



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (FACULTAD DE BIOLOGÍA)

VARIACIÓN DEL ÉXITO DE APAREAMIENTO Y REPRODUCTIVO DE *Stegastes acapulcoensis* EN TEMPORADAS CONTRASTANTES

Tesis que presenta:

Biol. Ana Yuritzia Hernández Bahena

Como requisito para obtener el grado académico de:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(Ecología y Conservación)**

Director de tesis:
Dr. Omar Chassin Noria

Morelia Michoacán, Marzo de 2017



AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y al Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas por el apoyo económico otorgado a través de mi beca.

A mi director de tesis, Dr. Omar Chassin por brindarme la oportunidad de pertenecer a su equipo de trabajo en el Laboratorio de Análisis Genómico, CMEB, UMSNH, ya que gracias a su confianza pude utilizar las instalaciones y lograr el término de este proyecto y sobre todo por sus valiosas observaciones durante la escritura de mi documento y siempre aportar útiles comentarios.

A mi comité de tesis: Dr. Gerardo Vázquez Marrufo, Dr. Mauricio Quesada, Dr. Alberto Ken Oyama y Dr. Luis Felipe Mendoza, por sus sugerencias y comentarios críticos, que me sirvieron de mucho durante el desarrollo del proyecto y en la escritura del documento.

Al Dr. Juan Manuel Ortega por su apoyo en el procesamiento de las imágenes satelitales y al M.C. Rubén Hernández por su disponibilidad en la capacitación para la obtención de oxígeno disuelto. A todos los profesores que me ayudaron y aportaron sus conocimientos durante mi formación.

A mis compañeros de laboratorio (y maestros) que me apoyaron en la colecta de campo y toma de datos (Martha, Luchito, Chassin y Arturo), en orientarme sobre las técnicas moleculares o procesamiento de información (Sebastián y Lili).

Agradezco profundamente a mi madre por su apoyo durante mi formación y por su ayuda con mi pequeño Angelito (quien fue mi motor durante el desarrollo de este proyecto), de igual manera agradezco a mi hermana Mago por apoyarme en los momentos difíciles y motivarme a seguir adelante, y a toda mi familia por su comprensión por mi distanciamiento por cuestiones de investigación, sobre todo a mi pequeño hijo que tanto amo.

VARIACIÓN DEL ÉXITO DE APAREAMIENTO Y REPRODUCTIVO DE
Stegastes acapulcoensis EN TEMPORADAS CONTRASTANTES

CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
Éxito reproductivo	3
Sistema de apareamiento	3
<i>Stegastes acapulcoensis</i>	4
Factores abióticos y sistema de apareamiento	6
Factores bióticos y sistema de apareamiento	8
HIPÓTESIS	11
OBJETIVOS	11
Objetivo general	11
Objetivos particulares	11
MATERIALES Y MÉTODOS	12
Material biológico	12
Factores ambientales	13
Análisis Molecular	16
Análisis estadístico	17
RESULTADOS	18
Material biológico	18
Factores ambientales	18
Factores bióticos	18
Factores abióticos	20
Análisis Molecular	25

VARIACIÓN DEL ÉXITO DE APAREAMIENTO Y REPRODUCTIVO DE
Stegastes acapulcoensis EN TEMPORADAS CONTRASTANTES
Análisis estadísticos y correlación con el éxito de apareamiento y

reproductivo	27
DISCUSIÓN	31
CONCLUSIÓN	38
LITERATURA CITADA	39
ANEXOS	47

RESUMEN

Stegastes acapulcoensis es un herbívoro regulador de la estructura de la comunidad de algas y la productividad en arrecifes rocoso-coralinos. Se caracteriza por ser un pez agresivo, territorial, con fecundación externa, nido demersal y cuidado parental ejecutado por el macho. Se ha demostrado que el éxito de apareamiento y reproductivo (número de hembras y tamaño de nido) de peces marinos es influenciado por factores bióticos (tamaño del macho, densidad poblacional, etc.) y abióticos (temperatura, turbidez, etc.). En el presente trabajo se evaluó si el éxito de apareamiento y reproductivo de *Stegastes acapulcoensis* es una característica afectada por la variación temporal de los factores bióticos-abióticos, en temporadas contrastantes de temperatura. Se determinaron los factores que influyen el éxito de apareamiento y reproductivo de *Stegastes acapulcoensis* y su variación durante temporadas contrastantes de temperatura y productividad en la Costa de Guerrero, mediante la colecta y análisis de diez nidos en dos temporadas y tomando datos de variables ambientales en campo e históricas (temperatura y productividad primaria 2005-2016). El número de hembras donadoras de gametos por nido se determinó con tres loci de microsatélites (probabilidad de exclusión = 99.89). Se observó que existe diferencia significativa en la temperatura y productividad primaria (clorofila mg/m³) entre las temporadas y una correlación positiva entre el tamaño del nido con respecto al tamaño del macho y del tamaño de este con respecto al número de hembras. Se observó 100% de poliginia con un rango de cuatro a siete hembras por nido para la temporada cálida y de cinco a seis para la temporada fría, sin diferencia significativa entre el número de hembras entre temporada y se encontró la presencia de engaño en baja frecuencia.

Palabras clave: Éxito reproductivo, microsatélites, poliginia, engaño.

ABSTRACT

Stegastes acapulcoensis is an herbivore regulating the algae community structure and productivity in rocky-coral reefs. It is characterized as an aggressive, territorial fish, with external fertilization, demersal nest and parental care executed by the male. Reproductive and mating success (nest size and number of females) of marine fish has been shown to be influenced by biotic (male size, population density, etc.) and abiotic factors (temperature, turbidity, etc.). In the present work, we evaluated whether the reproductive and mating success of *Stegastes acapulcoensis* is a characteristic affected by the temporal variation of the biotic-abiotic factors, in contrasting seasons of temperature. The factors influencing the reproductive success of *Stegastes acapulcoensis* and their variation during contrasting seasons in the Guerrero Coast were determined by collecting and analyzing ten nests in two seasons and taking data from environmental variables in the field and historical (temperature and primary productivity 2005-2016). The number of gamete donor females per nest was determined with three microsatellite loci (probability of exclusion = 99.89). It was observed that there is a significant difference in temperature and primary productivity (Cl mg / m³) between seasons and a positive correlation between nest size and male size this with respect to the number of females. We observed 100% polygyny with a range of four to seven females per nest for the warm season and five to six for the cold season, with no significant difference between the number of females between season and we found the presence of cuckoldry in low frequency.

INTRODUCCIÓN

Éxito reproductivo

El éxito reproductivo de las especies puede ser estudiado desde diferentes perspectivas por lo cual es importante aclarar la categoría desde la cual se pretende enfocar el estudio de dicho tema, ya que se puede incluir: número de cópulas, número de cigotos producidos por individuo, presencia o ausencia de receptibilidad sexual de hembras y machos, número de descendientes que sobreviven hasta la eclosión, número de individuos que sobreviven hasta el término del cuidado parental, sobrevivencia de la descendencia hasta la madurez sexual y receptibilidad de la descendencia (Howard, 1979). Debido al número de categorías desde las cuales se puede tener una aproximación al éxito reproductivo, el presente estudio se enfocó hacia el número de copulas (número de parejas, visto como éxito de apareamiento) y el número de cigotos producidos (tamaño de la descendencia, entendido como éxito reproductivo).

Sistema de apareamiento.

El estudio de los sistemas de apareamiento es uno de los principales temas de estudio en biología evolutiva. El sistema de apareamiento de los animales, se refiere a: las estrategias de comportamiento empleadas para obtener pareja, cómo se obtienen, cuántas se obtienen, así como características de los vínculos dentro de la pareja y del cuidado parental que brinda cada sexo (Emlen y Oring, 1977).

El sistema de apareamiento se clasifica con respecto al número de parejas que un individuo tiene durante la época de reproducción, en tres categorías: Monogamia, poligamia y promiscuidad. La monogamia sucede cuando un macho se aparea solo con una hembra durante una temporada de reproducción o de por vida, en este sistema generalmente ambos padres proveen el cuidado parental. La poligamia ocurre cuando solo uno de los progenitores tiene múltiples parejas en una temporada de reproducción; existen dos variantes: Poliandria, se presenta cuando una hembra se aparea con más de un macho y la poliginia, cuando un macho se aparea con más de

una hembra; la poligamia puede ocurrir en un solo evento (simultanea) o en distintos eventos (secuencial). En el sistema de promiscuidad los machos y hembras se aparearan con múltiples parejas, ya sea una vez o durante un corto período y el cuidado parental lo brinda cualquier progenitor (Krebs y Davies, 1993; Helfman *et al.* 2009).

Los sistemas de apareamiento de fertilización externa en los cuales se involucra cuidado parental y defensa del territorio por parte del macho (sistemas poligínicos), son característicos en la mayoría de los peces arrecifales, tal es el caso del género *Stegastes* en el que se ha observado en *Stegastes rectifraenum* que varias hembras desovan en un nido (poliginia) y es posible que una sola hembra desove en varios nidos (poliandria) (Hoelzer, 1990), estas observaciones han sido demostradas recientemente con el uso de marcadores moleculares específicamente para *S. acapulcoensis* detectando también que algunos machos ejecutan Tácticas Alternativas de Apareamiento (TAA) (ej. engaño o cuckoldry) generando poliandria dentro de un nido (Urbiola-Rangel, 2012).

Stegastes acapulcoensis.

Los representantes de la familia Pomacentridae en su mayoría son territoriales, particularmente los que se alimentan de algas, como los del género *Stegastes*. En cuanto a la reproducción, el macho limpia el substrato para el nido y despliega el comportamiento de cortejo con nado rápido y extensión de las aletas. La fertilización de los huevos es externa. Los machos custodian los huevos adheridos al fondo (mediante hilos adhesivos), para evitar su depredación. Los huevos eclosionan entre dos a siete días y las larvas pelágicas son transportadas por las corrientes oceánicas por periodos que varían entre 10 a 50 días, dependiendo de la especie (19 a 23 para *Stegastes*) (Allen y Robertson, 1998; Wellington y Víctor, 1988; Meekan *et al.* 2001). Después de la dispersión larval retornan al arrecife, donde se asientan en hábitats adyacentes a los ocupados por los adultos (Wellington y Víctor, 1988; Víctor y Wellington, 2000).

Stegastes acapulcoensis es un herbívoro regulador de la estructura de la comunidad de algas y la productividad en arrecifes rocoso-coralinos. En su fase adulta es particularmente territorial (Grove *et al.* 1986; Juárez, 2005; Ceccarelli *et al.* 2011). Los juveniles son de color azul brillante (Figura 1) con un ocelo prominente en la base de la aleta dorsal suave y una mancha negra ocelada en el borde dorsal del pedúnculo caudal. Los adultos presentan una coloración café parduzco más claro en la cabeza y la parte anterior del cuerpo (Figura 1), tiene una banda blanca prominente a través de la base de los radios de la aleta pectoral, en la superficie externa (con ausencia de dimorfismo sexual aparente); se distribuye en el Pacífico Oriental Tropical (POT) desde Baja California en México hasta Perú (incluyendo las Islas Galápagos y Cocos), habitan en arrecifes rocosos a una profundidad de 2-16 m (Allen y Robertson, 1998; FishBase, 2016).

Son residentes permanentes (Palacios, 2005). Siendo más abundantes en aguas someras debido a la alta productividad de estas aguas, pues presentan mayor densidad de algas filamentosas (Wellington, 1982). Alcanza una longitud de 170 mm, aunque se han registrado tallas promedio de 185.88 mm en la localidad de Negritos, Jalisco (Urbiola-Rangel, 2012), el tiempo de vida de la especie asciende hasta los 32 años, siendo la especie más longeva del género (Meekan *et al.* 2001; Fishbase, 2016). Crece y madura rápidamente (dentro de 2 a 3 años), tiene tasa de fecundidad alta (12,716 a 91,858 huevos; Urbiola-Rangel, 2012), y diferentes eventos reproductivos por estación (Wellington y Víctor, 1988; Valencia, 2014).

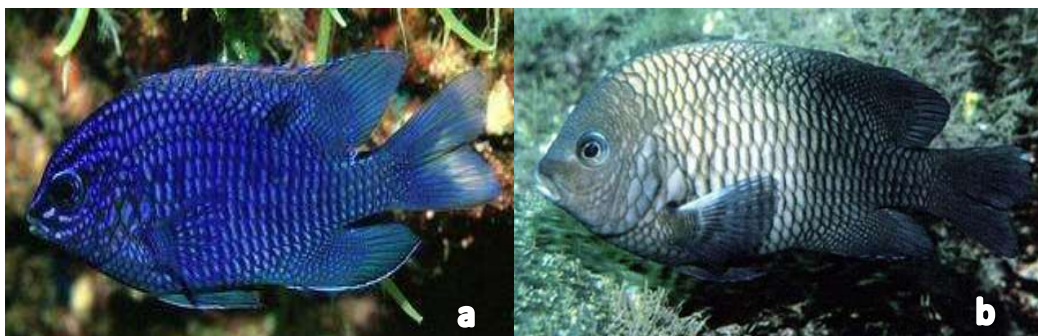


Figura 1. *Stegastes acapulcoensis*: Juvenil (a) y adulto (b) (Tomadas de Fishbase, 2016).

Factores abióticos y sistema de apareamiento

El sistema de apareamiento y su variación asociada a factores bióticos (ej. densidad poblacional) y abióticos (ej. temperatura) es relevante, dado que la evolución de los sistemas de apareamiento puede tener consecuencias que se ven reflejadas en procesos ecológicos y evolutivos, tales como el mantenimiento de la variación genética poblacional, la exposición de individuos a depredación, la evolución de la territorialidad y la selección sexual (Awise *et al.* 2002). Con el uso de marcadores moleculares se ha demostrado que el sistema de apareamiento (referido al número de parejas) definido a través de observaciones de la conducta que presentan los organismos, no coincide necesariamente con los resultados de los análisis genéticos. Por lo cual es importante distinguir entre el sistema de apareamiento etológico (SAE), definido con base en las interacciones observables entre los individuos (ej. Conducta) y el sistema de apareamiento genético (SAG) definido con base en las asociaciones establecidas con marcadores moleculares entre los individuos que participan en la generación de una progenie (Hughes, 1998).

Se ha reportado que el sistema de apareamiento de peces marinos puede variar dependiendo de factores ambientales (abióticos) y demográficos (bióticos) (Sikkel, 1988; DeWoody *et al.* 2000b; Mackiewicz *et al.* 2002; Järvenpää y Lindström, 2004; Mobley y Jones, 2009; Wilson, 2009; Piñeros *et al.* 2015). Dentro de los factores abióticos encontramos la temperatura superficial del mar (TSM), la cual es cambiante en el mar durante el año, pues las corrientes oceánicas reportadas para el POT son: la corriente de California (aguas de temperatura baja) y la corriente Norecuatorial y del Golfo de California (aguas cálidas) (Wirtky, 1966; Silva-Segundo *et al.* 2008). La TSM ha sido considerada como una variable importante en estudios biológico-pesqueros, principalmente en el diagnóstico de reclutamiento, supervivencia larval, áreas de desove y en el estudio de los cambios espacio-temporales en la abundancia y distribución de las especies (Ramírez, 2002; Rodríguez-Romero, 2002).

Las comunidades de peces del Pacífico Mexicano están influenciadas tanto por las corrientes oceánicas como por cambios asociados a la temperatura. La corriente

de California, la Contracorriente Norecuatorial y El fenómeno el Niño (conocido como ENSO, El Niño-Southern Oscillation, por sus siglas en inglés) han sido considerados como los eventos más importantes que tienen influencia sobre la estructura de las comunidades de peces en el Pacífico (Madrid y Sánchez, 1997). ENSO es un evento de variabilidad climática que ocurre de manera cíclica, pero no periódica en el Océano Pacífico ecuatorial oriental y central. Este evento tropical tiene efectos en las condiciones meteorológicas especialmente sobre la temperatura, la precipitación, la circulación del viento y las corrientes marinas (Guevara, 2008). Durante este evento los vientos alisios se debilitan por menor gradiente de presión provocando debilitamiento de las surgencias a lo largo del pacifico ecuatorial e incrementando la temperatura superficial del mar (Zambrano, 2016), por lo que se asume que la variación de la temperatura durante las temporadas del año podría influir en el éxito reproductivo de las especies.

Wilson (2009) reporta que en signátidos (*Syngnathus leptorhyncus*), el sistema de apareamiento puede variar debido a diferencias en las condiciones ambientales de las localidades, donde a mayor latitud (menor TSM), los organismos presentan mayor talla; coincidiendo con la regla propuesta por Carl Bergmann, la cual originalmente fue descrita para organismos endotermos pero se extendió a animales ectotermos, en la cual se explica que la masa corporal del organismo se incrementa con el descenso de la temperatura (Bergmann, 1847; Angilleta y Dunham, 2003). Wilson concluye que la poliginia en localidades de mayor latitud es una respuesta que permite maximizar el éxito reproductivo de los machos, ya que los machos de mayor tamaño presentan una bolsa ventral más grande, por lo que tienen un mayor número de parejas, pues es necesario presentar mayor número de copulas para poder conseguir mayor número de huevos y lograr llenar dicha bolsa (Wilson, 2009).

Mobley y Jones (2009) analizaron la relación del SAG y factores ambientales-ecológicos. Específicamente detectaron que el número de parejas de *Syngnathus floridae*, varía entre localidades que presentan distintas condiciones ambientales, encontrando una relación negativa entre temperatura y el numero de hembras. Urbiola-Rangel (2012) también detecto esta relación en *Stegastes acapulcoensis*, observando

mayor número de parejas a temperaturas menores (mayor latitud), pero también se observa un incremento en el número de huevos y tamaño del nido con respecto a la temperatura (Mobley y Jones, 2009; Urbiola-Rangel, 2012).

Factores bióticos y sistema de apareamiento

En un estudio realizado en el pomacéntrido *Hypsypops rubicundus* (Damisela Garibaldi) se observó que las hembras eligen sitios de anidación donde hay mayor densidad de organismos, para tener mayor posibilidad de elección de pareja (Sikkel, 1988). La proporción de sexos como parámetro demográfico también es importante en las dinámicas de apareamiento; se ha observado en pomacéntridos que en sistemas donde la proporción de hembras es mayor, la poligamia se incrementa (Denis, 1997).

Dentro de los factores ambientales que afectan el sistema de apareamiento, esta reportado que la turbidez del agua se relaciona con el número de parejas que obtiene un organismo, en el caso de los peces *Pomatoschistus minutus* y *Gobiusculus flavescens*, la turbidez reduce la capacidad de selección de las hembras, en agua turbia se reduce la variación del éxito reproductivo de los machos aumentando el número de parejas, respecto a sitios de baja turbidez, en donde las hembras son selectivas y los machos de mayor talla presentan mayor éxito reproductivo (siendo menor el número de parejas promedio para organismos pequeños)(Järvenpää y Lindström, 2004; Myhre *et al.* 2012). La turbidez del agua es causada por materiales suspendidos abióticos, como arcilla, fragmentos finos de materia orgánica e inorgánica, compuestos orgánicos solubles con color (ej. ácidos y sales) y material suspendido biótico como el plancton, florecimientos algales de fondo y otras entidades microscópicas (ej. polen, debris vegetal) (Boyd y Tucker, 1992; Fuentes y Massol, 2002). La corriente de California es caracterizada por su alta productividad oceánica, los altos niveles de productividad primaria son ocasionados por sistemas de surgencias costeras que aportan altas concentraciones de nutrientes inorgánicos hacia la zona eufótica lo que ocasiona una alta riqueza pesquera (Carr, 2002). Dentro de los factores que influyen el sistema de apareamiento de los organismos tenemos la

disponibilidad de recursos, pues incrementan la densidad de peces y por tanto facilita la elección de pareja (Sikkel, 1988; Kokko y Rankin, 2006).

Por otro lado hay hembras que prefieren como característica primordial para copular, otros atributos como son: el número e intensidad de despliegues natatorios como es el caso de *S. partitus* y *S. nigricans* en el que las hembras prefieren depositar sus huevos con machos que presentan un cortejo más elaborado (Knapp y Warner, 1991; Karino y Nakazono, 1993; Karino, 1995), otra característica deseable es la presencia de huevos en el sitio de anidación, pues es un indicador de un buen macho custodio, reportado en *Lepomis punctatus*, *S. rectifraenum* y *S. nigricans* (Hoelzer, 1990; Karino y Nakazono, 1993; Dewoody *et al.* 2000b), por otro lado algunos peces como Táctica Alternativa de Apareamiento (TAA) imitan la presencia de huevos para atraer a las hembras, como es el caso de *Etheostoma virgatum* y los ciclidos *Oreochromis* y *Nyasalapia* (Wickler, 1962, 1997; Porter *et al.* 2002).

En la damisela *Stegastes acapulcoensis* se ha reportado la preferencia por sitios con mayor complejidad topográfica (rugosidad) para el establecimiento de territorios, pues esto favorece en la elección de sitios de refugio, encontrando una conducta de abandono de territorios cuando la complejidad del sitio es retirada durante el proceso experimental (Wellington, 1982). Dicha preferencia podría indicar un factor más de elección por parte de las hembras.

En la especie objeto de estudio del presente proyecto, Urbiola-Rangel analizó en 2012 el número de parejas presente en cuatro localidades en el centro occidente del Pacífico Mexicano (Michoacán, Guerrero, Jalisco y Colima), observando una relación positiva entre la latitud, la talla de los machos, y la frecuencia de maternidad múltiple (número de hembras involucradas). También reporta por primera vez evidencia genética de TAA (ej. Engaño o Cuckoldry) en una frecuencia del 10% (presente en 2 nidos de los 20 analizados). Esto demuestra que en *Stegastes acapulcoensis*, existe variación en el éxito reproductivo, asociado a la variación espacial de las condiciones ambientales (particularmente temperatura).

Por lo que es necesario continuar evaluando el sistema de apareamiento en *Stegastes* y observar si además de la variación espacial detectada por Urbiola-Rangel (2012) en las cuatro localidades de estudio, también se presenta variación temporal del éxito de apareamiento y reproductivo. En este proyecto se analiza la variación del éxito de apareamiento (número de parejas) y reproductivo (tamaño de descendencia) en *Stegastes acapulcoensis* asociado a variables bióticas (Densidad poblacional, proporción sexual, tamaño del macho, etc.) y abióticas (Temperatura, salinidad, etc.) en temporadas contrastantes en una localidad de Zihuatanejo, Guerrero, donde Urbiola-Rangel (2012) reporta alta frecuencia de poliginia (hasta 5 hembras por nido) y la presencia de una TAA (engaño o cuckoldry).

El presente estudio contribuye en dilucidar el impacto de las diferentes variables temporales sobre el sistema de apareamiento de los organismos y su éxito reproductivo, ya que puede variar particularmente dependiendo de la disponibilidad de recursos (alimento, sitios de anidación) y el cambio en las condiciones ecológicas (densidad y proporción sexual), ayudando a evaluar la dinámica eco-evolutiva de los sistemas (Sikkel, 1988; Denis, 1997; Pelletier *et al.* 2009; Andrew *et al.* 2013).

HIPÓTESIS

Si el éxito de apareamiento y reproductivo de *Stegastes acapulcoensis* es una característica afectada por la variación temporal de los factores (bióticos-abióticos) dentro de una localidad, entonces se observará una relación entre el éxito de apareamiento y reproductivo y estas variables en temporadas contrastantes.

OBJETIVOS

Objetivo general.

Determinar los factores que influyen el éxito de apareamiento y reproductivo de *Stegastes acapulcoensis* y su variación durante temporadas contrastantes en la Costa de Guerrero.

Objetivos particulares.

1. Definir la variación temporal histórica y anual para la temperatura, productividad primaria y turbidez.
2. Estimar la variación temporal de la densidad poblacional y proporción sexual de *Stegastes acapulcoensis*.
3. Determinar si existe relación entre la longitud total del macho y su éxito de apareamiento y reproductivo.
4. Determinar si los factores abióticos (ej. Rugosidad y territorialidad) afectan el éxito de apareamiento y reproductivo de *S. acapulcoensis*.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio se realizó en Caleta de Chón, una localidad del centro del Pacífico mexicano, en Zihuatanejo, Guerrero $17^{\circ}36'55.34''\text{N}$ $101^{\circ}33'07.43''\text{O}$ (Figura 2); donde previamente se identificó mediante inmersiones con equipo SCUBA y con datos de análisis moleculares la presencia de poblaciones reproductivas de *Stegastes acapulcoensis*, con progenies que contienen genotipos maternos de hasta cinco hembras por nido (Urbiola-Rangel, 2012) y engaño (cuckoldry) en hasta el 3% del total de una progenie analizada.

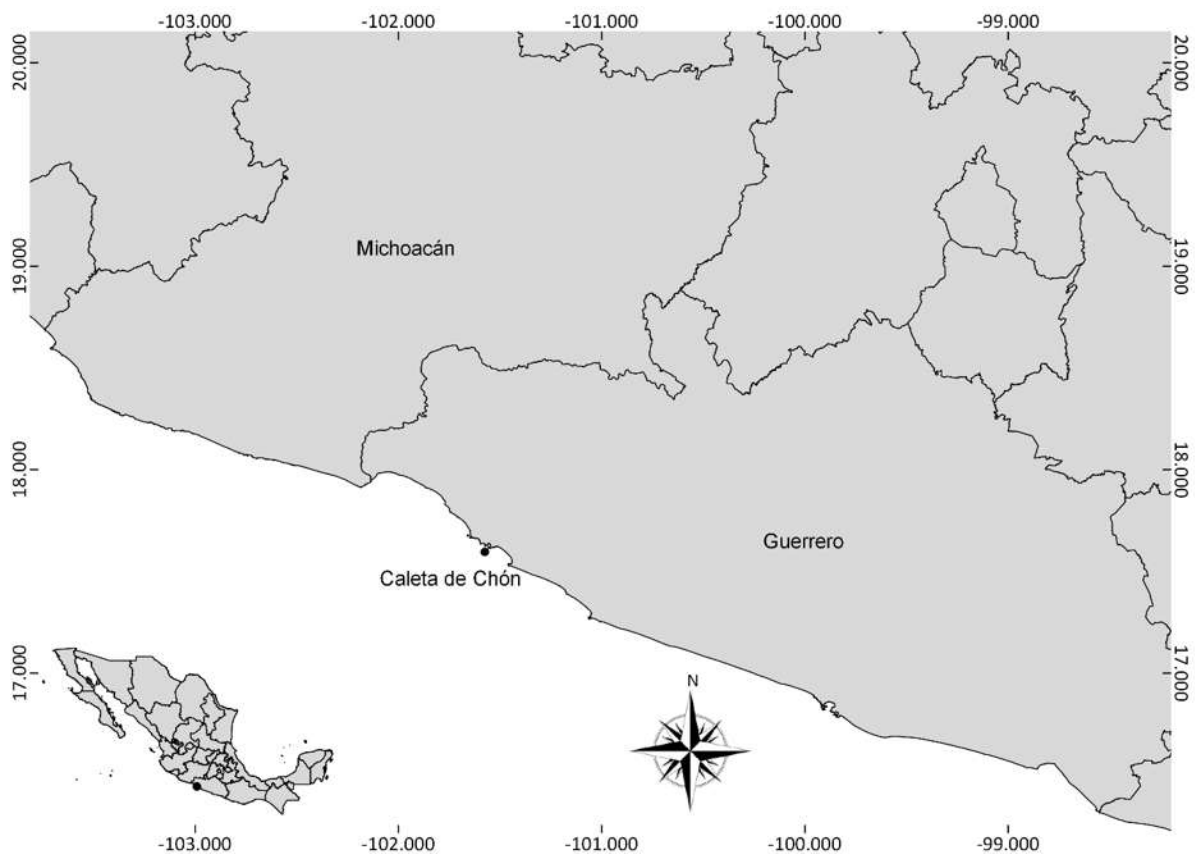


Figura 2. Ubicación espacial en México del sitio de estudio: Caleta de Chón, Zihuatanejo, Gro.

Material biológico.

Para la colecta de muestras se utilizó equipo SCUBA y arpón manual. Se realizaron 2 salidas, que cubren la temporada cálida de julio a diciembre (Corrientes

cálidas en mar) y fría de enero a junio (Corriente fría en mar), se colectaron 6 y 12 machos adultos de *Stegastes acapulcoensis* (marzo, octubre respectivamente) y sus progenies, reuniendo en total 18 progenies. Antes de la colecta de cada nido se tomaron fotografías con una cámara GoPro usando una regla (30cm) como referencia para calcular el tamaño del nido, cuando la posición del nido no permitió obtener la fotografía, se trazaron dibujos del contorno del nido y se registraron las medidas de largo y ancho del mismo.

Se obtuvo una muestra de la aleta pectoral derecha del macho custodio para almacenarse en viales de 1.5 ml con etanol absoluto para su traslado al laboratorio y de cada progenie se colectaron entre 40 y 42 larvas, que excede el tamaño mínimo de muestra necesario para detectar el número de genotipos maternos y paternos, previamente estandarizado por medio de simulación computacional (*in silico*) realizado en MatLab con BROOD (Dewoody, 2000a), dado que el tamaño de la progenie va de 12,716 a 91,858 huevos (Urbiola-Rangel, 2012), lo que imposibilita un análisis exhaustivo. Se colectaron entre 25 y 30 organismos extra, para realizar el sexado gonadal, por lo que se realizó la disección de cada uno de los organismos para el análisis de sus gónadas; se obtuvo además el tamaño de los organismos, para su posterior análisis y estos fueron etiquetados y preservados en etanol 96% (depositados en la colección de peces de la Universidad Michoacana).

Factores ambientales

Factores bióticos

De los machos custodios capturados se obtuvo su longitud total (LT) al igual que de los organismos no reproductivos colectados al azar de la población (aparentemente no asociados a un nido), mediante el uso de una referencia de tamaño y el procesamiento con el software Image J (Abramoff *et al.* 2004), esto con la finalidad de comparar el tamaño promedio reproductivo con el tamaño promedio de los demás organismos en la población. Utilizando el software Image J se sacó el área del nido. De los organismos colectados se obtuvo la proporción sexual. Se obtuvieron también los pesos de los organismos, así como el peso de sus gónadas, para sacar el índice

gonadosomático (IGS= (Peso gónada/Peso total-Peso gónada)*100. Saborido-Rey, 2008).

Se obtuvo la densidad poblacional de organismos en el sitio mediante cinco líneas de Gentry (por temporada) de 25m de largo por 2m de ancho cada una.

Factores abióticos

Mediante el uso de una cadena delgada de 5m aproximadamente se tomó la distancia sobre el contorno del sustrato de los nidos, siguiendo las entrantes y salientes de los mismos y en la parte superior se tiró una línea recta de 1 m para poder sacar la rugosidad (complejidad topográfica) del sitio (índice de rugosidad=L/1: L=Longitud real del fondo; 1=Longitud de la línea horizontal; Wellington, 1982). Para la territorialidad cada uno de los nidos colectados fue marcado con una etiqueta plástica, con números consecutivos para su posterior identificación, dicha etiqueta fue sujeta con cinchos de plástico de 30 cm a una roca colocada al lado del nido.

Para el registro de las temperaturas de cada temporada, se tomaron los datos con un termómetro de mercurio con escala de -20 a 110°C y una precisión de 0.1°C en cada una de las inmersiones. Para la toma de datos del oxígeno disuelto y la salinidad, las muestras de agua marina se tomaron con un frasco de vidrio DBO de 100ml en cada inmersión de los muestreos. Para medir la salinidad se utilizó un refractómetro (ppm); el oxígeno disuelto se estimó mediante el Método de Winkler modificado (APHA–AWWA–WPCF, 1992). La turbidez del sitio se midió utilizando la metodología de determinación de transparencia con un disco Secchi (Boyd y Tucker, 1992), el cual se arrojó a nivel del mar antes de cada inmersión (en cada temporada).

Las imágenes satelitales para el análisis de los datos históricos de temperatura superficial del mar (TSM) y de productividad primaria (PP) 2005-2013 se obtuvieron a partir del SATMO (Sistema satelital de monitoreo oceánico) (<http://www.biodiversidad.gob.mx/pais/mares/satmo/index.html>) del sensor Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) a través del satélite Aqua (Behrenfeld

y Falkowski, 1997). Proporcionando datos espaciales semanales, mensuales y anuales de TSM ($^{\circ}\text{C}$) y de PP (Clorofila a mg/m^3) a una resolución de 1km^2 .

Los datos fueron procesados en el software Idrisi Selva versión 17. Las imágenes se encontraban en formato TIFF y HDF por lo que fueron importadas a Idrisi Selva versión 17 para procesarlas, en dicho software se rasterizaron las imágenes mensuales y posteriormente se generaron las coordenadas del sitio de estudio en el software Global Mapper versión 16, una vez generado el vector de las coordenadas, estas se importaron a Idrisi Selva versión 17 para rasterizarlas y se superpusieron las distintas capas mensuales con el sitio de estudio con lo que se obtuvieron los datos puntuales de TSM y productividad primaria (Figura 3).

Los datos históricos de TSM y PP 2014-2016 se obtuvieron a partir del Centro Internacional para la Investigación del Fenómeno del Niño (CIIFEN) (<http://www.ciifen.org/index.php>) para la temperatura y del Ocean Productivity (<http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/index.php>) para la concentración de Clorofila a. Estos datos también fueron obtenidos por el sensor MODIS a través del satélite Aqua del OceanColor (resolución 4Km^2). Se procesaron de manera similar a los datos obtenidos para el año 2005-2013 a excepción de los datos de PP los cuales se encontraban en concentración de mg/m^2 por lo que se realizó una conversión a mg/m^3 ($\text{PP} = \text{dato imagen}/100$).

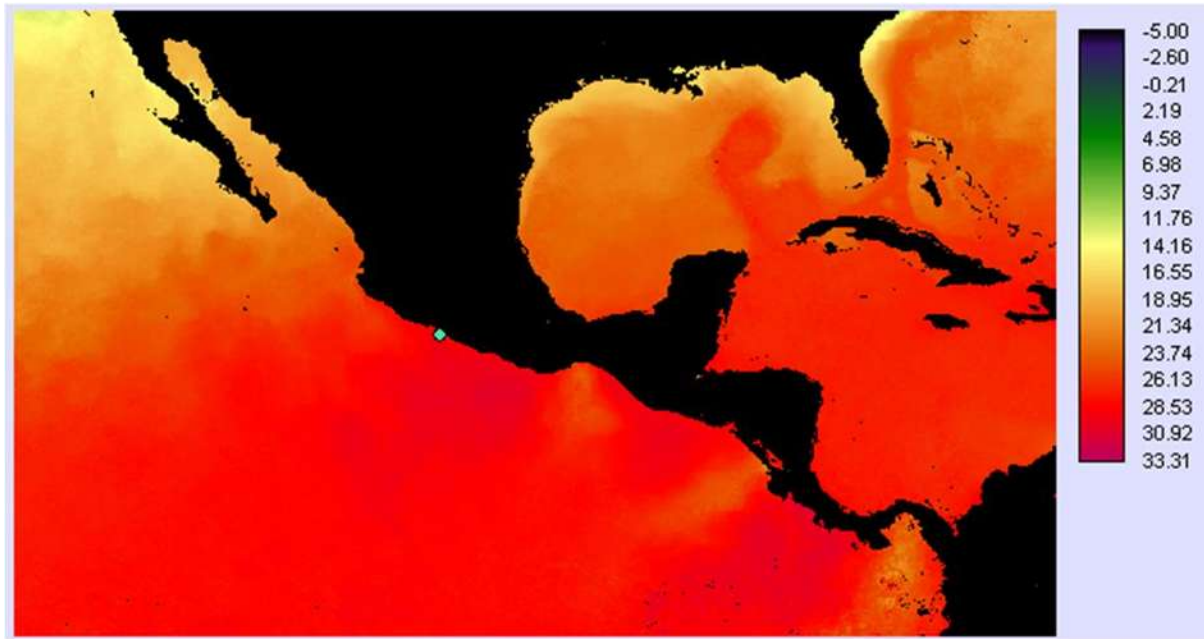


Figura 3. Ejemplo de imagen satelital del SATMO del mapa del territorio mexicano (Marzo 2013), al lado derecho se muestra la barra de escala de TSM (°C), los tonos rojos representa la temperatura más elevada. El punto verde indica el sitio de estudio.

Análisis Molecular

De cada muestra colectada se realizó la extracción de ADN utilizando el protocolo de precipitación de proteínas con acetato de amonio propuesto por FitzSimmons (1997). Para determinar el número de loci a utilizar se realizaron simulaciones con las frecuencias alélicas de la población de *S. acapulcoensis* (Urbiola-Rangel, 2012) con el uso del software GERUD 2.0 (Jones, 2005). Una vez determinado el número de loci a utilizar y obtenida la probabilidad de exclusión de maternidad para cada uno de ellos y en su conjunto (Anexo 1), se procedió a la amplificación de los microsatélites por lo que se utilizó la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR), los tres pares de oligonucleotidos elegidos fueron diseñados para *Stegastes partitus* (spGATA 40, spAAT 39 y spTG 53; Thiessen y Heath, 2007; Williams *et al.* 2003) y están marcados con fluoróforos de filtro G5 (Applied Biosystems).

Para obtener las amplificaciones se utilizaron las siguientes concentraciones: 3 mM de MgCl₂, 0.2 mM de dNTP's, 0.5 µM de cada oligonucleótido, 1 U de Taq polimerasa, 2.5 µL de buffer 10X (200 mM Tris, 500 mM KCl; pH 8.4) y de 20 a 200 ng

de ADN. El programa utilizado fue: 94°C 1 min seguido de 30 ciclos de 94°C 10 seg, 48°C 10 seg, 72°C 10 seg y extensión final 72°C por 2 min, para SpGATA-40 y SpTG-53. Para SpAAT39 fueron las mismas concentraciones con el siguiente programa: 94°C 2 min, seguido de 35 ciclos de 94°C 1 min, 48°C 1 min, 72°C 1 min y extensión final por 72°C 2 min.

La determinación de los genotipos se realizó mediante electroforesis capilar en un equipo automatizado (ABI PRISM 3100 Genetic Analyzer) utilizando como marcador interno LIZ-500 (Applied Biosystems). La asignación del tamaño de los alelos se realizó con el software Peak Scanner v. 1.0 (Applied Biosystems). La estimación del número de progenitores involucrados en la fertilización de la progenie se realizó en Kinalyzer (Berger-Wolf *et al.* 2007) el cual realiza un análisis de segregación mendeliana, el algoritmo está diseñado para reconstruir grupos de hermanos completos.

Análisis estadístico.

La determinación del éxito de apareamiento y reproductivo de los machos custodios por temporada (numero de hembras y tamaño de nido, tamaño de macho, etc.), se analizó con el Software JMP 6 (SAS Institute, 2005) realizando una serie de análisis de regresiones simples y con el Software Past (Hammer, 2001) se realizó una prueba de normalidad a cada una de las variables (Shapiro-Wilk [W]); se realizaron los análisis de varianza (ANOVA) y pruebas de t de Student, para el caso de las variables con distribución normal. Para las variables sin distribución normal se realizaron análisis de varianza no paramétricos de Kruskal-Wallis (H).

RESULTADOS

Material biológico

Se colectaron un total de 18 nidos con su respectivo macho custodio, 12 nidos en la temporada cálida (19-21 octubre) y 6 nidos en la temporada fría (1-3 marzo) (5 nidos con análisis molecular por temporada). En la temporada cálida se colectaron 26 organismos más al azar y en la temporada fría 30 organismos, para el análisis de proporción sexual.

Factores ambientales

Factores bióticos

Longitud total de *Stegastes acapulcoensis*

De los 18 machos custodios medidos no se encontraron diferencias significativas ($t=0.849$ $p>0.05$) en el tamaño promedio de los organismos entre la temporada cálida (154.26mm; rango 142.807-167.163, $n=12$) y la temporada fría (157.61mm; rango 148.696-168.954, $n=6$). Ni se observaron diferencias entre estos con respecto a los organismos aparentemente no asociados a nido ($p>0.05$).

Proporción sexual e índice gonadosomático (IGS)

De los organismos colectados en la temporada cálida no se encontraron diferencias significativas entre el número de machos y hembras (Fisher Exacta $p>0.05$, $n=26$), lo que indica una proporción sexual 1:1. En la temporada fría tampoco se encontraron diferencias significativas en la proporción sexual (Fisher Exacta $p>0.05$, $n=30$).

El IGS promedio de los organismos custodios de la temporada cálida es de 0.397 (rango 0.225-0.598, $n=5$) y de 0.336 (rango 0.234-0.478, $n=5$) para la temporada fría. No se encontraron diferencias significativas entre los valores de las dos temporadas ($t=0.790$ $P>0.05$). En la temporada cálida de los organismos colectados al azar se encontró un macho con un IGS de 0.986.

Tamaño de la progenie de *Stegastes acapulcoensis*

El tamaño promedio del nido para la temporada cálida es de 379.642 cm² (rango 275.380-468.582, n=12) y para la temporada fría de 234.872 cm² (rango 197.207-289.314, n=6). Se encontró diferencia significativa entre los valores promedio de ambas temporadas ($t = 3.773$ $p < 0.05$) (Figura 4).

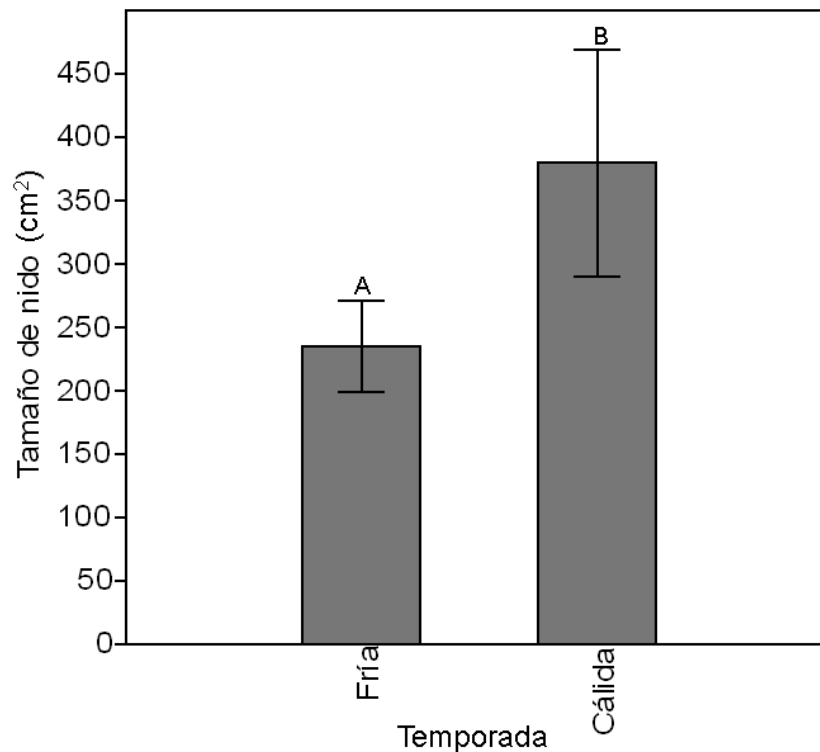


Figura 4. Tamaño promedio del nido en centímetros cuadrados por temporada, las letras representan las diferencias significativas entre temporadas ($t=3.773$ $p < 0.05$), las barras la desviación estándar.

Densidad poblacional

La densidad promedio de *S. acapulcoensis* para la población de Caleta de Chón es de 0.592 individuos/m² (rango 0.2-0.78, n=5) para la temporada cálida y de 0.836 individuos/m² (rango 0.58-1, n=5) para la temporada fría. No se encontraron diferencias significativas en la densidad poblacional promedio entre ambas temporadas ($t = 1.938$ $p > 0.05$). La densidad promedio de adultos (distinguido con base

en su coloración; Figura 1) en la población es de 0.568 individuos/m² (rango 0.18-0.76, n=5) para la temporada cálida y 0.512 individuos/m² (rango 0.38-0.64, n=5) para la temporada fría, sin diferencias significativas entre temporadas ($t=0.484$ $p>0.05$).

Factores abióticos

Rugosidad del sitio de anidación

El índice de rugosidad ($L/1$ =longitud real del fondo/longitud de línea horizontal) promedio de los nidos analizados para cada temporada es de 1.578 (rango 1.355-1.823, n=5) para la temporada cálida y de 1.781 (rango 1.589-1.925, n=5) para la temporada fría. No se encontraron diferencias significativas entre la rugosidad de ambas temporadas ($t=1.833$ $p>0.05$).

Territorialidad de *Stegastes acapulcoensis*

En la temporada cálida (octubre 2015) se marcaron 10 territorios de los nidos colectados, de estos nidos se localizaron 7 marcas para la temporada fría (marzo 2016), las otras 3 marcas se perdieron, los nidos marcados no habían sido ocupados, sin embargo en un nido se observó la zona aledaña ocupada (periferia de aproximadamente 1m). En la colecta de la temporada fría se marcaron los 6 territorios de los nidos colectados, de estos nidos solo se localizó uno en la visita al sitio realizada en octubre de 2016, pero dicho nido no estaba ocupado, el resto de las marcas no se lograron ubicar.

Oxígeno disuelto y salinidad

Los valores promedio de oxígeno disuelto obtenidos en campo son de 7.956 mg/l (rango 6.889-8.571, n=3) para la temporada cálida y de 8.173 mg/l (rango 7.835-8.511, n=2) para la temporada fría, no se observaron diferencias significativas ($t=0.294$ $P>0.05$) entre temporadas.

Los valores promedio de salinidad obtenidos en campo son de 29.667 ppm (rango 29-30, n=3) para la temporada cálida y de 30.5ppm (rango 30-31, n=3) para la

temporada fría, no se observaron diferencias significativas ($t=1.889$ $P>0.05$) entre temporadas.

Temperatura de campo e histórica

Los valores obtenidos en campo de temperatura para la temporada cálida y fría son en promedio de 30.67°C (rango 30-31, $n=3$) y 28.17°C (rango 28-28.5, $n=3$) respectivamente, observándose diferencias significativas ($H= 3.857$ $P<0.05$) entre temporadas (Figura 5).

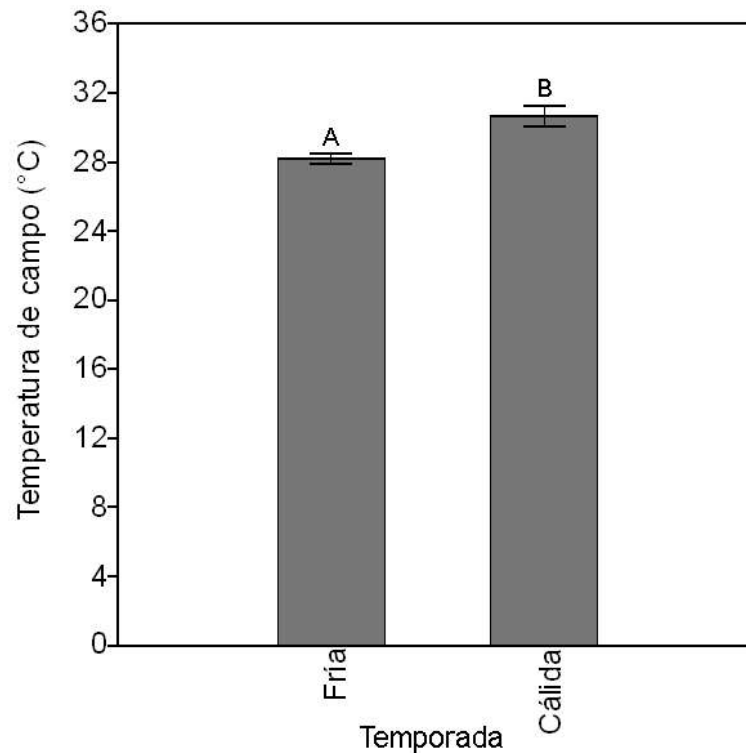


Figura 5. Temperatura promedio en grados centígrados por temporada, las letras representan las diferencias significativas entre temporadas ($H= 3.857$ $P<0.05$), las barras la desviación estándar.

Los valores históricos (2005-2016) de temperatura para la temporada cálida y fría son en promedio de 30.187°C (rango 27.752-31.336, $n=12$) y 26.841°C (rango 24.042-27.996, $n=12$) respectivamente, observándose diferencias significativas ($H= 16.330$ $P<0.05$) entre temporadas (Figura 6).

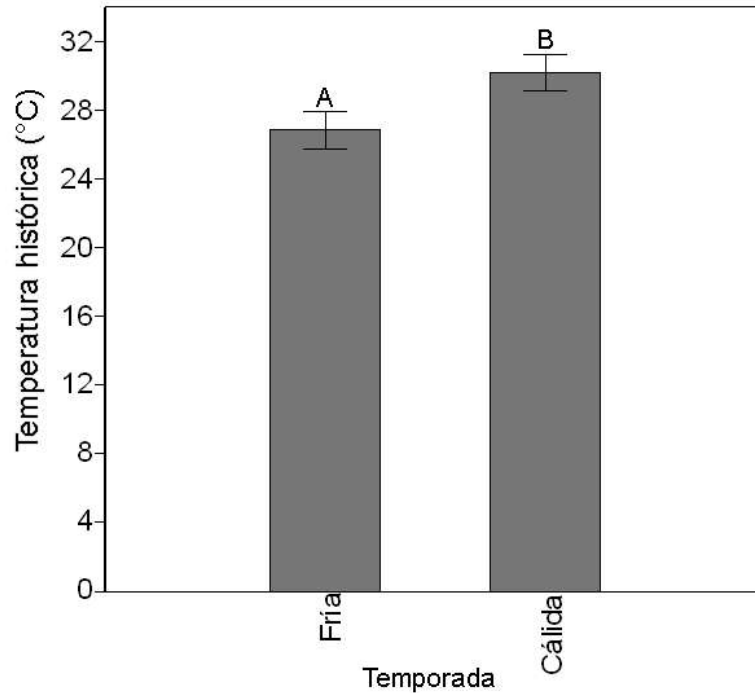


Figura 6. Temperatura histórica promedio en grados centígrados por temporada, las letras representan las diferencias significativas entre temporadas ($H= 16.330$ $P<0.05$), las barras la desviación estándar.

Los valores promedio obtenidos de datos satelitales muestran diferencia entre la temperatura de campo (octubre= 30.667°C , marzo= 28.167°C) con respecto a la histórica 2005-2016 (octubre= 30.187°C , marzo= 26.841°C) como se puede observar en la gráfica (Figura 7). Sin embargo esta diferencia no es significativa (octubre y marzo: $p>0.05$) en ambas temporadas. Es importante mencionar que en el año 2015-2016 se presentó el evento ENSO catalogado entre los más fuertes desde 1950, solo por debajo del evento de 1997-1998 (Zambrano, 2016).

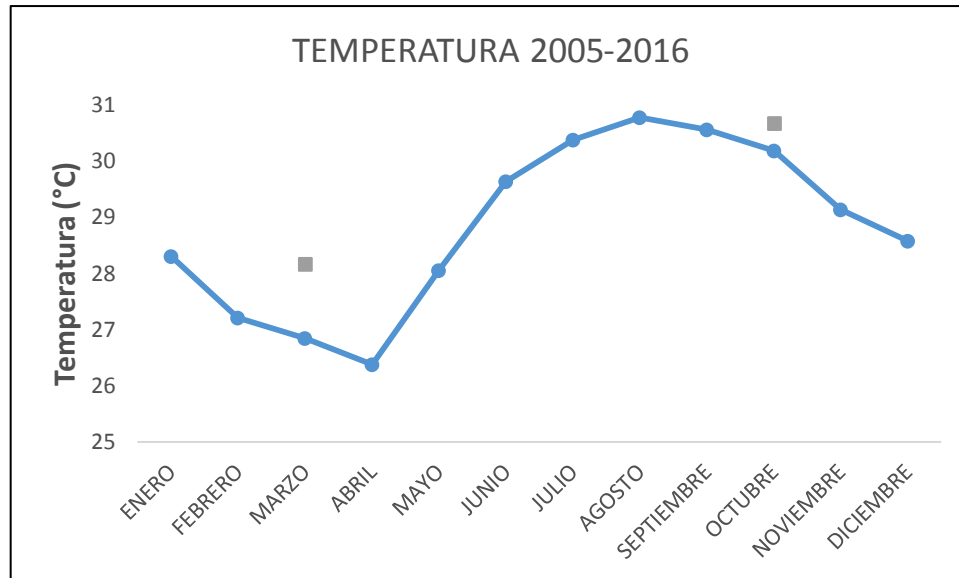


Figura 7. Muestra la temperatura promedio mensual durante el 2005-2016 (línea-punto) y la temperatura promedio registrada en campo en octubre de 2015 y marzo 2016 (cuadro).

Visibilidad en campo y productividad primaria histórica

Los valores obtenidos en campo de visibilidad para la temporada cálida y fría son en promedio de 9m (rango 7.5-12, n=3) y 7.17m (rango 7-7.5, n=3) respectivamente, no se observaron diferencias significativas ($H=2.333$ $P>0.05$) entre ambas temporadas.

Los datos históricos obtenidos del año 2005 al 2016 muestran valores promedio mayores de productividad primaria en la temporada fría (14.479 mg/m^3 [rango 2.720-31.157, n=12]) y menores en la temporada cálida (2.378 mg/m^3 [rango 0.259-5.710, n=11]) siendo esta diferencia significativa ($t= 4.063$ $p<0.05$) (Figura 8 y 9). Los valores puntuales del mes de colecta varían con respecto al promedio histórico 2005-2016.

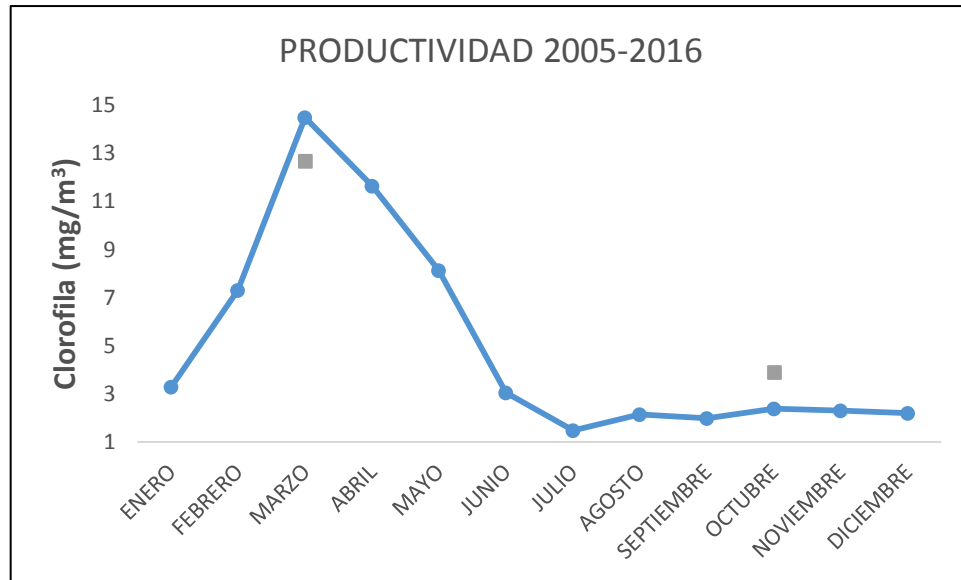


Figura 8. Muestra la concentración promedio mensual de clorofila (mg/m³) durante el 2005-2016 (línea-punto). Los cuadros en gris indican los meses de colecta.

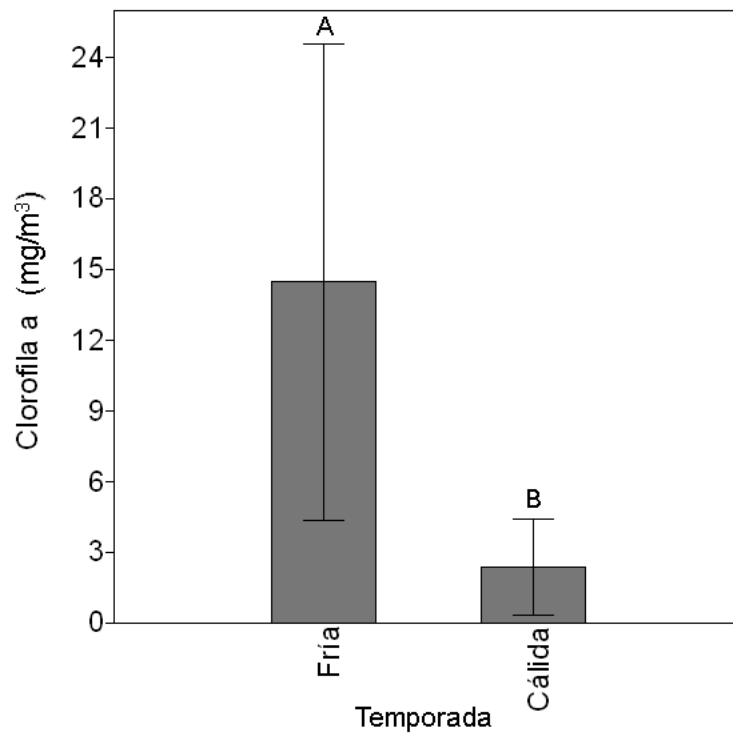


Figura 9. Productividad primaria histórica 2005-2016 (concentración de Clorofila a) promedio en miligramos por metro cubico por temporada, las letras representan las diferencias significativas entre temporadas ($t = 4.063$ $p < 0.05$), las barras la desviación estándar.

Análisis Molecular

Determinación del número de loci y probabilidad de exclusión

El número de loci obtenido utilizando las frecuencias alélicas de la población de *S. acapulcoensis* para el PCM (Urbiola-Rangel, 2012) así como su probabilidad de exclusión de maternidad calculada, es de 99.05% para dos loci y se incrementa conforme aumenta el número de loci, siendo de 99.89% para tres loci y de 99.98 para cuatro loci (ver anexo 1). El número de loci elegido para el análisis de las progenies en el presente estudio son tres, pues es adecuado para la detección de maternidad, con una probabilidad de exclusión de 99.89% para el conjunto de los tres loci.

Determinación de tamaño de muestra y genotipos maternos

Con las frecuencias alélicas de la población de *S. acapulcoensis* se realizó el experimento *in silico* en BROOD (DeWoody *et al.* 2000a) y se encontró que el tamaño de muestra necesario para detectar con certidumbre el genotipo de hasta seis hembras dado el tamaño elevado de la progenie de *S. acapulcoensis*, es de 42 (n) embriones por nido.

La determinación de los genotipos maternos se analizó con un número de 40 a 42 embriones por progenie en Kinalyzer (Berger-Wolf *et al.* 2007). En los 10 nidos analizados se obtuvo un 100% de poliginia, con un rango de cuatro a siete hembras para la temporada cálida y de cinco a seis hembras para la temporada fría (Figura 10). No se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de poliginia entre temporadas ($t=0.365$ $p>0.05$). Se detectó que las hembras contribuyen en proporciones diferentes en la generación de la progenie, siendo esta proporción significativamente diferente para la mitad de los nidos: dos, cinco, seis, siete y ocho ($X^2: P<0.05$); pero no significativamente diferente para la otra mitad: uno, tres, cuatro, nueve y diez ($X^2: P>0.05$) (Figura 10).

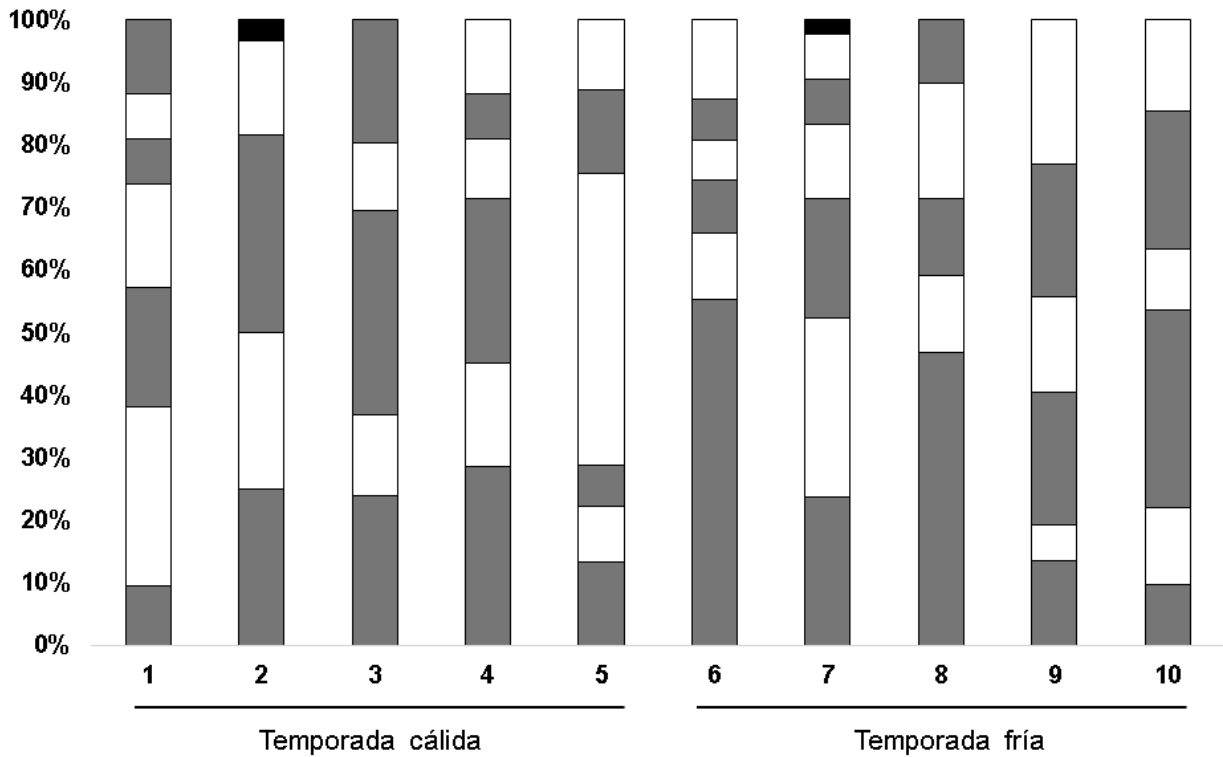


Figura 10. Porcentaje de contribución de cada hembra en los cinco nidos de cada temporada. Las divisiones de las barras (en gris y blanco) corresponden a la progenie de distintas hembras. En negro se observa el porcentaje de engaño (cuckoldry). Los números corresponden a cada uno de los nidos analizados.

En los nidos de la temporada cálida (excepto el nido dos) se detectó el genotipo de un solo macho custodio y el genotipo de cinco a siete hembras contribuyendo a la progenie en distintos porcentajes. En el nido dos se detectó el genotipo de un segundo macho diferente al custodio (engaño o cuckoldry), en dicho nido se detectó la presencia de cuatro hembras contribuyendo en la generación de la progenie y el macho cuckoldry fertilizó dos embriones de la progenie.

En los nidos de la temporada fría (excepto el nido siete) se detectó la presencia del genotipo de un solo macho custodio y el genotipo de cinco a seis hembras contribuyendo en la generación de la progenie. En el nido siete se detectaron seis hembras en la generación de la progenie y el genotipo de un segundo macho diferente al custodio (engaño o cuckoldry), el cual fertilizó dos embriones de la progenie.

La existencia de machos diferentes al custodio (engaño o cuckoldry) deja evidente la presencia de una Táctica Alternativa de Apareamiento en la población, presentándose en dos nidos poliandria.

Análisis estadísticos y correlación con el éxito de apareamiento y reproductivo

En el análisis realizado entre la longitud total del macho custodio con respecto al tamaño de la progenie (expresado como área del nido) para la temporada cálida se encontró una correlación positiva ($r^2=0.353$ $n=12$ $p<0.05$) estadísticamente significativa entre estos parámetros (Figura 11). El mismo análisis se realizó para la temporada fría (Figura 12) encontrando también una correlación positiva entre las variables ($r^2=0.856$ $n=6$ $p<0.05$).

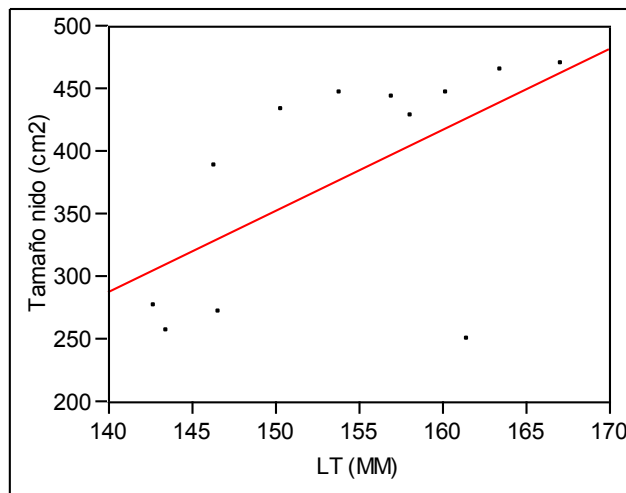


Figura 11. La grafica muestra una correlación positiva entre la longitud total del macho (mm) y el área ocupada por su nido (cm²) para la temporada cálida. $r^2=0.353$ $n=12$ $p<0.05$.

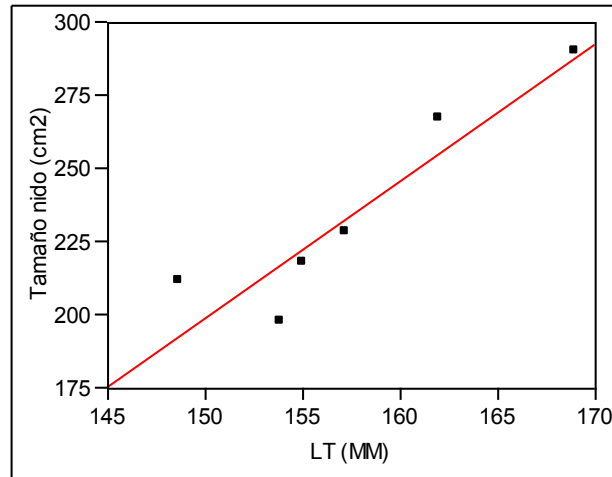


Figura 12. La grafica muestra una correlación positiva entre la longitud total del macho (mm) y el área ocupada por su nido (cm²) para la temporada fría. $r^2=0.856$ $n=6$ $p<0.05$.

En la comparación de ambas regresiones se obtuvo una separación de los datos en dos grupos (Figura 13), mostrando que existen diferencias estadísticas entre las pendientes de las dos temporadas ($F= 27.08$ $n=18$ $p<0.01$). La pendiente de la temporada cálida = 6.446 y la pendiente de la temporada fría = 4.683.

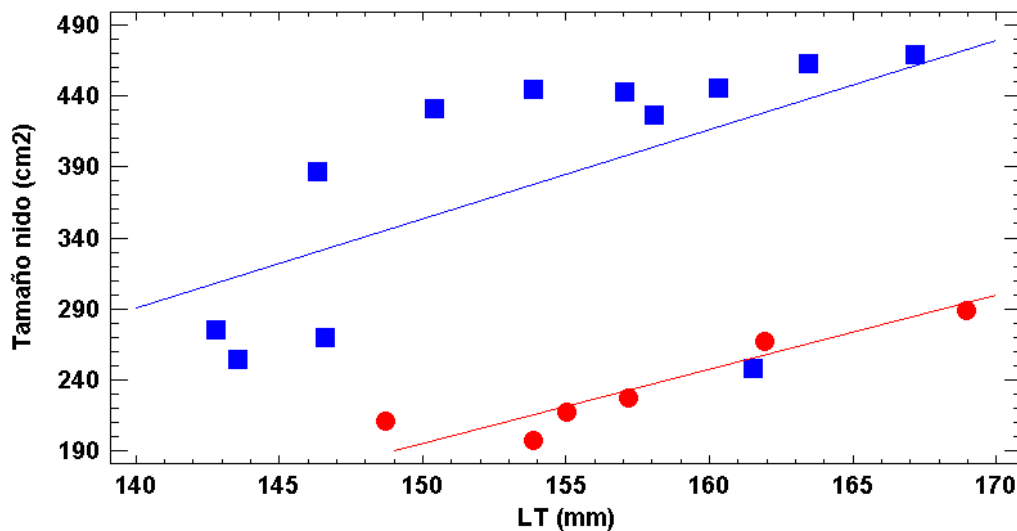


Figura 13. La grafica muestra la correlación positiva entre la longitud total del macho y el área ocupada por su nido por temporada, con una diferencia de pendientes significativa ($F= 27.08$ $n=18$ $p<0.01$). En cuadros azules se observan los datos de la temporada cálida y en círculos rojos los de la temporada fría.

En el análisis de correlación realizado entre la rugosidad del sitio y el tamaño de la progenie en el nido, se encontró una correlación positiva significativa ($r^2=0.450$ $n=10$ $p<0.05$) entre dichas variables (Figura 14) para la temporada cálida. Lo que nos indica que en lugares con mayor complejidad topográfica el tamaño del nido es mayor. Sin embargo al realizar dicho análisis para la temporada fría no se encontró una correlación positiva significativa ($r^2=0.324$ $n=6$ $p>0.05$).

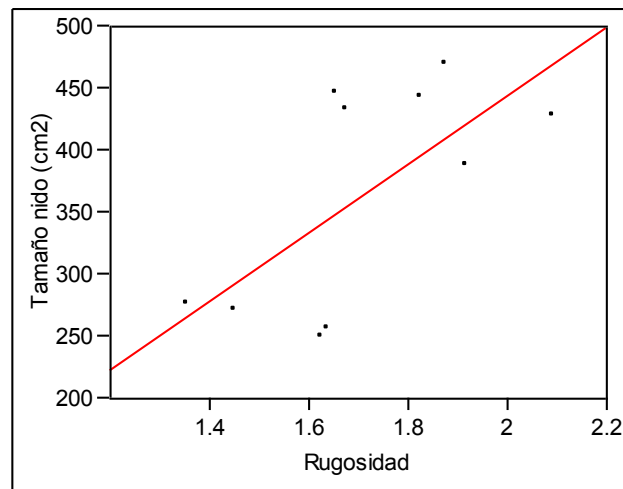


Figura 14. La grafica muestra una correlación positiva entre la rugosidad del sitio y el área (cm²) ocupada por el nido para la temporada cálida. $r^2=0.450$ $n=10$ $p<0.05$.

En el análisis de correlación realizado entre la longitud total del macho y el número de hembras por nido (éxito apareamiento) para ambas temporadas se encontró una correlación positiva significativa ($r^2=0.524$ $n=10$ $p<0.05$) entre estas variables (Figura 15). Pero no se encontró dicha relación entre el tamaño del nido (éxito reproductivo) y el número de hembras ($r^2=0.167$ $n=10$ $p>0.05$).

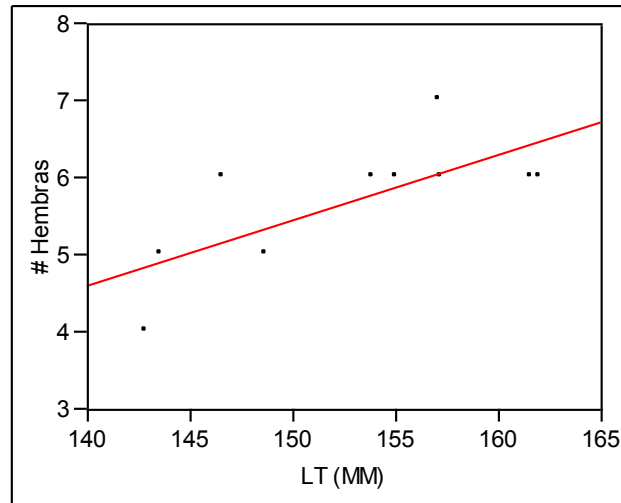


Figura 15. La grafica muestra una correlación positiva entre la longitud total del macho y el número de hembras para ambas temporadas. $r^2=0.524$ $n=10$ $p<0.05$.

En el análisis de correlación realizado entre la longitud total del macho y el IGS del mismo en ambas temporadas, se encontró una correlación negativa significativa ($r^2=0.476$ $n=10$ $p<0.05$) entre las variables (Figura 16).

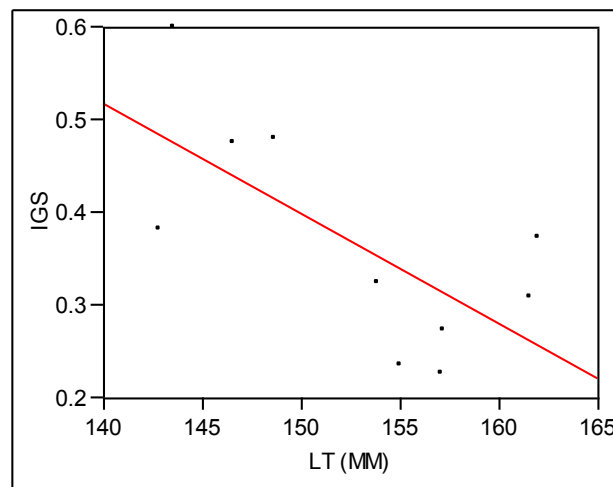


Figura 16. La grafica muestra una correlación negativa entre la longitud total del macho y su IGS para ambas temporadas. $r^2=0.476$ $n=10$ $p<0.05$.

DISCUSIÓN

Éxito de apareamiento y reproductivo asociado a variables ambientales y ecológicas.

En el presente estudio se utilizaron tres loci para la genotipificación de los machos y su respectiva progenie, estos fueron elegidos debido al valor de probabilidad de exclusión dada en conjunto (99.89%; anexo 1), siendo viable este valor para la identificación de los padres involucrados en la generación de la progenie, pues en trabajos realizados en peces para la obtención de genotipos (detección de SAG) se utilizan desde 2 loci= 0.970 y 0.995 (DeWoody *et al.* 1998; DeWoody *et al.* 2000c), 3 loci =0.940, 0.950 y 0.990 (Jones *et al.* 2001; Porter *et al.* 2002; Mackiewicz *et al.* 2002; Mackiewicz *et al.* 2005), 4 loci=0.991 (Mobley *et al.* 2009), 5 loci= 0.990 (Fiumera *et al.* 2002) y hasta 6 loci =0.999 (Liu *et al.* 2012), siendo la probabilidad de exclusión obtenida en el presente trabajo (0.998) mayor a la reportada en otros trabajos con el número de loci utilizados.

Se detectó una frecuencia de poliginia del 100% en los nidos analizados, lo que coincide con trabajos genéticos realizados en peces con fertilización externa en los que el sistema de apareamiento poligínico es el más común (DeWoody *et al.* 1998; DeWoody *et al.* 2000; Jones *et al.* 2001; Fiumera *et al.* 2002; Mackiewicz *et al.* 2005; Urbiola-Rangel, 2012; Robledo-Ávila, 2015). En el presente trabajo no se encontraron diferencias significativas entre los periodos cálido (cuatro a siete hembras) y frío (cinco a seis) con respecto al número promedio de hembras donadoras detectadas en cada nido (éxito de apareamiento). Se esperaban diferencias significativas con base en lo reportado por Urbiola-Rangel en relación al número de hembras respecto a latitud (temperatura) y LT del macho.

En *Stegastes acapulcoensis* el macho es el que realiza el cuidado parental debido a la inversión parcial de roles, se ha reportado que las hembras de otras especies de *Stegastes* eligen características del macho (Tamaño) o del sitio de desove (Hoelzer, 1990; Karino y Nakazono, 1993), sin embargo no se encontraron diferencias

significativas en el tamaño del macho entre las dos temporadas, lo que respalda en parte la ausencia de diferencia en el éxito de apareamiento entre temporadas. Por otro lado es difícil encontrar una diferencia significativa en los tamaños de los machos de una temporada a otra, pues *S. acapulcoensis* es una especie longeva de hasta 32 años de vida y el cambio en tamaño se da a lo largo del tiempo (Mekan et al. 2001), aunado a que es una especie residente permanente (Palacios, 2005).

Se detectó que las hembras contribuyen en proporciones diferentes en la generación de la progenie, siendo significativamente diferente en dos nidos de la temporada cálida (dos y cinco) y tres de la temporada fría (seis, siete y ocho) (Figura 10). Encontrando una hembra para cada uno de estos nidos que contribuye donando desde el 27% de los gametos hasta un poco más del 55% (de no existir dicha diferencia en la contribución, cada hembra debería aportar entre el 15 y 20% de los gametos). Dicha diferencia en la contribución de gametos se ha observado en *Stegastes acapulcoensis* (Urbiola-Rangel, 2012; Robledo-Ávila, 2015) y en *Stegaste diencaeus* (González-Valdez et al. 2013).

Sin embargo esta diferencia en contribución no está asociada al tamaño del macho por lo que podría estar asociada a otras características como la presencia o ausencia de huevos en el nido al momento de la ovoposición (aspecto del sistema de apareamiento que no se puede detectar con el análisis del SAG), pues esta reportado que las hembras de especies como *Lepomis punctatus*, *Stegastes rectifraenum*, *S. nigricans*, *Hypsypops rubicundus* y *Etheostoma virgatum* (Sikkel, 1989; Hoelzer, 1990; Karino y Nakazono, 1993; DeWoody et al. 2000b; Porter et al. 2002) prefieren desovar en nidos que contienen huevos, pues esto puede ser un indicador honesto de buena conducta de crianza por parte del macho custodio y disminuir la depredación de sus huevos (Sikkel, 1988; Whoriskey y FitzGerald, 1994), siempre y cuando los huevos presentes sean de estadios tempranos, para evitar canibalismo filial (Sikkel, 1989; Hoelzer, 1992).

La proporción sexual detectada en la temporada cálida y fría fue 1:1, ya que no se encontraron diferencias significativas entre el número de machos y hembras, lo que indica que la estructura de sexos no cambia debido a factores temporales como la temperatura; la densidad poblacional promedio entre ambas temporadas no mostró diferencias significativas, al igual que la densidad promedio de adultos. Al comparar las densidades obtenidas en el presente trabajo con respecto al realizado en el 2012 por Urbiola-Rangel (mismo sitio de estudio y misma especie) podemos observar una menor densidad (0.2 ind/m²) de adultos en el trabajo antecesor, lo que se ve reflejado en el número de hembras detectadas por Urbiola-Rangel en dicho sitio, pues fue de una hasta cinco hembras con la presencia de engaño (cuckoldry), comparado con el presente estudio que fue de cuatro a siete hembras con presencia de engaño (cuckoldry), lo que se respalda en distintos autores que han encontrado que en localidades con mayor densidad de organismos existe mayor frecuencia de maternidad o paternidad múltiple (Sikkel, 1988; Taborsky, 1998; Kokko y Rankin, 2006), planteando que las hembras prefieren sitios de anidación con mayor densidad de organismos, pues tienen mayor posibilidad de elección de pareja, como es el caso del pomacentridae: *Hypsypops rubicundus* (Sikkel, 1988).

Por otro lado el resultado detecta variación temporal entre años, lo que puede estar asociado a cambios en la productividad primaria y TSM, pues dichas variables influyen en la disponibilidad de recursos y están asociadas a patrones de distribución y crecimiento de las poblaciones marinas (Dower *et al.* 2000; Manzano-Sarabia y Salinas-Zavala, 2008). Respaldo el resultado de la elevada densidad poblacional se tiene como sustento el trabajo realizado por Wellington y Víctor (1985), en el que se observó mayor densidad poblacional después de un evento ENSO, mismo que ocurrió durante las temporadas de muestreo.

Se encontró una correlación positiva significativa entre la longitud total del macho y el área ocupada por su nido (éxito reproductivo) para ambas temporadas, coincidiendo con lo reportado para la especie en estudio en 2012 por Urbiola-Rangel en donde se observó que a mayor talla del macho, mayor tamaño del nido entre localidades y en *S. rectifraenum* donde los machos de mayor tamaño tienen mayor

número de huevos con respecto a los machos pequeños (Hoelzer, 1990). Por otro lado se detectó que el incremento en el tamaño del nido con respecto a la longitud del macho es mayor en la temporada cálida, observándose una escala de tamaño de nido diferente por temporada, lo que se asocia a la visibilidad durante la temporada cálida y la capacidad de la hembra de elegir a un macho y su sitio de anidación.

De igual manera se detectó relación positiva significativa entre el tamaño del macho y el número de hembras en ambas temporadas, misma relación encontrada por Urbiola-Rangel para la especie en estudio en 2012, la cual está asociada a la preferencia de las hembras por machos de mayor tamaño (sin importar la temporada o latitud), sin embargo el área del nido no está asociada al número de hembras, solamente al tamaño del macho, pues machos más grandes se aparean con mayor número de hembras, pero esto no implica que el tamaño de la progenie sea más grande pues las hembras no únicamente evalúan el tamaño del macho para la elección sino también la calidad del nido (disponibilidad de algas marinas, complejidad topográfica) y la cantidad de despliegues natatorios como indicador de la defensa del territorio (Wellington, 1982; Kanapp y Warner, 1991; Karino y Nakazono, 1993; Mobley y Jones, 2009).

El análisis realizado para la productividad primaria histórica muestra valores promedio mayores de productividad primaria en la temporada fría y menores en la temporada cálida. El incremento en la productividad primaria en la temporada fría se debe a la presencia de la corriente de California que forma parte del sistema de corrientes con flujos hacia el Ecuador, los cuales han sido reconocidos por su alta productividad oceánica (Barber y Smith, 1981; Carr, 2002). Esta alta productividad primaria es consecuencia de los altos niveles de producción primaria ocasionados por sistemas de surgencias costeras, los cuales aportan altas concentraciones de nutrientes inorgánicos hacia la zona eufótica (Carr, 2002).

Para la temporada cálida, en la cual la productividad primaria es menor (mejorando la visibilidad aunque no significativamente) se encontró correlación

positiva entre el tamaño del nido con respecto a la rugosidad del sitio, lo que podría estar asociado a una elección por parte de las hembras hacia un macho con un buen territorio a defender, pues está reportado que *Stegastes acapulcoensis* prefiere sitios con mayor complejidad topográfica para refugio (Wellington, 1982).

En relación a la asociación de la productividad primaria y el tamaño del nido, se detectó una relación negativa entre estas variables, dado que a mayor productividad primaria existe mayor disponibilidad de recursos, pero el ambiente se torna más turbio por lo que las hembras se vuelven menos selectivas según lo reportado por Järvenpää y Lindström (2004) y Myhre *et al.* 2012, lo que indica que no son capaces de evaluar al macho por su tamaño, por lo que evitan exponer una elevada cantidad de gametos (asociado a su vez a la capacidad de defensa del macho en ambientes turbios), en cambio en un ambiente con menos productividad primaria, la visibilidad mejora y las hembras pueden elegir al macho con las mejores características y el número de huevos se incrementa por ovoposición dependiendo de las características deseables en el macho y el sitio de anidación (Wellington, 1982; Mobley y Jones, 2009). Por otro lado cuando existe baja disponibilidad de recursos las hembras intentan aumentar su éxito reproductivo transformando los nutrientes a huevos a una tasa más rápida.

En cuanto al análisis de temperatura se observó diferencia en los valores obtenidos en campo entre la temporada cálida y fría. Los valores promedio obtenidos de datos satelitales muestran diferencia en la temperatura de campo con respecto a la histórica. Sin embargo esta diferencia no es significativa. Pero se asocia a la presencia de ENSO que ocasiona debilitamiento en los vientos alisios del pacífico por lo que las aguas cálidas del oeste se esparcen a lo largo del ecuador y provoca que las temperaturas del mar del pacífico oriental y central se eleven en uno o dos grados centígrados (Maturana *et al.* 2004). El fenómeno ENSO 2015-16 está reportado como uno de los más fuertes, después del registrado en 1997-98 (Zambrano, 2016).

Entre los efectos de ENSO detectados en la vida marina se encuentran los cambios en los patrones de presencia-ausencia, abundancia, distribución,

composición y reproducción de algunas especies, relacionados con el incremento de la temperatura del agua marina durante el período en que se presenta este evento y por los cambios en los patrones de circulación de las corrientes (Westerhagen, 1993; Aurióles *et al.* 1994; Lluch-Cota *et al.* 1999). La concentración de oxígeno disuelto en el sitio de estudio no presentó diferencia significativa entre temporadas, lo que nos puede indicar que debido a la presencia de ENSO se modificaron algunos valores de las variables en campo que nos podrían haber reflejado la influencia de estos en el éxito reproductivo.

Por otro lado el aumento de la temperatura estimula la maduración y liberación de gametos, esto se ha observado en Pomacéntridos, también se ha reportado que se reproducen a una tasa más elevada en la temporada cálida independientemente de la latitud del sitio de estudio (Foster, 1987; Hernández, 2008; Valencia, 2014), lo que podría explicar porque en la temporada cálida existe mayor éxito reproductivo, ya que en esta temporada se estimula la liberación de gametos y las hembras intentan incrementar su éxito reproductivo dejando mayor descendencia para combatir la escases de recursos, aunado a que en esta temporada hay mayor visibilidad y las hembras pueden tener mejor elección hacia características del macho (It) y sitio de anidación (complejidad topográfica, cantidad alimento).

Cuckoldry o engaño como TAA.

Con respecto a la presencia de engaño, se observó en dos de las progenies analizadas (una por temporada), como resultado de una TAA documentada en peces (DeWoody y Avise, 2001; Taborsky, 2001; Mackiewicz *et al.* 2002; Porter *et al.* 2002; Urbiola-Rangel, 2012), estas tácticas son adoptadas cuando en la especie existe fertilización externa, cuidado parental costoso y elección de las hembras por un fenotipo en particular en los machos (Taborsky, 2001).

En *Stegastes acapulcoensis* se ha reportado preferencia de las hembras por machos de mayor tamaño, obteniendo estos mayores números de desoves (Urbiola-Rangel, 2012). Dada esta preferencia de las hembras por machos de mayor tamaño,

los machos pequeños tienen que adquirir una estrategia para lograr reproducirse, por ejemplo la inversión de energía en la generación de gónadas más grandes, ya que al no ser capaces de conseguir un territorio (sitio de anidación) y atraer a las hembras para aparearse, tienen que invertir energía en la producción de gametos (DeWoody *et al.* 2000c; Taborsky, 2001; Mackiewicz *et al.* 2002).

Esta preferencia de las hembras por machos de mayor tamaño, lleva a los machos pequeños de *Stegastes* a invertir más energía en el desarrollo gonadal para tener una mayor producción espermática, observándose una correlación negativa entre la talla del macho con respecto al índice gonadosomático de los organismos, coincidiendo además con la presencia de un macho con morfotipo satélite (macho pequeño con gónadas grandes) detectado en la temporada cálida, el morfotipo satélite está definido por un IGS dos veces mayor al promedio de un macho custodio (Mackiewicz *et al.* 2002).

En la temporada cálida es importante mencionar que las hembras son más selectivas pues la visibilidad es mejor (Järvenpää y Lindström, 2004) por lo que tienden a seleccionar machos de mayor tamaño o con mejor sitio de anidación, lo que puede justificar la existencia de esta TAA en los machos pequeños. La tabla de datos del anexo 2 muestra algunas características del macho y sitio de anidación importantes para interpretar los resultados de engaño; se observa que el nido dos es custodiado por un macho pequeño con respecto al resto de la temporada y la rugosidad de sitio es baja, lo que nos indica que el macho no es efectivo custodiando el nido, ya que este macho es pequeño y el nido está expuesto.

Respecto al nido en la temporada fría que presento engaño, esto se puede explicar debido a que en *Lepomis marginatus* se observó bajo nivel de cuidado parental cuando hay bajas densidades de nidos (Mackiewicz *et al.* 2002), dicho escenario se presentó en esta temporada en la que la densidad de nidos era baja (solo se lograron obtener 6 nidos con el mismo esfuerzo de muestreo que en la temporada cálida, en la que se obtuvieron 12 nidos); en *Lamprologus callipterus* se reportó que en localidades con baja densidad de sitios de anidación se presenta frecuentemente engaño, como una TAA para lograr la reproducción.

CONCLUSIÓN

- I. La especie en estudio presenta un 100% de poliginia en ambas temporadas, sin diferencia significativa en el éxito de apareamiento por temporada.
- II. La frecuencia de maternidad múltiple fue de cuatro a siete hembras para la temporada cálida y de cinco a seis hembras para la temporada fría.
- III. Los machos con mayor talla presentaron mayor éxito reproductivo (tamaño de la progenie) y de apareamiento (número de hembras).
- IV. Se detectó diferencia en el éxito reproductivo por temporada, siendo mayor en la temporada cálida.
- V. Se detectó evidencia de TAA cuckoldry en baja frecuencia.
- VI. Se observó diferencia significativa entre la temperatura y la productividad primaria lo que nos puede indicar que juegan un papel importante en el éxito reproductivo (tamaño del nido) de la especie.

LITERATURA CITADA

- Abramoff M. D., Magalhaes P. J., Ram S. J. 2004. Image J. Biophotonics International, 11, 36-42.
- Allen, G. R. y Robertson, D. R. 1998. Peces del Pacífico oriental tropical. Conabio, Agrupación Sierra Madre y Cemex. Ciudad de México. 185-192 pp.
- Andrew et al. 2013. Invited reviews and meta-analyses. A road map for molecular ecology. *Molecular Ecology*. 22: 2605–2626.
- Angilletta M. J. and A. E. Dunham. 2003. The Temperature-Size Rule in Ectotherms: Simple Evolutionary Explanations May Not Be General. *The American Naturalist*, Vol. 162, No. 3, pp. 332-342.
- APHA–AWWA–WPCF. 1992. *Methods for the Examination of Water*. American Public Health Association (APHA), American Methods Water Works Association (AWWA), Water Pollution Control Federation (WPCF), USA.
- Avise J.C., Jones A.G., Walker D., DeWoody J.A., Dakin B., Fiomera A., Fletcher D., Mackiewicz M., Pearse D., Porter B. and D. Wilkins. 2002. Genetic mating systems and reproductive natural histories of fishes: Lessons for ecology and evolution. *Annu Rev Genet*.36: 19-45.
- Barber, R. T. & Smith, R. L. 1981. Coastal upwelling ecosystems. In: Longhurst, A. R. (ed.) *Analysis of Marine Ecosystems*, Academic, London, 31-68.
- Behrenfeld, M. J. y P. G. Falkowski. 1997. Photosynthetic rates derived from satellitebased chlorophyll concentration. *Limnology and Oceanography* 42 (1): 1-20.
- Berger-Wolf T.Y., S.I. Sheikh, B. DasGupta, M.V. Ashley, I.C. Caballero, W. Chaovalitwongse, S.L. Putrevu. 2007. 'Reconstructing Sibling Relationships in Wild Populations', *Bioinformatics*, 23(13): 49-56.
- Bergmann C. 1847. Ueber die Verhältnisse der warmeökonomie der thiere zu ihrer grosse. *Gottinger Studien* 3: 595–708.
- Boyd, C.E. and C. S. Tucker. 1992. *Water quality and pond soil analysis for aquaculture*. Alabama Agricultural Experiment Station, Auburn University, Alabama.183 pp.

- Carr, M. E. 2002. Estimation of potential productivity in Eastern Boundary Currents using remote sensing. *Deep – Sea Res.*, II, 49: 59 – 80.
- Ceccarelli, D.M., Jones, G.P. & McCook. L.J. 2011. Interactions between herbivorous fish guilds and their influence on algal succession on a coastal coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 399: 60–67.
- Denis, G. 1997. Reproductive behavior and spawning success of female *Amblyglyphidodon leucogaster* (Pisces: Pomacentridae) from the Red Sea. *Environmental Biology of Fishes*. 50: 49-60.
- DeWoody J. A., D.E. Fletcher, S. D. Wilkins, W. S. Nelson, J. C. Avise. 1998. Molecular genetic dissection of spawning, parentage and reproductive tactics and population of redbreast sunfish *Lepomis auritus*. *Evolution*. 52, 1802-1810.
- DeWoody, J. A. D. E. Fletcher, S. D. Wilkins y J. C. Avise. 2000b. Parentage and Nest Guarding in the Tessellated Darter (*Etheostoma olmstedi*) Assayed by Microsatellite Markers (Perciformes: Percidae). *Copeia* 3: 740–747.
- DeWoody, J. A., D. Walker y J. C. Avise. 2000c. Genetic Parentage in Large Half-Sib Clutches: Theoretical Estimates and Empirical Appraisals. *Genetics* 154: 1907-1912.
- DeWoody, J. A., Y. D. DeWoody, A. C. Fiumera y J. C. Avise. 2000a. On the number of reproductives contributing to a half-sib progeny array. *Genetical Research Cambridge* 75: 95-105.
- Dower J, Leggett W, Frank K. 2000. Commentary: Improving fisheries oceanography in the future. En Parson T, Harrison P (Eds.) *Fisheries Oceanography, an Integrative Approach to Fisheries Ecology and Management*. Blackwell. Oxford, RU. pp. 263-281.
- Emlen S. T. y Oring, L. W. 1977. Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems. *Science*. 197: 215-223 pp.
- FishBase editors. 2016. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. (Consultado noviembre de 2016)
- FitzSimmons, N. 1997. Male marine turtles: gene flow, philopatry and mating systems of the green turtle *Chelonia mydas* (Tesis Doctoral). Australia: Universidad de Queensland. 241pp.

- Fiumera A. C., B. A. Porter, G. D. Grossman and J. C. Avise. 2002. Intensive genetic assessment of the mating system and reproductive success in a semi-closed population of the mottled sculpin, *Cottus bairdi*. *Molecular Ecology* 11, 2367-2377.
- Foster, S.A. 1987. Diel and lunar patterns in the Caribbean and Pacific sergeant major damselfishes *Abudefduf saxatilis* and *A. troschellii*. *Mar. Biol.*, 95:333-343.
- González-Valdez, V. L., J. A. Villa-Melchor, L. Mendoza-Cuenca y O. Chassin-Noria. 2013. Identificación del sistema de apareamiento de *Stegastes diencaeus*: Un análisis con microsatélites. *Biológicas* 15(2): 25-30.
- Grove, J.S., Gerzon, D., Saa, M.D. & C. Strang. 1986. Distribución y ecología de la familia Pomacentridae (Pisces) en las Islas Galápagos. *Revista de Biología Tropical*. 34 (1):127-140.
- Guevara, J.M. 2008. El ABC de los índices usados en la identificación y definición cuantitativa de El Niño - Oscilación del Sur (ENSO). *Terra*. Vol. XXIV, No. 35, pp. 85-140.
- Hammer, Øyvind, Harper, David A.T., and Paul D. Ryan, 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, vol. 4, issue 1, art. 4: 9pp.
- Hanotte, O.; Burke, T.; Armour, J. y Jefreys, A. 1991. Hypervariable Minisatellite DNA Sequences in the Indian Pea fowl *Pavocristatus*. *Genomics* 9: 587-597.
- Helfman, G.S., Collete B.B., Facey D.E. & Bowen B.W. 2009. The diversity of fishes. Biology, evolution and ecology. 2nded. Wiley-Blackwell, West Sussex, UK.
- Hernández O. L. 2008. Ecología reproductiva de peces de arrecife rocoso en el suroeste del Golfo de California. La Paz. B.C.S. CICIMAR-IPN.
- Hoelzer, G. A. 1990. Male-male competition and female choice in the Cortez damselfish, *Stegastes rectifraenum*. *Animal Behavior*.40: 339-349.
- Hoelzer, G. A. 1992. The ecology and evolution of partial-clutch cannibalism by paternal Cortez damselfish. *Oikos*. 65: 113-120.
- Howard, R. D. 1979. Estimating reproductive success in natural populations. *The American Naturalist*, 114, 221-231.
- Hughes C. 1998. Integrating molecular techniques with field methods in studies of social behavior: a revolution results. *Ecology*, 79, 383-399.

- Järvenpää, M. y Lindström, K. 2004. Water turbidity by algal blooms causes mating system breakdown in a shallow-water fish, the sand goby *Pomatoschistus minutus*. *The Royal Society*, 271: 2361-2365.
- Jones A. G., D. Walker, K. Lindström, C. Kavarnero, J.C. Avise. 2001. Surprising similarity of sneaking rates and genetic mating patterns in two populations of the sand goby experiencing disparate sexual selection regimes. *Molecular ecology* 10, 461-469.
- Jones, A. G. 2005. GERUD 2.0: A computer program for the reconstruction of parental genotypes from half-sib progeny arrays with known or unknown parents. *Molecular Ecology Notes*, in press.
- Juárez, H. L. G. 2005. Estructura de la comunidad de peces en la bahía Maguey, Huatulco, Oaxaca. Tesis de licenciatura. Iztapalapa. D.F: UAM.
- Karino K. and A. Nakazono. 1993. Reproductive behavior of the territorial herbivore *Stegastes nigricans* (Pisces: Pomacentridae) in relation to colony formation. *Journal of the Ethology*, 11, 99-110.
- Karino, K. 1995. Male – male competition and female mate choice through courtship display in the territorial damselfish *Stegastes nigricans*. *Ethology*. 100: 126–138.
- Knapp R. A. and S.S. Warner. 1991. Male parental care and female choice in the bicolor damselfish, *Stegastes partitus*: bigger is not always better. *Animal Behavior*, 41, 747-756.
- Knapp, R. A. and J. T. Kovach. 1991. Courtship as an honest indicator of male parental quality in the bicolor damselfish, *Stegastes partitus*. *Behavioural Ecology*. 2: 295–300.
- Kokko H. and D. J. Rankin. 2006. Lonely hearts or sex in the city? Density-dependent effects in mating systems. *Philosophical Transaction of the Royal Society B*, 361, 319-334.
- Krebs, J. R. and N. B. Davies. 1993. An introduction to behavioural ecology. Third edition. Blackwell Scientific Publications, London.
- Mackiewicz M., D. E. Fletcher, S. D. Wilkins, J A Dewoody y J C Avise. 2002. A genetic assessment of parentage in a natural population of dollar sunfish (*Lepomis marginatus*) based on microsatellite markers. *Molecular Ecology*. 11:1877-1883.

- Mackiewicz, M., B. A. Porter, E. E. Dakin y J. C. Avise. 2005. Cuckoldry rates in the Molly Miller (*Scartella cristata*; Blenniidae), a hole-nesting marine fish with alternative reproductive tactics. *Marine Biology* 148(1): 213-221.
- Madrid-Vera, J. & P. Sánchez. 1997. Patterns in marine fish community as shown by artisanal fisheries data on the shelf off the Nexpa River, Michoacán México. *Fisheries Research*. 33: 149-158.
- Manzano-Sarabia M.M. y C. A. Salinas-Zavala. 2008. Variabilidad estacional e interanual de la concentración de clorofila a y temperatura superficial del mar en la región occidental del golfo de México: 1996-2007.
- Maturana J., M. Bello y M. Manley. 2004. History and description of “El Niño, Southern Oscillation” phenomenon. Servicio Hidrográfico y Oceanográfico de la Armada de Chile. CONA. Valparaíso. pp. 13-27.
- Meekan, M. G., J. L. Ackerman y G. M. Wellington. 2001. Demography and age structures of coral reef damselfishes in the tropical eastern Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series*. 212: 223-232.
- Mobley K. B., T. Amundsen, E. Forsgren, P. A. Svensson and A. G. Jones. 2009. Multiple mating and a low incidence of cuckoldry for nest-holding males in the two-spotted goby, *Gobiusculus flavescens*. *BMC Evolutionary Biology*, 9:6.
- Mobley, K. B., A. G. Jones. 2009. Environmental, demographic, and genetic mating system variation among five geographically distinct dusky pipefish (*Syngnathus floridae*) populations. *Molecular Ecology*. 18: 213-221.
- Myhre, L. C., E. Forsgren y T. Amundsen. 2012. Effects of habitat complexity on mating behavior and mating success in a marine fish. *Behavioral Ecology* 24(2): 553-563.
- Palacios S. D. S. 2005. Asociaciones de peces en los arrecifes rocosos de la bahía de Acapulco, Guerrero, México. Tesis de Maestría. La Paz, B.C.S., México. CICIMAR.
- Pelletier, F., D. Garant, Hendry, A. P. 2009. Eco-evolutionary dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 364: 1483–1489.

- Piñeros, J. V., O. Ríos-Cardenas, C. Gutierrez-Rodríguez y L. Mendoza-Cuenca. 2015. Morphological differentiation in the damselfish *Abudefduf saxatilis* along the Mexican Atlantic coast is associated with environmental factors and high connectivity. *Evolutionary Biology* 42(2): 235-249.
- Porter B. A., A. C. Fiumera, J. C. Avise. 2002. Egg mimicry and allopaternal care: two mate-attracting tactics by which nesting striped darter (*Etheostoma virgatum*) males enhance reproductive success. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51:350–359.
- Ramírez, M. 2002. Impacto de las vedas en la pesquería del camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum* en la Sonda de Campeche, México. Tesis. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, México. 79 pp.
- Robledo-Avila L. A. 2015. Evaluación de la variación estacional, en la frecuencia de maternidad múltiple de *Stegastes acapulcoensis* (pomacentridae). Tesis de Maestría. Morelia (Mich.) México: CMEB.
- Rodríguez-Romero, J. 2002. Análisis ecológico de la comunidad de peces de la isla Espíritu Santo y la montaña submarina del bajo Espíritu Santo en el Sur del Golfo de California, México. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Nayarit. Posgrado Interinstitucional en Ciencias Pecuarias. 113pp.
- Saborido-Rey, F. 2008. Ecología de la reproducción y potencial reproductivo en las poblaciones de peces marinos. Instituto de Investigaciones Marinas (CSIC). Universidad de Vigo, España.
- SAS Institute Inc. Cary, NC. 2005. JMP®, Version 6.
- Sikkel P. 1989. Egg presence and developmental stage influence spawning-site choice by female Garibaldi. *Anim. Behav.* 38, 447-456.
- Sikkel, P. C. 1988. Factors influencing spawning site choice by female Garibaldi, *Hypsypops rubicundus* (Pisces: Pomacentridae) *Copeia*, 3, 710-718.
- Silva-Segundo, C. A., R. Funes-Rodríguez, M. Hernández-Rivas, E. Ríos-Jara, E. G. Robles-Jarero y A. Hinojosa-Medina. 2008. Asociaciones de larvas de peces en relación a cambios ambientales en Bahía Chamela, Jalisco y Santiago-Manzanillo, Colima (2001-2002). *Hidrobiológica* 18:89-103.
- Taborsky M. 1998. Sperm competition in fish: bourgeois males and parasitic spawning. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 222-227.

- Taborsky M. 2001. The evolution of bourgeois, parasitic and cooperative reproductive behaviors in fishes. *The Journal of Heredity*, 92, 100-110.
- Takeshi, T. y Nakazono, A. 1999. Responses of the egg-tending gobiid fish *Valenciennea longipinnis* to the fluctuation of dissolved oxygen in the burrow. *Bulletin of Marine Science*, 65: 815-823.
- Thiessen, R. J. y Heath, D. D. 2007. Characterization of one trinucleotide and six dinucleotide microsatellite markers in bicolor damselfish, *Stegastes partitus*, a common coral reef fish. *Conservation Genetics*.8: 983-985.
- Urbiola-Rangel, E. 2012. Capítulo II. Variación en la frecuencia de poliginia asociada a la talla de los machos en *Stegastes acapulcoensis*. Tesis de Maestría. Morelia Michoacán. México: CMEB.
- Valencia M.O. 2014. Aspectos reproductivos y dinámica poblacional de la damisela *Stegastes acapulcoensis* (Fowler, 1944) (Actinopterygii: Pomacentridae) de la bahía La Entrega, Oaxaca, México. Tesis de Maestría. Oaxaca, Mexico.
- Victor, B.C. y G.M. Wellington. 2000. Endemism and the pelagic larval duration of reef fishes in the eastern Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series*. 205:241-248.
- Wellington, G. M. y B. C. Victor. 1988. Variation in components of reproductive success in an under saturated population of coral reef damselfish: a field perspective. *American Naturalist*. 131:588-601.
- Wellington, G. M., and Victor, B. C. 1985. El Nino mass coral mortality: A test of resource limitation in a coral reef damselfish population. *Oecologia* 68, 15-19.
- Wellington, G.M. 1982. Depth zonation of corals in the Gulf of Panama: control and facilitation by resident reef fishes. *Ecological Monographs*. 52(3):223-241.
- Wellington, G.M. y B.C. Victor. 1989. Planktonic larval duration of one hundred species of Pacific and Atlantic damselfishes (Pomacentridae). *Marine Biology*. 101:557-567.
- Westneat, D. F., Fredrick, P. C. y Haven, R. 1987. The use of genetic markers to estimate the frequency of successful alternative reproductive tactics. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 21: 35-45.

- Wickler W. 1962. Egg-dummies as natural releasers in mouthbreeding cichlids. *Nature* 194:1092–1093.
- Wickler W. 1997. Sexually selected genital adornment and sperm packaging in species of *Oreochromis* (Teleostei: Cichlidae). *Copeia*: 188–190.
- Wickler W. 1997. Sexually selected genital adornment and sperm packaging in species of *Oreochromis* (Teleostei: Cichlidae). *Copeia* 1997:188–190.
- Wilson, A. B. 2009. Fecundity selection predicts Bergmann's Rule in syngnathid fishes. *Molecular Ecology*. 18: 1263-1272.
- Williams, D. A., Purcell J., Hughes C. R. y Cowen R. K. 2003. Polymorphic microsatellite loci for population studies of the bicolor damselfish, *Stegastes partitus* (Pomacentridae). *Molecular Ecology Notes*, 3, 547-549.
- Wirtky, K. 1966. Oceanography of the Eastern Equatorial Pacific Ocean. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* k 33–68.
- Zambrano Q. E. 2016. El niño 2015-2016, Evolución y Perspectivas. www.ciifen.org (consultado en diciembre de 2016).

ANEXOS

Anexo 1: Probabilidad de exclusión de maternidad.

Se realizaron simulaciones en el software GERUD 2.0 (Jones, 2005), de los resultados obtenidos se analizó la probabilidad de exclusión (la cual depende del número de alelos detectado por locus y su distribución de frecuencias) en relación al número de loci a utilizar. Los resultados de las probabilidades de exclusión en relación al número de loci utilizados se observan en la tabla 1 y se muestra la tendencia de aumento en la figura 1'.

Tabla 1. Probabilidad de exclusión de maternidad en relación al número de loci. Simulación con dos a seis loci.

# Loci	Probabilidad de exclusión
2	0.990597
3	0.998994
4	0.999873
5	0.999984
6	0.999999

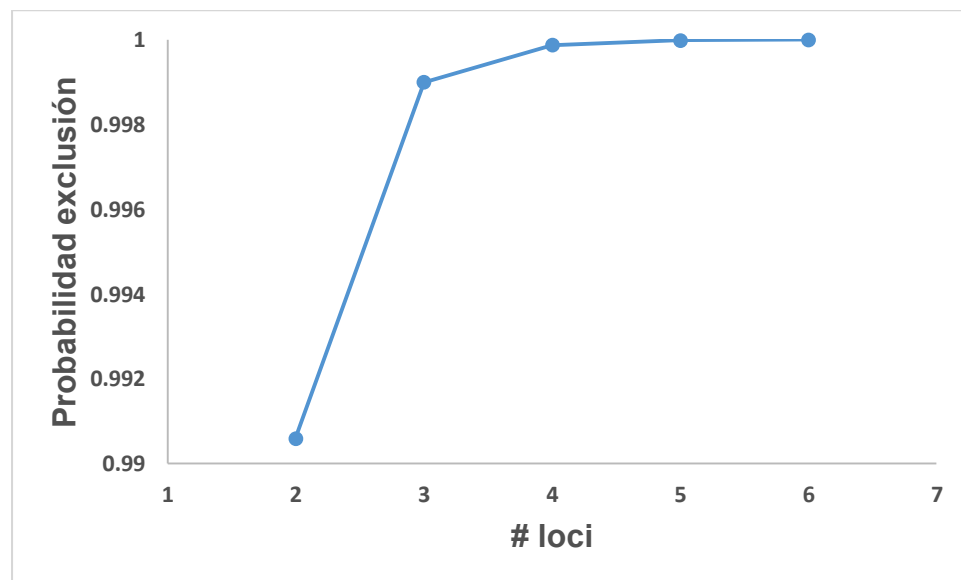


Figura 1'. Tendencia de aumento de la probabilidad de exclusión de maternidad en relación al número de loci utilizado.

Anexo 2. Datos de los nidos analizados molecularmente.

Tabla 2. Muestra los datos de los cinco nidos analizados mediante el uso de herramientas moleculares por temporada.

Nido	LT (mm)	Tamaño nido (cm ²)	Rugosidad	# Hembras	Temporada
1	157.057	442.417	1.823	7	Cálida
2	142.807	275.380	1.355	4	
3	143.544	254.535	1.636	5	
4	146.576	270.248	1.448	6	
5	161.533	248.314	1.626	6	
6	155.034	217.128	1.607	6	Fría
7	153.846	197.207	1.869	6	
8	148.696	210.888	1.916	5	
9	161.935	266.963	1.925	6	
10	157.184	227.734	1.589	6	