

$$L_i = a + (L_c - a) * \left(\frac{r_i}{R}\right), \quad (17)$$

Donde: L_i = Longitud retrocalculada a la marca de crecimiento i , L_c = Longitud del organismo al momento de su captura, a = Parámetro del modelo, r_i = Distancia del núcleo al anillo i y R = Radio del otolito al momento de captura.

Como valor del parámetro a , se utilizó (2.2 mm LT) la talla de eclosión de *Mugil curema* (Houde *et al.*, 1976), para reducir el sesgo al no incluir organismos jóvenes en la estimación del intercepto de la relación tamaño del otolito-peíz (Araya & Cubillos, 2006). La longevidad ($A_{95\%}$) se estimó para la especie y por sexos a partir de la ecuación de Taylor (1958):

$$A_{95\%} = \frac{-\ln(1-0.95)}{k} + t_0, \quad (18)$$

donde k y t_0 son los parámetros del modelo de von Bertalanffy.

RESULTADOS

Estructura de tallas

La talla varió entre 254 y 405 mm LT en BLP y 244 y 455 mm en BM, y el peso entre 139 y 595 g y 133 y 901 g PT respectivamente. Los peces de BM fueron en promedio más grandes y pesados que en BLP ($p < 0.05$) (Tabla 5). En ambas localidades las hembras (H) conformaron la mayor parte de la muestra (84 % en BLP y 74% BM) y presentaron tallas y pesos mayores ($p < 0.05$) que los machos (M) (Tabla 5). Se detectaron diferencias significativas en la distribución mensual de la talla promedio durante un año tipo en ambas localidades ($F_{11, 697} = 12.33$, $p < 0.05$ en BLP y $F_{10, 854} = 31.7$, $p < 0.05$ en BM). En BLP los meses en los que se registraron las mayores tallas promedio fueron febrero, mayo y octubre, y los de menor talla julio y diciembre. En BM, las mayores tallas se registraron durante marzo y agosto, y las menores en septiembre y julio (Fig. 25). No se detectó una correlación significativa en el patrón mensual de tallas promedio entre localidades ($r = 0.02$).

Tabla 5. Composición de la muestra de *Mugil curema* y biometrías promedio por localidad. N: tamaño de muestra, H: hembras, M: machos, I: indeterminados. El % es referente a la muestra total.

| <i>Mugil cephalus</i> | Bahía de La Paz (BLP) | | | | Bahía Magdalena (BM) | | | |
|-----------------------|-----------------------|------------|-----------|----------|----------------------|------------|------------|----------|
| | Total | H | M | I | Total | H | M | I |
| n | 503 | 581 (84 %) | 85 (12 %) | 24 (4 %) | 306 | 643 (74 %) | 165 (19 %) | 57 (7 %) |
| LT promedio (mm) | 332.9 | 326.6 | 303.1 | 327 | 390.4 | 336.5 | 312.3 | 309.7 |
| PT promedio (g) | 348.7 | 316.2 | 262.7 | 303 | 567.5 | 343.4 | 280.6 | 265.3 |

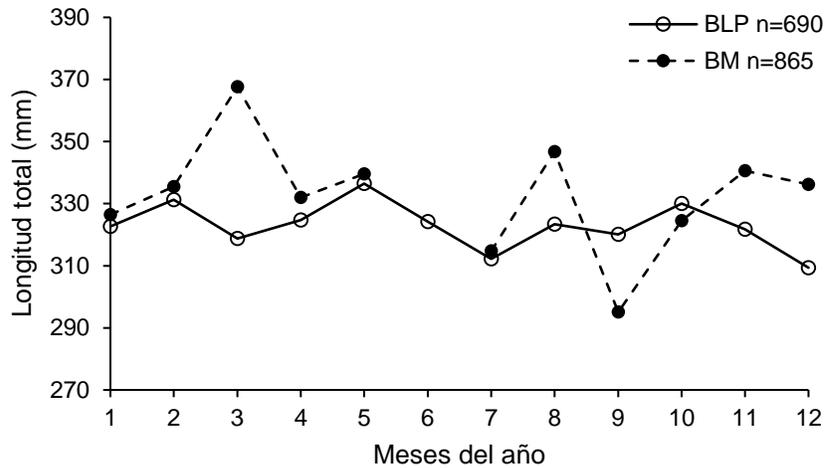


Figura 25. Longitud mensual promedio durante un año tipo (2010-2013) de la liseta *Mugil curema* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).

Relación Peso-Longitud

Se identificó alta correspondencia de tipo potencial entre el peso y la longitud tanto para BLP como BM ($R^2 > 0.8$). En ambas localidades el crecimiento de la liseta presentó alometría negativa ($b = 2.49$ en BLP y $b = 2.6$ en BM) (mayor incremento en longitud que en peso), se detectaron diferencias significativas entre localidades ($F_{1, 155} = 4.1$, $p = 0.02$), pero no entre sexos ($F_{1, 655} = 1.56$, $p = 0.21$ y $F_{1, 804} = 3.36$, $p = 0.067$, respectivamente).

Determinación de la edad y descripción del crecimiento

La precisión de las lecturas de marcas de crecimiento por lector y entre lectores fue adecuada en ambas localidades ($PPE_j = 1.54\%$, $CV = 2.17$ en BLP y $PPE_j = 0.29\%$, $CV = 0.42$ en BM), y la asignación de la primera marca de crecimiento fue consistente, evidenciada por un patrón unimodal en la frecuencia de R_1 , con intervalos de 1.72 a 2.22 y de 1.62 a 2.07 mm BLP y BM respectivamente (Fig. 26). Se identificaron diferencias significativas entre localidades en el valor promedio de

los radios a cada marca de crecimiento asignada ($p < 0.05$), en BM todas las marcas de crecimiento se encuentran a menor distancia del núcleo que en BLP (Tabla 6).

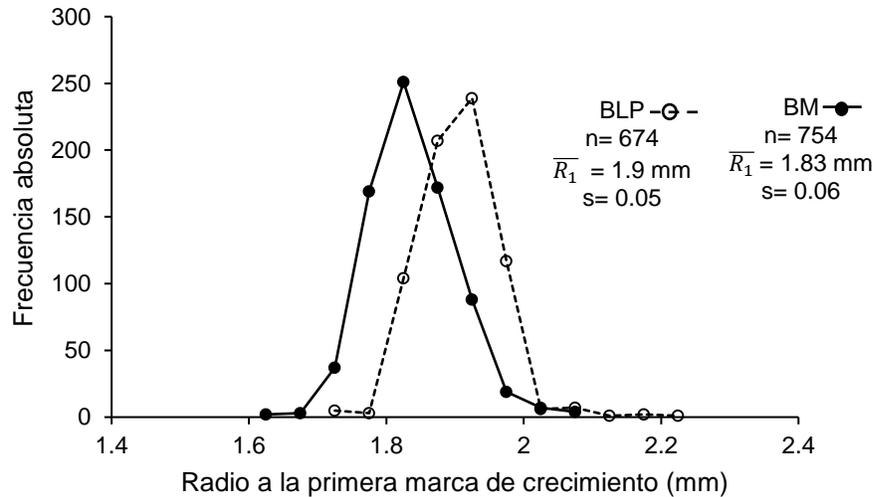


Figura 26. Distribución de frecuencias de radio, del núcleo a la primera marca de crecimiento (R_1) de la liseta *Mugil curema* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). \bar{R}_1 : radio promedio a la primera marca de crecimiento.

Tabla 6. Longitudes del núcleo a cada marca de crecimiento (inicio de una banda opaca o de crecimiento rápido) de los otolitos de *Mugil curema* en Bahía de La Paz y Bahía Magdalena, BCS. s: desviación estándar; n: tamaño de muestra; *: $p < 0.05$.

| Marca de crecimiento | Bahía de La Paz (BLP) | | | significancia | Bahía Magdalena (BM) | | |
|----------------------|-----------------------|-----|------|---------------|----------------------|-----|------|
| | Distancia (mm) | n | s | | Distancia (mm) | n | s |
| 1 | 1.90 | 674 | 0.05 | * | 1.84 | 754 | 0.07 |
| 2 | 2.76 | 674 | 0.15 | * | 2.63 | 754 | 0.19 |
| 3 | 3.35 | 674 | 0.17 | * | 3.19 | 95 | 0.24 |
| 4 | 3.77 | 620 | 0.15 | * | 3.60 | 216 | 0.25 |
| 5 | 4.04 | 386 | 0.12 | * | 3.89 | 170 | 0.24 |
| 6 | 4.22 | 138 | 0.09 | * | 4.11 | 145 | 0.23 |
| 7 | 4.38 | 39 | 0.08 | * | 4.26 | 72 | 0.22 |
| 8 | 4.57 | 12 | 0.08 | * | 4.42 | 38 | 0.23 |
| 9 | 4.71 | 6 | 0.06 | * | 4.54 | 10 | 0.24 |
| 10 | - | - | - | - | 4.79 | 6 | 0.18 |
| 11 | - | - | - | - | 5.02 | 1 | - |
| 12 | - | - | - | - | 5.44 | 1 | - |

El promedio mensual de los valores del MIA presentó diferencias significativas en ambas localidades ($F_{11, 672} = 2.5$, $p = 0.004$ BLP y $F_{10, 752} = 3.54$, $p = 0.002$ en BM). En ambos casos el patrón sugiere una periodicidad anual en la formación de la marca de crecimiento, que se deposita en junio y marzo respectivamente (Fig. 27).

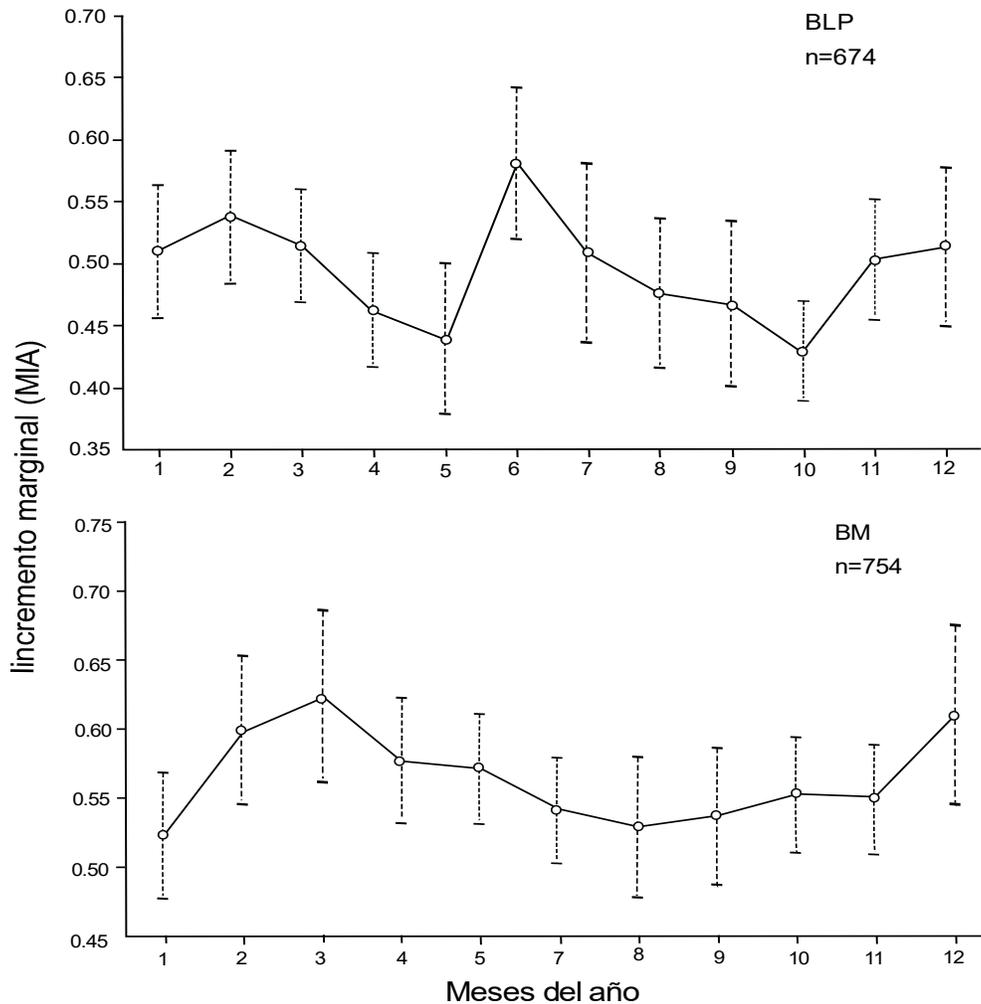


Figura 27. Valores mensuales de Incremento Marginal de la liseta *Mugil curema* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). Marcador: media, bigotes: intervalos de confianza al 95 %.

Se identificaron hasta siete grupos de edad en BLP (tres a nueve años) y 10 en BM (tres a 12 años), los grupos mejor representados fueron el cuatro y cinco, que

en conjunto conformaron de la muestra total el 72 % en BLP y 51 % en BM (Fig. 28).

Los resultados indicaron que los modelos de Gompertz, Logístico y Schnute no presentaron un soporte estadístico para describir la relación de los datos edad-talla de *Mugil curema* en ninguna de las dos localidades; únicamente, los modelos de von Bertalanffy y Richard fueron adecuados (Tabla 7). En ambas localidades, los dos modelos presentaron un soporte estadístico alto ($\Delta_i < 2$), el más adecuado fue von Bertalanffy, que presentó el menor valor de AIC_i (65.9 en BLP y 83.1 en BM) (Tabla 7).

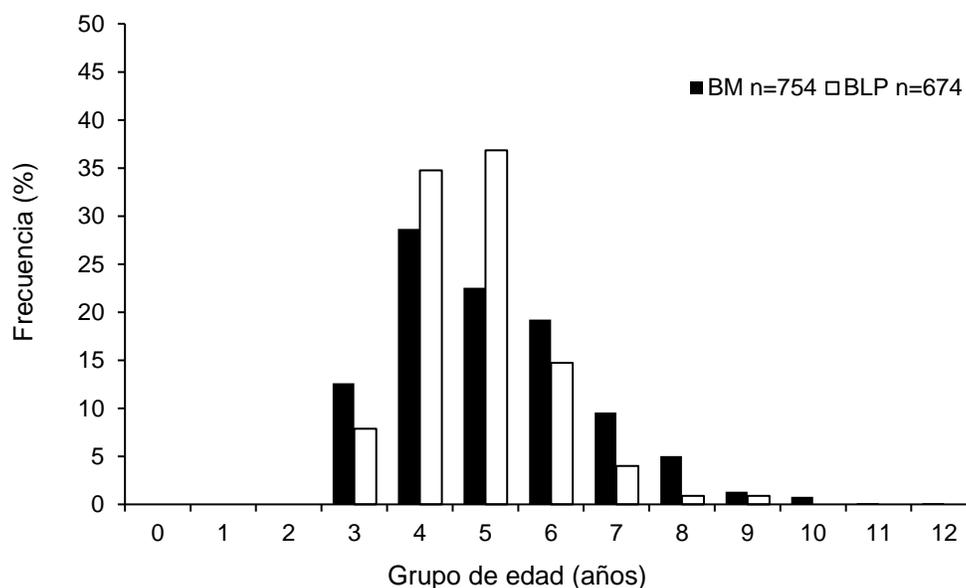


Figura 28. Importancia relativa de los grupos de edad en la captura de la pesca artesanal de liseta *Mugil curema* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).

Tabla 7. Valores de los parámetros de crecimiento individual por cada modelo evaluado de la liseta *Mugil curema* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). Donde t_0 es la edad en el punto de inflexión para los modelos Gompertz y Logístico, y edad a la longitud cero en von Bertalanffy, Richard y Schnute; k , coeficiente de crecimiento; L_∞ , longitud asintótica; m , parámetro adimensional; a , tasa de crecimiento relativa; b , constante inherente de la tasa de crecimiento; $Y1$ y $Y2$, longitud a la edad mínima y máxima observada, respectivamente; AIC , Criterio de Información de Akaike y Δ_i , diferencia de Akaike.

| Modelo | t_0 | k | L_∞ | m | a | $Y1$ | $Y2$ | b | AIC | Δ_i |
|-----------------|-------|------|------------|---------------------|------|-------|--------|------|-------|------------|
| BLP | | | | | | | | | | |
| von Bertalanffy | -0.08 | 0.35 | 405 | | | | | | 65.93 | 0 |
| Gompertz | 1.1 | 0.38 | 398 | | | | | | 71.13 | 5.21 |
| Logístico | 2.19 | 0.45 | 409 | | | | | | 70.81 | 4.89 |
| Richard | -0.08 | 0.35 | 402.9 | 7.5 E ⁻⁵ | | | | | 67.79 | 1.85 |
| Schnute | -0.25 | | 426.23 | | 0.37 | 237.9 | 417.2 | 0.98 | 77.99 | 12.05 |
| BM | | | | | | | | | | |
| von Bertalanffy | -0.04 | 0.31 | 431.17 | | | | | | 83.19 | 0 |
| Gompertz | 1.7 | 0.35 | 427.26 | | | | | | 87.83 | 4.64 |
| Logístico | 3.96 | 0.53 | 425.71 | | | | | | 86.91 | 3.72 |
| Richard | -0.05 | 0.31 | 430.45 | 7.4 E ⁻⁵ | | | | | 85.83 | 2.64 |
| Schnute | -0.1 | | 432.68 | | 0.39 | 235 | 423.35 | 0.97 | 87.51 | 4.32 |

Para generar el modelo de crecimiento promedio por zona, se estimó el valor ponderado de L_∞ , que sustituye al estimador de dicho parámetro a partir del modelo de von Bertalanffy: $L_\infty = 404.39$, $k = 0.359$ y $t_0 = -0.08$ en BLP y $L_\infty = 430.32$, $k = 0.31$ y $t_0 = -0.04$ en BM (Fig. 29). Se detectaron diferencias significativas ($F = 130.8$, $p < 0.05$) entre las localidades en las estimaciones de los parámetros del modelo de von Bertalanffy. Los intervalos de confianza al 95 % de los estimadores de los parámetros del modelo por localidad fueron: $L_\infty = 407/402.8$, $k = 0.368/0.348$ y $t_0 = -0.2/0.03$ en BLP, y $L_\infty = 434.6/431.6$, $k = 0.315/0.3$ y $t_0 = -0.18/0.1$ en BM.

En ambas localidades se detectaron diferencias significativas entre sexos en las estimaciones de los parámetros de crecimiento ($F = 17.07$, $p < 0.05$ para BLP y $F =$

19.34, $p < 0.05$ BM) y en las longitudes promedio a la edad (Tabla 8). La $A_{95\%}$ estimada en BLP para la especie fue de 11.9 años, 10.7 años para hembras y 9.3 para machos. En BM $A_{95\%} = 14.9$ años para ambos sexos, 13.5 años para hembras y 9.6 para machos.

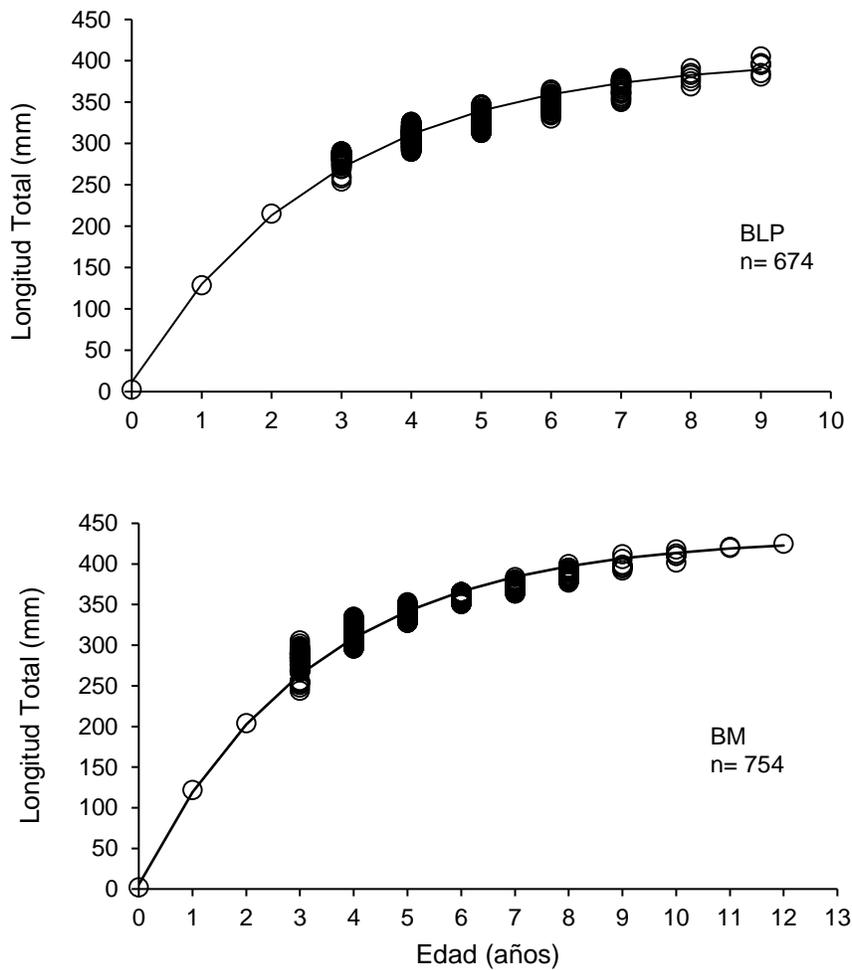


Figura 29. Curvas a partir del modelo promedio para describir el crecimiento individual de la liseta *Mugil curema* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).

Tabla 8. Longitudes promedio (mm) por grupo de edad estimadas a partir del modelo de von Bertalanffy de la liseta *Mugil curema* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM), BCS. H: hembras, M: machos.

| Grupos de edad | Bahía de La Paz | | | Bahía Magdalena | | |
|----------------|-----------------|--------|---------|-----------------|--------|---------|
| | H | M | Especie | H | M | Especie |
| 0 | 6.05 | 3.23 | 11.47 | 10.89 | 6.31 | 5.33 |
| 1 | 130.93 | 133.90 | 130.17 | 125.80 | 134.69 | 119.17 |
| 2 | 216.32 | 219.12 | 213.06 | 209.17 | 219.89 | 202.72 |
| 3 | 274.73 | 274.70 | 270.96 | 269.65 | 276.44 | 264.04 |
| 4 | 314.66 | 310.95 | 311.39 | 313.52 | 313.96 | 309.04 |
| 5 | 341.97 | 334.59 | 339.62 | 345.35 | 338.86 | 342.07 |
| 6 | 360.65 | 350.01 | 359.34 | 368.43 | 355.39 | 366.31 |
| 7 | 373.43 | - | 373.11 | 385.18 | 366.36 | 384.10 |
| 8 | 382.16 | - | 382.73 | 397.33 | 373.64 | 397.16 |
| 9 | 388.13 | - | 389.45 | 406.15 | - | 406.74 |
| 10 | - | - | - | 412.54 | - | 413.78 |
| 11 | - | - | - | 417.18 | - | 418.94 |
| 12 | - | - | - | 420.55 | - | 422.73 |

DISCUSIÓN

El intervalo de tallas registrado en ambas localidades fue similar al reportado para la misma especie en otras costas del Pacífico mexicano (Ruíz-Ramírez *et al.*, 2017; Gallardo-Cabello *et al.*, 2005), y Golfo de México (Ibáñez & Gallardo-Cabello, 1996; Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello, 2004), aunque en el presente trabajo no se registraron organismos de tallas inferiores a 200 mm LT, sin embargo, en ambas localidades se reportaron longitudes superiores a los 400 mm LT. Particularmente en el caso de BM (455 mm LT) se registraron las mayores tallas para la especie en

costas mexicanas (Ibáñez & Gallardo-Cabello, 1996; Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello, 2004; Gallardo-Cabello *et al.*, 2005; Ruíz-Ramírez *et al.*, 2017).

La ausencia de organismos juveniles en este trabajo, muy probablemente se debe a dos factores: el primero de ellos es el efecto asociado a la estrategia de la especie de permanecer los primeros años de vida dentro de sistemas lagunares o esteros hasta alcanzar tallas adecuadas para la reproducción y migrar, momento en el cual son reclutados a la pesca (Yáñez-Arancibia, 1976; Ditty & Shaw, 1996; Cabral-Solís, 1999; Quiñonez-Velázquez *et al.*, 2015); y segundo, la selectividad del arte de pesca empleado por la flota artesanal, ya que la luz de malla tiene gran influencia en la talla promedio de organismos capturados (una diferencia de 6 mm en la luz de malla, repercute en promedio más de 2 cm en talla y 52 g en peso) (Cabral-Solís, 1999, Cabral-Solís *et al.*, 2007).

El patrón estacional de la estructura de tallas que se identificó en cada localidad del presente estudio puede ser una herramienta para identificar los cambios de abundancia y eventos de reclutamiento dentro de cada bahía (Quiñonez-Velázquez & Mendoza-Guevara, 2009). En BLP los meses en los que se registró mayor abundancia y amplitud del intervalo de talla (marzo-mayo y octubre-noviembre) coinciden con los picos reproductivos y con el inicio de los pulsos de reclutamiento de juveniles (verano e invierno) dentro de la bahía (Quiñonez-Velázquez & Mendoza-Guevara, 2009). En BM los meses con las menores modas coincidieron con aquellos en los que se registró la menor actividad reproductiva durante el año (enero-febrero, septiembre y diciembre) (Salgado-Cruz *et al.*, Sometido), quizás

durante este periodo ocurra el reclutamiento de organismos jóvenes que serán aptos para reproducirse la próxima temporada.

Relación peso-longitud

En ambas localidades se identificó una relación alométrica negativa entre el peso y la longitud, cuyo valor de pendiente “b” (2.4 en BLP y 2.6 BM) se encuentra dentro del intervalo (2.39 a 3.11) reportado para la especie en otras costas mexicanas (Lucano-Ramírez & Michel-Morfín, 1997; Ibáñez, 2015). Ibáñez (2015), argumentó que valores de alometría negativa en la liseta pueden ser indicadores de que las capturas están compuestas principalmente por adultos jóvenes, ya que valores más bajos de b coinciden con muestras con especímenes de menor longitud, más jóvenes y menos robustos. En este sentido, la diferencia en el valor de b entre localidades (BM > BLP) quizás se relacione con el mayor tamaño y peso promedio de los organismos.

Determinación de la edad y descripción del crecimiento

La asignación de las marcas de crecimiento fue adecuada, hubo precisión en las lecturas (PPE_j y $CV < 10\%$) y el patrón unimodal de R_1 fue consistente para todos los grupos de edad de ambas localidades ($\overline{R}_1 = 1.9$ y $\overline{R}_1 = 1.83$ mm, BLP y BM respectivamente), por lo tanto, se asume que la determinación de la edad de la liseta en el presente estudio fue apropiada (Rocha-Olivares & Gómez-Muñoz 1993, Campana *et al.*, 1995; Morison *et al.*, 1998). El patrón estacional de los valores mensuales del MIA sugirió que en ambas localidades se presentó una periodicidad anual en la formación de las marcas de crecimiento (junio en BLP y marzo en BM)

y se determina que cada marca completamente depositada representa un año de vida de los organismos.

La gran mayoría de los estudios referentes a la edad y crecimiento de la liseta han coincidido con dicha periodicidad, incluso al asignar la edad a partir de otras estructuras duras, Álvarez (1979), en costas de Cuba con espinas; Ibáñez & Gallardo-Cabello (1996) e Ibáñez *et al.* (1999), en Veracruz con escamas y otolitos; Espino-Barr *et al.* (2005) y Gallardo-Cabello *et al.* (2005), en Colima a partir de escamas. Algunos autores, como González & Eslava (1999) señalaron que, en especies de peces tropicales, la formación de las marcas de crecimiento está relacionada con la actividad reproductiva y periodos de alimentación activa o inactiva (Botha, 1970; 1971; Bilton & Robbins, 1971).

En este sentido, quizás suceda algo similar en el presente estudio, ya que, según Reyes- Salinas *et al.* (2003) las temporadas con mayor productividad primaria (pp) durante el año dentro de BLP se presentan en marzo y octubre, estacionalidad que coincide con los valores mínimos de MIA en esta localidad (asociados a un periodo de crecimiento rápido y formación de una banda opaca). En el caso de BM sucede de la misma manera, debido a que se presenta una relación inversa entre los valores de MIA, productividad primaria y producción de materia orgánica (mayor MIA con menor pp de noviembre a marzo, y valores bajos de MIA con mayor pp y producción de materia orgánica, durante primavera-verano) (Palomares-García *et al.*, 2003; Chávez-Rosales, 2006).

A partir de la distancia promedio del núcleo a cada marca de crecimiento identificada, se detectaron diferencias entre localidades, y se determinó que en BM

cada marca de crecimiento (uno a nueve años) es depositada a una menor distancia del núcleo con respecto de BLP. Esta observación coincidió con las longitudes promedio a la edad, pero únicamente para los primeros cuatro años de vida, por lo tanto, se sugiere que la liseta en BLP presenta un mayor crecimiento durante este periodo, posterior a ello el crecimiento en BM es mayor. Quizás esta diferencia tenga relación con las características hidrológicas de cada localidad, disponibilidad de alimento y efecto de la pesca (Espino-Barr *et al.*, 2005).

En este sentido, si consideramos el comportamiento y hábitats preferidos por la liseta (Quiñonez-Velázquez & López-Olmos, 2011), es posible que las condiciones de los lugares frecuentados por organismos menores de cuatro años en BM (esteros o pequeños canales del sistema lagunar), tenga un efecto significativo en la tasa de crecimiento durante el periodo de estancia, ya que estos sitios (generalmente someros) presentan temperatura y salinidad más elevadas que en las partes profundas del complejo lagunar (Álvarez Borrego *et al.*, 1975), esto puede significar mayor stress fisiológico y disminuir la tasa de crecimiento por fenómenos de osmorregulación (Yáñez-Arancibia, 1976).

En el presente estudio se identificaron organismos de hasta 9 años en BLP y 12 en BM; sin embargo, en literatura referente a la liseta no se han reportado organismos mayores a ocho años, a pesar de que los estimados de longevidad ($A_{95\%}$) superen los 10 años en la mayoría de los casos (Ramos-Cruz, 1985; Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello, 1996; Gallardo-Cabello *et al.*, 2005; Espino-Barr *et al.*, 2013). Es probable que dicha diferencia pueda estar relacionada con el efecto que tiene la pesca en la estructura de talla/edad de una población, tal como lo señalan

Lagler *et al.* (1977), quienes indican que la baja abundancia de organismos con edad avanzada en la estructura de la población es debido a una mayor mortalidad acumulada en comparación con organismos más jóvenes, ya que la pesca es el principal factor que disminuye la abundancia de organismos grandes; incluso se ha reportado que un 75% de la mortalidad total de organismos entre dos y cinco años de *Mugil curema*, se debe a efecto de la pesca (Cabral-Solís *et al.*, 2007).

De los modelos evaluados para describir el crecimiento individual de la liseta, el modelo de von Bertalanffy presentó el menor valor de AIC_i y el mayor soporte estadístico, resultando el más adecuado para describir la variación de los datos de edad-talla en ambas localidades, sin embargo, el modelo de Richards también fue estadísticamente válido ($\Delta_i = 1.85$ en BLP y $\Delta_i = 2.64$ BM). A pesar de que anteriormente no se había utilizado un enfoque multimodelo para la descripción del crecimiento de la liseta, la mayoría de los autores coinciden en emplear el modelo de von Bertalanffy para ello (Álvarez, 1981; Ibáñez & Gallardo-Cabello, 1996; Ibáñez *et al.*, 1999; Cabral-Solís, 1999; Espino-Barr *et al.*, 2005), a excepción de Quiñonez-Velázquez & López-Olmos (2011), quienes utilizaron el modelo de Gompertz para describir el crecimiento de organismos juveniles de liseta. Se ha demostrado en el presente y otros estudios (Ruíz-Domínguez & Quiñonez-Velázquez, 2018) que el modelo de von Bertalanffy es el más adecuado para describir el crecimiento individual de varias especies de teleósteos marinos, sin embargo, también es importante resaltar la utilidad de otros modelos que pueden ser considerados para estimaciones más precisa de los parámetros de crecimiento, con la finalidad de

evaluar su credibilidad biológica y estadística en la descripción del crecimiento, y maximizar el potencial de los datos (Cailliet *et al.*, 2006).

A partir de las diferencias en el crecimiento, peso y talla entre sexos, se sugiere que las hembras de ambas localidades son capaces de alcanzar proporciones corporales y edades superiores a las de los machos, sin embargo, los machos alcanzan su longitud asintótica con mayor rapidez que las hembras (identificado por un valor del parámetro k mayor en machos (Ibáñez & Gallardo-Cabello, 1996; Ibáñez *et al.*, 1999; Espino-Barr *et al.*, 2005; Gallardo-Cabello *et al.*, 2005).

7.2.1 CAPÍTULO 2.1

DETERMINACIÓN DE LA EDAD Y DESCRIPCIÓN DEL CRECIMIENTO DE LA LISA RAYADA *Mugil cephalus* (PERCIFORMES: MUGILIDAE) EN DOS ZONAS DE BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO.

RESUMEN

La información referente a la estructura y dinámica de poblaciones explotadas es clave para un manejo adecuado de cualquier pesquería. Parte fundamental de este conocimiento es la determinación de la edad y la descripción del crecimiento individual. En México, la lisa rayada *Mugil cephalus* es uno de los 22 recursos más importantes para la pesca artesanal, su carne y gónadas se consumen con frecuencia. El objetivo del presente trabajo fue determinar la edad y describir el crecimiento individual de la lisa rayada en dos localidades de BCS, Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). Durante 2010 a 2013 se examinaron 503 organismos en BLP y 306 en BM, se analizó la estructura de tallas y la relación P-LT. A partir de 791 pares de otolitos (486 en BLP y 305 en BM) se asignó la edad. Para la descripción del crecimiento individual se evaluaron cinco modelos (Gompertz, Logístico, Richard, Shnute y von Bertalanffy) mediante el criterio de información de Akaike. Los peces de BM fueron más grandes y pesados que en BLP. En ambas localidades las hembras (H) fueron más abundantes que los machos (54 % en BLP y 56% BM). No se detectaron diferencias significativas en la talla entre sexos, sin embargo, las H alcanzan un promedio en peso mayor que los M. Se detectó alometría negativa en BLP ($b = 2.85$) e isometría en BM ($b = 3.1$), sin diferencias significativas entre sexos en ningún caso. Se identificaron hasta 13 grupos de edad en ambas zonas (2 a 14 años en BLP y 3 a 15 en BM). El modelo más adecuado para describir el crecimiento en ambas zonas fue von Bertalanffy, sin embargo, el modelo de Richard también presentó un soporte estadístico alto.

Las estimaciones de los parámetros de crecimiento fueron $L_{\infty} = 469.7$, $k = 0.319$ y $t_0 = -0.13$ en BLP y $L_{\infty} = 538.4$, $k = 0.233$ y $t_0 = -0.049$ en BM.

Palabras clave: otolitos, modelo de von Bertalanffy, alometría negativa, isometría, Bahía de La Paz, Bahía Magdalena.

INTRODUCCIÓN

La información referente a la estructura y dinámica de poblaciones explotadas es clave para un manejo adecuado de cualquier pesquería (Salgado-Ugarte *et al.*, 2005). Parte fundamental de ello es la determinación de la edad y la descripción del crecimiento individual (Everhart & Youngs, 1981). Actualmente en peces, el método empleado con mayor frecuencia para determinar la edad es la interpretación y conteo de marcas de crecimiento a partir de estructuras duras (Weatherley & Gill, 1987). Dichas marcas son el resultado de diferencias en la composición química de las estructuras duras, debido a períodos alternados de rápido y lento crecimiento, que dependen de factores ambientales e internos (Tesch, 1978; Granado, 1996).

El análisis del crecimiento individual en peces se ha abordado a partir modelos que describen la relación del incremento en talla o peso en función del tiempo (edad) (Salgado-Ugarte *et al.*, 2005). El modelo más usado para describir el crecimiento en peces marinos ha sido von Bertalanffy (Katsanevakis & Maravelias, 2008), debido a que se ajusta fácilmente a los datos observados de crecimiento y puede integrarse a otros modelos de evaluación de poblaciones (Everhart & Young, 1981). Sin embargo, algunos autores como Moreau (1987), han comprobado que, a causa de

los cambios en la historia de vida de los organismos, en la presión pesquera y en el muestreo, el modelo de von Bertalanffy no siempre se ajusta de manera adecuada a la tendencia de los datos. A partir de lo cual, se sugiere emplear un enfoque multimodelo para describir el crecimiento con mayor precisión y maximizar el potencial de los datos (Burnham & Anderson, 2002).

La lisa rayada *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758 es una especie cosmopolita que se encuentra en aguas costeras tropicales, subtropicales y templadas, principalmente entre las latitudes 42° N y 42° S (Thomson, 1966). En el Pacífico oriental se distribuye de California a Chile, incluido el Golfo de California y las Islas Galápagos (Harrison, 1995), y en el Atlántico occidental de Nueva Escocia a Argentina, incluido el Golfo de México (Harrison, 2002). Whitfield *et al.* (2012) sugieren que *M. cephalus* puede considerarse como un complejo de especies euritópicas, y podría usarse como un marcador biológico en los niveles de salud de los diferentes ecosistemas donde habita.

En México, la lisa rayada es frecuentemente capturada para el consumo de carne y gónadas, en algunos casos los juveniles son utilizados como carnada para capturar otras especies (Espino-Barr *et al.*, 2016). Actualmente sus volúmenes de captura han superado las 12,000 t anuales, ubicándola en el lugar 22 en la pesca artesanal mexicana (SAGARPA, 2015). En el caso del litoral mexicano, se han realizado algunos estudios sobre la pesquería y aspectos biológicos de la especie (Márquez-Millán, 1974; García, 1980; Díaz-Pardo & Hernández-Vázquez, 1980; Romero & Castro, 1983; Pérez-García & Ibáñez-Aguirre, 1992; Ibáñez-Aguirre & Leonart, 1996; Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello, 1996a; Sánchez-Rueda *et al.*,

1997; Briones-Ávila, 1992,1998; Ibáñez & Gallardo-Cabello, 2004; Ramos-Santiago *et al.*, 2010; Gallardo-Cabello *et al.*, 2012; Espino-Barr *et al.*, 2015; Espino-Barr *et al.*, 2016; Colín *et al.*, 2020).

Sin embargo, la mayoría de estos trabajos se han llevado a cabo en Tamaulipas y Veracruz en el caso del Golfo de México, y Sinaloa, Nayarit, Oaxaca, Colima y Jalisco, en el Pacífico. A pesar de que Baja California Sur se encuentra entre los tres primeros lugares del Pacífico mexicano en cuanto a volúmenes de captura de lisa rayada; a la fecha, no se han realizado estudios referentes a poblaciones de esta zona. El presente trabajo tiene como objetivo analizar la estructura de tallas, el tipo de crecimiento, determinar la edad y describir el crecimiento individual de la lisa rayada en dos localidades de BCS (Bahía de La Paz y Bahía Magdalena), y evaluar las diferencias entre estas.

MATERIALES Y MÉTODOS

De 2010 a 2013 se recolectaron 503 organismos de lisa rayada en Bahía de La Paz (BLP) (24°1'-24°8'N y 110°2'-110°8'O) y 306 Bahía Magdalena (BM) (24°15'-25°20'N y 111°30'-112°15'O), Baja California Sur, México. Cada mes, fueron seleccionados hasta 40 organismos, buscando la mejor representación de la estructura de tallas. La identificación a nivel de especie se realizó con base en el trabajo de Ibáñez & Gallardo-Cabello (2005). A cada uno se le registró, la longitud total (LT± 0.1 cm), peso total y eviscerado (PT y PE, respectivamente ± 0.1 g), se extrajeron las gónadas, se determinó el sexo y estadio de madurez a partir de la clasificación de Salgado-Cruz *et al.* (Sometido) en un estudio previo sobre la

biología reproductiva de la especie. Para la estimación de la edad se extrajo el par de otolitos sagitta y se conservaron en seco hasta su observación.

Estructura de tallas y relación PT-LT

Se analizó la estructura de tallas y pesos por mes, agrupando los organismos en intervalos de 10 mm y 50 g. Las diferencias entre sexos y localidades se evaluaron mediante una prueba Kolmogorov-Smirnov. El tipo de crecimiento se evaluó a partir de la relación peso-longitud (PT-LT) mediante la ecuación potencial $PT = a * LT^b$, donde PT es el peso total estimado, LT la longitud total del organismo, a y b las constantes de la ecuación. Posteriormente se comprobó la hipótesis de isometría ($b = 3$) mediante una prueba t (Pauly & Munro, 1984). Las diferencias entre sexos se determinaron mediante un análisis de covarianza (ANCOVA).

Determinación de edad

Se examinaron un total de 791 pares de otolitos (486 en BLP y 305 en BM). La asignación de las marcas de crecimiento fue hecha por dos lectores de manera independiente (Campana & Thorrold, 2001). Donde cada lector contó el número de marcas de crecimiento por otolito en dos ocasiones, cuya precisión individual y entre lectores se evaluó mediante el porcentaje promedio de error (PPE) propuesto por Beamish & Fournier (1981) y el coeficiente de variación (CV) por Chang (1982):

$$PPE_j = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \left[\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{X_{ij} - X_j}{X_j} \right] * 100, \quad (19)$$

$$CV = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \frac{\sqrt{\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)^2}{R-1}}}{X_j} * 100, \quad (20)$$

Donde: N = Número de organismos a los que se les determinó la edad, R = Número de lecturas por otolito, X_{ij} = i -ésima lectura del j -ésimo otolito y X_j = Promedio del número de marcas de crecimiento para el j -ésimo otolito.

En ambos casos, valores < 10% son considerados adecuados (Morison *et al.*, 1998). La consistencia de la asignación de la primera marca de crecimiento se determinó mediante la distribución de frecuencias de radio, del núcleo a la primera marca de crecimiento (R1) para todos los organismos de cada localidad (Rocha-Olivares & Gómez-Muñoz, 1993; García-Contreras *et al.*, 2009). La periodicidad en la formación de las marcas de crecimiento se identificó mediante el análisis del Incremento Marginal (MIA) (Lai & Liu, 1979):

$$MIA = \frac{R-r_n}{r_n-r_{n-1}}, \quad (21)$$

Donde: R = Radio del otolito, r_n = Distancia del núcleo del otolito a la última marca de crecimiento observada y r_{n-1} = Distancia del núcleo a la penúltima marca de crecimiento observada.

A partir de valores bajos del MIA se interpreta el comienzo del depósito de una banda opaca, mientras que para valores altos la culminación de formación de una banda hialina. Las diferencias entre los promedios mensuales del MIA se evaluaron a partir de un ANOVA. La longevidad ($A_{95\%}$) se estimó para la especie y por sexos a partir de la ecuación de Taylor (1958).

Descripción del crecimiento individual

Para describir el crecimiento individual se evaluaron cinco modelos: von Bertalanffy, Gompertz, Logístico, Richards y Shnute (Ruíz-Domínguez & Quiñonez-Velázquez, 2018). La estimación de los parámetros de los modelos se realizó maximizando el negativo del logaritmo de verosimilitud mediante el algoritmo de búsqueda directa Gauss-Newton. Los intervalos de confianza al 95% de los parámetros se estimaron a partir de los perfiles de verosimilitud suponiendo una distribución X^2 (Polacheck *et al.*, 1993).

La selección del modelo más adecuado y su veracidad se basó en el criterio de información de Akaike (AIC_i): $AIC_i = 2LL + 2K$, donde LL es el valor de la verosimilitud obtenida en cada ajuste y K el número de parámetros del modelo. Para identificar el soporte estadístico de cada modelo se estimaron las diferencias de AIC_i ($\Delta_i = AIC_i - AIC_{imin}$). Modelos cuyo valor es $\Delta_i > 10$ no tienen soporte estadístico y deben ser omitidos del análisis, aquellos entre $4 < \Delta_i < 7$ un soporte medio, y con $\Delta_i < 2$ tienen un soporte alto (Burnham & Anderson, 2002). La credibilidad de cada modelo se evaluó mediante el peso de AIC (w_i) a partir de la ecuación propuesta por Burnham & Anderson (2002):

$$w_i = \frac{\exp(-0.5\Delta_i)}{\sum_{k=1}^5 \exp(-0.5\Delta_k)}, \quad (22)$$

Para evitar influir negativamente la estimación del coeficiente de crecimiento, se utilizaron longitudes retrocalculadas en los grupos de edad ausentes (juveniles). Dichas estimaciones se realizaron a partir de la ecuación de Fraser-Lee (Araya & Cubillos, 2006):

$$L_i = a + (L_c - a) * \left(\frac{r_i}{R}\right), \quad (23)$$

Donde: L_i = Longitud retrocalculada a la marca de crecimiento i , L_c = Longitud del organismo al momento de su captura, a = Parámetro del modelo, r_i = Distancia del núcleo al anillo i y R = Radio del otolito al momento de captura.

Como valor del parámetro a , se utilizó la talla de eclosión (2.4 mm LT) de *Mugil cephalus* reportada por la FAO (2020), para reducir el sesgo en la estimación del intercepto de la relación tamaño del otolito-peíz (Araya & Cubillos, 2006).

RESULTADOS

Estructura de tallas y relación PT-LT

En el total de organismos examinados, la talla varió entre 229 y 490 mm en BLP y 269 y 527 mm de LT en BM, y el peso entre 138.2 y 1008 g y 155.7 y 1424.7 g PT respectivamente. Los peces de BM fueron en promedio más grandes y pesados que en BLP ($p < 0.05$) (Tabla 10), y en ambas localidades las hembras (H) conformaron la mayor parte de la muestra (54 % en BLP y 56% BM). En ningún caso se detectaron diferencias significativas en talla entre sexos ($p > 0.05$). En cuanto a peso, las hembras resultaron en promedio más pesadas que los machos ($p < 0.05$) (Tabla 9).

Tabla 9. Composición de la muestra de *Mugil cephalus* y biometrías promedio por localidad. N: tamaño de muestra, H: hembras, M: machos, I: indeterminados. El % es referente a la muestra total.

| <i>Mugil cephalus</i> | Bahía de La Paz (BLP) | | | | Bahía Magdalena (BM) | | | |
|-----------------------|-----------------------|------------|------------|------------|----------------------|------------|-----------|-----------|
| | Total | H | M | I | Total | H | M | I |
| n | 503 | 272 (54 %) | 102 (20 %) | 129 (26 %) | 306 | 172 (56 %) | 70 (23 %) | 64 (21 %) |
| LT promedio (mm) | 332.9 | 335.5 | 345 | 317.8 | 390.4 | 402.3 | 394.5 | 353.9 |
| PT promedio (g) | 348.7 | 355.4 | 403.2 | 291.4 | 569 | 622.4 | 588.7 | 403.8 |

La estructura de tallas y pesos en BLP, mostró dos grupos modales bien definidos para ambos sexos. Las mayores frecuencias de machos en BLP ($n > 6$) se presentaron entre los 305 y los 355 mm de LT, y 245 y 295 g de PT; las hembras ($n > 35$) entre los 315 y 345 mm de LT y 295 y 395 g de PT (Fig. 30). En BM la estructura de tallas mostró tres grupos modales bien definidos para ambos sexos. Las mayores frecuencias de machos ($n > 5$) fueron en los intervalos de 365 a 395, 415 y 435 mm de LT, y peso de 575 a 625 y 825 a 875 g PT; en hembras ($n > 10$) de 335 a 355 y de 425 a 445 mm de LT, y peso de 325 a 375, y de 575 a 725 g de PT (Fig. 31). Se detectaron diferencias significativas en la distribución mensual de la talla promedio durante un año tipo en ambas localidades.

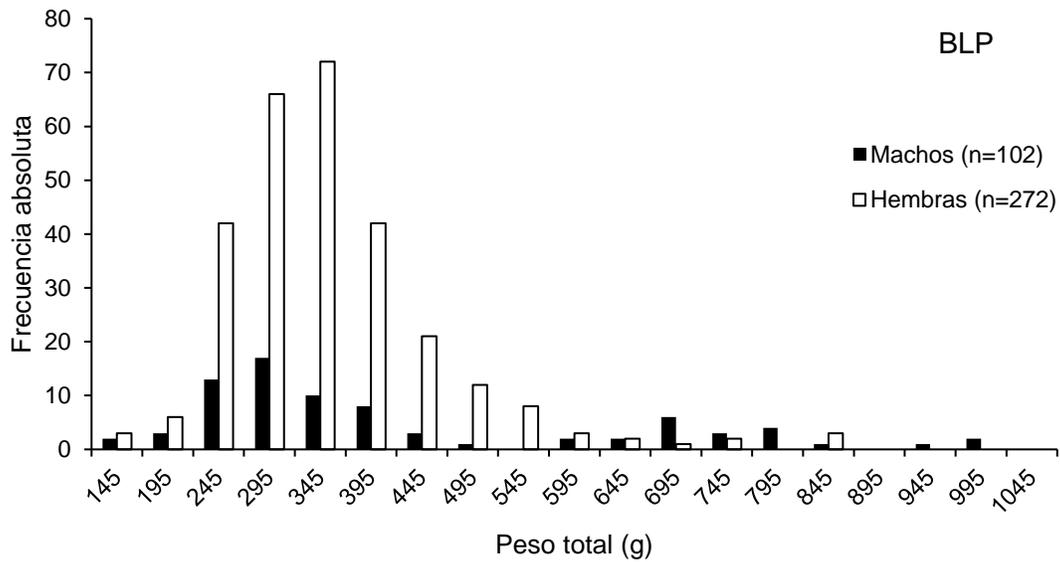
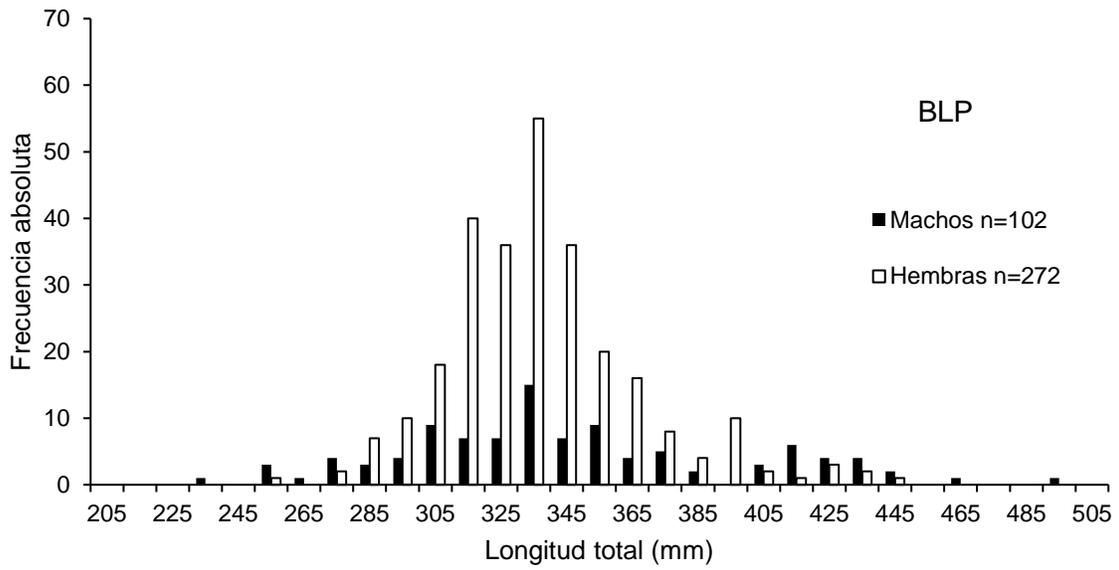


Figura 30. Frecuencia de tallas y pesos por sexos de *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) durante 2010 a 2013.

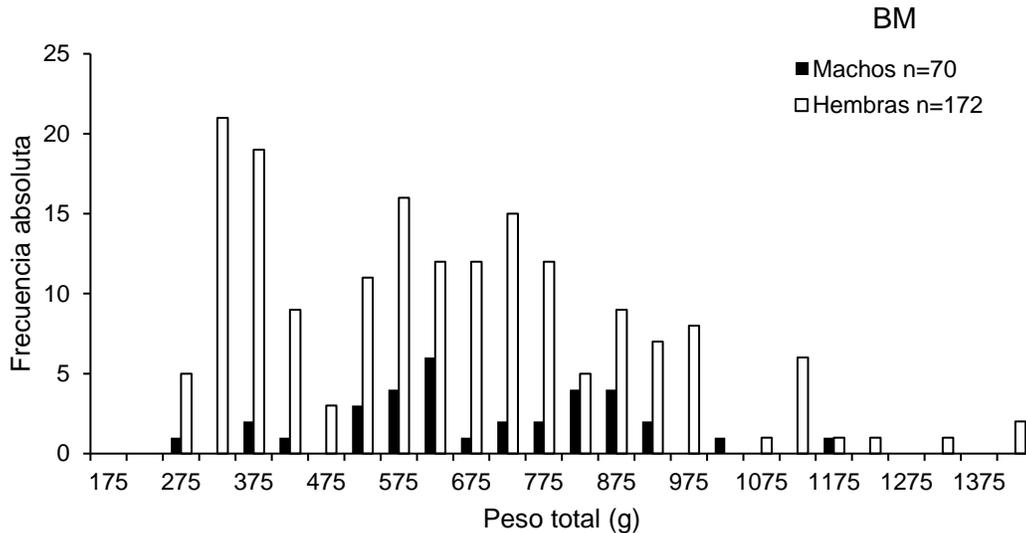
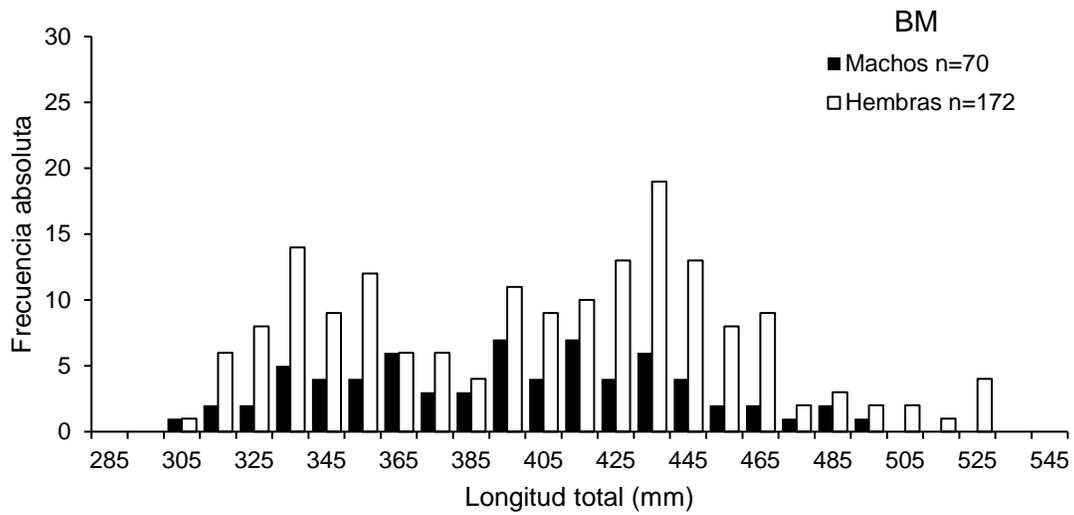


Figura 31. Frecuencia de tallas y pesos por sexos de *Mugil cephalus* en Bahía Magdalena (BM) durante 2010 a 2013.

En BLP ($F_{11,491} = 38, p < 0.05$), se observó un patrón en el cual los organismos de mayor talla son capturados durante los últimos tres meses del año y los de menor talla durante mayo, febrero y septiembre. En BM ($F_{9,296} = 30.1, p < 0.05$), las mayores tallas se registraron durante marzo y octubre, las menores en abril y febrero (Fig. 32).

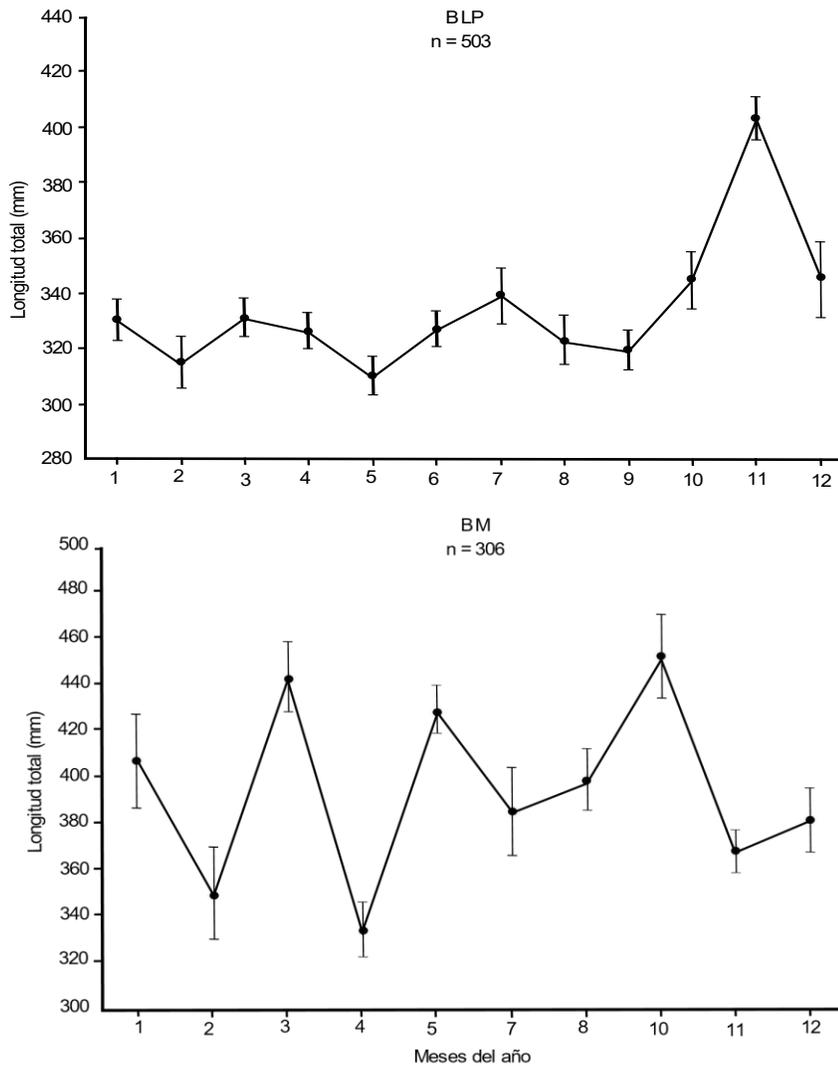


Figura 32. Longitud mensual promedio durante un año tipo (2010-2013) de la lisa rayada *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). Marcador: media, bigotes: intervalos de confianza al 95 %.

Se identificó una alta correspondencia de tipo potencial entre el PT y la LT en ambos sitios de estudio ($R^2 > 0.9$). Se detectaron diferencias significativas en el tipo de crecimiento entre localidades ($F_{1, 582} = 24, p < 0.05$), alometría negativa (mayor incremento en longitud que en peso) en BLP ($b = 2.85$) e isometría (incremento

proporcional en longitud y peso) en BM ($b = 3.1$) (Fig. 33), en ningún caso se detectaron diferencias significativas entre sexos ($F_{1, 382} = 3.170$, $p > 0.05$ y $F_{1, 242} = 0.170$, $p > 0.05$, respectivamente).

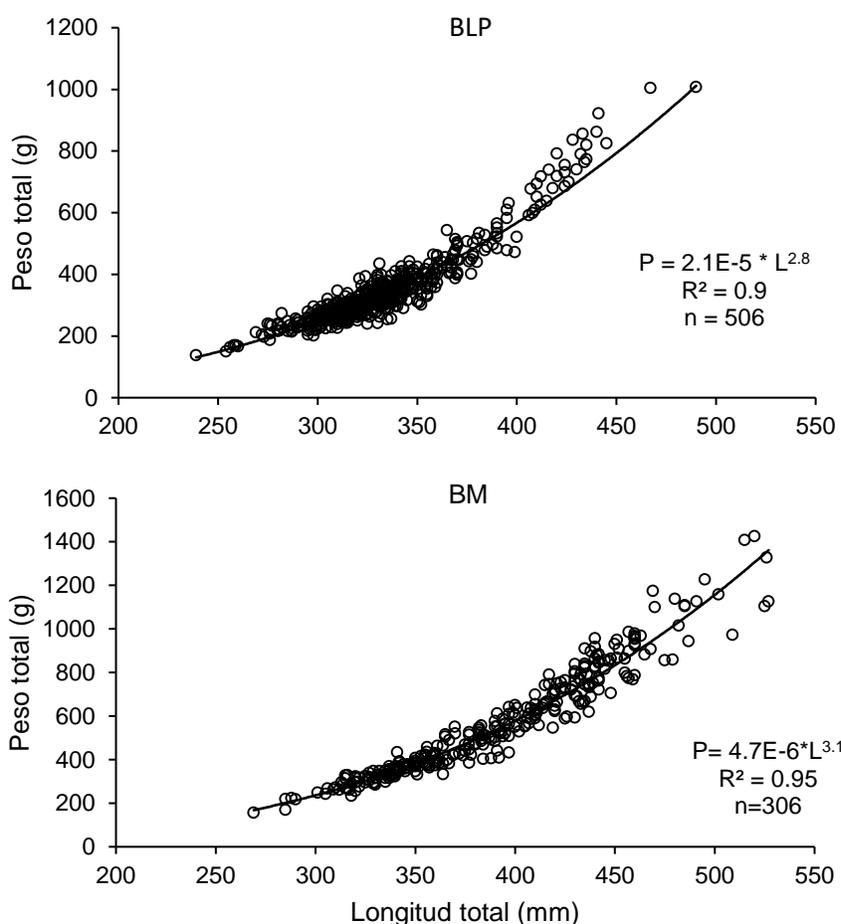


Figura 33. Relación Peso-Longitud de la lisa rayada *Mugil cephalus* en cada localidad. BLP: Bahía de La Paz y BM: Bahía Magdalena.

Determinación de la edad

La precisión de las lecturas de marcas de crecimiento por lector y entre lectores fue adecuada en ambas localidades ($PPE_j = 0.74\%$, $CV = 1.04$ en BLP y $PPE_j = 0.75\%$, $CV = 1.05$ en BM), y la asignación de la primera marca de crecimiento fue

consistente, evidenciada por un patrón unimodal en la frecuencia de R_1 , con intervalos de 1.6 a 2.3 y de 1.6 a 2.1 mm BLP y BM, respectivamente (Fig. 34). Se identificaron diferencias significativas entre localidades en el valor promedio del radio a cada marca de crecimiento asignada ($p < 0.05$).

En BM, las primeras diez marcas de crecimiento se encuentran a menor distancia del núcleo que en BLP, a partir de la onceava marca sucede lo contrario (Tabla 10). El promedio mensual de los valores del MIA presentó diferencias significativas en ambas localidades ($F_{1,11} = 2.29$, $p = 0.009$ en BLP, y $F_{1,9} = 4.53$, $p = 0.0003$ en BM). En ambos casos el patrón sugiere una periodicidad anual en la formación de la marca de crecimiento, que se deposita en junio-agosto y julio-octubre, respectivamente (Fig. 35). Se identificaron hasta 13 grupos de edad en ambas localidades, de dos a 14 años en BLP y de tres a 15 años en BM, los grupos mejor representados fueron el tres y cuatro (76 % de la muestra total) en BLP y del cuatro al seis (37 % de la muestra total) en BM (Fig. 36).

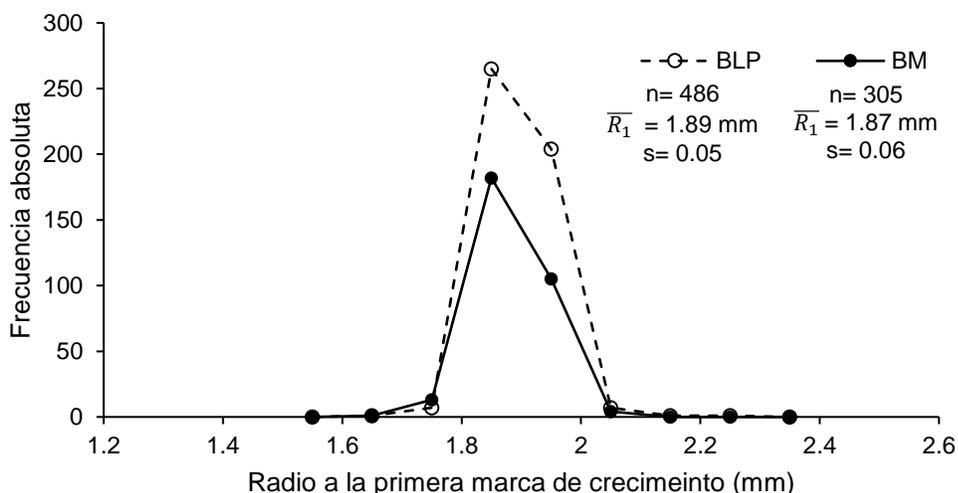


Figura 34. Distribución de frecuencias de radio a la primera marca de crecimiento (R_1) de la lisa rayada *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). \bar{R}_1 : radio promedio a la primera marca de crecimiento.

Tabla 10. Longitudes medias (milímetros) del núcleo a cada marca de crecimiento (inicio de una banda opaca o de crecimiento rápido) de los otolitos de *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz y Bahía Magdalena, BCS. s: desviación estándar; n: tamaño de muestra; *: significancia estadística ($p < 0.05$).

| Marca de crecimiento | Bahía de La Paz (BLP) | | | significancia | Bahía Magdalena (BM) | | |
|----------------------|-----------------------|-----|------|---------------|----------------------|-----|------|
| | Distancia | n | s | | Distancia | n | s |
| 1 | 1.89 | 486 | 0.05 | | 1.87 | 305 | 0.06 |
| 2 | 2.75 | 486 | 0.18 | * | 2.56 | 305 | 0.19 |
| 3 | 3.31 | 481 | 0.21 | * | 3.05 | 305 | 0.26 |
| 4 | 3.73 | 437 | 0.21 | * | 3.45 | 300 | 0.29 |
| 5 | 4.01 | 264 | 0.2 | * | 3.77 | 274 | 0.3 |
| 6 | 4.22 | 118 | 0.2 | * | 4.03 | 225 | 0.27 |
| 7 | 4.42 | 59 | 0.21 | * | 4.29 | 180 | 0.24 |
| 8 | 4.70 | 37 | 0.25 | * | 4.54 | 152 | 0.26 |
| 9 | 4.88 | 23 | 0.28 | * | 4.8 | 105 | 0.29 |
| 10 | 5.14 | 13 | 0.27 | * | 5.13 | 56 | 0.33 |
| 11 | 5.41 | 4 | 0.22 | * | 5.5 | 28 | 0.31 |
| 12 | 5.74 | 2 | 0.07 | * | 5.81 | 13 | 0.25 |
| 13 | 5.82 | 1 | - | - | 5.93 | 7 | 0.09 |
| 14 | 5.9 | 1 | - | - | 6.14 | 4 | 0.18 |
| 15 | - | 0 | - | - | 6.35 | 1 | - |

A partir de los resultados del criterio de información de Akaike, los modelos de Gompertz, Logístico y Schnute no presentaron un soporte estadístico ($\Delta_i > 4$) para describir la relación entre los datos edad-talla de la lisa rayada *Mugil cephalus* en ambas localidades, únicamente los modelos de von Bertalanffy y Richard fueron adecuados. En BLP en modelo de von Bertalanffy presentó un soporte estadístico alto ($\Delta_i < 2$) y el de Richard moderado ($\Delta_i > 2$), en BM los dos modelos presentaron un soporte estadístico alto ($\Delta_i < 2$), el más adecuado fue von Bertalanffy (Tabla 11).

Se estimó el valor ponderado de L_∞ que sustituye al estimador de dicho parámetro del modelo de von Bertalanffy y se generó el modelo de crecimiento promedio por localidad: $L_\infty = 469.7$, $k = 0.319$ y $t_0 = -0.13$ en BLP y $L_\infty = 538.4$, $k = 0.233$

y $t_0 = -0.049$ en BM (Fig. 37). Se detectaron diferencias significativas ($F_{1, 795} = 34.96$, $p < 0.05$) entre localidades en las estimaciones de los parámetros del modelo promedio que describe el crecimiento individual de la lisa rayada. Los intervalos de confianza al 95 % de los estimadores de los parámetros del modelo fueron: $L_\infty = 472.3/462.8$, $k = 0.31/0.324$ y $t_0 = -0.23/0.04$ en BLP, y $L_\infty = 534.6/543.6$, $k = 0.23/0.237$ y $t_0 = -0.167/0.018$ en BM.

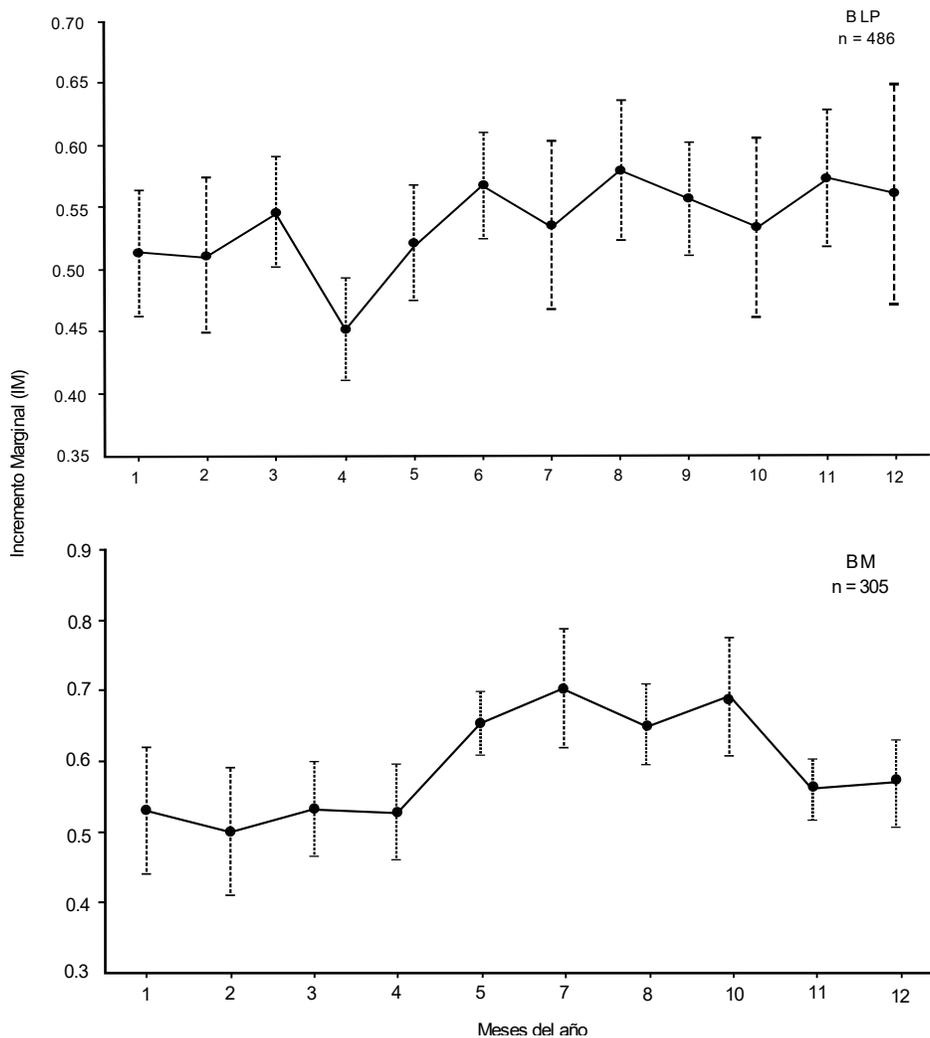


Figura 35. Patrón de los valores mensuales promedio de Incremento Marginal durante un año tipo de la lisa rayada *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM), BCS. Marcador: media, bigotes: intervalos de confianza al 95 %.

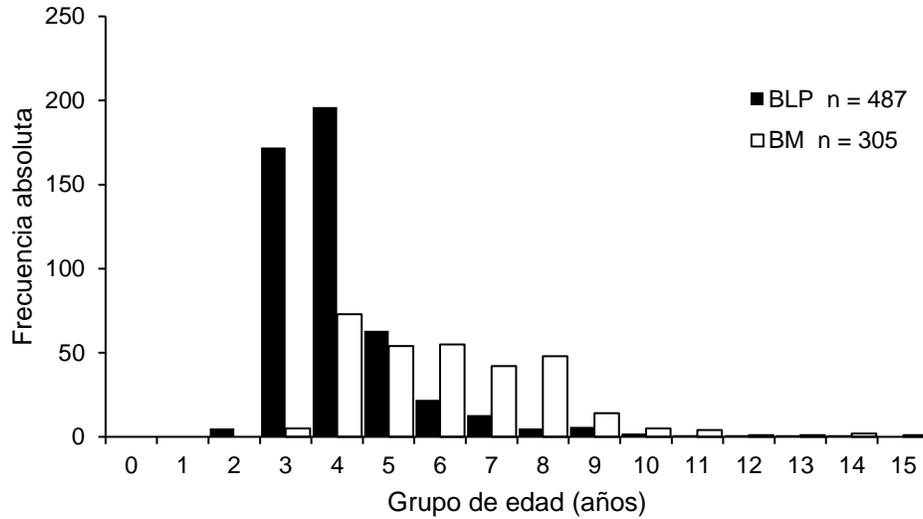


Figura 36. Importancia relativa de los grupos de edad en la captura de la pesca artesanal de la lisa rayada *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).

Tabla 11. Valores de los parámetros de crecimiento individual por cada modelo evaluado de la lisa rayada *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). Donde t_0 es la edad en el punto de inflexión para los modelos Gompertz y Logístico, y edad a la longitud cero en von Bertalanffy, Richard y Schnute; k , coeficiente de crecimiento; L_∞ , longitud asintótica; m , parámetro adimensional; a , tasa de crecimiento relativa; b , constante inherente de la tasa de crecimiento; $Y1$ y $Y2$, longitud a la edad mínima y máxima observada, respectivamente; AIC , Criterio de Información de Akaike y Δ_i , diferencia de Akaike.

| Modelo | t_0 | k | L_∞ | m | a | $Y1$ | $Y2$ | b | AIC | Δ_i |
|-----------------|-------|-------|------------|--------------|------|--------|--------|-------|--------|------------|
| BLP | | | | | | | | | | |
| von Bertalanffy | -0.13 | 0.32 | 468.7 | | | | | | 94.3 | 0 |
| Gompertz | 0.45 | 0.34 | 448.7 | | | | | | 99.25 | 3.95 |
| Logístico | 2.3 | 0.34 | 477.9 | | | | | | 104.1 | 9.8 |
| Richard | -0.05 | 0.3 | 471.8 | $7.5 E^{-7}$ | | | | | 96.9 | 2.6 |
| Schnute | -0.05 | | 488.5 | | 0.32 | 229.05 | 467.35 | 0.99 | 102.2 | 7.9 |
| BM | | | | | | | | | | |
| von Bertalanffy | -0.07 | 0.233 | 544.3 | | | | | | 96.23 | 0 |
| Gompertz | 1.42 | 0.27 | 551 | | | | | | 102.36 | 6.13 |
| Logístico | 2.74 | 0.33 | 543 | | | | | | 100.77 | 4.54 |
| Richard | -0.09 | 0.25 | 512.4 | $8.4 E^{-3}$ | | | | | 98.12 | 1.89 |
| Schnute | -0.4 | | 590.77 | | 0.21 | 269.42 | 527.35 | 0.981 | 102.86 | 6.63 |

Se detectaron diferencias significativas entre sexos en las estimaciones de los parámetros de crecimiento y en las longitudes promedio a la edad en ambas localidades ($F_{1,360} = 31.6$, $p < 0.05$, en BLP y $F_{1,247} = 7.18$, $p < 0.05$ en BM) (Tabla 12). La longevidad estimada para la especie en BLP fue de $A_{95\%} = 17.5$ años, para hembras 15.74 años y machos 14.1 años. En BM la $A_{95\%}$ para la especie fue de 19.9 años, en hembras 17.6 y machos 15.7.

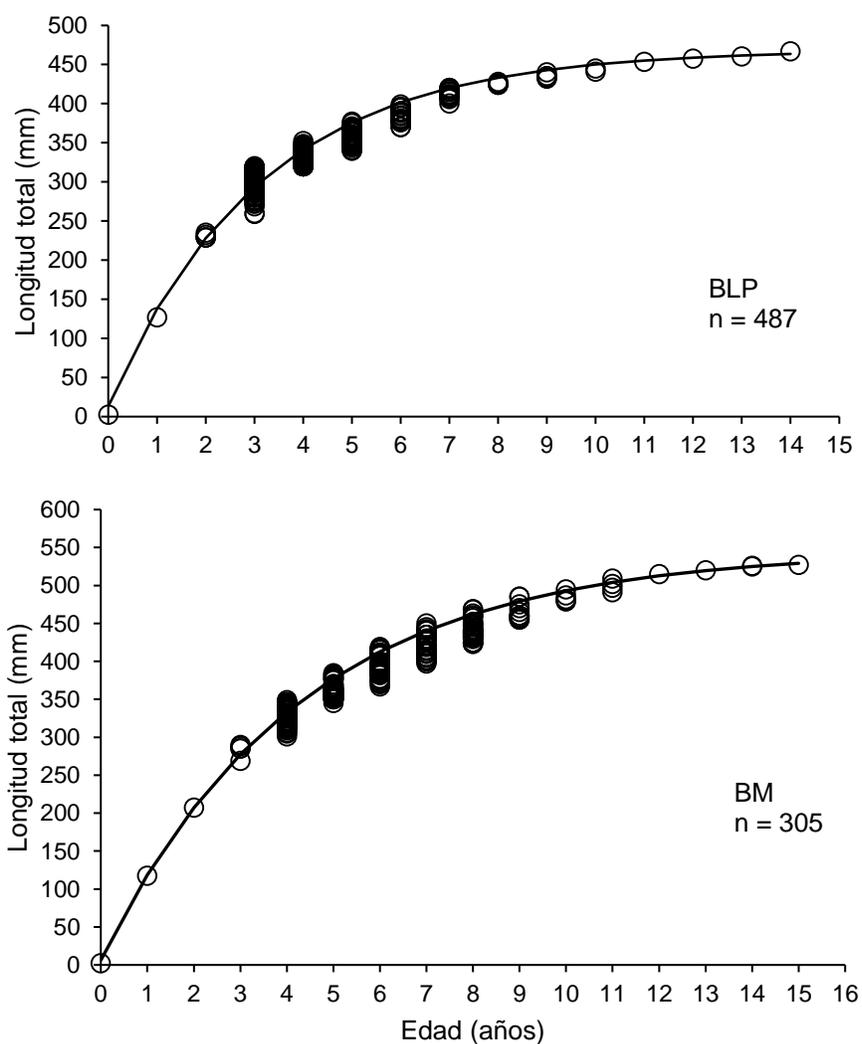


Figura 37. Curvas a partir del modelo promedio para describir el crecimiento individual de la lisa rayada *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).

Tabla 12. Longitudes medias (mm) a la edad de la lisa rayada *Mugil cephalus*, estimadas a partir del modelo de von Bertalanffy en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM), BCS. H: hembras, M: machos, *: significancia estadística entre machos y hembras. PI: proporción de L_{∞} .

| Grupos de edad (años) | Bahía de La Paz | | | | Bahía Magdalena | | | |
|--------------------------|-----------------|----------|---------|-------|-----------------|----------|---------|-------|
| | H | M | Especie | PI % | H | M | Especie | PI % |
| 0 | 4.10 | 19.02 * | 18.966 | 0.040 | 0.48 | 1.16 * | 9.31 | 0.017 |
| 1 | 136.91 | 140.01 * | 141.3 | 0.262 | 109.13 | 116.11 * | 120.66 | 0.204 |
| 2 | 230.65 | 228.23 * | 230.23 | 0.190 | 196.32 | 205.78 * | 208.83 | 0.162 |
| 3 | 296.82 | 292.54 * | 294.87 | 0.138 | 266.29 | 275.72 * | 278.66 | 0.128 |
| 4 | 343.53 | 339.43 * | 341.85 | 0.1 | 322.45 | 330.28 * | 333.95 | 0.101 |
| 5 | 376.50 | 373.61 * | 376.01 | 0.073 | 367.51 | 372.84 * | 377.74 | 0.080 |
| 6 | 399.78 | 398.53 | 400.83 | 0.053 | 403.68 | 406.04 * | 412.42 | 0.064 |
| 7 | 416.21 | 416.70 | 418.87 | 0.038 | 432.70 | 431.93 | 439.88 | 0.050 |
| 8 | 429.95 | 427.8 * | 431.99 | 0.028 | 456 | 452.13 * | 461.62 | 0.040 |
| 9 | 439.61 | 435.99 * | 441.52 | 0.020 | 474.69 | 467.89 * | 478.84 | 0.031 |
| 10 | 446.76 | 441.76 * | 448.45 | 0.014 | 489.69 | 480.18 * | 492.48 | 0.025 |
| 11 | - | - | 453.49 | 0.010 | 501.73 | 489.77 * | 503.28 | 0.019 |
| 12 | - | - | 457.15 | 0.007 | 511.39 | 497.25 * | 511.83 | 0.015 |
| 13 | - | - | 459.81 | 0.005 | 519.14 | - | 518.60 | 0.012 |
| 14 | - | 460.24 | 461.75 | 0.004 | 525.36 | - | 523.96 | 0.009 |
| 15 | - | - | - | - | 530.36 | - | 528.21 | 0.007 |

DISCUSIÓN

El valor del índice de la relación peso-longitud en BLP del presente estudio ($b=2.8$) fue similar al reportado por Ibáñez-Aguirre *et al.* (1999) ($b=2.8$) en Tamiahua, Veracruz. Sin embargo, difieren del obtenido para BM en este estudio ($b=3.1$) y en costas de Colima y Jalisco ($b=2.95$) reportado por Espino-Barr *et al.* (2015). Según el patrón de los valores de b y el tipo de crecimiento observado en el presente trabajo (isométrico en BM y alométrico negativo en BLP), se sugiere que *M. cephalus* podría presentar una tendencia a mejorar su condición corporal (pesos

mayores) en aguas frías o templadas (Ibáñez, 2015); tal como se ha descrito en otras costas del Atlántico, donde valores más altos de b , son propios de estudios realizados en latitudes más alejadas del ecuador y aguas menos cálidas (Andreu-Soler *et al.*, 2006; Ibáñez, 2015).

El análisis del MIA mostró que cada año se forma una marca de crecimiento en ambas localidades (junio-agosto y julio-octubre BLP y BM, respectivamente) validando la estimación de la edad en función del número de marcas de crecimiento en los otolitos de *M. cephalus*. Tal como sucedió en Jalisco y Colima al analizar la frecuencia de bandas de crecimiento rápido (opacas) y lento (hialinas), a partir de lo cual se determinó que la mayor proporción de organismos culmina con la formación de una marca de crecimiento durante primavera-verano.

Las diferencias detectadas en los parámetros de crecimiento entre localidades del presente estudio, indicó que en BLP la lisa rayada presentó un valor mayor de k , pero una L_{∞} menor que en BM (Tabla 13). Una explicación a ello puede partir del fenómeno reportado por Taylor (1958), quien establece que, para la misma especie, las variaciones en sus parámetros de von Bertalanffy están determinadas por la latitud y la temperatura, siendo menor la L_{∞} y mayor el coeficiente k , a medida que los organismos se acercan al Ecuador.

Hipótesis que coinciden con lo observado en otras costas de México, donde este supuesto se mantiene (Tabla 13). Por ejemplo, los valores de L_{∞} reportados por Briones-Ávila (1992, 1998) para lagunas costeras de Sinaloa (610 mm) y Nayarit (618 mm) fueron superiores a lo estimado por Espino-Barr *et al.* (2015) en costas de Jalisco y Colima (600 mm). Estas estimaciones contrastan con el valor reportado

por Romero & Castro (1983) para costas de Chiapas (458 mm), que hasta ahora ha sido en mínimo para la especie en costas mexicanas (Tabla 13). De manera inversa, el valor de la constante de crecimiento k tiende a ser mayor conforme la latitud disminuye (Briones-Ávila, 1992,1998; Espino-Barr *et al.*, 2015).

Tabla 13. Parámetros de crecimiento de *Mugil cephalus* en costas mexicanas. Modificado de Ibáñez-Aguirre *et al.* (1999), Briones-Ávila *et al.* (2000) y Espino-Barr *et al.* (2015). LT: longitud total, H: hembras, M: machos, Sp.= especie, n/m: no mencionado.

| L_{∞} (mm) | k | t_0 | Sexo | Método | Localidad | Autor |
|-------------------|-------|--------|------|--------------|------------------|---------------------------------------|
| 466.9 | 0.319 | -0.13 | Sp. | Otolitos | BLP | Presente estudio |
| 465.6 | 0.316 | -0.132 | H | Otolitos | BLP | " |
| 455.6 | 0.34 | -0.026 | M | Otolitos | BLP | " |
| 544.37 | 0.23 | -0.074 | Sp. | Otolitos | BM | " |
| 550.65 | 0.22 | -0.004 | H | Otolitos | BM | " |
| 523.78 | 0.24 | -0.009 | M | Otolitos | BM | " |
| 600.00 | 0.115 | -2.630 | Sp. | Otolitos | Colima y Jalisco | Espino-Barr <i>et al.</i> (2015) |
| 630.27 | 0.109 | -2.860 | H | Otolitos | Colima y Jalisco | " |
| 660.26 | 0.083 | -2.984 | M | Otolitos | Colima y Jalisco | " |
| 620.29 | 0.110 | -2.670 | H | Otolitos | Veracruz | Ibáñez-Aguirre <i>et al.</i> (1999) |
| 600.39 | 0.110 | -2.979 | M | Otolitos | Veracruz | " |
| 640.24 | 0.100 | -2.850 | Sp. | Otolitos | Veracruz | " |
| 610.80 | 0.320 | -0.050 | Sp. | Frec. tallas | Nayarit | Briones-Ávila (1998) |
| 610.00 | 0.360 | -0.950 | Sp. | Frec. tallas | Sinaloa | Briones-Ávila (1992) |
| 480.20 | 0.254 | n/m | Sp. | n/m | Veracruz | Díaz-Ramos (1992) |
| 450.85 | 0.210 | -1.770 | Sp. | escamas | Chiapas | Romero & Castro (1983) |
| 580.80 | 0.190 | -0.213 | Sp. | escamas | Tamaulipas, | Díaz-Pardo & Hernández-Vázquez (1980) |
| 510.00 | 0.340 | -0.114 | Sp. | escamas | Veracruz | Márquez-Millán (1974) |

A pesar de que el fenómeno de Taylor (1958) sea presente en algunos casos, es importante resaltar que existen otros factores que pueden influir directamente en las estimaciones de los parámetros de crecimiento del modelo de von Bertalanffy.

Los métodos de asignación de la edad son uno de los factores que se consideran con mayor frecuencia, particularmente el tipo de estructuras empleadas; por ejemplo, Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello (1996b) argumentaron que los otolitos dan mejores resultados que las escamas para la determinación de la edad de *M. cephalus*.

Otros factores considerados con menor frecuencia, pero que tienen relación directa con la estimación de dichos parámetros, son el intervalo de tallas y el número de grupos de edad asignados (Espino-Barr *et al.*, 2015). Considerando lo anterior, quizás esta sea la razón por la cual en los resultados del presente trabajo el fenómeno de Taylor sólo se observó al comparar los valores de los parámetros de crecimiento entre localidades, sin embargo, al contrastar con lo obtenido en otros estudios referentes a latitudes más cercanas al Ecuador (Briones-Ávila, 1992, 1998; Espino-Barr *et al.*, 2015), dicho patrón no se cumple.

La principal diferencia puede deberse a que, en el presente estudio se empleó un enfoque multimodelo, y se consideraron los modelos adecuados para estimar un valor ponderado de L_{∞} . Otra característica que ese debe tomar en cuenta al describir el crecimiento individual es el tipo de hábitat, ya que, las condiciones que predominan en cada sitio influyen en gran medida en los valores de k y L_{∞} (Ibáñez *et al.*, 1999). Dicha variación es tan marcada, que generalmente resulta en menores valores de longitud asintótica y mayores coeficientes de crecimiento para organismos que se encuentran en lagunas costeras, a diferencia de aquellos en áreas con características marinas (Ibáñez *et al.*, 1999). Por tal motivo es importante

considerar todos estos factores, incluso aunque se trate de áreas muy cercanas (Kesteven, 1942).

La intensidad de pesca también puede ser un factor determinante en el número de grupos de edad, las tallas y consecuentemente las características del crecimiento individual de cada población en la lisa rayada (Espino-Barr *et al.*, 2015). Un claro ejemplo de ello, es el reducido número de grupos de edad (seis) reportados por Ibáñez *et al.* (1999) para la laguna de Tamiahua, Veracruz; uno de los principales sitios de pesca de esta especie en México (casi 3,000 t durante 2013) (SAGARPA, 2015), con volúmenes de captura mucho más elevados que los reportados para otras zonas con menor impacto, como las localidades del presente estudio (con alrededor de 400 t anuales) (AEAP, 2017), donde se identificaron 13 grupos de edad y ejemplares de hasta 15 años, y las estudiadas por Espino-Barr *et al.* (2015) (Jalisco y Colima), cuyo promedio de captura durante los últimos siete años es de 25 toneladas (AEAP, 2017), con 10 grupos de edad y organismos de hasta 12 años.

Otro punto importante de resaltar es la variación en las tallas promedio a la edad entre hembras y machos, diferencia que se registró en ambas localidades del presente estudio. En este caso los machos presentaron significativamente tallas mayores que las hembras durante los primeros dos años de vida en BLP y cuatro en BM, posterior a este periodo las hembras alcanzaron tallas mayores en casi todos los grupos de edad en ambos casos. Esta observación coincide con lo descrito por Ibáñez-Aguirre *et al.* (1999) y Espino-Barr *et al.* (2015), en Veracruz y Colima-Jalisco, respectivamente. Caso contrario a lo reportado por otros autores como Erman (1959), Thakur (1967), Cech & Wohlschlage (1975) y Grant & Spain (1975),

quienes no encontraron diferencias significativas en el crecimiento influenciadas por el sexo.

Estas particularidades en el crecimiento pueden estar relacionadas con la variabilidad ambiental y disponibilidad de alimento, que a su vez determinan periodos óptimos de crecimiento y sobrevivencia dentro de cualquier sistema (Yáñez-Arancibia, 1976; Baumar *et al.*, 2003; Ramos-Santiago *et al.*, 2010). Por ejemplo, procesos de osmorregulación a causa de cambios en la salinidad, la estabilidad en la columna de agua y las condiciones alimenticias idóneas en las lagunas costeras, deltas de ríos y áreas de manglares estuarinos, han sido identificadas como factores importantes que determinan el crecimiento y el reclutamiento de organismos juveniles de la familia Mugilidae (Yáñez-Arancibia, 1976; Baumar *et al.*, 2003).

Con base en lo anterior, una característica que podría explicar la diferencia en crecimiento entre sexos observada en el presente trabajo es el contraste de hábitos y estrategias en la historia de vida que hembras y machos emplean a lo largo de la ontogenia, tales como edad, segregación sexual, preferencia de hábitat, talla y edad de primera madurez, longevidad, longitud y peso asintóticos y migraciones de desove (Espino-Barr *et al.*, 2015; Espino-Barr *et al.*, 2016; Salgado-Cruz *et al.*, sometido; Salgado-Cruz *et al.*, aceptado). Por ejemplo, las tasas de crecimiento en longitud más altas de *M. cephalus* en el presente estudio fueron observadas dentro de los primeros tres años de vida para ambas localidades (63% de la L_{∞} en BLP y 51% en BM).

Es muy probable que durante este periodo la mayor parte de la energía obtenida a través de los alimentos se use para aumentar el tamaño del cuerpo lo más rápido posible (de modo que la mortalidad por depredación y la competencia interespecífica disminuyan) (Espino-Barr *et al.*, 2015). Sin embargo, ambos sexos no maduran a la misma talla o edad, lo que generará diferencias permanentes en el crecimiento a consecuencia de la primera reproducción. Una vez que este evento sucede (entre cuatro y cinco años), la mayor cantidad de energía se orienta para formar los productos sexuales y las reservas de grasa (Espino-Barr *et al.*, 2016), cuyas demandas energéticas también difieren entre sexos.

Gracias a la capacidad de adaptación de la lisa rayada, es posible que sea exitosa y alcance una alta biomasa en muchas partes dentro de su área de distribución, aunque para ello tenga que emplear diferentes estrategias de supervivencia (Ibáñez *et al.*, 1999), a tal grado que se ha llegado a considerar que *M. cephalus* es parte de un complejo compuesto por al menos 14 especies (Shen *et al.*, 2011; Durand *et al.*, 2012).

7.3 CAPÍTULO 3

RELACIÓN ENTRE LA ESTRATEGIA REPRODUCTIVA LA EDAD Y EL CRECIMIENTO DE LA LISETA *Mugil curema* Y LA LISA RAYADA *Mugil cephalus* (PERCIFORMES: MUGILIDAE) EN COSTAS DE BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO.

RESUMEN

Algunos de los rasgos más importantes dentro de la historia de vida de un organismo son aquellos referentes al crecimiento individual y a la reproducción, cuya interacción es constante y dependerá de las necesidades biológicas que predominen durante la ontogenia. El objetivo del presente trabajo fue describir la interacción entre la estrategia reproductiva, el crecimiento y la edad de la liseta *Mugil curema* y lisa rayada *Mugil cephalus* en costas de Baja California Sur. A partir de las capturas de la pesca artesanal en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM), durante 2010 a 2013, se recopiló información referente a la reproducción, edad y el crecimiento individual de ambas especies. Con la finalidad de identificar si el periodo de desove tuvo efecto en el patrón de crecimiento anual se analizó la relación entre el incremento marginal (MIA) y la frecuencia de organismos maduros (FOM) por especie y localidad; se estimó la tasa de crecimiento (TC_e) por edad y se establecieron las etapas durante la ontogenia y su relación con la reproducción; se analizó la proporción sexual, índices corporales (IGS, IHS, FC) y proporción de estadios de madurez por grupo de edad. Finalmente, para identificar los cambios en la talla/edad de madurez sexual ($L_{50\%}$) en cada generación, se estimó dicho parámetro para cada cohorte. Se detectó una correlación negativa no significativa entre el MIA y la FOM en ambas especies y zonas. En *M. curema* el periodo de crecimiento lento coincidió con el inicio de la temporada reproductiva y en *M. cephalus* con el reposo reproductivo. La TC_e para ambas especies fue mayor antes de la primera madurez sexual, para la liseta durante los primeros tres años de vida la $TC_{epromedio} = 0.25 \text{ mm d}^{-1}$ en BLP y 0.24 mm d^{-1} en BM; y para la lisa rayada durante

los primeros cuatro años fue 0.22 mm^{-1} y 0.20 mm^{-1} , respectivamente. Se definieron tres etapas de crecimiento para ambas especies, 1: juvenil y adulto joven, 2: adulto y 3: vejez. Se sugiere una segregación por sexo y edad en ambas zonas de estudio, principalmente por la ausencia de machos mayores a tres años de *Mugil curema*. Se identificó disminución en el FC y un incremento de IHS conforme avanza la edad, y una edad reproductiva óptima con valores máximos de IGS (*Mugil curema* de cuatro a seis años en BLP y de seis a ocho años en BM, *M. cephalus* de ocho a 10 años en BLP y de nueve a 11 años en BM). Se detectaron diferencias en la $L_{50\%}$ por cohorte, esta se incrementa conforme el año de la cohorte disminuye y se encuentra directamente relacionada con la talla y edad de los organismos.

Palabras clave: Bahía de La Paz, Bahía Magdalena, etapas de crecimiento, talla/edad de madurez sexual, tasa de crecimiento.

INTRODUCCIÓN

La supervivencia individual y prevalecer como especie son escenarios que dependen de la adaptación de los organismos a la dinámica de los cambios en el ambiente (Saborido-Rey & Kjesbu, 2005). Dichas adaptaciones se logran a partir de procesos biológicos que pueden ser ajustados conforme cambian las circunstancias (Stearns, 1976). Para entender cómo se llevan a cabo estos procesos de adaptación en los organismos, es necesario tener en cuenta la naturaleza de los problemas a los que se enfrentan y entender el diseño de las estrategias que desarrollan para resolverlos (Williams, 1966).

Cada estrategia está compuesta por un conjunto co-adaptado de tácticas o rasgos que son partícipes durante alguna etapa de la vida del organismo, cuyo objetivo es superar condiciones adversas. Algunos de los rasgos más importantes dentro de la historia de vida de un organismo son aquellos referentes al crecimiento individual y a la reproducción (Stearns & Bernardo, 1994), cuya interacción es constante y dependerá de la presión biológica que predomine durante la ontogenia (Stearns, 1977).

Para comprender claramente el desarrollo de este proceso, es necesario considerar la existencia de ciertas restricciones que lo limitan o favorecen (Wootton, 1992). Por ejemplo, en la mayoría de los peces la inversión energética hacia la reproducción afectará negativamente los recursos destinados para el crecimiento somático y viceversa (Enberg *et al.*, 2012). Generalmente los peces siguen estrategias de crecimiento indeterminadas donde se priorizan los recursos para el crecimiento hasta la madurez, después de lo cual una proporción considerable y creciente de recursos se canaliza hacia la reproducción, lo que ralentiza el crecimiento desde la madurez en adelante (Heino & Kaitala, 1999; Kozłowski, 1996).

Este tipo de compensaciones implica una modificación en las tácticas reproductivas de cada especie, población o unidad poblacional, de modo que se maximice el éxito reproductivo y la probabilidad de que la descendencia sobreviva hasta la etapa adulta (Wootton, 1994; Vazzoler, 1996). Sin embargo, no es tarea sencilla comprender tal mecanismo; sobre todo porque la reproducción es un proceso continuo, cuyas tácticas pueden o no modificarse en función de las

condiciones tanto bióticas como abióticas en cada ciclo reproductivo (Stearns, 1977).

Una alternativa para llevar un seguimiento de los cambios en las tácticas reproductivas y el crecimiento somático durante la ontogenia es contar con una referencia temporal de la vida de los organismos, como la asignación de la edad (McDonough *et al.*, 2005). Tomando en cuenta que los peces muestran gran variedad en los patrones de crecimiento y reproducción, en muchos casos se observan diferencias sustanciales entre y dentro de las poblaciones, sexos o cohortes (Present & Conover, 1992).

Estos cambios aparentemente repentinos en la tasa de crecimiento y rasgos reproductivos suceden en momentos específicos y pueden estar relacionados con eventos importantes en la historia de vida de los organismos, como la metamorfosis de las larvas, cambios fisiológicos (relacionados con una modificación del hábitat o periodos prolongados inanición) y la primera maduración sexual (Ricker, 1979; Balon, 1984; Fuiman & Higgs, 1997). Identificar el momento preciso en el cual suceden tales acontecimientos, generará información medular que puede ser usada como uno de los puntos clave para una adecuada administración de la mayoría de las pesquerías (Ehrhardt, 1981; Sparre, 1989; Vitale *et al.*, 2006).

La liseta *Mugil curema* Valenciennes, 1836 y la lisa rayada *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758 habitan en aguas costeras marinas, estuarios, lagunas de agua salobre, y en algunos casos en cuerpos de agua dulce (Nelson, 2006). La lisa rayada se distribuye en todos los océanos entre 42 ° N y 42 ° S (De Silva & Silva, 1979), mientras que la liseta, es esencialmente una especie del continente

americano (en el Pacífico Oriental desde California hasta Chile, y en el Atlántico Occidental, desde Cabo Cod, Estados Unidos hasta Brasil) con solo unos pocos registros en aguas africanas (Thomson, 1963; Álvarez- Lajonchere, 1976; Rossi *et al.*, 1998).

Los adultos forman cardúmenes y migran a la zona pelágica costera, para desovar (Ditty & Shaw, 1996). Después las postlarvas migran hacia estuarios y lagunas costeras donde permanecen hasta alcanzar la fase adulta (Blaber, 1997; Trape *et al.*, 2009). Estas especies presenta un desarrollo gonadal sincrónico por grupos con desove total, con huevos pelágicos (McDonough *et al.*, 2005; Ruíz-Ramírez *et al.*, 2017). La reproducción generalmente ocurre en primavera-verano para la liseta y en otoño-invierno para la lisa rayada (Breder & Rosen, 1966; Whitfield *et al.*, 2012; Ruíz-Ramírez *et al.*, 2017; Espino-Barr *et al.*, 2016).

En México estas especies forman parte de una pesquería que las incluye en la categoría "Lebrancha" y "Lisa" dentro de la Carta Nacional Pesquera (Vasconcelos *et al.*, 1996). Se encuentran entre las 15 especies más importantes de la pesquería artesanal (Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello, 2004). De las capturas anuales en el litoral mexicano (>20,000 t) alrededor del 30% provienen del Pacífico y 70% del Golfo de México y el Caribe (Espino-Barr *et al.*, 2015; Ruíz-Ramírez *et al.*, 2017). Particularmente en el estado de Baja California Sur las capturas del recurso superan las 437 t anuales (AEAP, 2017).

A la fecha se han realizado algunos estudios donde directa o indirectamente se abordan las posibles interacciones entre los rasgos reproductivos, el crecimiento individual y la edad en teleósteos marinos (Williams, 1966; Roff, 1983; Le Gac *et al.*,

1993; Jennings *et al.*, 1998; McDonough *et al.*, 2005; Saborido-Rey & Kjesbu, 2005; Skjæraasen *et al.*, 2009, Folkvord *et al.*, 2014; Magnaye *et al.*, 2019). A pesar de la importancia que tiene generar conocimientos referentes a este mecanismo, sobre todo para aquellas especies que forman parte de pesquerías bien establecidas; globalmente son limitados los trabajos con los que se cuenta, y México no es la excepción.

El presente estudio es el primero en abordar la interacción entre la estrategia reproductiva, el crecimiento individual y la edad de *Mugil curema* y de *Mugil cephalus* en dos zonas con características ambientales diferentes en Baja California Sur, Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). En este sentido, el objetivo de este trabajo se divide en los siguientes puntos: 1) Establecer las etapas de crecimiento durante la ontogenia de cada especie, 2) Evaluar las diferencias de proporción sexual e índices corporales (IGS, IHS, FC) por grupo de edad, 3) Determinar los cambios en la proporción de estadios de madurez por grupo de edad, 4) Establecer una secuencia de cambios en la talla media de madurez sexual ($L_{50\%}$) al estimarla por cohortes.

MATERIALES Y MÉTODOS

A partir de las capturas de la pesca artesanal en Bahía de La Paz (BLP) (24°1'-24°8'N y 110°2'-110°8'O) y Bahía Magdalena (BM) (24°15'-25°20'N y 111°30'-112°15'O), Baja California Sur, México: de 2010 a 2013 se recolectaron 1,555 ejemplares de *Mugil curema* (690 en BLP y 865 en BM) y 809 de *Mugil cephalus*

(503 en BLP y 306 en BM). A cada uno, se le registró la longitud total ($LT \pm 0.1$ cm), el peso total y el eviscerado (PT y PE, respectivamente ± 0.1 g).

La información referente al sexo, estadio de madurez, parámetros reproductivos, determinación de la edad y descripción de crecimiento individual de ambas especies provino de los Capítulos 1 y 2 del presente estudio. Para analizar la relación entre el evento reproductivo y el patrón de formación de las marcas de crecimiento en los otolitos, se estimó la correlación de Spearman (r) entre los valores mensuales del Análisis de Incremento Marginal (MIA) y la frecuencia mensual de organismos maduros para cada especie y zona. Se asignaron las etapas de crecimiento durante la ontogenia con base en la tasa instantánea de crecimiento (Quiñonez-Velázquez & López-Olmos, 2011) por grupo de edad y sexo (TC_e), estimada a partir de:

$$TC_e = \frac{(L_{t+1} - L_t)}{365}, \quad (24)$$

Donde: L_t = Longitud promedio a la edad t , L_{t+1} = Longitud promedio a la edad del siguiente año, y tomando como referencia la talla/edad media de madurez sexual en cada caso ($L_{50\%}$).

Se estimó la proporción sexual por grupo de edad y se evaluaron las diferencias mediante la prueba Chi cuadrada χ^2 con corrección por continuidad de Yates (Zar, 2010). Los valores promedio del IGS, IHS y FC fueron estimados y se determinaron diferencias entre grupos de edad a partir de una Análisis de Varianza (ANOVA). Se analizó la estructura de edad y la proporción de organismos en cada estadio de madurez por grupo de edad para cada especie y localidad. Se estimó la $L_{50\%}$ por

cohorte, ajustando un modelo logístico al porcentaje de organismos maduros por intervalo de talla (10 mm):

$$P_i = \frac{1}{(1 + e^{[-r(LT_i - L_{50\%})])}}, \quad (25)$$

Donde: P_i = Porcentaje de organismos maduros en el i intervalo de talla, LT_i = Talla del intervalo i , y r = Intercepto.

La historia de los cambios en este parámetro se calculó para cada especie y localidad, cuyas diferencias fueron evaluadas a partir del análisis de los residuos de la suma de cuadrados (ARSS) (Zar, 2010). Con base en las observaciones anteriores, se realizó una descripción de la estrategia reproductiva y sus cambios durante la ontogenia de ambas especies en cada localidad.

RESULTADOS

En *Mugil curema*, en el total de organismos examinados la talla varió entre 254 y 405 mm de LT en BLP y de 244 a 455 mm en BM, y el peso de 139 a 595 g y de 133 a 901 g de PT, respectivamente. En ambas localidades las hembras fueron más abundantes (84% en BLP y 74% BM) grandes y pesadas que los machos ($p < 0.05$). Se identificaron siete grupos de edad en BLP (tres a nueve años) y 10 en BM (tres a 12 años). Los grupos mejor representados fueron cuatro y cinco años (72 % en BLP y 51 % en BM). Se detectó una correlación negativa no significativa ($r = 0.21$ en BLP y $r = 0.26$ en BM) entre los valores mensuales de MIA y la proporción mensual de organismos maduros (Fig. 38).

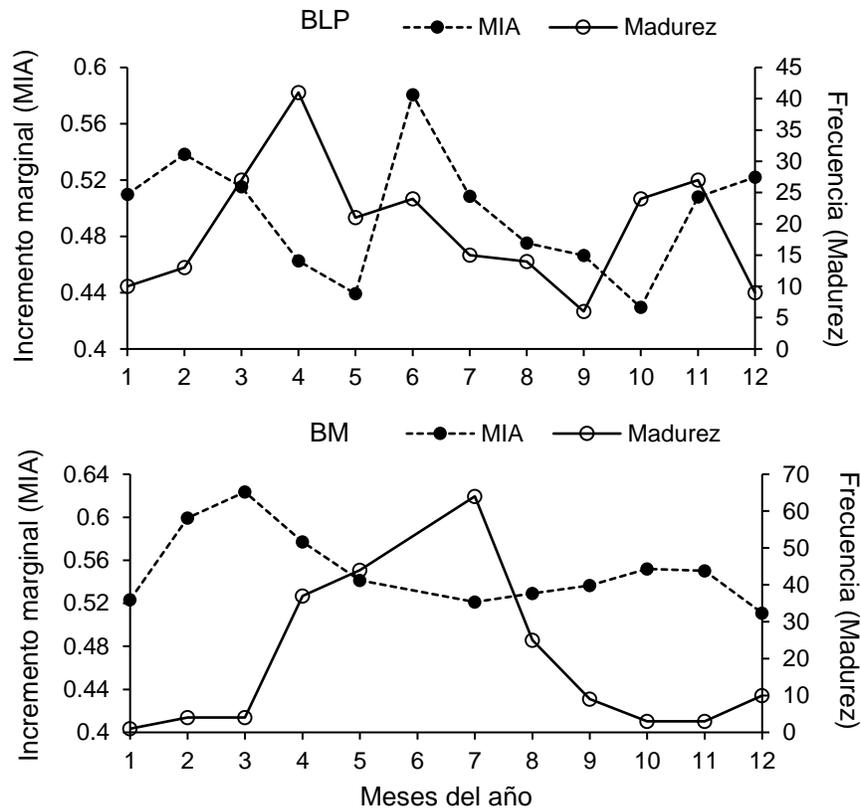


Figura 38. Frecuencia de organismos maduros y promedio de incremento marginal (IM) por mes de la lisa rayada *Mugil curema* durante un año tipo en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).

En *M. cephalus* la talla varió entre 229 y 490 mm LT en BLP y entre 269 y 527 mm en BM, y el peso de 138.2 a 1008 g y de 155.7 a 1424.7 g PT, respectivamente. En ambas localidades las hembras conformaron la mayor parte de la muestra (54 % en BLP y 56% BM). No se detectaron diferencias significativas en talla entre sexos ($p > 0.05$), pero si en el peso corporal ($p < 0.05$). Se identificaron 13 grupos de edad en ambas localidades (dos a 14 años en BLP y tres a 15 en BM). Los grupos mejor representados fueron el tres y cuatro (76 %) en BLP y del cuatro al seis (37 %) en BM. En ambas localidades se detectó una correlación negativa no significativa ($r =$

-0.32 en BLP y $r = -0.06$ en BM) entre los valores del MIA y la frecuencia mensual de organismos maduros (Fig. 39).

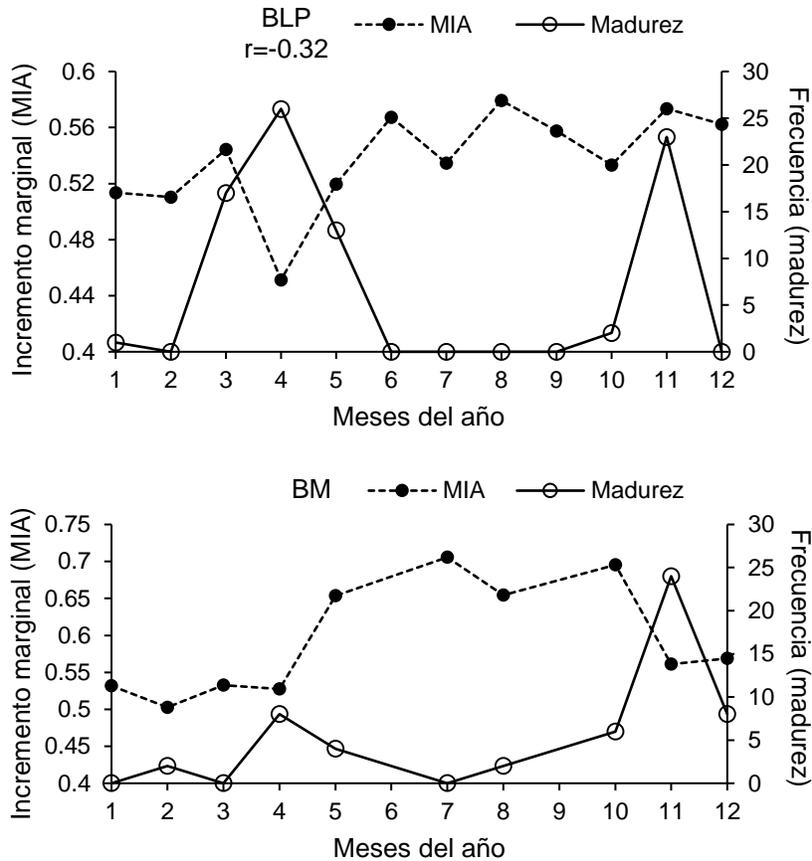


Figura 39. Frecuencia mensual de organismos maduros y promedio del incremento marginal (MIA) por mes de la lisa rayada *Mugil cephalus* durante un año tipo en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).

Para ambas especies y localidades, los machos presentaron mayores tasas de crecimiento que las hembras durante los primeros años de vida (de cero a cuatro años). Sin embargo, a partir de que los machos alcanzaron la talla/edad media de madurez sexual, las hembras superan su tasa de crecimiento, dicha diferencia se mantiene durante los siguientes años (Tabla 14). En todos los casos, los grupos de edad más avanzados fueron representados en su mayoría por hembras, por lo que

se sugiere mayor longevidad y menores tasas de mortalidad que en machos (Ibáñez & Gallardo-Cabello, 1996a; Cabral-Solís *et al.*, 2007; Gallardo-Cabello *et al.*, 2016). Estos resultados podrían respaldar las diferencias en el crecimiento entre sexos para *M. cephalus* y *M. curema* que han sido reportadas por otros autores (Thomson, 1951; Hickling, 1970; Cech & Wohlschlage, 1975; Oren, 1981; Salgado-Cruz *et al.*, Sometido).

Tabla 14. Tasa de crecimiento instantánea por grupo de edad, parámetros de crecimiento del modelo de von Bertalanffy, longevidad y talla media de madurez sexual ($L_{50\%}$) por sexos de *Mugil curema* y *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).

| <i>Mugil curema</i> | BLP | | BM | |
|------------------------|------------------------------|-------------|------------------------------|-----------|
| Sexo | Machos | Hembras | Machos | Hembras |
| L_{∞} (mm) | 378.9 | 401 | 382.4 | 429.43 |
| k | 0.42 | 0.38 | 0.43 | 0.32 |
| t_0 | -0.02 | -0.04 | -0.002 | -0.08 |
| $L_{50\%}$ (mm / años) | 297.4 / 3.5 | 322.7 / 4.5 | 303 / 3.5 | 334 / 4.5 |
| $A_{95\%}$ (años) | 9.3 | 10.6 | 9.6 | 13.5 |
| Edad (años) | TC_e (mm d ⁻¹) | | TC_e (mm d ⁻¹) | |
| 0 | 0.008 | 0.0165 | 0.017 | 0.029 |
| 1 | 0.358 | 0.342 | 0.351 | 0.314 |
| 2 | 0.233 | 0.233 | 0.233 | 0.228 |
| 3 | 0.152 | 0.160 | 0.154 | 0.165 |
| 4 | 0.099 | 0.109 | 0.102 | 0.120 |
| 5 | 0.064 | 0.074 | 0.068 | 0.087 |
| 6 | 0.042 | 0.051 | 0.045 | 0.063 |
| 7 | - | 0.034 | 0.03 | 0.045 |
| 8 | - | 0.023 | 0.019 | 0.033 |
| 9 | - | 0.016 | - | 0.024 |
| 10 | - | - | - | 0.017 |
| 11 | - | - | - | 0.012 |
| 12 | - | - | - | 0.009 |

Continua...

Tabla 14. Continuación

| <i>Mugil cephalus</i> | BLP | | BM | |
|-----------------------|---------------------------------------|-----------|---------------------------------------|-------------|
| | Machos | Hembras | Machos | Hembras |
| Sexo | | | | |
| L_{∞} (mm) | 455.6 | 465.6 | 523.7 | 550.6 |
| k | 0.34 | 0.316 | 0.24 | 0.22 |
| t_0 | -0.026 | -0.132 | -0.009 | -0.004 |
| L50% (mm / años) | 335.7 / 4 | 360.9 / 5 | 396.1 / 5.5 | 423.7 / 6.5 |
| $A_{95\%}$ (años) | 14.1 | 15.7 | 15.5 | 17.6 |
| Edad (años) | TC _e (mm d ⁻¹) | | TC _e (mm d ⁻¹) | |
| 0 | 0.011 | 0.0521 | 0.003 | 0.001 |
| 1 | 0.363 | 0.331 | 0.314 | 0.297 |
| 2 | 0.256 | 0.241 | 0.245 | 0.238 |
| 3 | 0.181 | 0.176 | 0.191 | 0.191 |
| 4 | 0.127 | 0.128 | 0.149 | 0.153 |
| 5 | 0.09 | 0.093 | 0.116 | 0.123 |
| 6 | 0.063 | 0.068 | 0.09 | 0.099 |
| 7 | 0.045 | 0.049 | 0.07 | 0.079 |
| 8 | 0.031 | 0.036 | 0.055 | 0.063 |
| 9 | 0.022 | 0.026 | 0.043 | 0.051 |
| 10 | 0.015 | 0.019 | 0.033 | 0.041 |
| 11 | - | 0.014 | 0.026 | 0.032 |
| 12 | - | 0.01 | 0.02 | 0.026 |
| 13 | - | 0.007 | - | 0.021 |
| 14 | - | 0.005 | - | 0.017 |
| 15 | - | - | - | 0.013 |

Con base en los valores promedio por grupo de edad de la TC_e y la talla/edad de madurez sexual, el crecimiento de ambas especies se dividió en tres etapas: etapa 1 (de 0 hasta 4.5 años para *M. curema*, y de cero hasta 6.5 años en *M. cephalus*), etapa 2 (de cuatro hasta siete años y de cinco hasta 10 años, respectivamente), y etapa 3 (de ocho hasta 12 años y de nueve hasta 15 años, respectivamente) (Fig. 40).

Para el total de organismos analizados de *Mugil curema* tanto en BLP como en BM la proporción sexual fue 1.0H:0.02M y 1.0H:0.1M, respectivamente. Por grupo

de edad se registró que después del grupo seis en BLP y ocho en BM los machos son prácticamente ausentes, y que sólo en los grupos de edad más jóvenes (dos y tres años) el número de hembras y machos es similar, en los restantes (cuatro al nueve en BLP y cuatro al 12 en BM) las hembras superaron significativamente a los machos (Tabla 15).

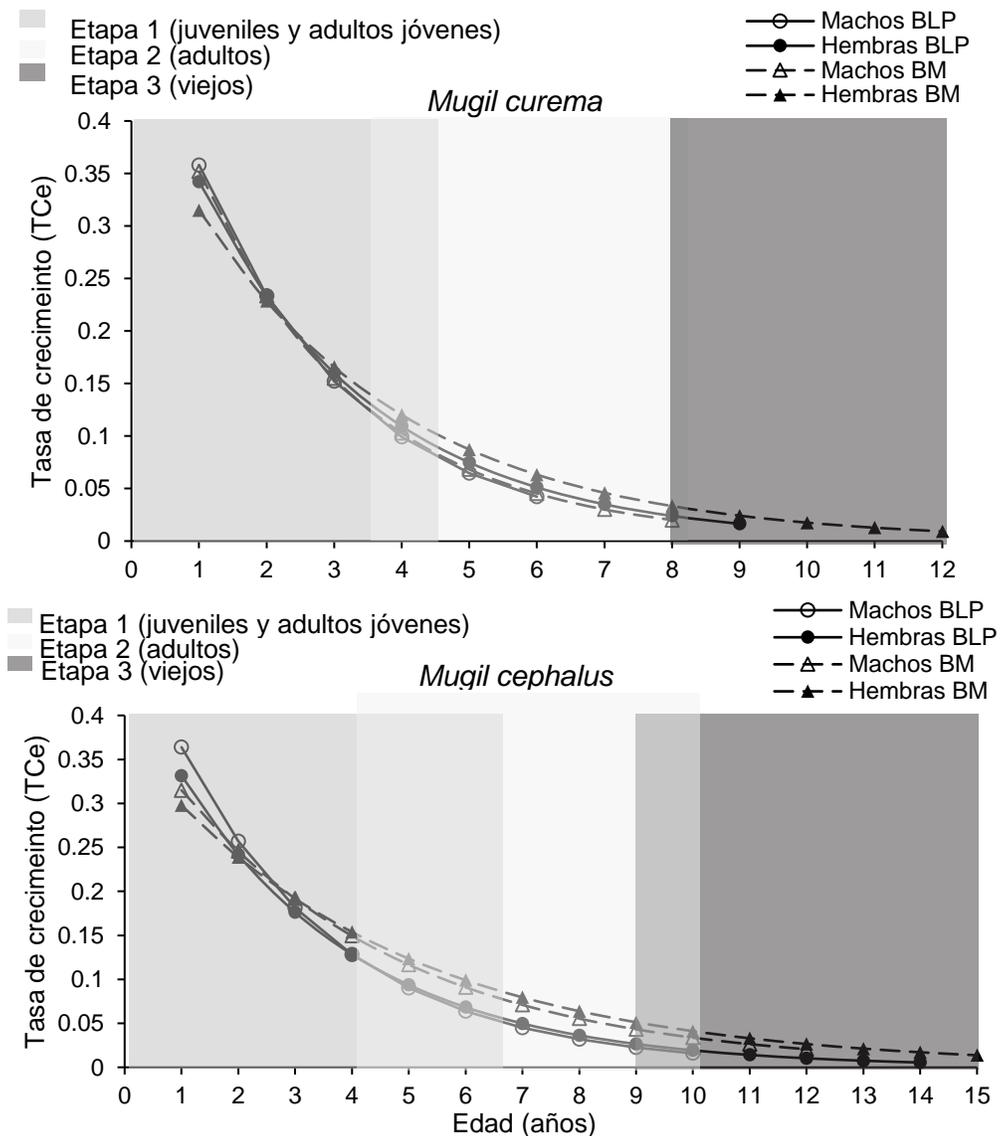


Figura 40. Tasa instantánea de crecimiento por grupo de edad y sexo, y etapas de crecimiento durante la ontogenia de *Mugil curema* y *M. cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).

En *M. cephalus* se estimó una proporción sexual total mayor para hembras que machos en ambas localidades, para BLP de 1.0H:0.15M y BM de 1.0H:0.16M. Los grupos de tres a seis años (adultos jóvenes) presentaron significativamente mayor proporción de hembras ($p < 0.05$), en el resto de los grupos de edad la proporción sexual no fue significativamente distinta de la esperada (Tabla 16). En el caso de BM hubo mayor proporción de hembras en gran parte de los grupos de edad, pero sólo fue significativa en los grupos cuatro, siete, ocho y nueve (Tabla 16).

Tabla 15. Proporción sexual por grupo de edad de la liseta *Mugil curema* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). * significancia estadística ($p < 0.05$).

| BLP | Grupo de edad (años) | Hembras (n) | Machos (n) | H:M | χ^2 |
|-----|----------------------|-------------|------------|--------|----------|
| | 3 | 30 | 20 | 1:0.44 | 1.62 |
| | 4 | 176 | 42 | 1:0.06 | 81.1* |
| | 5 | 234 | 7 | 1:8e-4 | 211.9* |
| | 6 | 89 | 7 | 1:6e-4 | 68.3* |
| | 7 | 26 | 0 | 1:0 | 24* |
| | 8 | 5 | 0 | 1:0 | 3.2 |
| | 9 | 5 | 0 | 1:0 | 3.2 |
| | 10 | 1 | 0 | 1:0 | - |
| BM | Grupo de edad (años) | Hembras (n) | Machos (n) | H:M | χ^2 |
| | 3 | 45 | 34 | 1:0.6 | 1.26 |
| | 4 | 138 | 56 | 1:0.16 | 33.8* |
| | 5 | 142 | 25 | 1:0.03 | 80.6* |
| | 6 | 133 | 12 | 1:8e-3 | 99.3* |
| | 7 | 70 | 2 | 1:8e-4 | 62.34* |
| | 8 | 34 | 3 | 1:7e-3 | 24.32* |
| | 9 | 9 | 0 | 1:0 | 7.1* |
| | 10 | 6 | 0 | 1:0 | 4.1 |
| | 11 | 1 | 0 | 1:0 | - |
| | 12 | 1 | 0 | 1:0 | - |

Tabla 16. Proporción sexual por grupo de edad de la liseta *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM). * significancia estadística ($p < 0.05$).

| BLP | Grupo de edad (años) | Hembras (n) | Machos (n) | H:M | χ^2 |
|-----|----------------------|-------------|------------|---------|----------|
| | 2 | 2 | 3 | 1:2.25 | 0 |
| | 3 | 55 | 32 | 1:0.34 | 5.6* |
| | 4 | 132 | 24 | 1:0.03 | 73.4* |
| | 5 | 45 | 14 | 1:0.09 | 15.25* |
| | 6 | 17 | 5 | 1:0.08 | 5.5* |
| | 7 | 5 | 8 | 1:2.5 | 0.3 |
| | 8 | 2 | 3 | 1:2.25 | 0 |
| | 9 | 3 | 3 | 1:1 | 0.16 |
| | 10 | 1 | 1 | 1:1 | 0.5 |
| | 11 | 0 | 0 | - | - |
| | 12 | 0 | 0 | - | - |
| | 13 | 0 | 0 | - | - |
| | 14 | 0 | 1 | - | - |
| BM | Grupo de edad (años) | Hembras (n) | Machos (n) | H:M | χ^2 |
| | 4 | 37 | 14 | 1:0.14 | 9.5* |
| | 5 | 21 | 11 | 1:0.27 | 2.53 |
| | 6 | 25 | 19 | 1:0.58 | 0.57 |
| | 7 | 29 | 9 | 1:0.09 | 9.5* |
| | 8 | 36 | 12 | 1:0.1 | 11* |
| | 9 | 13 | 1 | 1:0.006 | 8.64* |
| | 10 | 2 | 3 | 1:2.25 | 0 |
| | 11 | 3 | 1 | 1:0.1 | 0.25 |
| | 12 | 1 | 0 | 1:0 | - |
| | 13 | 1 | 0 | 1:0 | - |
| | 14 | 2 | 0 | 1:0 | 0.5 |
| | 15 | 1 | 0 | 1:0 | - |

A partir del análisis de los valores promedio del FC por grupo de edad se observó un patrón similar en ambas especies y localidades, donde el valor del FC tiende a disminuir conforme se incrementa la edad ($p < 0.05$) (Fig. 41). Se detectaron diferencias significativas en los valores promedio del IGS por grupo de edad para ambas especies y localidades ($p < 0.05$).

El patrón que se identificó fue similar en todos los casos, con un valor de IGS que se incrementó conforme avanza la edad hasta llegar a valores máximos que se mantienen durante un periodo de dos a tres años (para *Mugil curema* en BLP un IGS de 2.28 a 2.35 en los grupos de edad cuatro y cinco, en BM de 1.6 a 1.8 en los grupos de seis a ocho; en el caso de *M. cephalus* para BLP un IGS de 7.7 a 8.9 en los grupos nueve y 10, en BM IGS de 4 a 5.3 en los grupos nueve a 11), posterior a ello el IGS comenzó a disminuir (Fig. 41). En todos los casos, el patrón del IHS mostró un incremento en función de la edad, siendo los grupos de edad más viejos aquellos con los mayores valores de este índice (Fig. 41).

En BLP, la mayor frecuencia de organismos inmaduros de *Mugil curema* se registró en los grupos de edad tres a cinco (> 25%), en estadio de desarrollo (> 35%) en los grupos cuatro a seis, maduros y en desove en grupos cuatro y cinco (20 y 25 %, respectivamente), en los grupos seis en adelante la mayor parte de organismos se encontraron en madurez y desove (Fig. 42). En BM la frecuencia de organismos maduros y en desove se incrementó a partir del grupo de edad cuatro y se mantiene hasta el seis (Fig. 42).

Para *Mugil cephalus* en BLP, del grupo de edad cinco en adelante la frecuencia de organismos maduros y en desove se incrementó (> 25%), la gran mayoría de organismos en los grupos dos a cuatro se encontraron indeterminados, inmaduros o en desarrollo (> 80%) (Fig. 43). En BM dentro de los grupos seis a ocho se registró la mayor frecuencia de organismos maduros y en desove (Fig. 43). La cantidad de organismos indeterminados fue muy baja en todos los casos, debido a que la gametogénesis generalmente inicia alrededor del primer y el segundo año para

ambas especies. Los ovarios con algunas células en atresia se encontraron en todas las clases de edad.

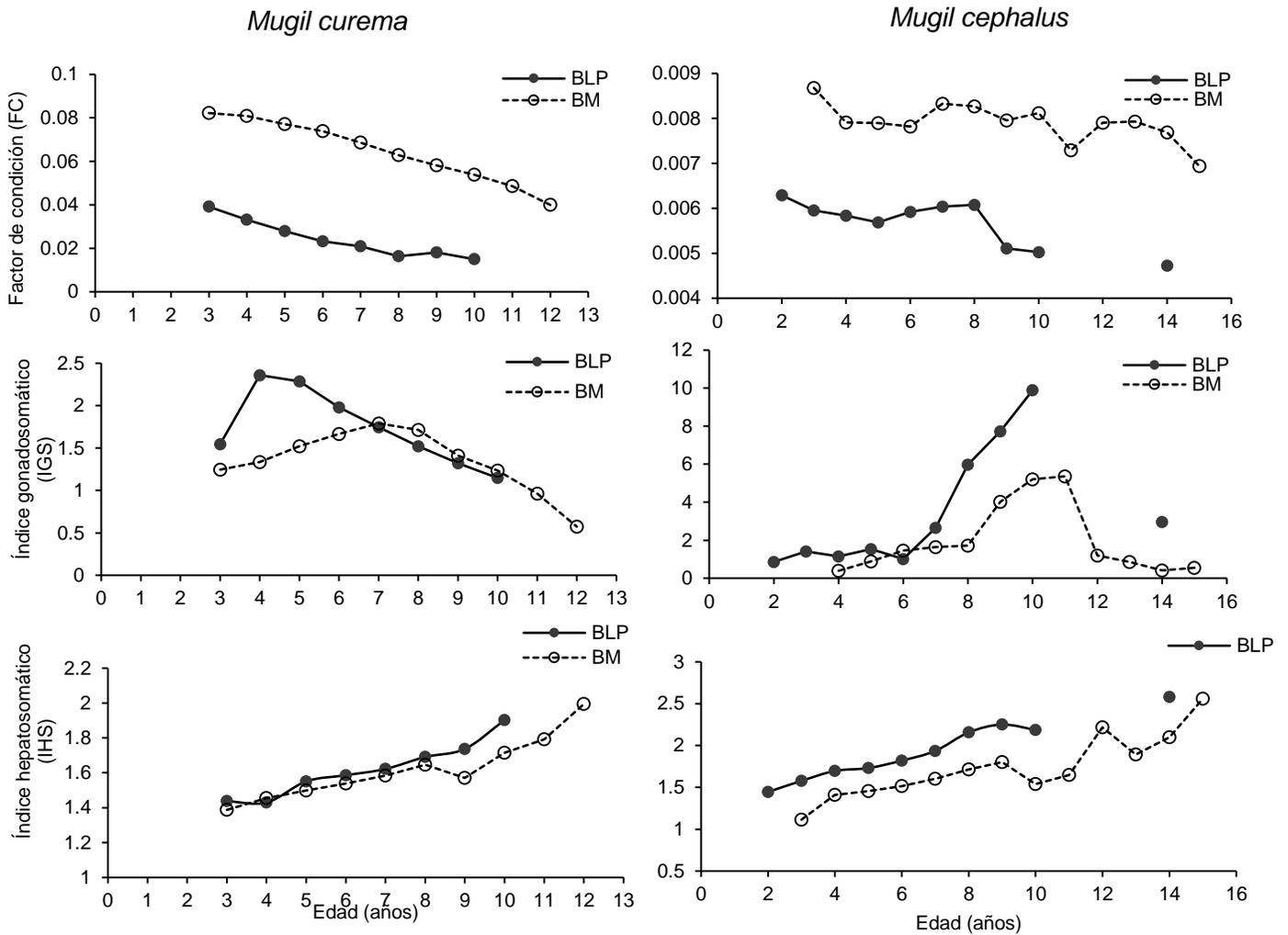


Figura 41. Valores promedio del factor de condición (FC), índice gonadosomático (IGS) e índice hepatosomático (IHS) por grupo de edad de *Mugil curema* y *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).

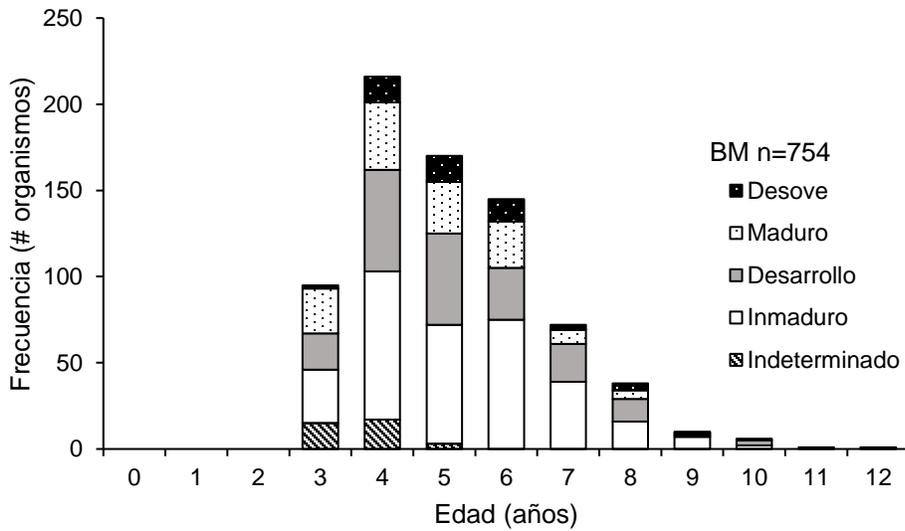
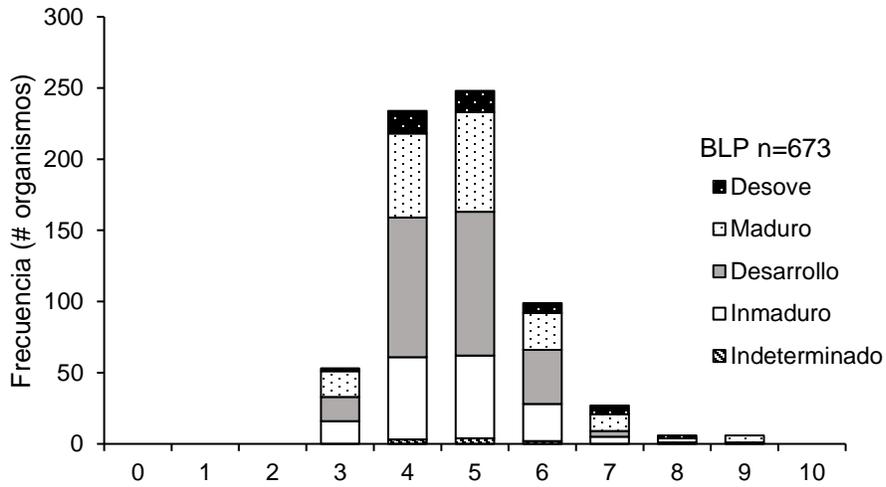
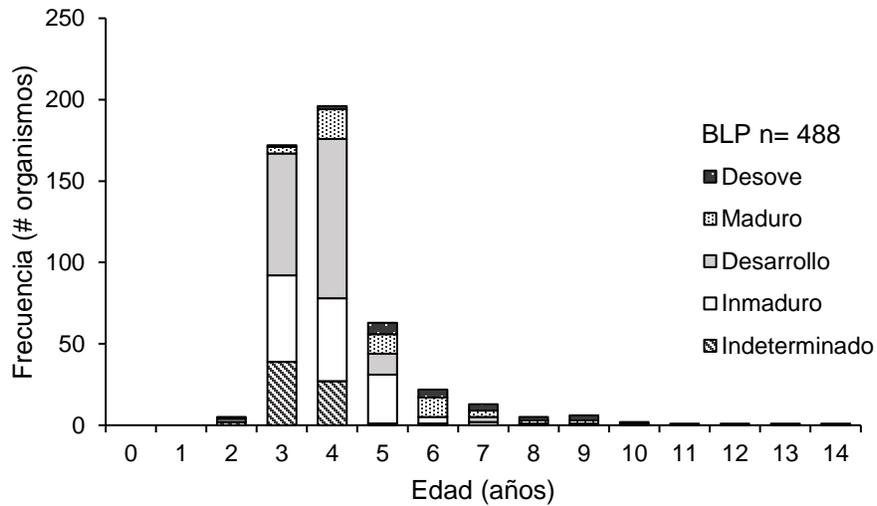


Figura 42. Estadio de madurez por grupo de edad de *Mugil curema* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).



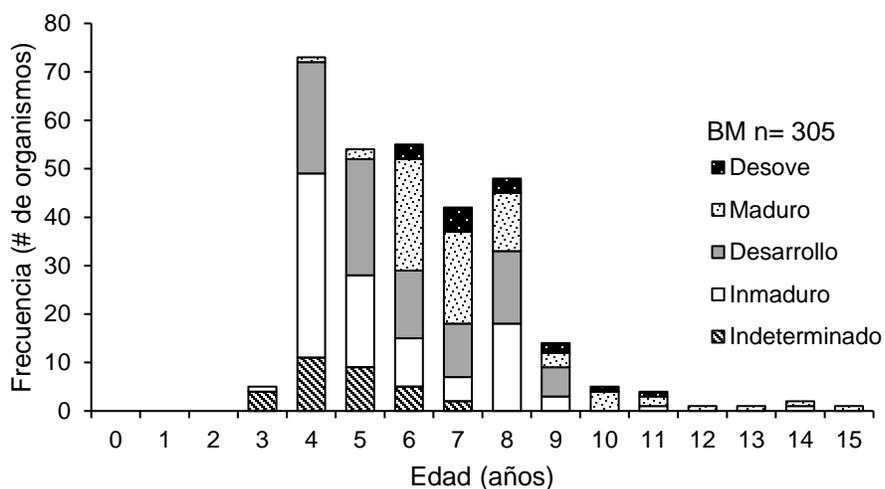


Figura 43. Estadio de madurez por grupo de edad de *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) y en Bahía Magdalena (BM).

Al estimar la $L_{50\%}$ por cohortes se identificaron diferencias significativas entre estos valores para ambas localidades ($p < 0.05$). Tanto en BLP como en BM se observó un patrón similar en el que el valor de la $L_{50\%}$ se incrementó conforme el año de la cohorte fue menor. La $L_{50\%}$ más baja se estimó para la cohorte de 2010 en ambas localidades (280 mm de LT o tres años en BLP y 277.6 mm o 3.5 años en BM) y la mayor para la cohorte 1999-2002 en BLP (380 mm LT) y 2000-2002 en BM (390 mm), o 7.5 años en los dos casos (Tabla 17, Fig. 44).

En el caso de *Mugil cephalus* Salgado-Cruz *et al.* (Sometido) reportaron que para BLP la $L_{50\%}$ fue de 335.7 mm de LT en machos (tres a cuatro años), y de 360.9 mm LT (cuatro a cinco años) en hembras. Para BM de 396.1 mm de LT (cinco a seis años) en machos, y 423.7 mm LT (seis a siete años) en hembras. Se identificaron diferencias significativas entre cohortes en el valor de la $L_{50\%}$ para ambas localidades ($p < 0.05$). Tanto en BLP como en BM se observó un incremento de la $L_{50\%}$ conforme disminuye el año de la cohorte. La $L_{50\%}$ menor se estimó para la

cohorte de 2009 en BLP y 2007 en BM (247.3 mm de LT o 2.3 años en BLP y 354.2 mm o 4.3 años en BM) y la mayor para la cohorte 2001 en BLP (427.53 mm o 7.3 años) y 1998-2001 en BM (513.31 mm o 12 años) (Tabla 18, Fig. 45).

Tabla 17. Valores estimados de $L_{50\%}$ por cohorte de la liseta *Mugil curema* en Bahía de La Paz (BLP) y en Bahía Magdalena (BM). n: tamaño de muestra.

| Localidad | Cohorte | n | r | $L_{50\%}$ (mm) | Edad (años) | Intervalos de confianza al 95% | | | |
|-----------|-----------|-----------|------|-----------------|-------------|--------------------------------|-----------------|--------|--------|
| | | | | | | r | $L_{50\%}$ (mm) | | |
| BLP | 1999-2002 | 7 | 0.13 | 380 | 7.5 | 0.1 | 0.17 | 377.85 | 382.14 |
| | 2003 | 4 | 0.16 | 371 | 6.9 | 0.13 | 0.19 | 369.68 | 372.4 |
| | 2004 | 20 | 0.18 | 347.52 | 5.7 | 0.15 | 0.2 | 346.66 | 348.39 |
| | 2005 | 48 | 0.12 | 329.45 | 4.8 | 0.1 | 0.13 | 328.43 | 330.48 |
| | 2006 | 140 | 0.1 | 315.44 | 4.1 | 0.09 | 0.11 | 314.49 | 316.39 |
| | 2007 | 164 | 0.1 | 311.47 | 4 | 0.09 | 0.11 | 310.7 | 312.17 |
| | 2008 | 166 | 0.1 | 307.26 | 3.8 | 0.09 | 0.11 | 306.61 | 307.92 |
| | 2009 | 76 | 0.11 | 294.2 | 3.5 | 0.1 | 0.12 | 293.22 | 295.2 |
| | 2010 | 22 | 0.14 | 280 | 3.2 | 0.13 | 0.16 | 279.34 | 280.65 |
| | BM | 2000-2002 | 14 | 0.18 | 390 | 7.5 | 0.164 | 0.2 | 389.28 |
| 2003 | | 10 | 0.23 | 374.47 | 6.5 | 0.18 | 0.28 | 373.51 | 375.43 |
| 2004 | | 17 | 0.16 | 356.52 | 5.5 | 0.14 | 0.17 | 355.85 | 357.18 |
| 2005 | | 60 | 0.11 | 341.18 | 4.9 | 0.1 | 0.12 | 340.27 | 342.09 |
| 2006 | | 118 | 0.14 | 335.03 | 4.7 | 0.13 | 0.15 | 334.44 | 335.63 |
| 2007 | | 186 | 0.11 | 328.47 | 4.5 | 0.1 | 0.12 | 327.76 | 329.18 |
| 2008 | | 172 | 0.08 | 307.63 | 4.1 | 0.07 | 0.08 | 306.63 | 308.63 |
| 2009 | | 122 | 0.09 | 301 | 3.8 | 0.08 | 0.09 | 300.06 | 301.94 |
| 2010 | | 21 | 0.11 | 277.63 | 3.3 | 0.1 | 0.12 | 276.57 | 278.68 |

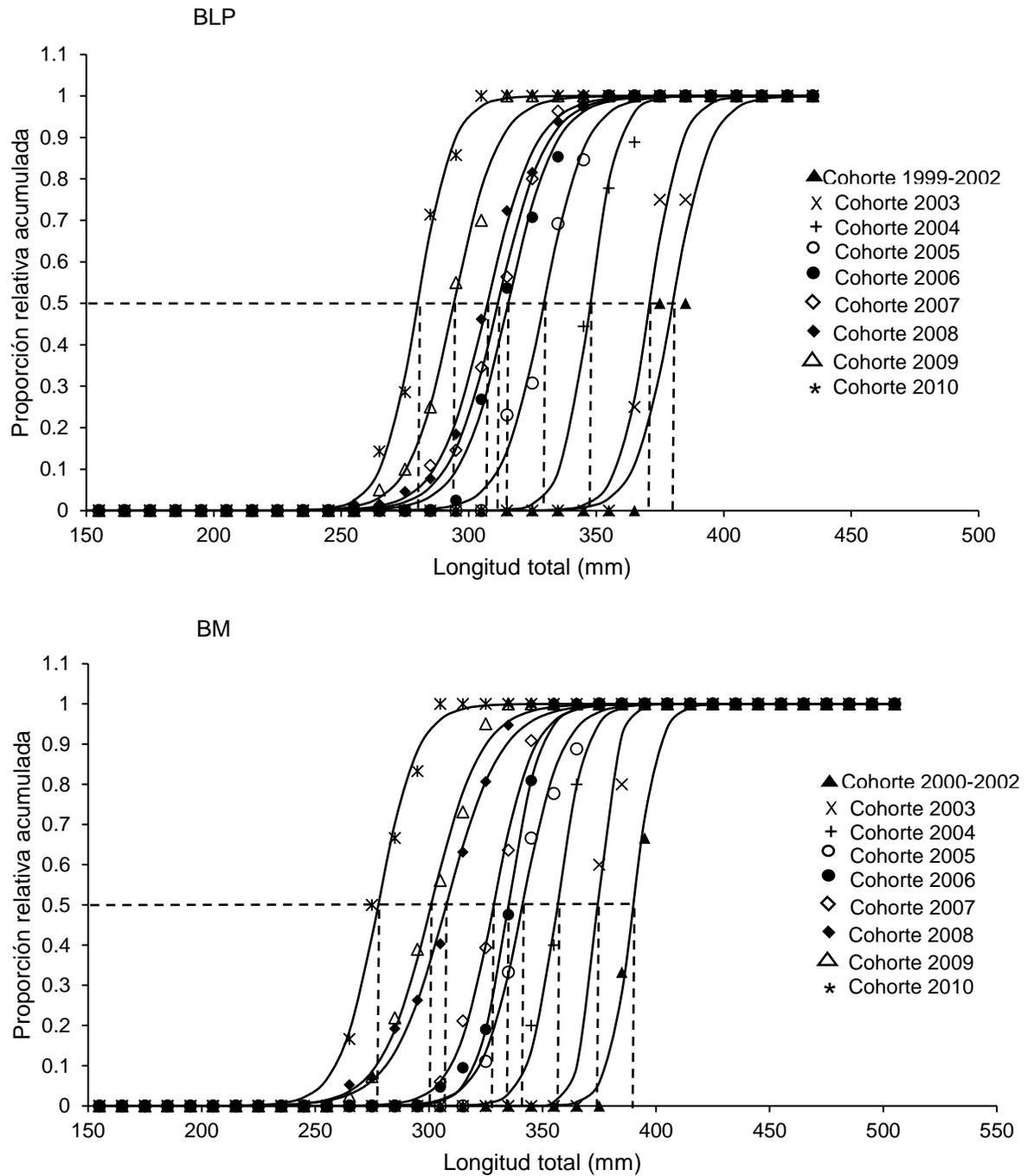
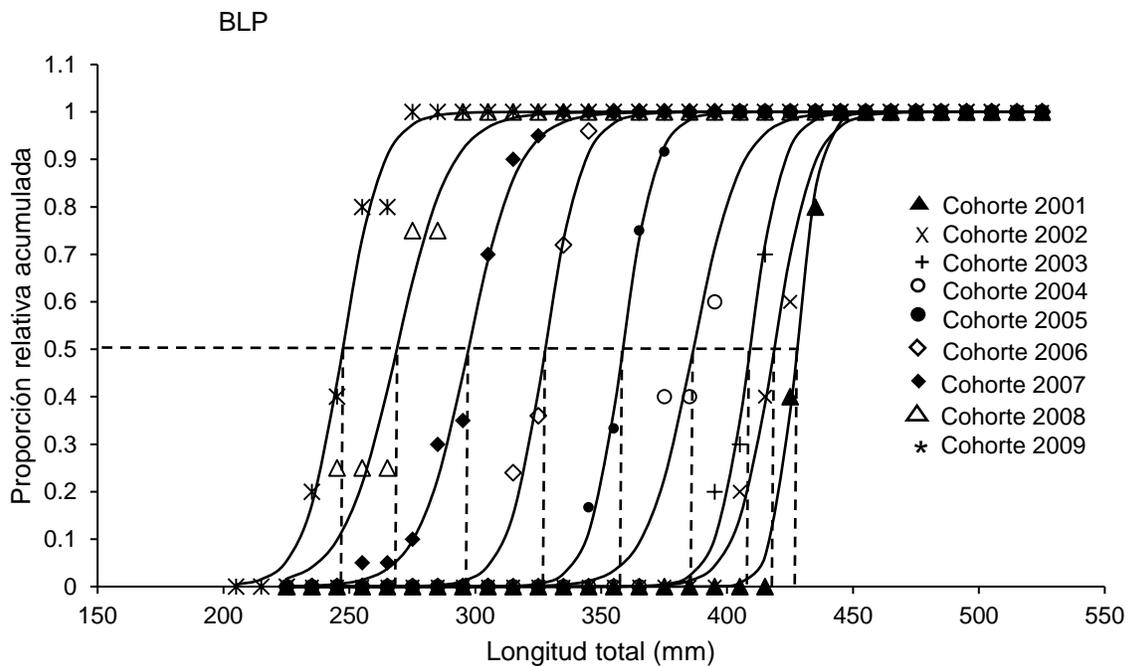


Figura 44. Longitud media de madurez sexual (L_{50} %) por cohorte de la liseta *Mugil curema* en Bahía de La Paz (BLP) y en Bahía Magdalena (BM).

Tabla 18. Valores estimados de $L_{50\%}$ por cohorte de la lisa rayada *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) y en Bahía Magdalena (BM).

| Localidad | Cohorte | n | r | $L_{50\%}$ (mm) | Edad (años) | Intervalos de confianza al 95% | | | |
|-----------|-----------|----|------|-----------------|-------------|--------------------------------|-----------------|--------|-----------------|
| | | | | | | r | $L_{50\%}$ (mm) | r | $L_{50\%}$ (mm) |
| BLP | 2001 | 5 | 0.21 | 427.53 | 7.3 | 0.19 | 0.23 | 427.01 | 428.06 |
| | 2002 | 5 | 0.13 | 418.67 | 7 | 0.11 | 0.15 | 417.33 | 420.01 |
| | 2003 | 11 | 0.15 | 409.04 | 6.5 | 0.13 | 0.17 | 408.02 | 410.07 |
| | 2004 | 15 | 0.1 | 386.56 | 5.4 | 0.08 | 0.13 | 384.12 | 389 |
| | 2005 | 29 | 0.15 | 358.5 | 4.3 | 0.14 | 0.19 | 354.93 | 356.86 |
| | 2006 | 71 | 0.13 | 327.7 | 3.5 | 0.12 | 0.15 | 326.71 | 328.68 |
| | 2007 | 76 | 0.1 | 297.22 | 3.1 | 0.08 | 0.11 | 295.96 | 298.48 |
| | 2008 | 76 | 0.09 | 268.8 | 2.7 | 0.07 | 0.11 | 266.14 | 271.47 |
| | 2009 | 58 | 0.12 | 247.27 | 2.3 | 0.11 | 0.14 | 246.09 | 248.44 |
| BM | 1998-2001 | 6 | 0.18 | 513.31 | 12 | 0.15 | 0.22 | 512.32 | 514.3 |
| | 2002 | 14 | 0.13 | 475.76 | 8.9 | 0.11 | 0.15 | 474.36 | 477.15 |
| | 2003 | 23 | 0.13 | 441.95 | 7.2 | 0.12 | 0.14 | 441.34 | 442.56 |
| | 2004 | 35 | 0.16 | 430 | 6.7 | 0.15 | 0.16 | 429.73 | 430.26 |
| | 2005 | 51 | 0.12 | 394.16 | 5.4 | 0.11 | 0.12 | 392.58 | 394.74 |
| | 2006 | 60 | 0.09 | 367.89 | 4.6 | 0.082 | 0.1 | 366.52 | 369.27 |
| | 2007 | 32 | 0.13 | 354.23 | 4.3 | 0.11 | 0.15 | 352.84 | 355.63 |



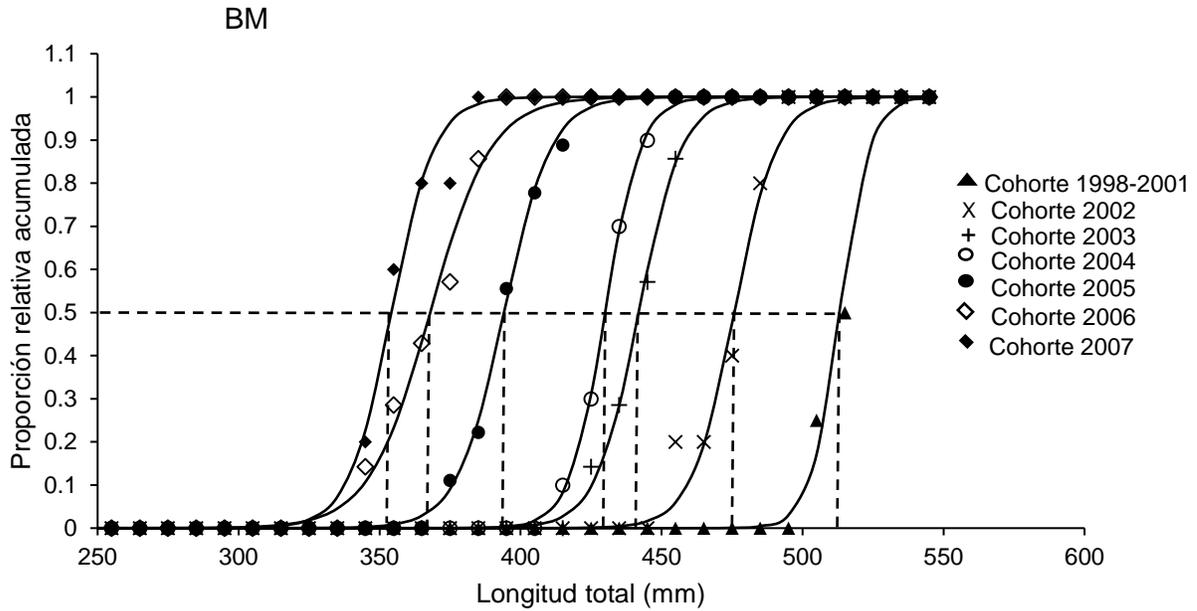


Figura 45. Longitud media de madures sexual ($L_{50\%}$) por cohorte de la lisa rayada *Mugil cephalus* en Bahía de La Paz (BLP) y Bahía Magdalena (BM).

DISCUSIÓN

En el presente trabajo se identificó una correlación negativa no significativa entre los valores promedio del MIA y la frecuencia de organismos maduros en *Mugil cephalus* y un desfase en *M. curema*. De modo que en *M. curema* el periodo de crecimiento lento y culminación de una banda hialina (asociado con valores altos de MIA) se registró antes y después de los meses con mayor actividad reproductiva en ambas localidades (julio y noviembre-marzo en BLP; febrero-abril en BM); y en *M. cephalus* el periodo de crecimiento lento se asoció con la temporada de reposo reproductivo (junio a octubre en BLP y de mayo a octubre en BM).

Quizás esto se deba a una disminución en la tasa de crecimiento por el desgaste energético que ambas especies experimentan durante la maduración gonadal o una

posible migración de desove (Morales-Nin, 1987; Ditty & Shaw, 19996; Ibáñez & Gallardo-Cabello, 1996b; Espino-Barr *et al.*, 2005), aunado a las condiciones y nivel de alimentación que pueden experimentar los organismos durante dicho proceso. Tal como establecen Botha (1970, 1971) y Bilton & Robbins (1971), quienes identificaron una fuerte correlación entre la formación de una banda de crecimiento rápido con una alimentación activa, y una banda de crecimiento lento con épocas menos favorables.

Según Sánchez (1995), el periodo en el cual *M. cephalus* se alimenta más activamente es durante los meses de verano, sin embargo, en el presente estudio esta época coincide con valores altos de MIA y un crecimiento menos acelerado. Quizás este periodo de alimentación activa si suceda en ambas localidades del presente estudio, pero puede que la energía proveniente de la alimentación no sea destinada en su mayoría hacia el crecimiento somático, y sea utilizada para recuperarse del desgaste reproductivo, una posible migración de desove, o bien, para prepararse y almacenar reservas que cumplirán las demandas del próximo evento reproductivo.

Esto coincide con lo reportado por algunos autores como Heald & Griffiths (1967), Ibáñez-Aguirre (1995), Espino-Barr (1996), González & Eslava (1999) e Ibáñez *et al.* (2012), quienes señalaron que generalmente en especies de peces tropicales, la formación de las marcas de crecimiento (un periodo de crecimiento lento) está relacionada con la actividad reproductiva, cuando el organismo utiliza la energía metabólica para el desarrollo de las gónadas o durante la migración de

desove, cuando el desgaste corporal es mayor (Ibáñez & Gallardo-Cabello, 1996; Ibáñez *et al.*, 2012).

A pesar de que en el presente estudio no se empleó un método cuantitativo directo para la clasificación de las etapas de crecimiento durante la ontogenia, se optó por el uso de parámetros clave que definieron la historia de vida de los organismos, como la tasa de crecimiento en longitud, que según algunos autores como McDonough *et al.* (2005), conforme esta comienza a disminuir, el peso total, el peso de las gónadas y el índice de reserva de grasa comienzan a aumentar; y la edad de primera madurez sexual, momento específico a partir del cual la tasa de crecimiento se verá disminuida notablemente debido a la mayor cantidad de energía que será usada para formar los productos sexuales y las reservas de grasa (Espino-Barr *et al.*, 2016).

En este sentido, en el presente estudio se asignaron tres etapas de vida para ambas especies (juveniles y adultos jóvenes, adultos y viejos), cada una con características peculiares de crecimiento. En todos los casos, durante la primera etapa se registró la mayor tasa de crecimiento somático en la historia de vida de los organismos, cuya duración aproximada fue de 1/3 de la longevidad estimada para cada especie. El término de este periodo fue evidenciado por una sincronía entre el evento de primera madurez sexual y una disminución evidente de la TC_e. Dicha relación también fue reportada por Espino-Barr *et al.* (2015; 2016) en costas de Colima y Jalisco; quienes al igual que el presente estudio, sugieren tres etapas de crecimiento en *M. cephalus* (de cero a tres años, de cuatro a siete y de ocho a 12 años).

Otro punto importante para discutir es que, en ambas especies y localidades, los machos presentaron mayores tasas de crecimiento que las hembras durante los primeros años de vida (de cero a cuatro años). Tal como se mencionó anteriormente, a medida que ambos sexos alcanzan la talla/edad de madurez sexual la TC_e disminuye, sin embargo, esta diferencia es mayor en machos; consecuentemente la TC_e de hembras adultas supera la de los machos de la misma edad.

Esta característica evidencia la importancia para las hembras de obtener una talla óptima que maximice el éxito reproductivo (McDonough *et al.*, 2003; McDonough *et al.*, 2005), ya que, en algunas especies de peces como las lisas, rasgos como la fecundidad presentan una relación lineal con la longitud o peso del organismo, a tal grado que, una duplicación en la longitud del pez puede conducir a un aumento de 10 veces o más en la fecundidad (Berkeley *et al.*, 2004; Espino-Barr *et al.*, 2016).

En todos los casos del presente estudio, los grupos de edad más avanzada fueron representados casi en su totalidad por hembras, por lo que se sugiere mayor longevidad y menores tasas de mortalidad que en machos (Ibáñez & Gallardo-Cabello, 1996a; Cabral-Solís *et al.*, 2007; Gallardo-Cabello *et al.*, 2016); factores que podrían respaldar las diferencias en las tasas de crecimiento entre sexos para *M. cephalus* y *M. curema* reportadas en el presente trabajo y por otros autores (Thomson, 1951; Hickling, 1970; Cech & Wohlschlage, 1975; Oren, 1981).

La tendencia a disminuir el valor del FC conforme avanzó la edad, sugiere que a medida que un organismo envejece la proporción del incremento en peso con

respecto a la longitud es menor (Safran, 1992), condición característica de un crecimiento alométrico negativo, tal como lo reportaron Ibáñez (2015) y Salgado-Cruz *et al.* (Aceptado) para varias poblaciones de la liseta y lisa rayada. Considerando que ambas especies disminuyen la tasa de crecimiento una vez que alcanzan la edad reproductiva, es de suponer que la prioridad por ganar talla o peso sea reemplazada por acumular la mayor cantidad posible de grasa visceral (energía que seguramente será dirigida hacia el desarrollo de células sexuales) (Ibáñez & Gallardo-Cabello, 2004); por lo tanto, es probable que el FC de organismos adultos y viejos sea menor que en juveniles y adultos jóvenes.

Con base en el patrón del IGS, cuyos valores máximos son alcanzados en cierto momento de la ontogenia, se sugiere que la condición reproductiva y las probabilidades para aportar nuevos reclutas a la siguiente generación, se incrementan con la edad hasta llegar a un punto óptimo (relacionado con valores altos de IGS), posterior a este periodo dichas condiciones disminuyen considerablemente. Sin embargo, es importante tener en cuenta que cuando se analiza el GSI en una especie se debe conocer si los peces van a mantener la misma proporción entre el peso-corporal y el tamaño de la gónada sea cual sea su talla, edad, área o época (Saborido-Rey, 2008).

En el capítulo 1 del presente estudio, se reportó una correlación positiva entre el IGS e IHS en ambas especies y localidades, lo cual sugiere que quizás el glucógeno almacenado en el hígado pueda cubrir parte la demanda energética durante la reproducción. De esta forma, los organismos de mayor tamaño y edad necesitaran

desarrollar hígados más grandes que les permitan almacenar la cantidad suficiente de lípidos y llevar a cabo la síntesis de vitelogenina (Saborido-Rey, 2008).

A diferencia de la mayoría de los animales terrestres, en los peces puede haber gran variación intraespecífica en el tamaño del cuerpo entre los individuos reproductores (Enberg *et al.*, 2012). Además de ello, no todos los individuos de una población se reproducen por primera vez a la misma edad o talla. Así hasta cada edad o talla existirá una proporción de individuos que son maduros y otros inmaduros (Saborido-Rey, 2008). Esta característica podría facilitar la detección y cuantificación de las compensaciones que subyacen a las estrategias de historia de vida.

Para comprender lo anterior, es importante resaltar dos aspectos que tienen influencia directa en la L_{50} %, el primero es referente a la probabilidad de alcanzar la madurez sexual en un momento determinado, ya que un crecimiento temprano en la vida aumentará la probabilidad de maduración sexual a cualquier edad. El segundo punto está relacionado directamente con el primero, y se refiere a los peces que ya han alcanzado la madurez sexual, en los cuales la tasa de crecimiento será menor que en los inmaduros o aquellos que hayan omitido el desove, aunque tengan la misma edad (Folkvord *et al.*, 2014).

En este sentido, las diferencias identificadas en el presente trabajo en los valores de L_{50} % entre cohortes, no es una característica poco común, ya que la edad y talla media de madurez puede variar dentro de una misma especie, población o cohorte ya sea espacial o temporalmente (Saborido-Rey, 2008; Folkvord *et al.*, 2014). Tal

variación en la L_{50} % puede estar condicionada por características particulares como la alimentación, tasa de crecimiento y longevidad (McDonough *et al.*, 2005).

Los resultados del presente estudio fueron obtenidos al agrupar los organismos por cohortes y estimar para cada una la L_{50} %, sin embargo, es de esperarse que conforme el año de la cohorte sea menor la L_{50} % tienda a incrementarse, debido a la influencia directa de la talla y edad en la estimación del parámetro. Una alternativa para descartar tal sesgo podría ser analizar únicamente las cohortes que incluyan organismos dentro del intervalo de talla/edad que aún no tengan el 100% de probabilidades de haber madurado.

CONCLUSIONES

- La liseta *Mugil curema* presentó un comportamiento temporal cercano entre el periodo de crecimiento lento y el inicio o final de la temporada reproductiva. En el caso de la lisa rayada *Mugil cephalus* el periodo de crecimiento lento se asoció con la temporada de receso reproductivo.
- En ambas localidades la tasa de crecimiento fue afectada considerablemente por el evento de madurez sexual, entre el tercero y cuarto año para *Mugil curema* y entre el cuarto y quinto año para *Mugil cephalus*.
- Se identificaron tres etapas de crecimiento para ambas especies, la primera (juveniles y adultos jóvenes) con la TC_e mayor de la ontogenia, característica de organismos que no han alcanzado la madurez sexual, la segunda etapa (adulthood) con una disminución considerable en la TC_e y característica de organismos que ya se han reproducido al menos una vez, y la última etapa

(vejez) para aquellos organismos más longevos cuya TC_e es la menor durante la ontogenia.

- Es probable que exista una segregación por sexos y edad en ambas zonas de estudio, principalmente por la ausencia de machos mayores a tres años de *Mugil curema*. En el caso de *Mugil cephalus*, esta segregación no es tan marcada, y sólo se observa en los grupos de edad 3 a 6 BLP y 7 a 9 BM.
- Se observó un patrón consistente en el factor de condición de ambas especies, en el cual, al incrementarse la edad la prioridad por acumular energía que será dirigida hacia el desarrollo de células sexuales es mayor.
- Con base en el índice gonadosomático y la proporción de organismos maduros por grupo de edad, se sugiere que la edad reproductiva óptima para *Mugil curema* en BLP es de cuatro a seis años y de seis a ocho años en BM. En el caso de *Mugil cephalus* de ocho a 10 años en BLP y de nueve a 11 años en BM.
- Los organismos de mayor tamaño y edad desarrollan hígados más grandes que les permiten almacenar la cantidad suficiente lípidos para la reproducción.
- La $L_{50\%}$ es característica de cada cohorte y se incrementa conforme el año de la cohorte disminuye. A diferencia de BM, los organismos de ambas especies en BLP no necesitan alcanzar tallas grandes y edades tan avanzadas para alcanzar la madurez sexual, sobre todo en *Mugil cephalus*.

7.3.1 CAPÍTULO 3.1

DETECCIÓN DE STOCKS FENOTÍPICOS DE *Mugil curema* (PERCIFORMES: MUGILIDAE) EN BAHÍA DE LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO.

Salgado-Cruz, L., C. Quiñonez-Velázquez, F. A. García-Domínguez & C.I. Pérez-
Quiñonez. *Revista Mexicana de Biodiversidad* (Aceptado).

RESUMEN

En un enfoque holístico es importante identificar potenciales unidades pesqueras para comprender mejor la estructura y la dinámica poblacional. El objetivo del presente estudio fue evaluar la potencial existencia de una población de *Mugil curema* estructurada en stocks en Bahía de La Paz. Se analizaron 709 ejemplares, de 2010 a 2013. Se integraron dos grupos (G1, n=212 y G2, n=178) de organismos y se comparó la forma del otolito sagitta usando morfometría geométrica, se estimó la $L_{50\%}$, se asignó la edad y con un enfoque multimodelo se evaluó el crecimiento individual. Se identificaron ocho grupos de edad para G1 (3-10) y cinco para G2 (3-7). El modelo más adecuado para describir el crecimiento fue von Bertalanffy para ambos grupos (G1, $L_{\infty}= 421.77$, $k = 0.32$ y $t_0 = -0.05$; G2, $L_{\infty}= 406.5$, $k = 0.36$ y $t_0 = -0.02$). Las diferencias en la forma del otolito y en el crecimiento individual entre grupos fueron significativas, pero los estimados de $L_{50\%}$ (G1= 325 mm LT; G2= 330 mm LT) no fueron significativos. Se sugiere que la población de *M. curema* está estructurada en al menos dos stocks en Bahía de La Paz, que se reproducen durante primavera (G1) y otoño (G2).

Palabras clave: Estructura poblacional, stock pesquero, enfoque multimodelo, crecimiento individual, patrón reproductivo.

INTRODUCCIÓN

El manejo sustentable de cualquier especie requiere del conocimiento sobre la estructura, dinámica y demografía poblacional dentro de su ámbito geográfico, ya que su estado define el nivel de explotación y en consecuencia la sustentabilidad (Sinclair & Iles, 1988). Por ello, es importante dirigir los esfuerzos de investigación a la identificación de potenciales *stocks* pesqueros, con la finalidad de incrementar la precisión en la evaluación de las poblaciones, ya que la mayoría de los modelos poblacionales asumen parámetros biológicos homogéneos (ejem. crecimiento, madurez y mortalidad) y un ciclo de vida cerrado, en el cual los peces jóvenes fueron producidos por cohortes previas pertenecientes a la misma población (Cadrin *et al.*, 2005).

Un enfoque para la identificación de *stocks*, generalmente de peces comerciales, se ha centrado en la detección de grupos basada en la cuantificación de las diferencias morfométricas de la forma del cuerpo (Silva, 2003; De La Cruz-Agüero & García-Rodríguez, 2004; Tzeng, 2004, Ibáñez-Aguirre *et al.*, 2006; García-Rodríguez *et al.*, 2011; Vergara-Solana *et al.*, 2013; Pérez-Quiñonez *et al.*, 2017) y de forma de otolito sagita (Campana & Casselman, 1993; DeVries *et al.*, 2002; Félix-Uraga *et al.*, 2005; Stransky *et al.*, 2008; Ramírez-Pérez *et al.*, 2010), o sobre el análisis de la forma de ambas estructuras (Pérez-Quiñonez *et al.*, 2018).

La presencia potencial de unidades poblacionales se evalúa con base en el supuesto de que los individuos con alta similitud (morfotipos similares) deberían estar estrechamente relacionados, biológica y ecológicamente (Cadrin *et al.*, 2005). Complementariamente, mediante análisis demográficos (edad, crecimiento,

reproducción, mortalidad) (Griffiths, 1997; Begg *et al.*, 1999; Ruíz-Domínguez & Quiñonez-Velázquez, 2018), se evalúan los parámetros de las unidades biológicas (morfotipos-stocks) para identificar diferencias en la respuesta de los peces a la presión del ambiente y de la pesca (Gherard *et al.*, 2013).

Por esta razón, el uso de los dos enfoques podría proporcionar una mejor comprensión de la estructura y dinámica de la población, como lo señalaron Begg y Waldman (1999), quienes sugirieron un esfuerzo holístico (enfoques múltiples) para evaluar la estructura de la población, de manera que este enfoque integrador maximice la probabilidad de definir correctamente stocks pesqueros.

La liseta, *Mugil curema* Valenciennes, 1836 es un omnívoro que se alimenta fundamentalmente en la capa superficial del sedimento, a su vez es presa de una amplia variedad de especies de alto nivel trófico (Yáñez-Arancibia, 1976). Presenta amplia distribución en el continente americano, habitando lagunas, estuarios y las costas en la franja subtropical. En el Pacífico Oriental se distribuye desde California hasta Chile, mientras que, en el Atlántico Occidental, desde Cabo Cod, Estados Unidos hasta Brasil (Castro-Aguirre, 1978), incluido el Golfo de México (Robins *et al.*, 1991). Pasa la mayor parte de su ciclo biológico en aguas protegidas (estuarios, bahías, lagunas y desembocaduras de ríos) (Harrison, 1995; Ibáñez y Gallardo-Cabello, 2004; González-Castro *et al.*, 2006). Los adultos forman cardúmenes y migran a la zona pelágica costera, para desovar. Después las postlarvas migran hacia estuarios y lagunas costeras donde permanecen hasta alcanzar la fase adulta (Blaber, 1997; Polanco *et al.*, 1987; Marín *et al.*, 2003; Trape *et al.*, 2009).

En México, la liseta se captura en conjunto con la lisa rayada *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758, incluidas en las categorías "Lebrancha" y "Lisa" dentro de la Carta Nacional Pesquera mexicana (Vasconcelos *et al.*, 1996). El grupo constituye un importante recurso económico para la pesca artesanal en sistemas lagunares y bahías del Pacífico mexicano, cuyos volúmenes de captura superan las 10,000 t anuales (Ibáñez & Gallardo-Cabello, 2004; AEAP, 2017). Más del 75% de las capturas provienen de los estados que bordean el Golfo de California (Nayarit, Sinaloa, Baja California Sur, Sonora y Baja California, en orden de importancia). En el estado de Baja California Sur, las capturas de este recurso han promediado 437 toneladas anuales durante los últimos 18 años (AEAP, 2017).

La pesca de *M. curema* está regulada por la Norma Oficial Mexicana NOM016-PESC-1994 (DOF, 1995) y por la Carta Nacional Pesquera (DOF, 2006), donde se establece la talla mínima de captura (28 cm LT) y el periodo de veda (1 de abril al 30 de junio).

La mayor parte de los estudios sobre *M. curema* en el Pacífico mexicano se han centrado en estimar los parámetros de la población (Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello, 1996; Espino-Barr *et al.*, 2005; Gallardo-Cabello *et al.*, 2005; Quiñonez-Velázquez & Mendoza-Guevara, 2009; Quiñonez-Velázquez & López-Olmos, 2011; Espino-Barr *et al.*, 2013; Ibáñez, 2015; Quiñonez-Velázquez *et al.*, 2015) y aspectos reproductivos (Yáñez-Arancibia, 1976; Lucano-Ramírez & Michel-Morfín, 1997; Cabral-Solís *et al.*, 2010).

Recientemente, en costas de Jalisco, a partir del análisis histológico en gónadas Ruiz-Ramírez *et al.* (2017), encontraron que la especie suele presentar actividad

reproductiva durante todo el año, con un pico reproductivo generalmente en primavera o verano. Sin embargo, en la laguna de Cuyutlán, Colima, Cabral-Solís *et al.* (2010), a través de observaciones macroscópicas en gónadas, así como en la Bahía de La Paz, BCS, Quiñonez-Velázquez y Mendoza-Guevara (2009) y Quiñonez-Velázquez *et al.* (2015) mediante un estudio de la distribución de frecuencias de fechas de nacimiento, indicaron la existencia de dos picos reproductivos durante el año (primavera y otoño). Por lo tanto, es razonable suponer que la población de *M. curema* en la Bahía de La Paz (LPB) podría estar constituida por dos unidades poblacionales, considerando los dos eventos de máxima actividad reproductiva durante el año en la región. El primero, conformado por organismos cuyo proceso reproductivo culmina con un desove en primavera (marzo a junio) y el segundo por aquellos que lo presentan en otoño (octubre y noviembre). Tal como sugiere Moore (1974), para la liseta frente a costas de Texas, donde propone la existencia de dos poblaciones a partir de distintos periodos de desove. En BLP, estos eventos quizás estén sincronizados con el patrón de vientos sureste (conocidos como Coromuel), característicos de la zona, que se presentan en primavera-verano y los vientos del noroeste en otoño-invierno (Obeso-Nieblas, 2003). Al igual que con el patrón de la temperatura superficial del mar (TSM), que presenta dos estaciones bien definidas, invierno-primavera (21 a 24 °C) y verano-otoño (27 a 31 °C) (Obeso-Nieblas, 1987; Martínez-Flores *et al.*, 2006).

A la fecha, no se ha realizado algún estudio donde se relacione la posible variación fenotípica en conjunto con la variación de parámetros poblacionales. Por lo que el objetivo del presente estudio fue evaluar la hipótesis sobre la existencia de

una población estructurada en *stocks* de *M. curema* en la Bahía de La Paz, BCS, utilizando varios enfoques: análisis de la forma del otolito sagitta utilizando morfometría geométrica, aspectos reproductivos a través de la apreciación macroscópica de las gónadas y crecimiento individual con un enfoque multimodelo. Bajo el supuesto de que las diferencias entre stocks son consecuencia de las condiciones ambientales a las que están expuestos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo

Se recolectaron 709 ejemplares de la captura artesanal durante 2010-2013 en la Bahía de La Paz (BLP), B.C.S., México. Por mes, se seleccionaron al azar hasta 40 organismos, buscando representar la estructura de tallas de la captura. Las muestras fueron conservadas en hielo y transportadas al laboratorio donde fueron procesadas. Los peces fueron identificados a nivel de especie con base en el trabajo de Ibáñez y Gallardo-Cabello (2005).

A cada organismo se le registró la longitud total ($LT \pm 0.1$ cm), peso total y eviscerado (PT y PE, respectivamente ± 0.1 g), se extrajeron las gónadas y se pesaron ($PG \pm 0.1$ g). El sexo y estadio de madurez se asignó por apreciación visual de acuerdo con una modificación del criterio morfocromático de Nikolsky (1963), se usaron cinco estadios de desarrollo gonadal: indiferenciado (1), inmaduro (2), en proceso de maduración (3), maduro (4) y desovado (5). Se extrajo el par de otolitos sagitta y se conservaron en seco hasta su observación.

Para la lectura de las marcas de crecimiento se fotografió la cara externa del otolito derecho, todas las imágenes fueron digitalizadas a 8X de aumento, incluyendo una referencia del tamaño, utilizando un sistema digitalizador, integrado a una cámara de video empotrada en un estereoscopio Olympus SZX-TR30 y conectada a una computadora. Para el análisis de la forma del otolito se seleccionó una submuestra y se empleó el mismo procedimiento para su digitalización.

Patrón reproductivo

Utilizando el total de datos recolectados, se describió el patrón reproductivo y el análisis de los cambios en la madurez gonadal, durante un ciclo anual, usando tres métodos complementarios (Lucano-Ramírez *et al.*, 2014). La evaluación de la maduración gonadal se efectuó utilizando la escala morfocromática, el índice gonadosomático (IGS) y el factor de condición (FC), de acuerdo con las siguientes ecuaciones (Rodríguez-Gutiérrez, 1992):

$$IGS = \left[\frac{P_G}{P_T - P_G} \right] * 100, \quad (26)$$

$$FC = \left[\frac{P_E}{LT^b} \right] * 100, \quad (27)$$

Donde b = valor de la pendiente de la relación potencial entre $PT - LT$.

Los índices anteriores se emplearon bajo el supuesto de que existe una relación inversa entre los valores promedio máximos de IGS con un FC relativamente bajo, lo que generalmente coincide con el periodo de madurez gonádica (Sánchez-Cárdenas *et al.*, 2007).

Determinación de edad

Se observaron 692 pares de otolitos por dos lectores de manera independiente (Campana & Thorrold, 2001). Cada lector contó el número de marcas de crecimiento (compuesta por una banda opaca y una hialina) por otolito, y la precisión entre lectores se evaluó mediante el porcentaje promedio de error (APE, por sus siglas en inglés) propuesto por Beamish & Fournier (1981):

$$APE_j = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \left[\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{X_{ij} - X_j}{X_j} \right] * 100, \quad (28)$$

Donde: N = Número de organismos a los que se les determinó la edad, R = Número de lecturas por otolito, X_{ij} = i -ésima lectura del j -ésimo otolito y X_j = Promedio del número de marcas de crecimiento para el j -ésimo otolito.

Se estimó el coeficiente de variación (CV) utilizando la misma notación y variables en la ecuación (28) (Chang, 1982):

$$CV = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \sqrt{\frac{\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R (X_{ij} - X_j)^2}{R-1}}{X_j} * 100 \quad (29)$$

En ambos casos, valores < 10% son considerados adecuados (Campana *et al.*, 1995; Morison *et al.*, 1998). La consistencia de las lecturas se determinó mediante la distribución de frecuencias de radio a la primera marca de crecimiento (R_1) para todos los organismos (Rocha-Olivares & Gómez-Muñoz, 1993; García-Contreras *et al.*, 2009). La periodicidad en la formación de las marcas de crecimiento se identificó mediante el análisis del Incremento Marginal (MIA, por sus siglas en inglés) (Lai & Liu, 1979):

$$MIA = \frac{R-r_n}{r_n-r_{n-1}}, \quad (30)$$

Donde: R = Radio del otolito, r_n = Distancia del núcleo del otolito a la última marca de crecimiento observada y r_{n-1} = Distancia del núcleo a la penúltima marca de crecimiento observada.

Este análisis cuantifica proporcionalmente el depósito de la marca de crecimiento con respecto a la última completamente depositada y los valores oscilan entre 0 y 1. Valores bajos del MIA se interpretan como el comienzo del depósito de una banda opaca, mientras que para los valores altos la culminación de formación de una banda hialina. Las diferencias entre los promedios mensuales del MIA se evaluaron a partir de la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis usando el programa STATISTICA 7.0 (StatSoft, 1995).

Obtención y análisis de datos morfométricos

Para analizar las diferencias en la forma del otolito sagitta, se integraron dos conjuntos de datos (primavera: marzo-mayo y otoño: octubre-noviembre) asociados a la existencia potencial de dos eventos reproductivos por año en BLP como lo sugieren Quiñonez-Velázquez & López-Olmos (2011) y Quiñonez-Velázquez *et al.* (2015). El tamaño de muestra para este análisis fue de 59 organismos para primavera (G1) y 51 organismos para otoño (G2), todos organismos adultos ≥ 217 mm.

La descripción y comparación de la forma de los otolitos, se basó en las configuraciones generadas por la digitalización (coordenadas X , Y) de marcas anatómicas naturales (Landmarks) ubicadas principalmente sobre el contorno de la

estructura. Como el número de landmarks fue insuficiente para representar la forma del otolito, se generó una gradilla de referencia con distancias radiales angularmente equidistantes, como referencias, para asignar y ubicar puntos (*semi-landmarks*) a lo largo del perímetro de los otolitos utilizando el programa MakeFan (Sheets, 2004). Previamente se realizó un análisis exploratorio colocando puntos de referencia ($n = 42$) a lo largo del contorno del otolito, con el fin de detectar aquellas marcas que presentaban menor magnitud en la variación de la forma entre los grupos analizados. Seleccionar un total de 20 puntos de referencia para representar la forma del otolito (Fig. 46). Todas las digitalizaciones se realizaron con el programa TpsDig (Rohlf, 2004).

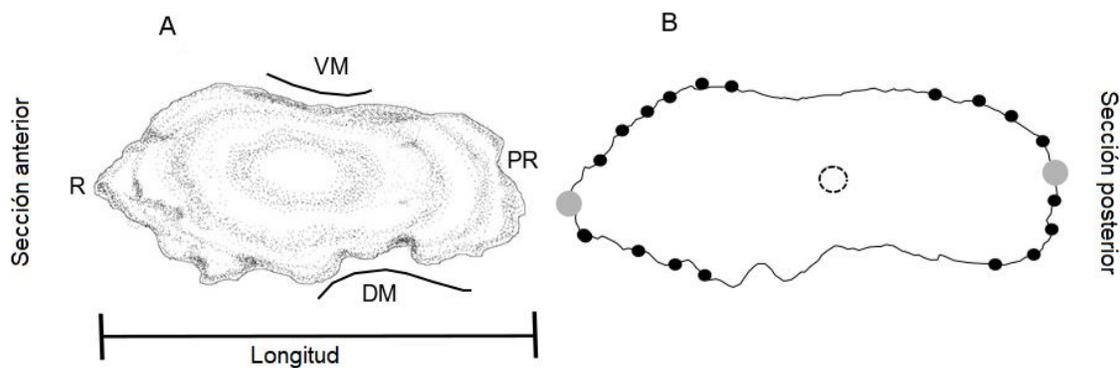


Figura 46. A) Representación esquemática de la cara externa del otolito de sagita de la lisa *Mugil curema* en la Bahía de La Paz. B) Ubicación de las 20 marcas utilizadas para representar la forma del otolito. Puntos grises: landmarks, puntos negros: semi-landmarks de referencia, punto central: centroide. Donde R: tribuna, PR: postrostrum, VM: margen ventral y DM: margen dorsal.

Para el análisis de datos, las configuraciones geométricas se trasladaron, escalaron y rotaron para cada grupo utilizando el método de superposición de Procrustes en el programa Coordgen 6 (Sheets, 2004). Para descartar las

diferencias en la forma asociadas con efectos alométricos, se realizó un análisis de regresión entre los puntajes de deformación parcial y los puntajes de deformación uniformes en el logaritmo natural (ln) del tamaño del centroide (LCS), utilizando el programa Regress6k (Sheets, 2004).

Con la finalidad de probar las diferencias fenotípicas entre los organismos de ambos grupos se comparó la Distancia Total Procrustes (DTP) entre cada par de las configuraciones promedio. La significancia estadística de la prueba fue basada en la comparación del valor de F (razón de varianzas) obtenido de los valores observados con aquellos valores obtenidos mediante 100 remuestreos. La significancia estadística se obtuvo del porcentaje de veces que el valor de F calculado fue igual o mayor al obtenido de los datos observados. Estos análisis fueron realizados en el programa TwoGroup (Sheets 2004). Finalmente, la tendencia en la variación de la forma entre los grupos fue visualizada graficando los vectores producidos del análisis de las deformaciones parciales e interpolando la variación ocurrida entre las marcas homólogas (*Thin Plate Spline*). Es decir, cuanto mayor sean las diferencias morfológicas entre las dos configuraciones, la deformación en la placa será más significativa, definiendo así los cambios morfológicos, y a su vez, permitirá aumentar el grado de deformación, para que los cambios sean más notables.

Aspectos reproductivos y estimación de parámetros de crecimiento por grupo

Se utilizaron 390 organismos maduros (estadios 3, 4 y 5) para evaluar las diferencias de los parámetros de crecimiento y reproductivos entre grupos (G1: n=212; G2: n=178). Las diferencias en longitud y peso entre grupos se evaluaron a

partir de la prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov del programa STATISTICA 7.0.

Para describir el crecimiento individual de la liseta se evaluaron cinco modelos: von Bertalanffy, Gompertz, Logístico, Richards y Schnute. La estimación de los parámetros de los modelos se realizó maximizando el negativo del logaritmo de verosimilitud mediante el algoritmo de búsqueda directa Gauss-Newton. Los intervalos de confianza a 95% de los parámetros se estimaron a partir de los perfiles de verosimilitud suponiendo una distribución X^2 (Polacheck *et al.*, 1993).

La selección del modelo más adecuado y su veracidad se basó en el criterio de información de Akaike (AIC). Según este criterio, el modelo con menor valor de AIC_i (AIC_{imin}) es el más adecuado para la descripción del crecimiento, $AIC_i = 2LL + 2K$, donde LL es el valor de la verosimilitud obtenida en cada ajuste y K el número de parámetros del modelo. Para identificar el soporte estadístico de cada modelo se estimaron las diferencias de AIC_i ($\Delta_i = AIC_i - AIC_{min}$). De acuerdo con Burnham & Anderson (2002), los modelos con $\Delta_i > 10$ no tienen soporte estadístico y deben ser omitidos del análisis, los modelos con $\Delta_i < 2$ tienen un soporte alto, y aquellos entre $4 < \Delta_i < 7$ un soporte medio. La credibilidad de cada modelo se evaluó mediante el peso de AIC (w_i) a partir de la ecuación propuesta por Burnham & Anderson (2002).

Debido a que los grupos (G1 y G2) se conformaron únicamente por organismos ≥ 217 mm de LT, y con la finalidad de evitar la sobreestimación de la talla promedio de los grupos de edad más jóvenes, e influir negativamente la estimación del coeficiente de crecimiento, se utilizaron longitudes retrocalculadas en el ajuste de los modelos de crecimiento a los datos edad-longitud. La ecuación que se empleó

para e retrocálculo de las longitudes pretéritas fue la de Fraser-Lee (Araya & Cubillos, 2006), donde se utilizó (2.2 mm LT) la talla de eclosión de *M. curema* (Houde *et al.*, 1976), para reducir el sesgo al no incluir organismos jóvenes en la estimación del intercepto de la relación tamaño del otolito-peíz (Araya & Cubillos, 2006).

Para los aspectos reproductivos, se estimó la proporción sexual total y por grupo mediante la prueba Chi cuadrada (X^2) con corrección por continuidad de Yates (Zar, 2010):

$$X_{Yates}^2 = \sum \left(\frac{(|f_i - f_{iesp}| - 0.5)^2}{f_{iesp}} \right), \quad (31)$$

Donde: f_i = Frecuencia de machos o hembras observada y f_{iesp} = Frecuencia esperada.

Se estimó la longitud a la cual al menos el 50 % de los individuos han alcanzado la madurez sexual ($L_{50\%}$) ajustando un modelo logístico al porcentaje de organismos maduros por intervalo de talla (10 mm) mediante el módulo non-linear del programa STATISTICA 7.0 (StatSoft, 1995), la ecuación que define tal modelo es la siguiente:

$$P_i = 1 / (1 + e^{[-r(LT_i - L_{50\%})]}), \quad (32)$$

Donde: P_i = Porcentaje de organismos maduros en i el intervalo de talla, LT_i = Talla del intervalo i , y r = Intercepto.

Se evaluaron las diferencias de las curvas de crecimiento y de las $L_{50\%}$ entre grupos a partir de la prueba de la tasa de verosimilitud propuesta por Kimura (1980):

$$x_k^2 = -N \ln \left(\frac{SRC_{\Omega}}{SRC_{\omega}} \right), \quad (33)$$

Donde: k = Grados de libertad, en este caso el número de parámetros, N = Número total de datos, SRC_{Ω} = Suma de residuos al cuadrado del modelo ajustado a cada conjunto de datos y SRC_{ω} = Suma total de residuos al cuadrado del ajuste del modelo a los datos.

RESULTADOS

Unidades poblacionales a partir de patrón reproductivo y formación de marcas de crecimiento

Del total de ejemplares analizados ($N = 709$), el intervalo de tallas y pesos varió entre 79 y 405 mm LT y 6 y 600 g PT. Las hembras (H) representaron el 82 % ($\overline{LT} = 326.6$ mm y $\overline{PT} = 316.6$ g), el 12 % fueron machos (M) ($\overline{LT} = 304$ mm y $\overline{PT} = 263.8$ g) y 6 % indiferenciados (I) ($\overline{LT} = 103.6$ mm y $\overline{PT} = 13.7$ g). El patrón reproductivo mostró pocos cambios durante los cuatro años de muestreo, con ± 1 mes en inicio o término de la máxima actividad reproductiva. Se observaron organismos con gónadas maduras la mayor parte del año, con dos eventos de máxima actividad reproductiva por año. El primero durante los meses de marzo-junio (G1), y el segundo durante octubre-noviembre (G2) (Fig. 47).

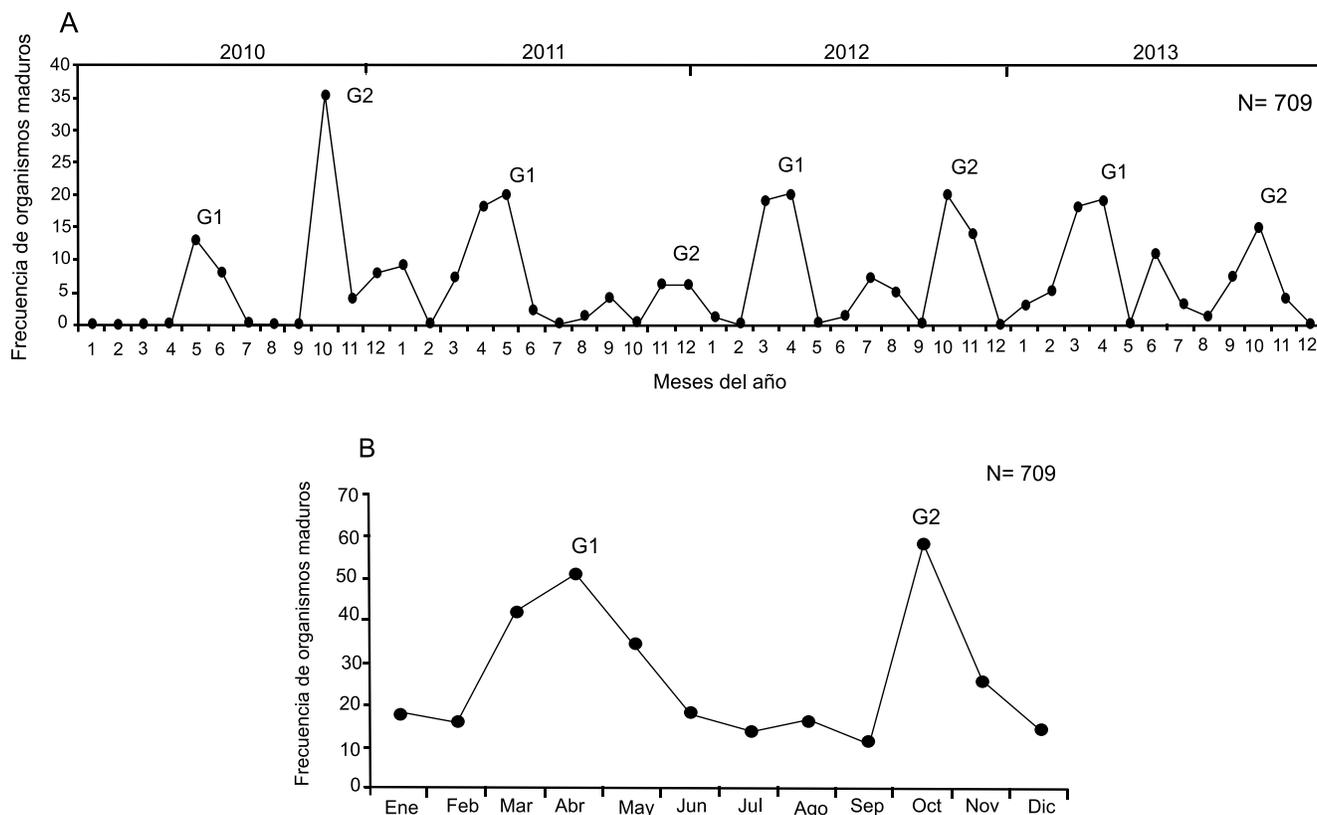


Figura 47. A) Patrón reproductivo de la liseta *Mugil curema* en la Bahía de La Paz, durante 2010-2013. B) Ciclo anual. Cada pico está asociado con un grupo reproductivo. G1 son peces que se reproducen en primavera y G2 aquellos que lo hacen en otoño.

Se detectaron diferencias significativas en los valores mensuales promedio del FC ($F = 38.74$, $P < 0.05$), el menor valor se registró en abril ($FC = 0.0027$) y el máximo en diciembre ($FC = 0.0034$) (Fig. 48). Las diferencias en los valores mensuales del IGS fueron significativas ($P < 0.05$), el patrón coincide con los dos periodos de máxima actividad reproductiva (G1 y G2). Los mayores valores se registraron en abril-junio y noviembre, (Fig. 48). Se detectó una correlación negativa significativa entre el IGS y el FC ($r = -0.7$, $P < 0.05$, $n = 12$).

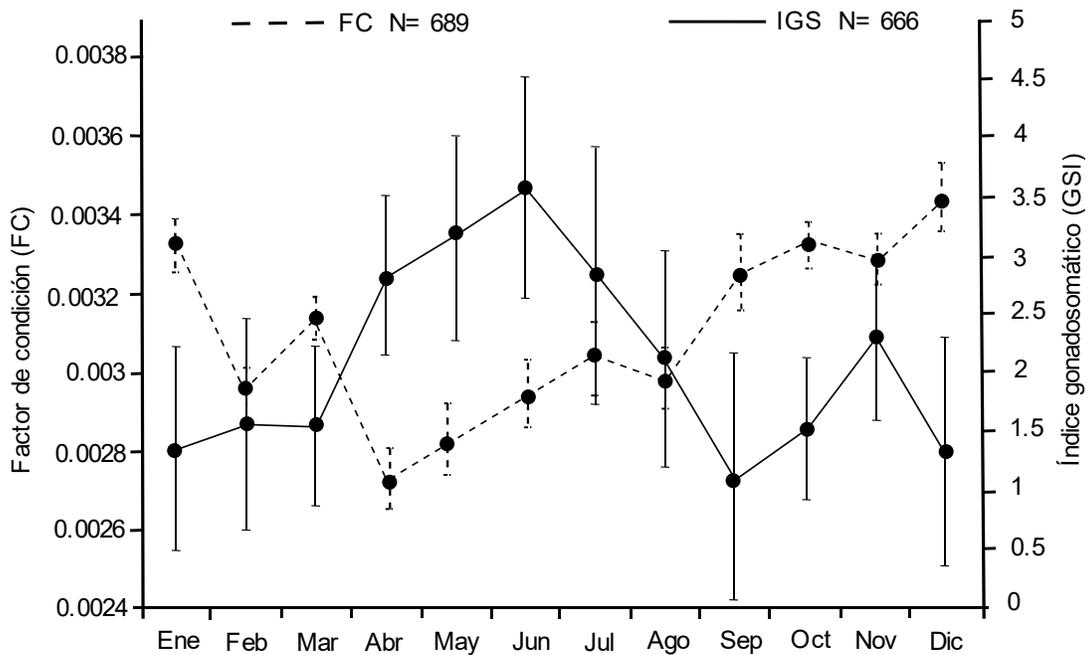


Figura 48. Ciclo anual del Factor de Condición (FC) y el Índice Gonadosomático (IGS) de la liseta *Mugil curema* en la Bahía de La Paz.

La precisión de las lecturas de marcas de crecimiento por lector y entre lectores fue adecuada ($APE_j = 1.54\%$ y $CV = 2.17$) y hubo consistencia en la asignación de la primera marca de crecimiento, evidenciada por un patrón unimodal en R_1 (Fig. 49). No hubo diferencias significativas en los promedios mensuales del MIA ($F = 1.1$, $P = 0.052$), presentando los valores más altos en junio y diciembre-febrero y los valores más bajos en mayo y octubre (Fig. 50). Se presentó una correlación negativa no significativa entre el MIA y la proporción mensual de organismos maduros ($r = -0.47$, $p > 0.05$).

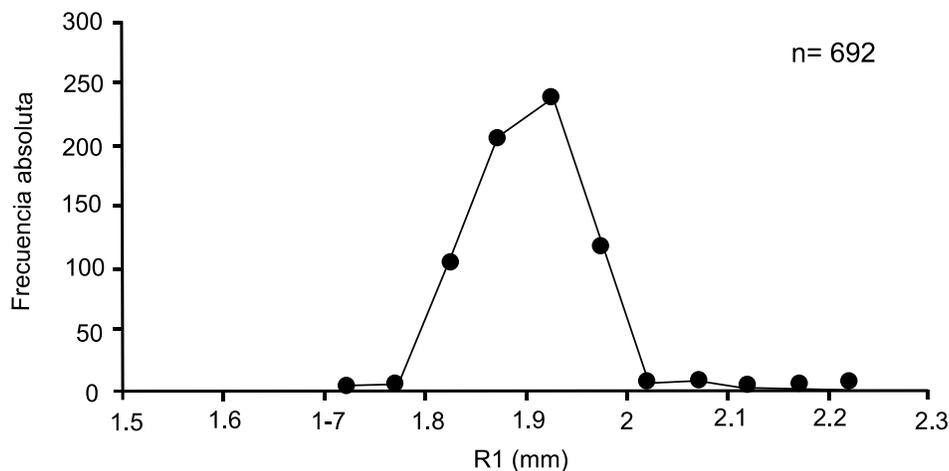


Figura 49. Distribución unimodal del radio a la primera marca de crecimiento (R_1) en otolitos de la liseta *Mugil curema* en la Bahía de La Paz.

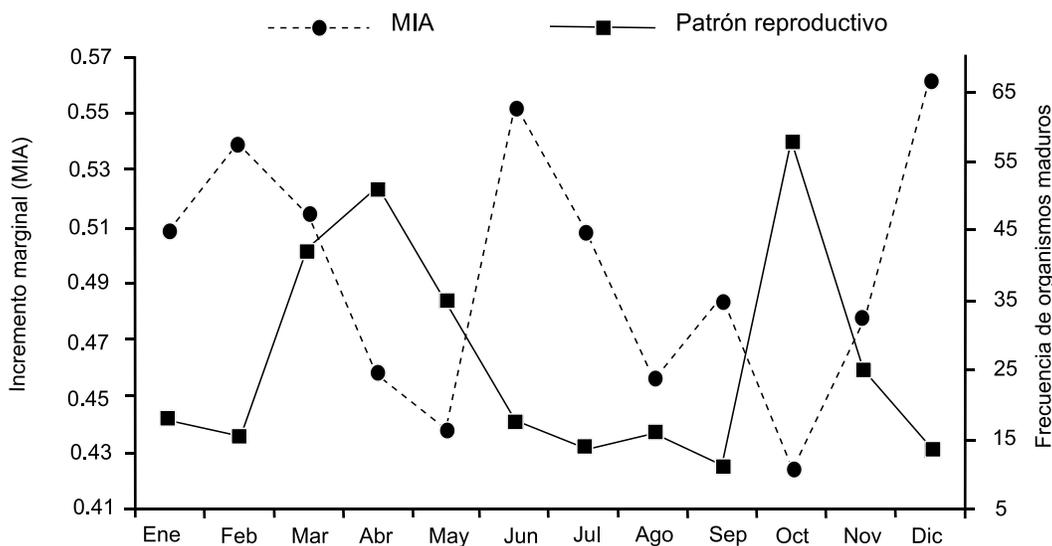


Figura 50. Cambios mensuales del Incremento Marginal (MIA) y organismos maduros durante un año tipo de la liseta *Mugil curema* en la Bahía de La Paz.

Análisis morfométrico

Se detectó una correlación negativa no significativa entre DTP y el LCS ($r = -0.0018$, $P > 0.05$). El análisis basado en la prueba F indicó diferencias significativas de DTP entre grupos G1-G2 ($F = 11.07$, $P < 0.01$, $DTP = 0.0239$). Las variaciones

más importantes en la forma del otolito observadas a través de Thin Plate-Spline ocurrieron principalmente en la parte anterior y posterior de la estructura (Fig. 51). Los otolitos correspondientes a G1 fueron considerablemente más largos que los otolitos del G2, con un promedio del radio total del otolito ($\overline{RT}_{\text{otolito}}$) de 4.2 mm y 4 mm respectivamente.

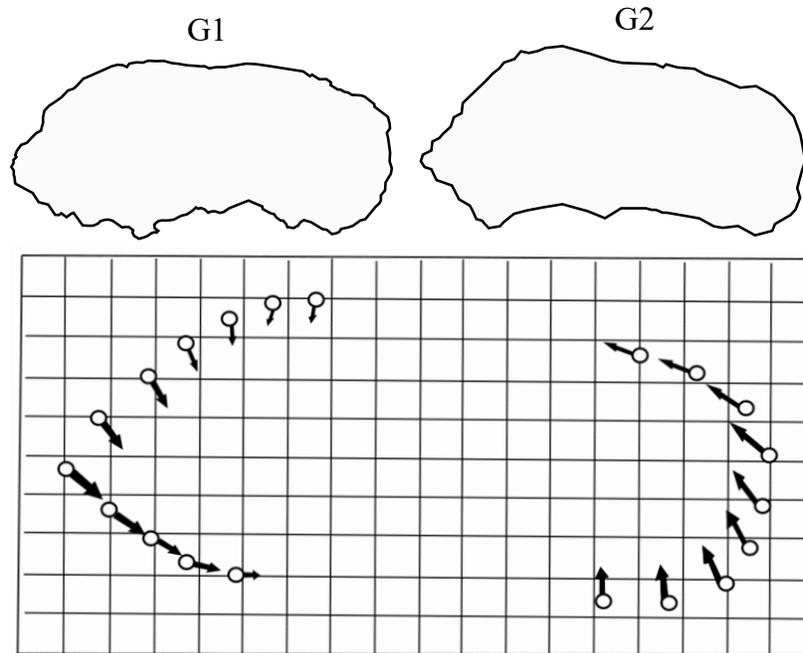


Figura 51. Imagen superior: esquema del otolito asociado a cada stock. Imagen inferior: cuadrículas de deformación resultantes de la comparación del otolito promedio de cada grupo con respecto a la forma promedio global, donde el tamaño y la dirección de las flechas indican la magnitud de la variación entre los grupos G1 vs G2. Las cuadrículas se amplían a 0.1X. G2 tiene en promedio un tamaño de otolito más pequeño, con el mayor cambio en el margen dorsal.

Aspectos reproductivos y estimación de parámetros de crecimiento por grupo

La longitud y peso promedio del grupo G1 fue de 325 mm de LT y 306 g de PT, con un intervalo de tallas y pesos entre 220 y 405 mm de LT y 115 y 505 g de PT, con una proporción sexual de 9.8H:1M (91 % H y 9 % M). El G2 presentó longitud y

peso promedio de 329 mm de LT y 324 g de PT, con intervalo de tallas y pesos entre 254 mm y 401 mm de LT y 204 g y 449 g de PT, con una proporción sexual de 6.4H:1M (84 % H y 16 % M). Las diferencias fueron significativas ($P < 0.05$) en tamaño y peso entre grupos (Fig. 52).

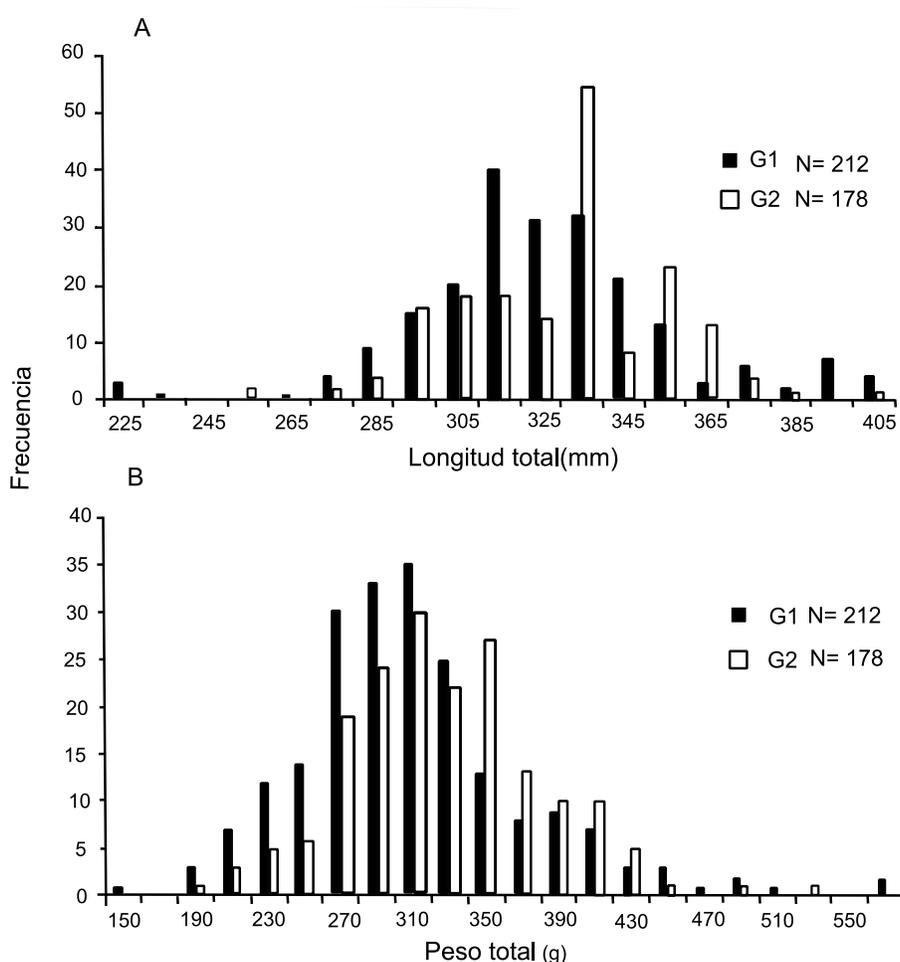


Figura 52. Distribución de frecuencias de talla (A) y pesos (B) por grupo (G1, G2) de la liseta *Mugil curema* en la Bahía de La Paz.

El G1 se conformó por ocho grupos de edad (tres a 10) y el G2 por cinco grupos de edad (tres a siete), en ambos casos los grupos de edad mejor representados fueron el cuatro (69%) y cinco (71%), respectivamente (Fig. 53).

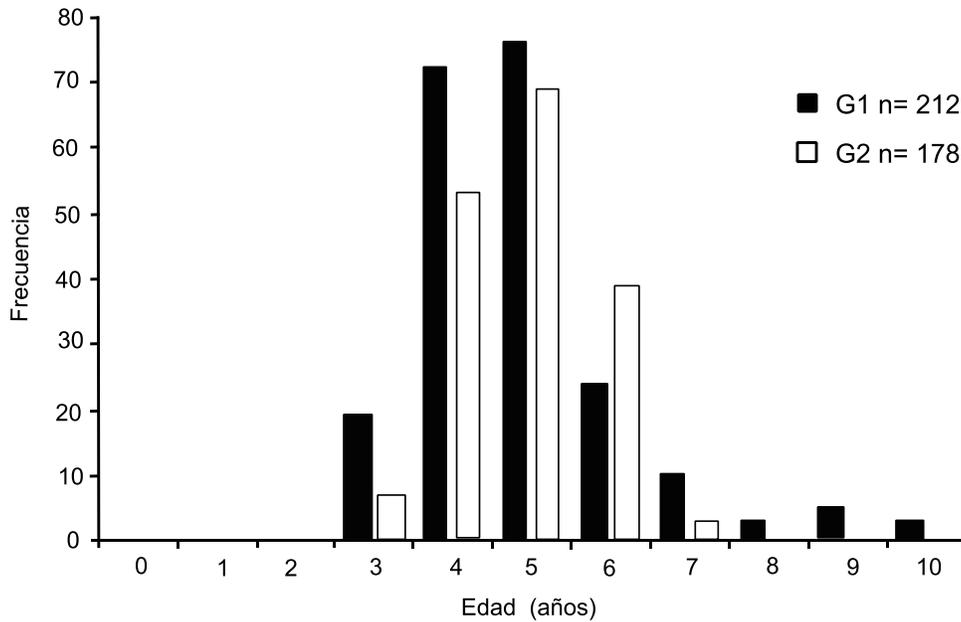


Figura 53. Distribución de frecuencias de edad por grupo (G1, G2) de liseta *Mugil curema* en Bahía de La Paz.

De los modelos evaluados para describir la relación de los datos talla-edad, los de von Bertalanffy y Richard fueron los más adecuados en ambos grupos. El modelo con el menor valor de AIC y el mayor soporte estadístico fue el de von Bertalanffy (Tabla 19). Los resultados indicaron que, para ambos grupos de peces, el modelo de Gompertz, Logístico y Shnute no fueron adecuados para describir el crecimiento de la liseta ($\Delta_i > 10$). Los modelos de von Bertalanffy y Richard presentaron un soporte estadístico alto ($\Delta_i < 2$) para G1, mientras que para G2, el modelo de von Bertalanffy presentó un soporte estadístico alto ($\Delta_i < 2$) y el modelo de Richard un soporte estadístico medio ($4 < \Delta_i < 7$).

La curva que mejor describió el crecimiento en ambos grupos fue el modelo de von Bertalanffy y sus parámetros están representadas en la Fig. 54. Las diferencias

en crecimiento entre G1 y G2 fueron significativas ($P < 0.05$). Los intervalos de confianza al 95 % de los estimadores de los parámetros del modelo fueron: $L_{\infty} = 419.6/423.2$, $k = 0.314/0.324$ y $t_0 = -0.019/-0.01$ para el G1; y $L_{\infty} = 404/408.4$, $k = 0.359/0.369$ y $t_0 = -0.067/-0.001$ para G2.

Tabla 19. Valores de los parámetros de crecimiento individual de cada grupo de liseta *Mugil curema* en Bahía de La Paz. t_0 es la edad en el punto de inflexión para los modelos Gompertz y Logístico, y edad a la longitud cero en von Bertalanffy, Richard y Schnute; k , coeficiente de crecimiento; L_{∞} , longitud asintótica; m , parámetro adimensional; a , tasa de crecimiento relativa; b , constante inherente de la tasa de crecimiento; $Y1$ y $Y2$, longitud a la edad mínima observada y a la edad máxima observada; AIC , Criterio de Información de Akaike y Δ_1 diferencia de Akaike.

| Modelo | t_0 | k | L_{∞} | m | a | $Y1$ | $Y2$ | b | AIC | Δ_1 |
|---------------------|-------|------|--------------|--------------|------|--------|--------|------|-------|------------|
| Grupo 1 (G1) | | | | | | | | | | |
| von Bertalanffy | -0.05 | 0.32 | 421.77 | | | | | | 50.47 | 0 |
| Gompertz | 1.32 | 0.58 | 391.38 | | | | | | 57.18 | 6.71 |
| Logístico | 2.01 | 0.82 | 384.26 | | | | | | 59.82 | 9.35 |
| Richard | -0.47 | 0.34 | 412 | $7.4 E^{-5}$ | | | | | 52.25 | 1.78 |
| Schnute | -0.08 | | 429.23 | | 0.34 | 211.28 | 415.36 | 0.99 | 57.29 | 6.82 |
| Grupo 2 (G2) | | | | | | | | | | |
| von Bertalanffy | -0.02 | 0.36 | 406.5 | | | | | | 38.23 | 0 |
| Gompertz | 1.19 | 0.73 | 364.42 | | | | | | 45.75 | 7.52 |
| Logístico | 1.73 | 1.07 | 355.01 | | | | | | 48.04 | 9.81 |
| Richard | -0.02 | 0.39 | 389.36 | 0.01 | | | | | 44.64 | 6.41 |
| Schnute | -0.08 | | 438.67 | | 0.37 | 25.27 | 418.31 | 0.98 | 61.01 | 22.78 |

El grupo G1 presentó una $L_{50\%}$ ligeramente menor que el G2 (325 y 330 mm de LT, respectivamente), la diferencia no fue significativa ($P > 0.05$) y las tallas se alcanzaron alrededor de los cinco años en ambos casos (Fig. 55).

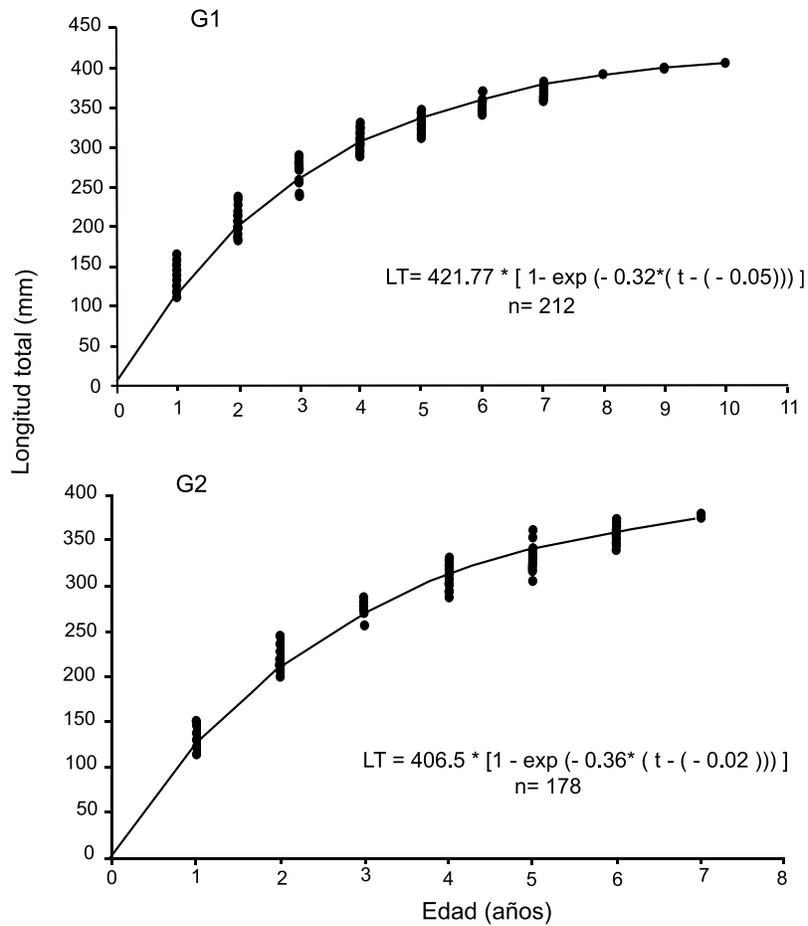


Figura 54. Curva de crecimiento a partir del modelo de von Bertalanffy por grupo (G1, G2) de liseta *Mugil curema* en Bahía de La Paz.

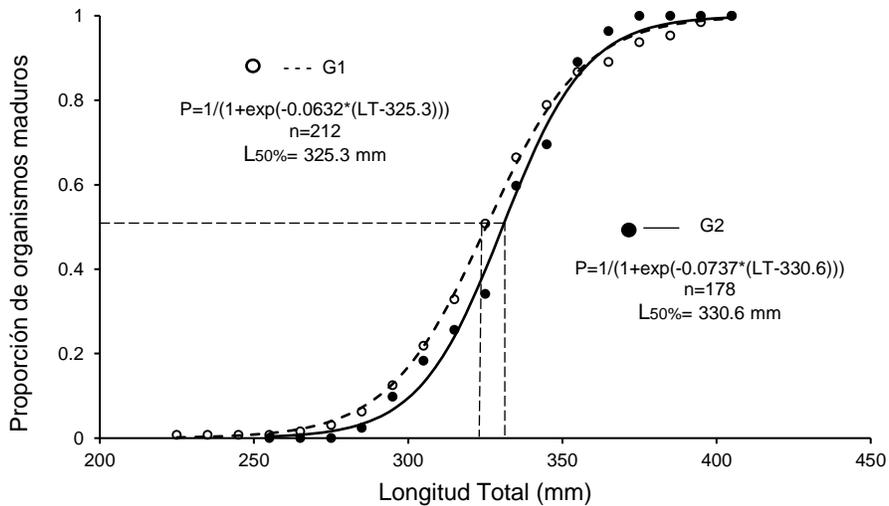


Figura 55. Talla media de madurez sexual ($L_{50\%}$) por grupo (G1, G2) de liseta *Mugil curema* en Bahía de La Paz.

DISCUSIÓN

Patrón reproductivo y formación de marcas de crecimiento

El ciclo reproductivo de la liseta *Mugil curema* en la Bahía de La Paz estuvo definido por la presencia de organismos maduros durante todo el año, patrón similar al que presentan otras especies de peces tropicales (Bond, 1979; Lagler, *et al.*, 1977). Durante el periodo de estudio el ciclo reproductivo de la liseta se caracterizó por presentar de manera consistente dos periodos de máxima actividad reproductiva, el primero durante marzo-mayo (definido como G1) con una mayor amplitud que el segundo durante octubre-noviembre (definido como G2), similar a lo reportado por Quiñonez-Velázquez *et al.* (2015) para la misma zona de estudio, así como en otras regiones, ejem. Marín- Espinoza (1996) en las costas de Venezuela, Álvarez-Lajonchere (1976) en Cuba, Cabral-Solís *et al.* (2010) en Colima, México, y Ditty & Shaw (1996) al norte del Golfo de México.

Esta estrategia reproductiva puede estar en función a la distribución geográfica y a las características ambientales que prevalezcan en la región (Marín *et al.*, 2003; Ruiz-Ramírez *et al.*, 2017). Generalmente, los peces se reproducen cuando las condiciones son propicias para una mayor probabilidad de supervivencia de las larvas, evitando periodos de baja disponibilidad de alimento y por consecuencia un lento crecimiento (Chellappa *et al.*, 2010). En regiones cercanas a los trópicos, como es el caso de BLP, los cambios en temperatura y el fotoperiodo juegan un papel preponderante en el ciclo de vida de los peces, principalmente en la reproducción (Estrada-Godínez *et al.*, 2014). Reyes-Salinas *et al.* (2003) reportaron una tendencia estacional de productividad primaria (PP) en BLP, presentándose dos

picos al año, el primero en marzo ($16 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) (cuando se incrementa el fotoperiodo y comienza la ganancia de calor) y el segundo en octubre ($5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) (pérdida de calor y disminución del fotoperiodo). Estos eventos coinciden con los dos picos reproductivos observados en este estudio, sugiriendo una posible sincronización del desarrollo gametogénico con un intervalo similar de temperatura superficial de mar (TSM) entre 23°C y 26°C (Obeso-Nieblas, 1987; Reyes-Salinas *et al.*, 2003) y el desove con un alta PP.

Por otro lado, es posible que los stocks de liseta sincronicen su periodo de reposo reproductivo con los meses más cálidos del año (agosto y septiembre) con TSM promedio entre 28°C y 31°C (Obeso-Nieblas, 1987; Martínez-Flores *et al.*, 2006), y de menor PP ($2 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) (Reyes-Salinas *et al.*, 2003), ya que, durante esta temporada se registró la menor proporción de organismos maduros durante los cuatro años de muestreo (8%). Esta plasticidad, también se ha observado en otras especies de peces teleósteos en la costa occidental de Baja California Sur (Pérez-Olivas, 2016), donde el inicio de la actividad reproductiva se produce a partir de un incremento estacional en la TSM (marzo), y entran en un estado de reposo reproductivo durante los meses más cálidos (agosto y septiembre, $>29^{\circ}\text{C}$).

Con base en las diferencias significativas en los valores mensuales del FC y la correlación negativa con el IGS, se sugiere una relación inversa entre la condición corporal de la liseta y la actividad reproductiva. Razón por la cual, el FC puede ser empleado de manera conjunta con el IGS para apoyar la identificación indirecta del periodo reproductivo, tal como lo hicieron Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello (2004), Kanak & Tachihara (2008), Cabral-Solís *et al.* (2010), y Ruíz-Ramírez *et al.* (2017).

En contraste, otros autores (Volpato & Trajano, 2005; Aburto-Oropeza *et al.*, 2008; Albieri *et al.*, 2010b; Chandrasekhara & Krishnan, 2011; Estrada-Godínez *et al.*, 2014) han señalado que el FC no está relacionado con el IGS en algunos peces tropicales, debido a que los reproductores, no dejan de alimentarse durante las etapas de maduración y desove. Caso contrario al que presentan especies de aguas templadas y frías como los salmónidos, que dejan de alimentarse en el periodo reproductivo y utilizan las reservas energéticas de la grasa visceral y el músculo para sus funciones vitales, lo cual genera una clara disminución del FC (Barnham & Baxter, 1998; Bureau *et al.*, 2002).

Los promedios mensuales de MIA sugieren que hay dos temporadas al año en las que la población de liseta en BLP deposita una marca de crecimiento (MC), la primera en verano (junio-julio), y la segunda en invierno (diciembre-febrero), ambas temporadas coinciden con la culminación de los picos reproductivos de cada uno de los grupos detectados. Con base en esta información, se determinó una periodicidad anual en la formación de las MC. Una MC anual está compuesta por dos bandas, la primera opaca (O), generalmente relacionada con un periodo de crecimiento rápido y bajos valores de MIA, y la otra hialina (H), asignada a un periodo de crecimiento lento y valores altos de MIA, ambos casos determinados por la disponibilidad de alimento y la energía destinada al crecimiento somático (Botha, 1971; Pannella, 1974; Espino-Barr *et al.*, 2005).

En este sentido, el proceso reproductivo en general, implica gran demanda energética, y es de suponerse que mientras esto ocurre, otros procesos como el crecimiento somático tienden a presentar una clara disminución (Fernández-

Palacios & Izquierdo, 2009). También es importante mencionar que luego de alcanzar la maduración gonadal, la liseta migra hacia fuera de la costa para desovar, de aguas protegidas hacia el océano (Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello, 1996; Marín *et al.*, 2003; Trape *et al.*, 2009). Tales sucesos pueden ser la causa por la cual, en el presente estudio, el periodo de crecimiento lento (valores altos MIA) se registró de manera consecutiva a cada uno de los eventos de máxima actividad reproductiva. Esta estrategia de la liseta, que implica una periodicidad anual en la formación de las MC, a partir de la relación entre la formación de la banda H con el periodo reproductivo, se ha reportado anteriormente, tanto en aguas del Golfo de México (Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello, 1996; Ibáñez-Aguirre *et al.*, 2012) como en el Pacífico mexicano (Cabral-Solís, 1999; Espino-Barr *et al.*, 2005).

Análisis morfométrico

La diferencia significativa en la forma del otolito entre grupos (G1 y G2) sugiere la presencia de dos unidades poblacionales con características fenotípicas propias en BLP. Las variaciones en la forma de estructuras anatómicas como los otolitos están asociadas con la edad de los individuos en especies con crecimiento individual y tendencia a la alometría (Alberch *et al.*, 1979; Gould, 1996; Klingenberg, 1998; Pérez-Quiñonez *et al.*, 2018).

En el presente estudio, para reducir este efecto potencial los individuos analizados fueron adultos ≥ 220 mm LT, además, hubo una correlación negativa no significativa entre DTP y el LCS; en consecuencia, las diferencias identificadas en la forma no estuvieron asociadas a efectos alométricos. Aunado a ello, una de las características del uso de morfometría geométrica es que no considera las

diferencias entre las configuraciones que son atribuibles a la ubicación, escala y orientación, dejando solo las diferencias en la forma (Kendall, 1977; Zelditch *et al.*, 2004).

A la fecha, el uso de otolitos para detectar unidades poblacionales fenotípicas (*stocks*) a través del análisis de su forma, ha sido de gran utilidad (Félix-Uraga *et al.*, 2005; Ponton, 2006; Ramírez-Pérez *et al.*, 2010; Vergara-Solana *et al.*, 2013; Pérez-Quiñonez *et al.*, 2018), debido a que son estructuras que permiten una interpretación relativamente similar a la aportada por el análisis de la forma del cuerpo, por lo que se ha sugerido que los otolitos son adecuados para discriminar *stocks* (Vergara-Solana *et al.*, 2013; Pérez-Quiñonez *et al.*, 2018).

Las diferencias en la forma son un registro de la historia de vida del individuo y expresan cambios ontogénicos, plasticidad fenotípica o adaptación evolutiva relacionada a factores ambientales particulares (Campana & Thorrold, 2001; Espino-Barr *et al.* 2005; Gallardo Cabello *et al.*, 2006; Gallardo-Cabello *et al.*, 2011). En el presente estudio, la mayor variación en la forma del otolito se presentó principalmente en la zona dorsal rostrum-postrostrum, permitiendo una discriminación significativa entre grupos. En un estudio realizado por Ibáñez-Aguirre *et al.* (2006), donde se evaluó la forma del cuerpo utilizando morfometría tradicional en dos poblaciones de liseta, una del Golfo de México y la otra de la costa mexicana del Pacífico, únicamente se detectaron diferencias en la forma del ojo.

En el presente estudio, se aplicó morfometría geométrica para identificar diferencias en la forma del otolito de la liseta en BLP; con lo que se encontró mayor variación intraespecífica en un área geográfica considerablemente más pequeña,

en comparación con la analizada por Ibáñez-Aguirre *et al.* (2006). Esto debido a que la morfometría geométrica permite realizar inferencias de alto significado biológico, sobre diferencias entre individuos y poblaciones. Además, del uso de los otolitos ha brindado resultados favorables para delimitar unidades poblacionales (Ramírez-Pérez *et al.*, 2010; Vergara-Solana *et al.*, 2013; Pérez-Quiñonez *et al.*, 2018).

La variación detectada en la forma del otolito para la liseta puede reflejar las condiciones a las que está expuesto el organismo, como la estacionalidad de la temperatura, salinidad, oxígeno, fotoperiodo y productividad primaria de la zona de residencia (Winberger, 1992; Ramírez-Pérez *et al.*, 2010), las cuales influyen directamente en el comportamiento, fisiología, mortalidad, crecimiento, reproducción y demografía de los individuos (Miner *et al.*, 2005), produciendo un tipo de plasticidad fenotípica en respuesta a variaciones en el ambiente.

Tales cambios pueden expresarse únicamente en el ciclo de vida individual o perdurar durante generaciones. Sin embargo, para corroborar esta información es necesario integrar estudios que incluyan un seguimiento detallado de las características biológicas con aquellos que se enfoquen en la discriminación de fenotipos con base en la morfometría geométrica (Begg & Waldman, 1999). Un caso de estudio que ejemplifica lo anterior, es sobre la sardina crinuda de la costa Noroeste de México, en el que se detectan tres morfotipos que conservan parámetros propios de crecimiento, reproducción y mortalidad (Pérez-Quiñonez *et al.*, 2018; Ruíz-Domínguez & Quiñonez-Velázquez, 2018), en coincidencia con los resultados del presente estudio sobre la población de liseta en BLP.

Aspectos reproductivos y estimación de parámetros de crecimiento por grupo

Los peces del grupo G1, fueron en promedio más pequeños y menos pesados (325 mm LT y 306 g PT) respecto de aquellos del G2 (329 mm LT y 324 g PT). La proporción sexual tanto en G1 como en G2 indicó que la mayor parte de la población explotada en BLP está representada por hembras (>80 %), lo cual se encuentra considerablemente alejado de lo que se espera teóricamente (1H:1M) (Nikolsky, 1963). Este resultado coincide con la mayoría de los trabajos realizados a la fecha sobre la liseta tanto en el Pacífico mexicano (Ramos-Cruz, 1985; Lucano-Ramírez & Michel-Morfín, 1997; Cabral-Solís *et al.*, 2010; Ruíz-Ramírez *et al.*, 2017), como en el Golfo de México (Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello, 2004; Ibáñez & Colín, 2014) y en costas de Brasil (Albieri, 2009; Albieri *et al.*, 2010a; Albieri *et al.*, 2010b; Fernández & Días, 2013).

Únicamente en los trabajos de Oliveira *et al.* (2011a) y Oliveira *et al.* (2011b) realizados en la costa noroeste de Brasil obtuvieron una proporción igual a la esperada (1H:1M). La mayor representación de hembras en las capturas de esta especie puede deberse a que generalmente es capturada en áreas cercanas a la costa, algunos autores como Ould-Mohamed-Vall (2004) y Ruíz-Ramírez *et al.* (2017) argumentan que especies del género *Mugil* suelen presentar segregación por clase de edad y sexo, y que los machos permanecen la mayor parte del tiempo en zonas alejadas de la costa.

Se asignó la edad a los organismos usando el número de marcas de crecimiento en los otolitos. El G1 de *M. curema* presentó un mayor número de grupos de edad (tres a 10 años) en comparación al G2 (tres a siete años), sin embargo, los grupos

de edad cuatro y cinco fueron los mejor representados en ambos grupos. No obstante, la diferencia en la estructura de edad entre grupos, el estimado de longevidad ($A_{95\%}$) fue similar (10 años para G1 y 9 años G2). Esta diferencia de edad puede estar relacionada con el periodo de veda en la región (1 abril al 30 de junio), cuando el G1 presenta su pico reproductivo, sin embargo, queda vulnerable a la pesca al G2 durante su evento de máxima reproducción en otoño.

En literatura referente a edad y crecimiento de la liseta no se han reportado organismos mayores a 9 años; sin embargo, los estimados de $A_{95\%}$ han sido mayores a 10 años (Ramos-Cruz, 1985; Ibáñez-Aguirre & Gallardo-Cabello, 1996; Gallardo-Cabello *et al.* 2005; Espino-Barr *et al.*, 2013). Esto puede significar un mayor efecto de la pesca, como lo señalan Lagler *et al.* (1977) quienes indican que la baja abundancia de organismos con edad avanzada en la estructura de edad es debido a una mayor mortalidad acumulada en comparación con organismos más jóvenes, debido a que la pesca es el principal factor que disminuye la abundancia de organismos de tallas mayores, como lo indican Cabral-Solís *et al.* (2007), quienes reportan el 75% de la mortalidad total de organismos entre dos y cinco años de *Mugil curema*, como resultado de la pesca.

El crecimiento individual de *M. curema* fue acelerado durante los primeros años de vida en ambos grupos, 73 % de la L_{∞} en G1 y el 75 % en G2, antes de alcanzar la talla/edad media de madurez sexual (G1 325 mm y G2 330 mm de LT, cinco años en ambos casos). Después del primer evento reproductivo, la tasa de crecimiento disminuye gradualmente conforme se aproximó la longitud asintótica, patrón de

crecimiento común en especies tropicales del género *Mugil* (Cabral-Solís, 1999; Gallardo-Cabello *et al.* 2005).

De los modelos evaluados para describir el crecimiento individual de la liseta, el modelo de von Bertalanffy presentó el valor de *AIC* más bajo para ambos grupos. Además, mostró el mayor soporte estadístico, resultando el más adecuado para describir la variación de los datos de edad-talla. Este modelo infiere que las condiciones ambientales son constantes (Araya & Cubillos, 2006) y que el crecimiento en peces está condicionado a procesos fisiológicos metabólicos. Además, el enfoque multimodelo indicó que el modelo de Richards también fue estadísticamente válido ($\Delta_i < 2$ en G1 y $4 < \Delta_i < 7$ G2) para describir el crecimiento de la liseta; este modelo también ha sido exitoso en la descripción del crecimiento de tiburones, bovinos y bufalinos (Peroto *et al.*, 1992; Katsanevakis, 2006).

Los parámetros obtenidos a partir del modelo de von Bertalanffy indicaron que el grupo G1 alcanza longitudes y edades mayores que las correspondientes al grupo G2, sin embargo, para este último el estimado de $L_{50\%}$ es mayor. La $L_{50\%}$ es un parámetro importante, porque define el momento en el cual el organismo experimenta una serie de cambios físicos, metabólicos y de comportamiento. Además, en el caso de las especies que se encuentran bajo un régimen de explotación intenso, puede funcionar como referencia para establecer tallas mínimas de captura (Ruiz-Ramírez *et al.* 2017). La diferencia entre los estimados de $L_{50\%}$ por grupo, no fue estadísticamente significativa, lo que sugiere que ambos grupos maduran en promedio a la misma talla/edad; y resultaron mayores a los reportados para esta especie en otras zonas de México (Tabla 20). El mayor

estimado de $L_{50\%}$ con los organismos analizados puede tener algunas ventajas de supervivencia, esto debido a que la fecundidad está directamente relacionada con el tamaño de la hembra (Ibáñez & Colín, 2014). Por lo tanto, si la talla de madurez sexual es mayor en esta zona, es muy probable que la fecundidad y la calidad de los oocitos también lo sean (Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011).

Tales diferencias pueden estar asociadas principalmente a las condiciones ambientales y las redes utilizadas en su captura (Vazzoler, 1991). Cabral-Solís *et al.* (2007), recomendaron para la pesca artesanal en Laguna de Cuyutlán, Colima; utilizar redes de enmalle con tamaño de malla de 6.98 y 7.62 cm que capturan individuos de 321 a 350 cm LT; a esa talla los peces tendrán entre cuatro y cinco años y se han reproducido al menos una vez. McDonough *et al.* (2005) argumentan que la primera madurez sexual está condicionada por las características particulares de cada especie e incluso a cada población, por tanto, en el caso de especies detritívoros, de talla grande y vida relativamente longeva como la liseta, la madurez se alcanza a tallas y edades mayores.

Los estudios previos sobre la liseta *M. curema* donde se han abordado aspectos reproductivos y de crecimiento, interpretan la información obtenida a partir de un enfoque que supone la presencia de una población no estructurada en unidades poblacionales. Sin embargo, los resultados del presente estudio difieren con relación a este supuesto, indicando que la población de liseta en BLP está estructurada por stocks. Por consecuencia, para perfeccionar el esquema de manejo que garantice la sustentabilidad del recurso liseta, es necesario considerar los resultados del presente estudio.

Cadrin *et al.* (2005) comentaron que la identificación y delimitación de *stocks*, debe ser considerado como requisito previo a la evaluación de la población y su pesquería, sobre todo para aquellas especies que están expuestas a una presión constante por la pesca, como es el caso de la liseta (Gómez-Ortiz *et al.*, 2006). Los resultados en este estudio, sustentados en la forma del otolito, aspectos reproductivos y de crecimiento individual sugieren la presencia de dos stocks en BLP, por lo que debe considerarse un potencial ajuste en los periodos de veda de la especie para la región.

Tabla 20. Valores de la longitud media de madurez sexual $L_{50\%}$ de la liseta *Mugil curema* estimado por varios autores.

| Autor | Área de estudio | $L_{50\%}$ (mm) | | |
|---|----------------------|-----------------|---------|--------|
| | | Ambos sexos | Hembras | Machos |
| Cabral-Solís (1999) | Colima | 271-280 | - | - |
| Meléndez-Galicia & Romero-Acosta (2010) | Michoacán | 245 | - | - |
| Cabral-Solís et al. (2010) | Colima | - | 270 | 255 |
| Fernández & Díaz (2013) | Brasil | 249 | - | - |
| Ruíz-Ramírez et al. (2017) | Jalisco | - | 245 | 217 |
| Presente estudio | La Paz Bay, BCS (G1) | 325 | - | - |
| Presente estudio | La Paz Bay, BCS (G2) | 330 | - | - |

Finalmente, se concluye que el patrón uni-modal en el radio de la primera MC que se observó en el presente estudio, la precisión de las lecturas entre lectores y la alta correspondencia entre R_t y LT , validaron el uso de los otolitos para la estimación de la edad de los dos grupos de liseta en BLP, que presentaron características distintas en cuanto a la talla y peso promedio, crecimiento individual y talla de madurez sexual. Resultados que coinciden con el análisis morfométrico,

patrón reproductivo y la periodicidad en la formación de las marcas de crecimiento. Evidencias que sustentan la potencial existencia de dos unidades poblacionales de liseta en la zona de estudio. El siguiente paso, del presente estudio deberá abordar un análisis detallado de la variación en la forma del cuerpo y los otolitos a través de la ontogenia entre ambas unidades poblacionales en BLP.

8. DISCUSIÓN GENERAL

A causa de la demanda constante y una búsqueda frecuente de nuevas fuentes de alimento, la extracción de los recursos provenientes del mar se ha incrementado durante la última década (FAO, 2020). De manera tal, que múltiples poblaciones de especies objetivo de la pesca comercial, han visto disminuido su tamaño; sobre todo aquellas con rasgos de historia de vida menos flexibles (Enberg *et al.*, 2012). Esta situación ha generado la necesidad de incorporar métodos para evaluar el estado de las poblaciones y sus cambios a través del tiempo; así como los factores que tienen mayor influencia en dichas adaptaciones y los mecanismos que emplean los organismos para superar escenarios adversos (Folkvord *et al.*, 2014).

Como se comprobó en el presente estudio, dos de los rasgos más importantes dentro de la historia de vida de un organismo son el crecimiento y la reproducción, debido a que pueden ser afectados a corto o mediano plazo por factores ambientales o fuentes externas. Por ejemplo, Walsh *et al.* (2006) y Enberg *et al.* (2012), argumentaron que la explotación pesquera puede influir en el crecimiento individual de las poblaciones de cuatro maneras diferentes: i) reduciendo la abundancia de la población (dando lugar a respuestas dependientes de la

densidad); ii) alterando la abundancia de las diferentes presas, lo que implica que los organismos consuman alimento no óptimo; iii) disminuyendo la abundancia de depredadores/competidores; y iv) mediante la eliminación sistemática y selectiva de individuos que crecen a tasas que se desvían del promedio de la población. En el caso de la reproducción, y relacionados directamente con los cuatro puntos anteriores: a) se puede generar un cambio en la proporción sexual; b) una menor calidad de descendencia y mayor índice de atresia; c) modificación del éxito reproductivo; y d) variación de edad y tamaño de primera madurez, sobre todo la abundancia relativa de peces genotípicamente predeterminados para la maduración temprana y de pequeño tamaño.

Dada la importancia de generar información referente a estos rasgos de historia de vida y sus interacciones, cada vez se hace más énfasis en crear herramientas y metodologías para evaluar y monitorear la dinámica de las poblaciones, principalmente aquellas explotadas actualmente. Sin embargo, por muchos años la mayoría de estas investigaciones se ha centrado en el análisis independiente de cada aspecto, ya sea solo crecimiento individual, o bien, la reproducción. En muy limitadas ocasiones se han abordado como procesos complementarios y se conoce realmente poco acerca de su variación a través de la ontogenia.

La presente investigación se constituye como la primera evaluación de aspectos poblacionales incluyendo organismos adultos de *M. curema* y *M. cephalus* en ambas costas de BCS; donde se emplean métodos actuales y precisos. Además, este estudio trata de unir dos líneas de investigación que generalmente se han abordado individualmente, a pesar de tener el conocimiento teórico de que existe

una interacción constante entre una y otra. Los resultados obtenidos constituyen una línea base de herramientas que pueden ser utilizadas para futuros análisis que busquen explicar la dinámica poblacional bajo un enfoque integral.

El primer y segundo capítulo de este trabajo proporcionaron información valiosa referente a la estrategia reproductiva y de crecimiento individual de ambas especies en dos localidades cercanas, pero con condiciones ambientales distintas. Las diferencias identificadas en los parámetros reproductivos y de crecimiento entre zonas no son poco comunes en especies tropicales. Puede ser probable que se trate de poblaciones completamente aisladas (Albieri *et al.*, 2009; Colín *et al.*, 2019), cuya capacidad adaptativa al estar sometidas a distintos gradientes ambientales y de pesca, facilite una modificación de los rasgos de historia de vida (Wootton, 1992), tal como sucede en este caso. En ambos capítulos se obtuvieron hallazgos importantes que llenan parte del vacío de información que existe respecto a estas especies en el norte del Pacífico mexicano.

Respecto al capítulo tres, se comprobó que, al abordar la identificación de stocks a partir de un enfoque integral de aspectos reproductivos, de crecimiento y características de la forma de estructuras duras, es una herramienta cuyo potencial es alto, y que puede ser una alternativa práctica, cuando no sea posible hacer uso de los métodos genéticos (Ruíz-Domínguez & Quiñonez-Velázquez, 2018). Por otro lado, en este mismo capítulo se trataron de comprobar los cambios a través del tiempo que se presentan dentro de las estrategias reproductivas como de crecimiento en ambas especies y localidades. Por ejemplo, momentos clave de los que dependerá la historia de vida y el éxito reproductivo de un grupo de organismos,

como la edad/talla de madurez sexual y la tasa instantánea de crecimiento en cada etapa de vida. Siempre con el fin de saber cómo los organismos utilizan los recursos limitados durante la ontogenia (Fisher, 1930), y que ventajas o desventajas implica la compensación principal entre el crecimiento actual y la reproducción futura, generando cuestiones como: ¿Deberían utilizarse los recursos para la reproducción ahora o invertirse en un cuerpo más grande que quizás pueda reproducirse de manera más efectiva en el futuro? (Folkvord *et al.*, 2014).

Los resultados de esta investigación son una parte fundamental del conocimiento generado hasta ahora referente a *M. curema* y *M. cephalus*. Se propone el análisis de otros parámetros reproductivos, que podrían complementar los resultados obtenidos y dar un resultado más claro del potencial reproductivo de los organismos durante cada etapa de la ontogenia, como lo son las estimaciones de fecundidad y el índice de atresia.

Finalmente, es importante tener en cuenta que la administración mexicana que se encarga de manejar adecuadamente las zonas costeras y sus recursos necesita constante retroalimentación a partir de fuentes de información actualizada y precisa. Lo que convierte a este tipo de estudios en una parte fundamental para el desarrollo de estrategias óptimas para el aprovechamiento sostenible.

9. CONCLUSIONES GENERALES

- A partir de los resultados del análisis microscópico del desarrollo gonadal y los métodos complementarios se determinó que ambas especies presentan características similares dentro de su estrategia reproductiva, como un

desarrollo gonadal sincrónico por grupo, desovadores totales, gonocorismo, segregación sexual y maduración tardía en hembras. Sin embargo, existen diferencias importantes que permiten la coexistencia de ambas especies, como la segregación de los períodos reproductivos y la talla/edad de madurez sexual.

- Las poblaciones de ambas especies en las dos localidades están constituidas principalmente por adultos jóvenes con alometría en el crecimiento. Los peces de BM siempre fueron más grandes y pesados que en BLP.
- La estructura de edad en ambas localidades reflejó que las poblaciones de ambas especies aún cuentan con organismos de edades avanzadas, por lo tanto, puede ser un reflejo de un bajo o moderado impacto por la pesca o fuentes externas.
- El crecimiento individual de ambas especies fue distinto entre localidades, siempre hubo tasas de crecimiento mayores en BLP. Sin embargo, los organismos de BM tienen la posibilidad de alcanzar tallas y edades mayores. La ontogenia fue dividida en tres etapas de crecimiento, influenciadas por la tasa de crecimiento, la edad y talla de madurez sexual (juveniles, adultos y viejos).
- Se identificó una relación entre el periodo de crecimiento lento y el receso reproductivo en *Mugil cephalus*, En el caso de *Mugil curema* dicha asociación sucede con inicio del periodo reproductivo. A partir de la proporción de organismos maduros y los valores del IGS por grupo de edad, se sugiere que las edades óptimas de reproducción para *Mugil curema* en BLP son de cuatro a seis años y de seis a ocho años en BM. En el caso de *M. cephalus* de ocho a 10 años en BLP y de nueve a 11 años en BM.

- Los organismos de BM necesitan tallas y edades mayores para alcanzar la madurez sexual con respecto de aquellos en BLP. La $L_{50\%}$ es propia de cada cohorte y se incrementa el valor de esta conforme el año de cohorte disminuye.

10. REFERENCIAS

- Abrams, P. A. & L. Rowe. 1996. The effects of predation on the age and size of maturity of prey. *Evol.*, 50: 1052–1061.
- Aburto-Oropeza, O., B. Erisman, C. Valdez-Ornelas & G. Danemann. 2008. Serránidos de importancia comercial del Golfo de California: Ecología, pesquerías y conservación. *Cien. y Cons.*, 1: 1-23.
- AEAP. 2017. Anuario estadístico de acuicultura y pesca. SAGARPA, Mazatlán, Sinaloa, México. 300 p.
- Aguilar-Camacho, V. 2019. Biología reproductiva y parámetros biológicos de la liseta *Mugil curema* Valenciennes, 1836 en Bahía de La Paz. Tesis de licenciatura. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, BCS. 70 p.
- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans. on A. Contr.*, 19(6): 716 – 723.
- Alberch, P., S. J. Gould, G. F. Oster & D. B. Wake. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleo.*, 5: 296-317.
- Albieri, R. J. 2009. *Biologia reproductiva da tainha Mugil liza Valenciennes e do parti Mugil curema Valenciennes (Actinopterygii, Mugilidae) na baía de Sepetiba, RJ, Brasil*. Tesis de maestría. Universidad Federal Rural Do Rio de Janeiro, Instituto de Biología. Rio de Janeiro, Brasil. 63 p.
- Albieri, R. J., F. G. Araújo & W. Uehara. 2010a. Differences in reproductive strategies between two co-occurring mullets *Mugil curema* Valenciennes 1836 and *Mugil liza* Valenciennes 1836 (Mugilidae) in a tropical bay. *Trop. Zool.*, 23: 51-62.
- Albieri, R. J., F. G. Araújo & T. P. Ribeiro. 2010b. Gonadal development and spawning season of white mullet *Mugil curema* (Mugilidae) in a tropical bay. *Jour. of A. Ich.*, 26: 105-109.

- Alm, G. 1959. Connection between maturity, size, and age in fishes. Institute of Freshwater Research Report 40: 1-145.
- Almeida, P. R. 2003. "Feeding ecology of *Liza ramada* (Risso, 1810) (Pisces, Mugilidae) in a southwestern estuary of Portugal". *Est., Co. and Sh. Sci.*, 57: 313-323.
- Allen, G. R & D. R. Robertson. 1998. *Peces del Pacífico Oriental Tropical*, Segunda edición. Crawford House Press Pty Ltd. Aust., 327 p.
- Álvarez, L. S. 1981. Determinación de la edad y del crecimiento de *Mugil curema*, *M. hospes*, *M. trichodon* y *M. liza*. *Rev. de Inv. Mar.*, 2:142–162.
- Álvarez-Borrego, S., L.A. Galindo-Bect & B. Chee-Barragan. 1975. Características hidroquímicas de Bahía Magdalena, B.C.S., México. *Cienc. Mar.*, 2(2): 94-110.
- Alvarez-Lajonchere, L. 1974. Contribución al estudio del ciclo de vida de *Mugil curema* Valenciennes in Cuvier et Valenciennes, 1836 (Teleostomi: Mugilidae. Tesis de licenciatura. Universidad de la Habana, Cuba. 116 p.
- Alvarez-Lajonchere, L. 1976. Contribución al estudio del ciclo de vida de *Mugil curema* Valenciennes in Cuvier et Valenciennes, 1836 (Pisces, Mugilidae). *Cien. Inv. Mar.*, 28(8): 1-130.
- Alvarez-Lajonchere, L. 1981. Algunos datos adicionales sobre la reproducción y las relaciones largo-peso de *Mugil curema* (Pisces: Mugilidae) en Cuba. Centro de investigaciones marinas. Fac. De Biología. Universidad de la Habana, 76-90 p.
- Amezcu-Linares, F. 1996. Peces demersales de la plataforma continental del Pacífico Central de México. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM-CONABIO. México. 184 p.
- Anderson, W. W. 1958. Larval development, growth and spawning of striped mullet (*Mugil cephalus*) along the South Atlantic coast of the United States. *Fish. Bull. of the Fish and Wildlife Serv.*, 58: 500–519.
- Andreu-Soler, A., F. J. Oliva-Paterna & M. Torralva. 2006. A review of length-weight relationships of fish from the Segura River basin (SE Iberian Peninsula). *J. of Appl. Ichth.*, 22: 295-296.
- Araya, M. & L. A. Cubillos. 2006. Evidence of two-phase growth in elasmobranchs. *Environ. Biol. of Fish.*, 77: 293-300.

- Arendt, J. D. 1997. Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *Q. Rev. Biol.* 72(2): 149–177.
- Arnold, E. L. & J. R. Thompson. 1958. Offshore spawning of the striped mullet, *Mugil cephalus*, in the Gulf of Mexico. *Copeia*, 158:130–132.
- Atz, J. W. 1964. Intersexuality in fishes. 145–232, *In*: Armstrong, N. & A. J. Marshall (Eds.). Intersexuality in vertebrates, including man. Academic Press, New York, NY.
- Babin, J. P., J. Cerda & E. Lubzens. 2007. The Fish Oocyte from Basic Studies to Biotechnological Applications. Springer.
- Bagenal, T.B. 1973. Fish fecundity and its relations with stock and recruitment. *ICES Rapp. Proc. Verb.*, 164: 186-198.
- Balon, E. K. 1984. Reflections on some decisive events in the early life of fishes. *Trans. of the Am. Fish. Soc.* 113(2): 178-185.
- Barnham, C. & A. Baxter. 1998. Condition factor, K, for salmonid fish. *Fisheries Notes*.
- Baumar, J.M.E., A. Quintero, D. Bussièrè & J.J. Dodson. 2003. Reproduction and recruitment of white mullet (*Mugil curema*) to a tropical lagoon (Margarita Island, Venezuela) as revealed by otolith microstructure. *Fish. Bull.*, 101(4): 809–821.
- Beamish, R.J. & Fournier, D.A. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 982-983.
- Begg, G. A., J. A. Hare & D. D. Sheehan. 1999. The role of life history parameters as indicators of stock structure. *Fish. Res.*, 43: 141-163.
- Begg, G. A. & J. R. Waldman. 1999. An holistic approach to fish stock identification. *Fish. Res.*, 43: 35-44.
- Begg, G. A., S. E. Campana, A. J. Fowler & I. M. Suthers. 2005. Otolith research and application: current directions in innovation and implementation. *Mar. Freshw. Res.*, 56: 477–483.
- Berkeley, S. A., M. A. Hixon, R. J. Larson & M. S. Love. 2004. Fisheries sustainability via protection of age structure and spatial distribution of fish populations. *Fisher.* 29: 23-32.
- Bernal, G., P. Ripa & J. C. Huerquera. 2001. Variabilidad oceanográfica y climática en el Bajo Golfo de California: Influencias del Trópico y Pacífico Norte. *Cien. Mar.*, 27(4): 595-617. Doi: 10.7773/cm. v27i4.498

- Beverton, R. J. H. 1963. Maturation, growth and mortality of clupeid and engraulid stocks in relation to fishing. *Cons. Perm. Int. Explor. Mer, Rapp.* 154: 44-67.
- Beverton, R. J. H. 1992. Patterns of reproductive strategy parameters in some marine teleost fishes. *Jour. of Fish Biol.*, 42:137–160.
- Beverton, R. J. H. & S. J. Holt. 1959. A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature and the relation to growth and other physiological characteristics. 142-177, *In*: Ciba Foundation, Colloquium Ageing. V. The Lifespan of Animals. Churchill, London.
- Bilton, H. T. & C. R. Robbins. 1971. Effects of feeding level on ***circulus*** formation on scales of Young sockeyed salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Fish. Res. Bd. Canada.*, 28: 861-868.
- Blaber, S. J. M. 1997. *Fish and fisheries of tropical estuaries*. Chapman & Hall, London, 367 pp.
- Bond, C. E. 1979. *Biology of fishes*. Saunders College Publishing, Philadelphia, United States of America.
- Botha, L. 1970. The growth of the Cape hake *Merluccius cupencis*. *Invest. Rep. Div. Sea Fish. S. Afr.*, 82: 1-9.
- Botha, L. 1971. Growth and otolith morphology of the Cape hakes. *Invest. Rep. Div. Sea Fish. S. Afr.*, 97: 1-32.
- Breder, C. M. & D. E. Rosen, 1966. *Modes of reproduction in fishes*. T.F.H. Publications, Neptune City, New Jersey. 941 p.
- Briones-Ávila, E. 1992. Diagnóstico de la pesquería de la lisa (*Mugil cephalus*) en Sinaloa. INP CRIP-Mazatlán. Boletín Informativo 25: 44-51.
- Briones-Ávila, E. 1998. Biología y pesquería de *Mugil cephalus* en la Laguna de Agua Brava, Nayarit, durante 1992-1994. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Sinaloa. México. 67 pp.
- Browne, R. A., 1982. The costs of reproduction in brine shrimp. *Ecol.*, 63 (1): 43–47.
- Brown-Peterson, N., D. Wyanski, F. Saborido-Rey, B. Macewicz & S. Lowerre-Barbieri. 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Mar. Coast. Fish. Dyn. Manag. Ecosyst. Sci.*, 3: 52–70.

- Bureau, D. P., S. J. Kaushik & C. Young-Cho. 2002. Bioenergetics. 1-59, *In*: J.E. Halver & R.W. Hardy (Eds.). *Fish nut. Acad. Press*. Amsterdam.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-theoretic Approach*. Springer Science and Business Media, New York, United States of America.
- Cabral-Solís, E. G. 1999. Estudio sobre el crecimiento y aspectos reproductivos de la lebrancha *Mugil curema* Cuvier y Valenciennes, 1836, en la laguna de Cuyutlán, Colima. Tesis de Maestría, Universidad de Colima, 91 p.
- Cabral-Solís E., E. Espino-Barr, M. Gallardo-Cabello & A. L. Ibáñez-Aguirre. 2007. Fihing Impact on *Mugil curema* Stock of Multi-species Gill Net Fishery in a Tropical Lagoon, Colima, México. *J. Fish. Aqua. Sci.*, 2(3): 235-242, 2007.
- Cabral-Solís, E.G., M. Gallardo-Cabello, E. Espino-Barr & A.L. Ibáñez. 2010. Reproduction of *Mugil curema* (Pisces: Mugilidae) from the Cuyutlán lagoon, in the Pacific coast of México. *Avan. en Inve. Agro.*, 14: 3-18.
- Cadrin, S.X., K.D. Friedland & J.R. Waldman. 2005. Stock identification methods an overview. 3-8, *In*: S.X. Cadrin, K.D. Friedland & J.R. Waldman (Eds.). *Amsterdam stock identification methods applications in fishery science*. Elsevier Academic Press, London.
- Cailliet, G. M., W. D. Smith, H. F. Mollet & K. J. Goldman. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Dev. Environ. Biol. Fish.* 77: 211-228.
- Campana, S. E., M. C. Annand & J. I. McMillan. 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 124: 131-138.
- Campana, S., 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 188: 263–297. <https://doi.org/10.3354/meps188263>.
- Campana, S., 2005. Otolith science entering the 21st century. *Mar. Freshw. Res.*, 56: 485–495.
- Campana, S.E. & D. Neilson. 1985. Microstructure of fish otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 1014–1032.
- Campana, S. E. & J. M Casselman. 1993. Stock discrimination using otolith shape analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 1062-1083.

- Campana, S. E. & S. R. Thorrold. 2001. Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58: 30-38.
- Carlander, K. D. 1977. *Handbook of freshwater fishery biology*. Vol. 2. The Iowa State University Press, Ames, I.A. 431 p.
- Case, T. J. 1978 On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. *Qua. Rev. of Biol.*, 53: 243–282.
- Castro-Aguirre, J. L. 1978. Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México con aspectos zoogeográficos y ecológicos. Instituto Nacional de Pesca. *Serie Científica*. No. 19. México.
- Cech, J. J. & D. E Wohlschlag. 1975. Summer growth depression in the striped mullet, *Mugil cephalus*. *Contrib. Mar. Sci.*, 19: 92-100.
- Chandrasekhara, R. A. & L. Krishnan. 2011. Biochemical composition and changes in biological indices associated with maturation of the ovary in the spiny cheek grouper *Epinephelus diacanthus* (Valenciennes, 1828). *Indian J. of Fish.*, 58: 45-52.
- Chang, W.Y.B. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 1208-1210.
- Chang, C.F., S.C. Lin & H.Y. Chou. 1995. Gonadal histology and plasma sex steroids during sex differentiation in grey mullet, *Mugil cephalus*. *J. Exp. Zool.* 272: 395–406
- Chávez H. 1985. Aspectos biológicos de las lisas (*Mugil spp.*) de Bahía de La Paz, B.C.S., México, con referencia especial a juveniles. *Inv. Mar. CICIMAR*. 2(2): 1-20.
- Chávez-Rosales, S. 2006. El papel de los manglares en la producción de las comunidades acuáticas de Bahía Magdalena, BCS. Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, Baja California Sur, México.
- Chellappa, S., J.T. Lima, A. Araújo & N.T. Chellappa. 2010. Ovarian development and spawning of Serra Spanish mackerel in coastal waters of Northeastern Brazil. *Brazilian J. of Biol.*, 70: 451-456.
- Chen, Y. & H. H. Harvey. 1994. Maturation of white sucker, *Catostomus commersoni*, populations in Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51: 2066–2076.
- Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evol.*, 20(2): 174–184.

- Colín, A., Z. Hernández-Pérez, L.M. Guevara-Chumacero, S. Castaneda-Rico, A. Serrato-Diaz & A.L. Ibáñez. 2020. Are striped mullet (*Mugil cephalus*) philopatric? *Mar. Biol.*, 167(10).
- Collins, M. R. & B. W. Stender. 1989. Larval striped mullet (*Mugil cephalus*) and white mullet (*Mugil curema*) off the southeastern United States. *Bull. Mar. Sci.*, 45(3): 580–589.
- Conover, D. O. 1990. The Relation between Capacity for Growth and Length of Growing Season: Evidence for and Implications of Countergradient Variation. *Trans. of the A. Fish. Soc.*, 19: 416-430.
- Conover, D. O. & T. M. C. Present. 1990 Countergradient variation in growth rate: compensation for length of the growing season among Atlantic silversides from different latitudes. *Oecol.*, 83: 316–324.
- Cruz-Vázquez, R., G. Rodríguez-Domínguez, E. Alcántara-Razo & E.A. Aragón-Noriega. 2012. Estimation of individual growth parameters of the Cortes Geoduck *Panopea globosa* from the Central Gulf of California using a multi-model approach. *J. Shellfish Res.*, 31(3): 725–732.
- Curtis, H., N. Barnes, A. Schnek & A. Massarini. 2008. Curtis Biología. (7a Ed). Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.
- Day T. & P. D. Taylor. 1997 - Von Bertalanffy's growth equation should not be used to model age and size at maturity. *Ame. Natur.*, 149: 381-393.
- De La Cruz-Agüero, J. & F. J. García-Rodríguez. 2004. Morphometric stock structure of the Pacific sardine *Sardinops sagax* (Jenyns, 1842) off Baja California, Mexico. 115–127, *In*: Elewa, A. M. T. (Ed.). Morphometrics applications in biology and paleontology. New York.
- De Silva, S.S. & E. I. L. Silva. 1979. Biology of young grey mullet *Mugil cephalus* L., populations of a coastal lagoon in Sri Lanka. *J. Fish Biol.*, 15: 9-20.
- Devries, D. R. & R. V. Frie. 1996. Determining of age and growth. 483-512, *In*: Murphy, B. R. & D. W. Willis (Eeds.). Fisheries Techniques, 2nd edition. American Fisheries Society, Veteas, Maryland.

- DeVries, D. A., C. B. Grimes & M.H. Prager. 2002. Using otolith shape analysis to distinguish eastern Gulf of Mexico and Atlantic Ocean stocks of king mackerel. *Fish. Res.*, 57: 51-62.
- Diario Oficial de la Federación (DOF). 1995. *Norma Oficial Mexicana NOM-016-PESC-1994* que regula la pesca de lisa y liseta o lebrancha en aguas de jurisdicción federal del Océano Pacífico, incluyendo el Golfo de California, Golfo de México y Mar Caribe. Diario Oficial de la Federación, 24 de abril de 1995.
- Diario Oficial de la Federación (DOF). 2006. *Carta Nacional Pesquera*. Diario Oficial de la Federación. Segunda Sección, 25 de agosto de 2006.
- Díaz-Pardo, E. & S. Hernández-Vázquez. 1980. Crecimiento, reproducción y hábitos alimenticios de la lisa *Mugil cephalus* en la Laguna de San Andrés, Tamps. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 23: 109-127.
- Dieckmann, U. & M. Heino. 2007. Probabilistic maturation reaction norms: their history, strengths, and limitations. *Mar. Ecol. Prog. Se.* 335: 253-269.
- Ditty, J. G. & R. F. Shaw. 1996. Spatial and temporal distribution of larval Striped Mullet (*Mugil cephalus*) and White Mullet (*M. curema*) (Family: Mugilidae) in the northern Gulf of Mexico, with notes on Mountain Mullet, *Agnostomus monticola*. *Bull. of Mar. Sci.*, 59(2): 271- 288.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. *Am. Sci.* 38: 209–211.
- Dood, J. M. 1983. Reproduction in cartilaginous fishes (Chondrichthyes). En: *Fish Physiology*. Hoar, W.S., D. J. Randall & E. M. Donalson (Ed). Acad Press, Inc., 9A: 31-95.
- Dueñas, C. 1981. Contribución al conocimiento de la biología de la lebrancha (*Mugil curema*, Val) *Simp. de Ocean. Biol. Acapulco, Gro.México*. Esc. Nal. de Cienc. Biol. del I.P.N.
- Dufour, S., Y. S. Huang, K. Rousseau, M. Sbaihi, N. Le Belle, B. Vidal, J. Marchelidon, B. Quérat, E. Burzawa-Gérard, C. F. Chang & M. Schmitz. 1999. Puberty in teleosts: new insights into the role of peripheral signals in the stimulation of pituitary gonadotropins.

- 455–461, In: Norberg, O. S., G. L. Kjesbu, E. Taranger, A. Andersson & S.O. Stefansson (Eds.). The 6th International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish. Bergen, Norway.
- Durand J. D., K. N. Shen, W. J. Chen, B. W. Jamandre, H. Blel, K. Diop, M. Nirchio, F. J. García de León, A. K Whitfield, C. W. Chang & P. Borsa. 2012. Systematics of the grey mullet (Teleostei:Mugiliformes: Mugilidae): molecular phylogenetic evidence challenges two centuries of morphology-based taxonomic studies. *Mol. Phylogen. Evol.* doi: 10.1016/j.ympev.2012.03.0006
- Ehrhardt, N. M. 1981. Curso sobre métodos de evaluación de recursos y dinámica de poblaciones. Tercera parte. Parámetros Poblacionales. FAO-CICIMAR. La Paz, B.C.S., México, 134 p.
- Enberg, K., C. Jørgensen, E.S. Dunlop, Ø. Varpe, D. S. Boukal, L. Baulier, S. Eliassen & M. Heino. 2012. Fishing-induced evolution of growth: concepts, mechanisms and the empirical evidence. *Mar. Ecol.* 33(1): 1–25.
- Ensua-Mensah, M., A. Osci-Abunyewa & M. L. D. Palomares. 1995. Length-weight relationships of fishes from tributaries of the Volta river, Ghana. Part 1. Analysis of pooled data sets. *Naga ICLARM Q.*, 18(1/2): 36-38.
- Erman, F. 1959. Observation on the biology of the common grey mullet (*Mugil cephalus*). *Proc. Tech. Pap. Gen. Fish. Counc. Mediterr.*, 5: 157-169.
- Espino-Barr, E. 1996. Edad y crecimiento del Huachinango *Lutjanus peru* (Nichols y Murphy, 1922), en las costas de Colima, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 73 p.
- Espino-Barr, E., E. G. Cabral-Solís, M. Gallardo-Cabello & A. L. Ibáñez-Aguirre. 2005. Age determination of *Mugil curema* Valenciennes, 1836 (Pisces: Mugilidae) in the Cuyutlán Lagoon, Colima, México. *Inter. J. of Zool. Res.*, 1(1): 21-25.
- Espino-Barr, E., M. Gallardo-Cabello, E.G. Cabral-Solís, M. Puente-Gómez & A. García-Boa. 2013. Otoliths analysis of *Mugil curema* (Pisces: Mugilidae) in Cuyutlan Lagoon, Mexico. *Av. de Invest. Agro.*, 17(1): 35-64.

- Espino-Barr, E., M. Gallardo-Cabello, A. García-Boa & M. Puente-Gómez. 2015. Growth analysis of *Mugil cephalus* (Percoidei: Mugilidae) in mexican Central Pacific. *Glob. J. Fish. Aquac.*, 3(6): 238-246.
- Espino-Barr, E., M. Gallardo-Cabello, M. Puente-Gómez & A. Garcia-Boa. 2016. Reproduction of *Mugil cephalus* (Percoidei: Mugilidae) off the Central Mexican Pacific Coast. *Fish. Aquac. J.*, 7: 180. doi:10.4172/2150-3508.1000180.
- Estrada-Godínez, J. A., M. Maldonado-García, V. Gracia-López, M. Carrillo, M., R. Rebollar-Prudente & M. Spanopoulos-Zarco. 2014. Efecto del fotoperiodo y la temperatura sobre la composición bioquímica en reproductores silvestres de cabrilla sardinera, *Mycteroperca rosacea* (Streets, 1877). *Lat. Am. J. of Aqua. Res.*, 42: 85-96.
- Evans, D. H. 1998. The Physiology of Fishes. Boca Raton USA: CRC Press. 26, *In*: Saborido-Rey, F. & O.S. Kjesbu, 2005. Growth and maturation dynamics. <http://hdl.handle.net/10261/47150>.
- Everhart, W.H. & W.D. Youngs, 1981. *Principles of Fishery Science*. Segunda edición. Cornell University Press. 350 p.
- Fadeev, N.S. 2005. Guide to biology and fisheries of fishes of the North Pacific Ocean. Vladivostok, TINRO-Center. 366 p.
- FAO. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Volúmen III. Vertebrados, parte 2. Roma. 1231-1234 p.
- FAO. 2020. Cultured aquatic species fact Sheets. *Mugil cephalus* (Linnaeus, 1758) [Mugilidae]. Roma. http://www.fao.org/tempref/FI/DOCUMENT/aquaculture/CulturedSpecies/file/es/es_flatheadgreymullet.htm
- Félix-Uraga, R., V. M. Gómez-Muñoz, C. Quiñonez-Velázquez, F. N. Melo-Barrera, K. T. Hill & W. García-Franco. 2005. Pacific sardine (*Sardinops sagax*) stock discrimination off the west coast of Baja California and southern California using otolith morphometry. *CalCOFI Rep.*, 46: 113-121.

- Fernández, W. S. & J. F. Días. 2013. Aspects of the reproduction of *Mugil curema* Valenciennes, 1836 in two coastal systems in the southeastern Brazil. *Tropical Zoology*, 26, 15-32.
- Fernández-Palacios, H. & M. S. Izquierdo. 2009. Efecto de la dieta de los reproductores sobre la puesta. 337-380, In: Carrillo, M. (Ed). La reproducción en los peces: aspectos básicos y su aplicación en la acuicultura. Fundación OESA, Madrid.
- Finucane, J. H., L. Collins & L. E. Barger. 1978. Spawning of the Striped Mullet, *Mugil cephalus*, in the Northwestern Gulf of Mexico. *North. G. Sci.*, 2(2): 148-151.
- Fishbase. 2019. *Mugil curema* Valenciennes, 1836. Consultado en agosto 4 de 2019, disponible en: <http://www.fishbase.org/summary/Mugil-curema.html>.
- Fisher, R. A. 1930. *Genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Folkvord A., C. Jørgensen, K. Korsbrekke, R. D. M. Nash, T. Nilsen & J. E. Skjæraasen, 2014. Trade-offs between growth and reproduction in wild Atlantic cod. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 71: 1106–1112.
- Francis, R. I. C. C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *J. Fish Biol.* 36: 883-902.
- Franks, J. S, N. J. Brown-Peterson, D. P. Wilson, R. J. Russell & J. K. Welker. 1998. Occurrence of a synchronous hermaphroditic striped mullet, *Mugil cephalus*, from the northern Gulf of Mexico. *Gulf Res. Rept.* 10: 33-39.
- Fuiman, L. A. & D. M. Higss. 1997. Ontogeny, growth and the recruitment process, 225-250. In: Chambers, R. C. & E. A. Trippel (Eds.) *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*. London, UK: Chapman & Hall.
- Funes-Rodríguez, R., J. Gómez-Gutiérrez & R. Palomares-García. 2007. Área de estudio: complejo lagunar de Bahía Magdalena-Almejas. 21-28, In: R. Funes-Rodríguez, J. Gómez-Gutiérrez & R. Palomares-García (Eds.). *Estudios ecológicos en Bahía Magdalena*, CICIMAR-IPN, La Paz, Baja California Sur, México.

- Gallardo-Cabello, M., E. Cabral-Solís, E. Espino-Barr & A. L. Ibáñez-Aguirre. 2005. Growth analysis of white mullet *Mugil curema* (Valenciennes, 1836) (Pisces: Mugilidae) in the Cuyutlán Lagoon, Colima, México. *Hidrobiol.*, 15(3): 321-325.
- Gallardo-Cabello, M., E. Espino-Barr, E.G. Cabral-Solís, M. Puente-Gómez & A. Garcia-Boa. 2012. Study of the otoliths of *Mugil cephalus* (Pisces: Mugilidae) in Mexican Central Pacific. *J. of Fish. and Aqua. Scie.*, 7(6): 346-363. DOI: 10.3923/jfas.2012.
- Gallardo-Cabello, M., E. Espino-Barr, A. García-Boa & M. Puente-Gómez. 2016. Fishery Analysis of *Mugil cephalus* in Central Mexican Pacific Coast. *J. of Mar. Biol. & Ocean.*, 5(1): 1-7.
- Gallardo-Cabello, M., E. Espino-Barr, R.A. Nava-Ortega, A. García-Boa, E.G. Cabral-Solís & M. Puente-Gómez. 2011. Analysis of the otoliths of *sagitta*, *asteriscus* and *lapillus* of Pacific sierra *Scomberomorus sierra* (Pisces: Scombridae) in the coast of Colima, Mexico. *J. of Fish. and Aqua. Sci.*, 6: 390-403.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación de Koopen. Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 246 p.
- García, S. 1980. Contribución al estudio de la pesquería de lisa (*Mugil cephalus* L) en la laguna de Tamiahua, Ver. INP de la Secretaría de Pesca, 28p.
- García, S. 1982. Contribución al conocimiento de la biología de la lebrancha (*Mugil curema* V.) y de la lisa (*Mugil cephalus* L.) del sur de Tamaulipas. Proyecto escama del Golfo de México, zona N.E. Centro de Investigaciones Pesqueras de Tampico, Tamps. INP. 41 p.
- García-Contreras, O. E., C. Quiñonez-Velázquez, R. E. Morán-Angulo & M. C. Valdez-Pineda. 2009. Age, Growth, and Age Structure of Amarillo Snapper off the Coast of Mazatlán, Sinaloa, Mexico. *North Am. J. of Fish. Man.*, 29: 223-230.
- García-Rodríguez, F. J., S.A. García-Gasca, J. De La Cruz-Agüero & V.M. Cota-Gómez. 2011. A study of the population structure of the Pacific sardine *Sardinops sagax* (Jenyns, 1842) in Mexico based on morphometric and genetic analyses. *Fish. Res.*, 107: 169–176.

- Gherard, K.E., B.E. Erisman, O. Aburto-Oropeza, K. Rowell & L.G. Allen. 2013. Growth, development, and reproduction in Gulf corvina (*Cynoscion othonopterus*). *Bull. South. Cal. Acad. Sci.*, 112(1): 1-18.
- Gómez-Ortiz, G.M. 2002. Evaluación de la pesquería de lisa *Mugil cephalus* en la Laguna Madre. Tamaulipas, Instituto Nacional de la Pesca (INAPESCA).
- Gómez-Ortiz, G., A. González-Cruz & I. Hernández-Tabares. 2006. Lisa y lebrancha en el Golfo de México y Mar Caribe. 477-502, *In*: Arreguín-Sánchez, F., L. Beléndez-Moreno, I. M. Gómez-Humarán, R. Solana-Sensores & C. Rangel-Dávalos (Eds.). *Sustentabilidad y Pesca Responsable en México: Evaluación y manejo*. Instituto Nacional de la Pesca/SAGARPA. México.
- González-Castro, M., J. M. Díaz de Astarloa & M. B. Cousseau. 2006. First record of a tropical affinity mullet, *Mugil curema* (Mugilidae), in a temperate southwestern Atlantic coastal lagoon. *Cybium.*, 30: 90–91.
- Gould, S.J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biologic. Rev.*, 41: 587-638.
- Graham, M. 1929. Studies of age determination in fish. Part 11. A survey of the literature. *Min. Agric. Fish., Fish. Invest.* 11(2).
- Granado, L. C., 1996. *Ecología de peces*. Universidad de Sevilla. Secretariado de Publicaciones, España. 353 p.
- Grandison R.C., M. D. W. Piper & L. Partridge. 2009. Aminoacid imbalance explains extension of lifespan by dietary restriction in *Drosophila*. *Nature*, 462: 1061–1064.
- Grant, C. J. & A. V. Spain. 1975. Reproduction, growth and size allometry of *Mugil cephalus* L. (Pisces: Mugilidae) from North Queensland inshore waters. *Aust. J. Zool.*, 23: 181-201.
- Greeley, M. S., D. R. Calder & R. A. Wallace. 1987. Oocyte growth and development in the striped mullet, *Mugil cephalus*, during seasonal ovarian recrudescence: relationship to fecundity and size at maturity. *Fish. Bull.*, 85: 187–200.

- Gerritsen, H. D. & D. McGrath. 2007. Significant differences in the length-weight relationships of neighbouring stocks can result in biased biomass estimates: Examples of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*, L.) and whiting (*Merlangius merlangus*, L.). *Fish. Res.*, 85: 106-111.
- González, L. W. & N. Eslava. 1999. Edad y crecimiento del pargo colorado, *Lutjanus purpureus* Poey, 1867 (Teleostei: Lutjanidae) de la region oriental de Venezuela. *Rev. de Biol. Mar. y Ocean.*, 34(1): 99-107.
- Grant C. J. & A. V. Spain 1975. Reproduction, growth and size allometry of *Mugil cephalus* L. (Pisces: Mugilidae) from North Queensland inshore waters. *Aust. J. Zool.*, 23: 181-201.
- Griffiths, M. H. 1997. The life history and stock separation of silver kob, *Argyrosomus inodorus*, in South African waters. *Fish. Bull.*, 95: 47-67.
- Guevara-Guillén, C., B. Shirasago-Germán, E. L. Pérez-Lezama. 2015. The Influence of Large-Scale Phenomena on La Paz Bay Hydrographic Variability. *Open J. of Mar. Sci.*, 5:146-157
- Harrison, I. J. 1995. Mugilidae. Lisas. 1293-1298, *In*: W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter & V. Niem (Eds.). Guía FAO para identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro Oriental. Rome.
- Harrison I. J. 2002. Mugilidae. 1071-1085, *In*: Carpenter, K. (Ed.). FAO species identification Guide for fisheries purposes. The living marine resources of the Western Central Atlantic. Bony fishes Part 1 (Acipenseridae to Grammatidae). Rome.
- He, J. X. & D. J. Stewart. 2001. Age and size at first reproduction of fishes: predictive models based only on growth trajectories. *Ecol.*, 82: 784–791.
- Heald, E. J. & R. C. Griffiths. 1967. La determinación por medio de la lectura de escamas, de la edad de la sardina *Sardinella anchovia*, del Golfo de Cariaco, Venezuela Oriental. *Serie Rec. y Explot. Pesqu.*, 1(10): 374-422.
- Henio M. & V. Kaitala. 1996. Evolution of resource allocation between Growth and reproduction in animals with indeterminate Growth. *J. Evol. Biol.* 12: 423-429.

- Hickling, C. F. 1970. A contribution to the natural history of the English grey mullet (Pisces, Mugilidae). *J. Mar. Biol. Assoc.* 50: 609–633.
- Hoese, H. D. 1985. Jumping mullet the internal diving bell hypothesis. *Environ. Biol. Fish.*, 13(4): 309–314.
- Houde, E. D., S. A. Berkeley, J. J. Klinovsky & R. C. Schekter. 1976. Culture of larvae of the white mullet, *Mugil curema* Valenciennes. *Aqua.*, 8: 365-370.
- Hunter, J.R., & B.J. Macewicz. 1985. Rates of atresia in the ovary of captive and wild northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.* 83:119–136.
- Hunter, J.R., B.J. Macewicz, N.CH. Lo & C.A. Kimbrell. 1992. Fecundity spawning, and maturity of females dover sole *Microstomus pacificus* with an evaluation of assumption an precision. *Fish. Bull.* 90(1): 101-128.
- Hutchings, J. A. & M. E. B. Jones. 1998. Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55(1): 22-47.
- Ibáñez-Aguirre, A. L. 1993. Coexistence of *Mugil cephalus* and *M. curema* in a coastal lagoon in the Gulf of Mexico. *J. Fish Biol.* 42: 959–961.
- Ibáñez-Aguirre, A. L., 1995. Algunos aspectos de la dinámica de poblaciones de *Mugil cephalus* (Linneo, 1758) y *M. curema* (Valenciennes, 1836) (Pisces: Mugilidae) en la Laguna de Tamiahua, Veracruz. Tesis de Doctorado. *Facultad de Ciencias, UNAM.* México 216 p.
- Ibáñez, A.L. 2015. Geographic differences and annual stability in length-weight relationships of fish mullets (Pisces: Mugilidae). *Hidrobiol.*, 25: 146-150.
- Ibáñez A. L. & A. Colín. 2014. Reproductive biology of *Mugil curema* and *Mugil cephalus* from western Gulf of Mexico Waters. *Bull. of Mar. Sci.*, 90(4): 941–952.
- Ibáñez, A. L., C. W. Chang, C. C. Hsu, C. H. Wang, Y. Iizuka & W. N. Tzeng. 2012. Diversity of migratory environmental history of the mullets *Mugil cephalus* and *M. curema* in Mexican coastal waters as indicated by otolith Sr:Ca ratios. *Cien. Mar.*, 38: 73–87.

- Ibáñez-Aguirre, A. L., E. Cabral-Solís, M. Gallardo-Cabello & E. Espino-Barr. 2006. Comparative morphometrics of two populations of *Mugil curema* (Pisces: Mugilidae) on the Atlantic and Mexican Pacific coasts. *Scient. Mar.*, 70: 139-145.
- Ibáñez-Aguirre, A. L. & M. Gallardo-Cabello. 1996a. Age determination of the grey mullet *Mugil cephalus* L. and the white mullet *M. curema* V. (Pisces: Mugilidae) in Tamiahua lagoon, Veracruz. *Cien. Mar.*, 22(3): 329-345.
- Ibáñez-Aguirre, A. L. & M. Gallardo-Cabello. 1996b. Total and natural mortality of *Mugil cephalus* and *M. curema* (Pisces: Mugilidae), in Tamiahua Lagoon, Veracruz. I. Selectivity. *Hidrobiol.*, 6: 9–16.
- Ibáñez, A. L., M. Gallardo-Cabello & X. Chiappa-Carrara. 1999. Growth analysis of striped mullet, *Mugil cephalus*, and White mullet, *M. curema* (Pisces: Mugilidae) in the Gulf of Mexico. *Fish. Bull.*, 97: 861-872.
- Ibáñez, A. L. & M. Gallardo-Cabello. 2004. Reproduction of *Mugil cephalus* and *M. curema* (Pisces: Mugilidae) from coastal lagoon in the Gulf of Mexico. *Bull. of Mar. Sci.*, 75(1): 37-49.
- Ibáñez, A. L. & M. Gallardo-Cabello. 2005. Identification of two Mugilidae species, *Mugil cephalus* and *M. curema* (Pisces: Mugilidae), using the ctenii of their scales. *Bull. of Mar. Sci.*, 77 (2): 305–307.
- Ibáñez-Aguirre, A.L. & J. Leonart. 1996. Relative growth and comparative morphometrics of *Mugil cephalus* L. and *M. curema* V. in the Gulf of Mexico. *Scient. Mar.* 60(2-3): 361-368.
- Ihssen, P. E., H. E. Booke, J. M. Casselman, J. M. McGlade, R. N. Payne & F. M. Utter. 1981. Stock identification: material and methods. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 1838-1855.
- INEGI. 1994. Aspectos geográficos de Baja California Sur. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México. 30 p.
- Jennings, S., J. D. Reynolds & S. C. Mills. 1998. Life history correlates of responses to fisheries exploitation. *Proceedings of the Royal Society of London*, 265: 333–339.

- Jensen, A. L. 1996. Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. *Can. J. of Fish. and Aqua. Scie.*, 53: 820–822.
- Jobling, M. 1995. *Environmental Biology of Fishes*. Fish and Fisheries Series 16, New York USA: Chapman & Hall.
- Jones, R. & C. Johnston. 1977. Growth, reproduction and mortality in gadoid fish species. *In: J. H. Steele (Ed). Fisheries mathematics*. Academic Press, New York, NY.
- Kamler, E. 2006. Parent-egg-progeny Relationships in Teleost Fishes: An energetics perspective. *Rev. in Fish Biol. and Fish.*, 15(4): 399–421.
- Kanak, M.K. & K. Tachihara. 2008. Reproductive biology of common silver biddy *Gerres oyena* in Okinawa Island of southern Japan. *Fish. Sci.*, 74: 265-275.
- Katsanevakis, S. & C. D. Maravelias. 2008. Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish. Fish.* 9(2): 178-187.
- Kelley, C. D., Tamaru, C. S., Lee, C. S., A. Moriwake & G. Miyamoto. 1991. Effects of photoperiod and temperature on the annual ovarian cycle of the striped mullet, *Mugil cephalus*. 142-144, *In: Scott, A. P., Sumpter, J. P., Kime, D. E. & Rolfe, M. S. (Eds.). Proceedings of the Fourth International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish*. Sheffield: Fish Symp. 91.
- Kendall, D. 1977. The diffusion of shape. *Advan. in Appl. Prob.*, 9:428-430.
- Kendall, B. W. & C. A. Gray. 2008. Reproductive biology of two co-occurring mugilids, *Liza argentea* and *Myxus elongates*, in southeastern Australia. *J. of Fish Biol.*, 73(4): 963-979. Doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008. 02000.x
- Kesteven, G. L. 1942. Studies on biology of Australian mullet. I. Account of the fishery and preliminary statement of the biology of *Mugil dobula* Gunter. *Bull. Aust. CSIRO Melb.*, 157: 1–99.
- Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. of Mol. Evo.*, 16: 111–120.

- Klingenberg, C.P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biologic. Rev. of the Cambridge Philos. Socie.*, 73: 79-123.
- Kottelat, M. & J. Freyhof. 2007. *Handbook of European freshwater fishes*. Publications Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin. 646 pp.
- Kozłowski, J. 1996. Optimal allocation of resources explains interspecific life-history patterns in animals with indeterminate growth. *Proc. Roy. Soci. of London, B*. 263: 559–566.
- Kuo, C. M. 1995. Manipulation of ovarian development and spawning in grey mullet, *Mugil cephalus* L. Israel. *J. Aquacult. Bamidgeh.*, 47(2): 43–58.
- Laffaille, P., E. Feunteun, C. Lefebvre, A. Radreau, G. Sagan & J. C. Lefeuvre. 2002. “Can thin-lipped mullet directly exploit the primary and detritic production of european macrotidal salt marshes?”. *Est. Coast. and Shelf Sci.*, 54: 729-736.
- Lagler, K. F., J. E. Bardach, R. R. Miller & D. R. May-Passino. 1977. *Ichthyology*. AGT Editor. S. A. México.
- Lai, H. L. & H. C. Liu. 1979. Age determination and growth of red snapper (*Lutjanus sanguinius*) in the North Australian waters. *Acta Ocean. Taiwanica*, 10:160-170.
- Lambert, Y., Yaragina, N. A., Kraus, G., Marteinsdottir, G. & Wright, P. J. 2003. Using environmental and biological indices as proxies for egg and larval production of marine fish. *Jour. North. Atl. Fish. Sci.*, 33: 115-159.
- Le Bail, P. Y. 1988. Growth-reproduction interaction in salmonids. 91-108, *In*: Zohar, Y. & B. Breton (Eds.). *Reproduction in Fish, Basic and Applied Aspects in Endocrinology and Genetics*. INRA, Paris, n44.
- Le Gac, F., O. Blaise, A. Fostier, P. Y. Le Bail, M. Loir, B. Mourot & C. Weil. 1993. Growth Hormone (GH) and reproduction: a review. *Fish Physiol. Biochem.*, 11: 219–232.
- Leeson, T. S. & C. R. Leeson. 1985. *Histología*. Cuarta edición. Nueva Editorial Interamericana. México
- Lender, T., R. Delavault & L. Moigne. 1982. *Diccionario de Biología*. Ediciones Grijalvo, S.A.

- López-Ibarra, G. & R. Palomares-García. 2006. Estructura de la comunidad de copépodos en Bahía Magdalena, México, durante El Niño 1997-1998. *Rev. Biol. Ocean.*, 4(1): 63-76.
- López-Olmos, J. R. 2000. Edad, crecimiento y fechas de nacimiento de juveniles de lisa *Mugil curema* (Pisces:Mugilidae) en el estero El Conchalito, La Paz, BCS, México. Tesis de Maestría. CICIMAR, México. 50p.
- Lowerre-Barbieri, S. K. 2009. Reproduction in relation to conservation and exploitation of marine fishes. 371–394, *In*: Jamieson, B. G. M. (Ed.). Reproductive biology and phylogeny of Fishes (agnathans and bony fishes), volume 8B. Science Publishers. Enfield, New Hampshire
- Lowerre-Barbieri, S. K., N. J. Brown-Peterson, H. Murua, J. Tomkiewicz, D. M. Wyanski & F. Saborido-Rey. 2011. Emerging issues and methodological advances in fisheries reproductive biology. *Mar. and Coast. Fish.*, 3: 32-51.
- Lucano-Ramírez, G. & J.E. Michel-Morfin. 1997. Ciclo reproductivo y aspectos poblacionales de *Mugil curema* Valenciennes, 1836 (Pisces: Mugilidae) en la laguna costera Agua Dulce, Jalisco, México. *Ocean.*, 1(13): 105-115.
- Lucano-Ramírez, G., S. Ruíz-Ramírez, G. González-Sansón & B.P. Ceballos-Vázquez. 2014. Biología reproductiva del pargo alazán, *Lutjanus argentiventris* (Pisces, Lutjanidae), en el Pacífico central mexicano. *Cien. Mar.*, 40: 33-44.
- MacArthur, R. H., & E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J. 203 p.
- Mahmoud, H. 2009. Gonadal maturation and histological observations of *Epinephelus areolatus* and *Lethrinus nebulosus* in Halaieb/Shalatién area “Red Sea”, Egipt. *Global Vet.*, 3 (5): 414-423.
- Magnaye, M., R. M. Rideout & G. Davoren. 2019. Irregular growth patterns in the otoliths of a short-lived forage fish do not reliably indicate reproductive history. *Fish. Res.* 218: 120-126.

- Marjadi, M., A. Roy, A. Jordaan, B. Gahagan, M. Armstrong & A. Whiteley. 2018. Larger body size and earlier run timing increase alewife reproductive success in a whole lake experiment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 76: 1-56.
- Martínez-Flores, G., R. Cervantes-Duarte & E. González-Rodríguez. 2006. Caracterización de la temperatura superficial del mar y climatología de la Bahía de La Paz, B.C.S., México. *CICIMAR Océán.*, 21: 81-91.
- Marín-Espinoza, B. J. 1996. *Transport et recrutement du muge argenté, Mugil curema, dans une lagune côtière tropicale*. Tesis de doctorado. Laval University, Quebec, Canada.
- Marin, E. B. J., A. Quintero, D. Bussière & J. J. Dodson. 2003. Reproduction and recruitment of white mullet (*Mugil curema*) to a tropical lagoon (Margarita Island, Venezuela) as revealed by otolith microstructure. *Fish. Bull.*, 101: 809-821.
- Márquez-Millán, R. 1974. Observaciones sobre la mortalidad total y crecimiento en longitud de la lisa (*Mugil cephalus*) en la laguna de Tamiahua, ver., México. INP, *Serie Cient.*, 2: 1-17.
- Martin, W.R. 1949. The mechanics of environmental control of body form in fishes. *Ontario Fish. Res. Lab.*, 58: 1-91.
- Martínez-Andrade, F. 2003. A comparison of life histories and ecological aspects among snappers (PISCES: LUTJANIDAE). Tesis de doctorado. The Department of Oceanography and Coastal Sciences. Louisiana State University. 194 p.
- Martínez-Flores, G., Cervantes-Duarte, R. & González-Rodríguez, E. (2006). Caracterización de la temperatura superficial del mar y climatología de la Bahía de La Paz, B.C.S., México. *CICIMAR Océán.*, 21: 81-91.
- McDonough, C. J. & C. A. Wenner. 2003. Growth, recruitment, and abundance of juvenile *Mugil cephalus* in South Carolina Estuaries. *Fish. Bull.*, 101:343–357.
- McDonough, C. J., W. A. Roumillat, & C. A. Wenner. 2003. Fecundity and spawning season of striped mullet (*Mugil cephalus*) in South Carolina estuaries. *Fish. Bull.*, 101: 822–834.

- McDonough, C. J., W. A. Roumillat, & C. A. Wenner. 2005. Sexual differentiation and gonad development in striped mullet (*Mugil cephalus* L.) from South Carolina estuaries. *Fish. Bull.*, 103: 601–619.
- Meléndez-Galicia, C. & A. C. Romero-Acosta. 2010. Evaluación biológico-pesquera de la lisa *Mugil curema*, en la costa de Michoacán. *Cien. Pesq.* 18(1): 67-77.
- Metcalfe, N. B. & P. Monaghan. 2001. Compensation for a bad start: grow now, pay later?. *Trends Ecol Evol.*, 16(5): 254-260.
- Miner, B. G., S. E. Sultan, S. G. Morgan, D. K. Padilla & R. A. Relyea. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Tren. in Ecol. & Evo.*, 20: 685-692.
- Moore, R.H. 1974. General ecology, distribution and relative abundance of *Mugil cephalus* and *Mugil curema* on the south Texas coast. *Contr. Mar. Sci.*, 18: 241-245.
- Morales-Nin, B. 1987. Métodos de determinación de la edad en los osteictios en base a estructuras de crecimiento. *Inf. Téc. Inv. Pesq.*, 143: 3-30.
- Moreau, J. 1987. Mathematical and biological expression of growth in fishes: recent trends and further developments. 81–113, *In: Summerfelt, R. C. & Hall, G. E. (Eds.). The Age and Growth of Fish.* Ames, IA: Iowa State University Press.
- Morgan, M. J. & R. M. Rideout, 2008. The impact of intrapopulation variability in reproductive traits on population reproductive potential of Grand Bank American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) and yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*). *J. Sea Res.* 59: 186–197.
- Morison, A. K., S. G. Robertson & D. C. Smith. 1998. An integrated system for production fish aging: image analysis and quality assurance. *North Am. J. of Fish. Man.*, 18: 587–598.
- Moyle, B. P. & J. J. Cech. 1996. *Fishes: an introduction to ichthyology.* Uppersaddle River, NJ: Prentice Hall, 2000. 598 p.
- Munro, A. D. 1990. Reproductive seasonality in teleost: enviromental influences. I General Introduction. (Ed: Munro, A.D.; Scott, A.P y Lam, T.J.) CRC Press Inc. Boca raton Florida. 2- 11 pp

- Murua, H. & F. Saborido-Rey. 2003. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *Jour. North. Atl. Fish. Sci.*, 33: 23–31.
- Nagahama, Y. 1994. Endocrine regulation of gametogenesis in fish. *Int. J. Dev. Biol.*, 38: 217-229.
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the world*. 4th edition. WILEY. Canadá. 622 p.
- Nelson, J. S., T. C. Grande & M. V. H. Wilson. 2016. *Fishes of the world*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey. Fifth Edition. 707 p.
- Nikolsky, G.V. 1963. *The ecology of fishes*. Academic Press, New York. 352 pp
- Nóbrega, R. H., S. R. Batlouni & L. R. França. 2009. An overview of functional and stereological evaluation of spermatogenesis and germ cell transplantation in fish. *Fish Physiol. Biochem.*, 35: 197–206.
- Obeso-Nieblas, M. 1987. *Propagación de la constituyente M2 de la marea en la Bahía de La Paz, B.C.S., México, mediante un modelo hidrodinámico numérico*. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, I. P. N., La Paz, BCS., México.
- Obeso-Nieblas, M. 2003. Variabilidad espaciotemporal de las condiciones oceanográficas de la Bahía de La Paz, BCS, México. Tesis de Doctorado, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN, La Paz, BCS, México, 337 p.
- Oliveira, M. R., E. F. dos Santos Costa & S. Chellappa. 2011a. Ovarian development and reproductive period of White mullet, *Mugil curema* in the coastal waters of Northeastern Brazil. *Animal Biol. J.*, 2: 199-212.
- Oliveira, M. F., E. F. C. Costa, F. A. M. Freire, J. E. L. Oliveira & A. C. Luchiari. 2011b. Some aspects of the biology of white mullet, *Mugil curema* (Osteichthyes, Mugilidae), in the northeastern region, Brazil. *Pan-Amer. Jour. and Aqua. Sci.*, 6(2): 138-147.
- Oren, O. H. 1981. *Aquaculture of grey mullets*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K., 507 p.

- Orozco-Alvarez, J. I., 1986. Diagnósis poblacional de *Mugil curema* Valenciennes (1836) (Lebrancha) en la laguna de la Mancha, Mpio. De Actopan. Tesis licenciatura. Univ. Veracruzana. 57 p.
- Ould-Mohamed-Vall, M. 2004. Etude de la dynamique des systémes d'exploitation et de l'écobiologie de la reproduction de trois Mugilidae : *Mugil cephalus* (Linnaeus, 1758), *Liza aurata* (Perugia, 1892) et *Mugil capurrii* (Risso, 1810), analyse de leurs stratégies d'occupations des secteurs littoraux mauritaniens et de leurs possibilités d'aménagement. Tesis doctoral, University Nice-Sophia Antipolis, France.
- Palomares-García, R.J., A. Martínez-López, R. De Silva-Dávila, R. Funes-Rodríguez, M.A. Carballido-Carranza, R. Avendaño-Ibarra, A. Hinojosa-Medina & G.A López-Ibarra. 2003. Biological effect of El Niño 1997-1998 on a shallow subtropical ecosystem: Bahía Magdalena, México. *Geo. Intern.*, 42: 455-466.
- Palomares-García, R. J. & J. Gómez-Gutiérrez. 1996. Copepod community structure at Bahía Magdalena, México during El Niño 1983-1984. *Est., Coast. and Shelf Sci.*, 43(1): 583-595.
- Pannella, G. 1974. Otolith Growth Patterns: An Aid in Age Determination in Temperate and Tropical Fishes. 28-39, *In*: Bagenal, T. B. (Ed.). *Ageing of Fish*. Unwin Brothers Ltd. Surrey.
- Parker, K. 1980. A direct method for estimating northern anchovy, *Engraulis mordax*, spawning biomass. *Fishery Bulletin U.S.* 78: 541-544.
- Partridge, L. & R. Sibly. 1991. Constraints in the evolution of life histories. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 332: 3-13.
- Pauly, D. 1979. Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of von Bertalanffy growth formula. *Inst. Meereskunde. Christinn-Albrechts Univ. Kiel*, 63: 156.
- Pauly, D. 1993. FishByte Editorial. *Naga, ICLARM Q.*, 16(2/3): 26.
- Pauly, D. & J. Munro. 1984. Once more on the comparison of growth in fish and invertebrates. *Fishbyte.*, 2(1):21.

- Pérez-García, M. & A. L. Ibáñez-Aguirre. 1992. Morfometría de los peces *Mugil cephalus* y *M. curema* (Mugiliformes: Mugilidae) en Veracruz, México. *Rev. Biol. Trop.*, 40(3): 335-339.
- Pérez-Olivas, A. 2016. Biología reproductiva de la cabrilla sardinera (*Mycteroperca rosacea*, Streets 1877) en la zona costera de Santa Rosalía, BCS, México. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN, La Paz, BCS, México.
- Pérez-Quiñonez, C. I., C. Quiñonez-Velázquez, J.S. Ramírez-Pérez, F.J. Vergara-Solana & F.J. García-Rodríguez. 2017. Combining geometric morphometrics and genetic analysis to identify species of *Opisthonema* Gill, 1861 in the eastern Mexican Pacific. *J. of Ichthyol.*, 33, 84-921.
- Pérez-Quiñonez, C. I., C. Quiñonez-Velázquez & F.J. García-Rodríguez. 2018. Detecting *Opisthonema libertate* (Günther 1867) phenotypic stocks in northwestern coast of Mexico using geometric morphometrics based on body and otolith shape. *Lat. Am. J. of Aqua. Res.*, 46: 779–790.
- Peroto, D., R. I. Cue & A. J. Lee. 1992. Comparison of nonlinear functions for describing the growth curve of three genotypes of dairy cattle. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 72: 773–782.
- Pertusa Grau, J.F. 2003. Técnicas de análisis de imagen aplicaciones en biología. Valencia España: Universidad de Valencia.
- Piñón, A., F. Amezcua & N. Duncan. 2009. Reproductive cycle of female yellow snapper *Lutjanus argentiventris* (Pisces, Actinopterygii, Lutjanidae) in the SW Gulf of California: gonadic stages, spawning, seasonality and length at sexual maturity. *J. Appl. Ichthyol.*, 25: 18-25.
- Polacheck, T., R. Hilborn & A. E. Punt. 1993. Fitting surplus production models: comparing methods and measuring uncertainty. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 2597-2607.
- Polanco, J.S., S. Mimbela & M. Beléndez. 1987. *Pesquerías mexicanas: estrategias para su administración* (pp. 943-1007). Secretaría de Pesca, México.
- Ponton, D. 2006. Is geometric morphometric efficient for comparing otolith shape of different fish species? *J. of Morphol.*, 267: 750–757.

- Powles, H. 1981. Distribution and movements of neustonic young of estuarine dependent (*Mugil spp.*, *Pomatomus saltatrix*) and estuarine independent (*Coryphaena spp.*) fishes off the southeastern United States. *Rapp. P-v Réun. Cons. Int. Explor. Mer.*, 178:207–209.
- Pratt, H. L. & T. Otake. 1990. Recommendations for work needed to increase our knowledge of reproduction relative to Fishery management. En: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries. NOAA Tech. Rep. NMFS 90. 509- 510.
- Present, T. M. C. & D. O. Conover. 1992. Physiological basis of latitudinal growth differences in *Menidia menidia*: variation in consumption or efficiency? *Func. Ecol.*, 6: 23–31.
- Priede, J. G., 1985. Metabolic scope in fishes. *In*: P. Tytler & P. Calow (Eds): Fish Energetics New Perspectives: 33-64. Croom Helm, London.
- Quiñonez-Velázquez, C. & J. A. Mendoza-Guevara. 2009. Abundancia relativa, estructura de tallas y relación longitud-peso de juveniles de lisa *Mugil curema* en el estero El Conchalito, La Paz, BCS, México. *Cienc. Pesq.* 17(1): 37-46.
- Quiñonez-Velázquez, C. & J. R. López-Olmos. 2011. Juvenile growth of white mullet *Mugil curema* (Teleostei: Mugilidae) in a coastal lagoon southwest of the Gulf of California. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 39(1): 25-32.
- Quiñonez-Velázquez, C., J. R. López-Olmos & C. I. Pérez-Quiñonez. 2015. Survival of juvenile mullet *Mugil curema* (Mugilidae) in a coastal lagoon. *CICIMAR Océán.*, 30, 21-32.
- Radtke, R. & D. P. Fey. 1996. Environmental effects on primary increment formation in the otoliths of newly hatched Arctic charr. *Jour. of Fish Biol.*, 48: 1238–1255.
- Ragonese, S. 2004. Growth and senescence interaction in fish: the state of art. *Biol. Mar. Medit.*, 11(2): 91-106.
- Ramírez-Pérez, J. S., C. Quiñonez-Velázquez, F. J. García-Rodríguez, R. Félix-Uraga & F. N. Melo-Barrera. 2010. Using the shape of Sagitta Otoliths in the discrimination of

- phenotypic stocks of *Scomberomorus sierra* (Jordan and Starks, 1895). *J. of Fish. and Aqua.Sci.*, 5: 82–93.
- Ramos-Cruz, M.S. 1985. Aspectos biológicos y determinación de algunos parámetros poblacionales de la lebrancha *Mugil curema* Valenciennes, en las costas de los estados de Oaxaca y Chiapas, México. Tesis profesional. Escuela Superior de Ecología Marina. Universidad Autónoma de Guerrero. 74 p.
- Ramos-Santiago E., H. A. Gil-López, A. Labastida-Che & R. Gómez-Ortega. 2010. Reproducción y madurez gonádica de la lisa *Mugil cephalus* en las costas de Oaxaca y Chiapas. *Cienc. Pesq.* 18(1): 79-89.
- Render, J. H., B. A. Thompson & R. L. Allen. 1995. Reproductive development of striped mullet in Louisiana estuarine waters with notes on the applicability of reproductive assessment methods for isochronal species. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 124(1): 26–36.
- Resendez-Medina, A. 1970. Estudio de los peces de la laguna de Tamiahua, Ver. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auton. México. *Ser. Cienc. del Mar y Limnol.* 41(1): 79-146.
- Reyes-Salinas, A. R., R. Cervantes-Duarte, A. Morales-Pérez & J. E. Valdez-Holguín. 2003. Variabilidad estacional de la productividad primaria y su relación con la estratificación vertical en la Bahía de la Paz, B. C. S. *Hidrobiol.*, 13: 103-110.
- Reznick, D. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos*, 44(2): 257–267.
- Ricker, W. E. 1979. Growth rates and models. *In*: W. S. Hoar, D. J. Randall. & J. R. Brett (Eds): *Fish Physiology VIIJ*: 677-743. Academic Press, London.
- Ricklefs, R. E. 1969. Preliminary models for growth rates in altricial birds. *Ecol.*, 50: 1031–1039.
- Rideout, R. M., G. A. Rose & M.P. Burton. 2005. Skipped spawning in female iteroparous fishes. *Fish and Fisher.*, 6:50–72.
- Rideout, R. M. & M. J. Morgan. 2007. Major changes in fecundity and the effect on population egg production for three species of north-west Atlantic flatfishes. *J. Fish Biol.*, 70: 1759–1779.

- Rideout R. M. & J. Tomkiewicz. 2011. Skipped spawning in fishes: more common than you might think. *Mar. Coast. Fish. Dyn. Manag. Ecosyst. Sci.*, 3: 176–189.
- Robins, C. R., R. M. Bailey, C.E. Bond, J.R. Brooker, E.A. Lachne, R.N. Lea & W.B. Scott. 1991. *Common and scientific names of fishes from the United States and Canada*. American Fisheries Society Spec. Pub. (20).
- Robins, C. R. & G. C. Ray. 1986. *A field guide to Atlantic coast fishes of North America*. Houghton Mifflin Company, Boston, U.S.A. 354 p.
- Rocha-Olivares, A. & V. M. Gómez-Muñoz. 1993. Validación del uso de otolitos para determinar la edad del huachinango del Pacífico *Lutjanus peru* (Perciformes: Lutjanidae), en la Bahía de La Paz y aguas adyacentes, B.C.S., México. *Cien. Mar.*, 19: 321-331.
- Rodríguez-Gutiérrez, M. 1992. Técnicas de evaluación cuantitativas de la madurez gonádica en peces. AGT Editor, México.
- Roff, D. A., 1983. An allocation model of growth and reproduction in fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40(9): 1395–1404. <https://doi.org/10.1139/f83-161>.
- Roff, D. A. 1984. The evolution of life history parameters in teleosts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 989-1000.
- Roff, D. A. 1992. The evolution of life histories; theory and analysis. Chapman & Hall, Great Britain. 535 p.
- Rohlf, F.J. 2004. TpsDIG Version 1.40. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York.
- Romero, M. A. S. & J. L. Castro. 1983. Aspectos de la biología de la lisa (*Mugil cephalus* Linnaeus) en el Mar Muerto, Chiapas, México. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.*, 23: 95-112.
- Rossi, A. R., M. Capula, D. Crosetti, D. E. Campton, & L. Sola. 1998. Genetic divergence and phylogenetic inferences in five species of Mugilidae (Pisces: Perciformes). *Mar. Biol.*, 131: 213–218.
- Rowe, D. K., J. E. Thorpe & A. M. Shanks. 1991. Role of fat stores in the maturation of male Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Can. Jou. of Fish. and Aq. Sci.*, 48: 405-413.

- Ruíz-Domínguez, M. & C. Quiñonez-Velázquez. 2018. Age, growth, and mortality of *Opisthonema libertate* on the coasts of northwestern Mexico. *Cien. Mar.*, 44: 235–250.
- Ruiz-Ramírez, S., E. G. Molina-Arenas, G. Lucano-Ramírez, C. Aguilar-Betancourt, J. R. Flores-Ortega, D. Kosonoy-Aceves & G. González-Sansón. 2017. Aspectos reproductivos de la lisa *Mugil curema* (Mugiliformes: Mugilidae) en la laguna costera de Barra de Navidad, Jalisco, México. *Lat. Am. Jour. of Aqua. Res.*, 45(2): 443-456.
- Saborido-Rey, F. 2008. Ecología de la reproducción y potencial reproductivo en las poblaciones de peces marinos. 71 p. <http://hdl.handle.net/10261/7260>
- Saborido-Rey, F. & O. S. Kjesbu. 2005. Growth and maturation dynamics. 26 p. <http://hdl.handle.net/10261/47150>.
- Safran, P. 1992. Theoretical analysis of the weight-length relationship in fish juveniles. *Mar. Biol.* 112, 545-551p.
- SAGARPA. 2015. Anuario estadístico pesquero 2014. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca. Secretaría de Pesca, Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación.
- Salgado-Cruz, L., C. Quiñonez-Velázquez, F. A. García-Domínguez & C.I. Pérez-Quiñonez. Aceptado. Detecting *Mugil curema* (Perciformes: Mugilidae) phenotypic stocks in Bahía de La Paz, Baja California Sur, Mexico using geometric morphometrics on otolith shape, growth and reproduction parameters. *Rev. Mex. de Biodiv.*
- Salgado-Cruz, L., C. Quiñonez-Velázquez, F. A. García-Domínguez & C.I. Pérez-Quiñonez. Sometido. Aspectos reproductivos de *Mugil curema* (Perciformes: Mugilidae) en dos zonas de Baja California Sur, México. *Rev. de Biol. Mar. y Ocean.*
- Salgado-Ugarte, I. H., J. L. Gómez-Márquez & B. Peña-Mendoza. 2005. *Métodos actualizados para análisis de datos Biológico-Pesqueros*. Facultad de estudios superiores, Zaragoza. UNAM. México. 240 p.
- Sánchez-Cárdenas, R., B.P. Ceballos-Vázquez, M. Arellano-Martínez, M.C. Valdez-Pineda & R.E. Morán-Angulo. 2007. Reproductive aspects of *Sphoeroides annulatus* (Jenyns,

- 1842) (Tetraodontiformes, Tetraodontidae) inhabiting the Mazatlan coast, Sinaloa, Mexico. *Rev. de Biol. Mar. y Ocean.*, 42: 385-392.
- Sánchez–Montante, O, O. Zaitsev & M. Saldivar–Reyes. 2007. Condiciones hidrofísicas en el sistema lagunar Bahía Magdalena-Almejas. In: Funes-Rodríguez, R., J. Gómez-Gutiérrez & R. Palomares-García. 2007. Área de estudio: complejo lagunar de Bahía Magdalena-Almejas. In: Funes-Rodríguez, R., J. Gómez-Gutiérrez & R. Palomares-García (Eds.). Estudios ecológicos en Bahía Magdalena, CICIMAR-IPN, La Paz, Baja California Sur, México, pp. 34-61.
- Sánchez-Rueda, O., I. González-Mar, A. L. Ibáñez-Aguirre & A. Márquez-García. 1997. Sedimento en el contenido estomacal de *Mugil cephalus* y *M. curema* (Mugiliformes: Mugilidae), en la laguna de Tamiahua, México. *Rev. Biol. Trop.*, 45(3): 1163-1166.
- Schulz, R. W., L. R. de Franca, J. J. Lareyre, F. LeGac, H. Chiarini-García, R.H. Nóbrega & T. Miura. 2009. Spermatogenesis in fish. General and Comparative *Endocrinol.* 165(3): 390-411.
- Shehadeh, Z. H., C. M. Kuo & K. K. Milisen. 1973. Validation of an *in vivo* method for monitoring ovarian development in the grey mullet (*Mugil cephalus* L.). *J. Fish Biol.*, 1973(5): 489–496.
- Shen, K. N., B. W. Jamandre, C. C. Hsu, W. N. Tzeng & J. D Durand. 2011. Plio-Pleistocene sea level and temperature fluctuations in the northwestern Pacific promoted speciation in the globally-distributed flathead mullet *Mugil cephalus*. *BMC Evol. Biol.*, 11(1): 83.
- Sheets, H. D. 2004. IMP: integrated morphometrics package. Canisius College, Buffalo. Consultado: junio 5, 2019, <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>.
- Shireman, J. V. 1975. Gonadal development of striped mullet (*Mugil cephalus*) in freshwater. *Prog. Fish Cultur.*, 37(4): 205–208.
- Silva, A. 2003. Morphometric variation among sardine (*Sardina pilchardus*) populations from the northeastern Atlantic and the western Mediterranean. *ICES J. of Mar. Sci.*, 60: 1352-1360.

- Sinclair, M. & T. D. Iles. 1988. Population richness of marine fish species. *Aqua. Liv. Res.*, 1: 71–83.
- Skjæraasen, J. E., J. Kennedy, A. Thorsen, M. Fonn, B. N. Strand, I. Mayer & O. S. Kjesbu. 2009. Mechanisms regulating oocyte recruitment and skipped spawning in Northeast Arctic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 66(9): 1582–1596. doi:10.1139/F09-102.
- Solomon, N. F. & I. W. Ramnarine. 2007. Reproductive biology of white mullet, *Mugil curema* Valenciennes in the Southern Caribbean. *Fish. Res.*, 88(1-3): 133-138. <<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.06.024>
- Sparre, P. 1989. Introduction to tropical fish stock assesment. FAO/DANIDA Project Training. Fish Stock Assesment GCP/INT/392/DEN. 338 p.
- StatSoft, Inc. 1995. STATISTICA (data analysis software system), version 7.0. www.statsoft.com.
- Stearns, S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *The Qua. Rev. of Biol.*, 51(1): 3-47.
- Stearns, S. C. 1977 - The Evolution of Life History Traits: A Critique of the Theory and a Review of the Data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8: 145-171.
- Stearns, S. C. 1980. A new view of life-history evolution. *Oik.*, 35: 266-281.
- Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford, UK: Oxford University Press. 249 p.
- Stearns, S. C. & J. Bernardo. 1994. The Evolution of Life Histories: theory and Analysis by Derek A. Roff; the Evolution of Life Histories. *Syst. Biol.*, 43(1): 139.
- Stearns, S. C. & J. Koella. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits, predictions for norms of reaction for age- and size-at-maturity. *Evolution*, 40: 893–913.
- Stergiou, K.I. & H. Fourtouni. 1991. Food habits, ontogenetic diet shift and selectivity in *Zeus faber* Linnaeus, 1758. *J. of Fish Biol.*, 39: 589-603.

- Stransky, C., A. G. Murta & C. Zimmermann. 2008. Otolith shape analysis as a tool for stock separation of horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the Northeast Atlantic and Mediterranean. *Fish. Res.*, 89: 159-166.
- Summerfelt, R. C. & G. E. Hall. 1987. *Age and Growth of Fish*. Ames, USA: Iowa State University Press.
- Tamaru, C. S., C. S. Lee, C. D. Kelley, G. Miyamoto, & A. Moriwake. 1994. Oocyte growth in the striped mullet, *Mugil cephalus* L., maturing at different salinities. *J. World Aquacult. Soc.*, 25(1): 109–115.
- Taylor, C. C. 1958. Cod growth and temperature. *J. du Cons.*, 23(3): 366-370.
- Tesch, F. W. 1971. Age and growth. 98-130, *In*: Ricker, W. E. "Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters". Int. Biol. Program, Handbook No.3, 2nd ed. Blackwell Scientific, Oxford and Edinburgh.
- Thakur, N. K. 1967. Studies on the age and growth of *Mugil cephalus* L. from the Mahanadi estuarine system. *Proc. Natl. Inst. Sci.* 33: 128-143.
- Thomson, J. M. 1963. Mullet life history strategies. *Aust. J. Sci.*, 25: 414–416.
- Thomson J.M. 1966. The grey mullets. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 4: 301–355.
- Torres-Villegas, J. R., R. I. Ochoa-Báez, L. Perezgomómez-Álvarez & G. GarcíaMelgar. 2007. Estimaciones de atresia mayor en la temporada reproductiva 1999-2000 en la sardina monterrey (*Sardinops sagax*) en Bahía Magdalena, México. *Rev. de Biol. Mar. y Oceanogr.*, 42(3): 299 – 310.
- Trape, S., J. D. Durand, F. Guilhaumon, L. Vigliola & J. Panfili. 2009. Recruitment patterns of young-of-the-year mugilid fishes in a West African estuary impacted by climate change. *Est. Coast. and Shelf Sci.*, 85(3): 357–367.
- Trinidad-Bello, B. A. 2014. Modelos de crecimiento en biología, su significado biológico y selección del modelo por su ajuste. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa División de Ciencias Básicas e Ingenierías. 114 p.
- Trippel, E. A. 1995. Age at maturity as a stress indicator in fisheries. *Biosci.*, 45: 759-771.

- Trippel, E. A. 1998. Egg size and viability and seasonal offspring production of young Atlantic cod. *Trans. of the Amer. Fish. Soci.*, 127: 339-359.
- Trippel, E. A., O. S. Kjesbu & P. Solemdal. 1997. Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. 31-62. *In*: Chambers, R. C. & E. A. Trippel (Eds.), Early life history and recruitment in fish populations. Chapman and Hall, London.
- Trujillo-Millán O. 2009. Dinámica del reclutamiento en peces de arrecife rocoso del suroeste del Golfo de California. Tesis de Doctorado, CICIMAR-IPN. 118pp.
- Tung, I. H. 1981. On the fishery biology of the grey mullet, *Mugil cephalus* Linnaeus, in Taiwan. *Rep. Inst. Fish. Biol. Minist. Econ. Aff., Natl. Taiwan Univ.*, 3:38-102.
- Tyler, C. R. & J. R. Sumpter. 1996. Oocyte Growth and developmet in the teleosts. *Rev. in Fish Biol. and Fish.*, 6: 287- 318.
- Tzeng, T. D. 2004. Morphological variation between populations of spotted mackerel (*Scomber australasicus*) off Taiwan. *Fish. Res.*, 68: 45-55.
- Ünver, B. & S. Ünver Saraydin. 2004. Histological examination of ovarium development of shemaya *Chalcalburnus chalcoides* living in Lake Tödürge (Sivas/Turkey). *Fol. Zool*, 53: 99-106.
- Valdebenito, I., L. Paiva, M. Berland. 2011. Atresia folicular en teleósteos: una revisión. *Arch. Med. Vet.* 43: 11-25.
- Van der Kooy, S. J. & K. Guindon-Tisdell. 2003. A practical handbook for determining the ages of Gulf of Mexico fishes. Gulf States Marine Fisheries Commission, Ocean Springs, USA.
- Vasconcelos, J., S. Sánchez & L. Schultz. 1996. La pesquería de lisa. Pp: 581-594. *En*: A. Sánchez-Palafox, D.F. Fuentes-Castellanos y S. García-Real (eds.). Pesquerías Relevantes de México. XXX Aniversario del INP. México.
- Vazzoler, E. 1996. *Biología da reproductiva de peces teleósteos: teoria y práctica*. Ed. Nupelia. Maringa-PR, Brasil.

- Vergara-Solana, F. J., F. J. García-Rodríguez & J. De la Cruz-Agüero. 2013. Comparing body and otolith shape for stock discrimination of Pacific sardine, *Sardinops sagax* Jenyns, 1842. *J. of Appl. Ich.*, 29: 1241-1246.
- Villaseñor-Talavera, R. 1991. Determinación de una escala de madurez sexual específica y ovocitos de la lisa blanca *Mugil curema* (Valenciennes, 1836) de la región litoral central de Nayarit, México. *Memorias del II Congreso Nacional de Ictiología*. San Nicolás de los Garza, N.L.
- Vincent, M. 2010. Growth Rate of *Mugil cephalus* from Two Isolated Ponds in Huntington Beach State Park, South Carolina. Honors Theses. 143 p.
- Vitale, F., H. Svedäng & M. Cardinale. 2006. Histological analysis invalidates macroscopically determined maturity ogives of the Kattegat cod (*Gadus morhua*) and suggests new proxies for estimating maturity status of individual fish. *J. Mar. Sci.* 63: 485-492.
- Volpato, G. L. & E. Trajano. 2005. Biological rhythms. 101-153, *In: Val L. A., V. M. F. A. Val & D.J. Randal (Eds.). Fish physiology*. Elsevier, San Diego, CA.
- Wallace, R. A. & K. Selman. 1981. Cellular and dynamics aspects of oocyte growth in teleosts. *Amer. Zool.* 21: 325-343
- Walsh, M. R., S. B. Munch, S. Chiba & D. O. Conover. 2006. Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: impediments to population recovery. *Ecol. Letters.*, 9: 142–148.
- Ware, D., 1980. Bioenergetics of stock and recruitment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1012–1024.
- Ware, D. M. 1982. Power and evolutionary fitness of teleosts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39(1): 3–13. <https://doi.org/10.1139/f82-002>.
- Weatherley A. H. y H. S. Gill, 1987. The biology of fish growth. *Acad. Press*, 1(21): 209- 242.
- Whitfield, A. K., J. Panfili & J. D Durand. 2012. A global review of the cosmopolitan flathead mullet *Mugil cephalus* Linnaeus 1758 (Teleostei: Mugilidae), with emphasis on the

- biology, genetics, ecology and fisheries aspects of this apparent species complex. *Rev. in Fish Biol. and Fish.*, 22: 641-681.
- Williams, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of lack's principle. *Am. Nat.*, 100(916): 687–690.
- Winberger, P. H. 1992. Plasticity of fish body shape. The effects of diet, development, family and age in two species of *Geophagus* (Cichlidae). *Biol. J. of the Linnean Soc.*, 45: 197-218.
- Winemiller, K. O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecol.*, 81: 225–241.
- Winemiller, K. O. 2005. Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 62: 872–885.
- Winemiller, K. O. & K. A. Rose. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49(10): 2196-2218.
- Wootton, R. J. 1979. Energy cost of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 44: 133- 159.
- Wootton, R. J. 1992. *Fish Ecology*. Chapman and Hall. Londres. 212 p.
- Wootton, R. J. 1994. Life histories as sampling devices: optimum egg size in pelagic fishes. *Jour. of Fish Biol.*, 45(6): 1067.
- Wourms, J. P. 1977. Reproduction and development in chondrichthyan fishes. *Amer. Zool.*, 17: 379-410.
- Yamamoto, T. 1969. Sex differentiation. 117–175, *In*: Hoar, W. S. & D. J. Randall (Eds.). *Fish physiology*, vol. 3. Academic Press, New York, NY.
- Yáñez-Arancibia, A. 1976. Observaciones sobre *Mugil curema* Valenciennes en áreas naturales de crianza, México. Alimentación, crecimiento, madurez y relaciones ecológicas. *An. Inst. Cien. del Mar y Limn., Univ. Nac. Autón. Méx.*, 3: 92-124.

Young, J. L., Z. B. Bornik, M. L. Marcotte, K. N. Charlie, G. N. Wagner, S. G. Hinch & S. J. Cooke. 2006. Integrating physiology and life history to improve fisheries management and conservation. *Fish Fish.*, 7: 262–283.

Zar, J. H. 2010. *Biostatistical analysis*. Fifth edition. Pearson Prentice Hall, Nueva Jersey, United States of America. 994 p

Zelditch, M.L., D.L. Swiderski, H.D. Sheets & W.L. Fink. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press, London.