



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN
NICOLÁS DE HIDALGO**

PIDCB

FACULTAD DE BIOLOGÍA

**PROGRAMA INSTITUCIONAL DE DOCTORADO EN
CIENCIAS BIOLÓGICAS**

OPCIÓN: BIOTECNOLOGÍA MOLECULAR

TESIS DE DOCTORADO

**“Sistema de apareamiento en *Abudefduf troschelii*
(Pomacentridae) y su relación con las
interacciones coespecíficas y factores
ambientales.”**

Que presenta:

M. en C. Mariana Solís Mendoza

Tutor de tesis: **Dr. Omar Chassin Noria**

Co-tutor de tesis: **Dr. Luis Felipe Mendoza Cuenca**

Morelia, Michoacán, enero de 2025.

AGRADECIMIENTOS

A mi familia, a mis padres Xení y Arnulfo por apoyarme, gracias por hacer esta gran inversión en mí (y no en cerdos como diría el abuelo) y a mis hermanos Dani e Itauhki, a todos gracias por lo que implica acompañar y apoyar en todos los sentidos incluidos el emocional, gracias por entender la magnitud e importancia de lo que significa para mí el poder realizar este proyecto. Además, a Itau por su trabajo de traducción de textos al inglés y anotármelo en la cuenta.

A las personas que me acompañaron de distintas formas en este proceso sepan que los menciono brevemente, pero les agradezco inmensamente: Eloísa, Yessica, Carlos Coyote, Denery, Chucho, Charro, Rivas, Daniela, Beto León, Aldo, Omar, Blansh, Marisa, Jimena V., Moi, Pancho, Mariana Verduga, Pepé. Estoy segura que algunos me faltaron de mencionar.

A mi padre académico, mi cotutor el Dr. Luis Felipe Mendoza Cuenca, Lucho, quién además de acompañarme con mis primeros pininos en la investigación desde que era una biologocita me acompaña hasta los pininos más recientes. Gracias por las pláticas previas siendo una persona que influyo de manera muy significativa para poder decidirme a realizar este trabajo. Le agradezco muchísimo la paciencia, las pláticas de ciencia y no ciencia, las bromas, las risas y la confianza en mí capacidad de poder llegar a este punto de mi formación académica, gracias por todo.

A las compañeras y compañeros del Laboratorio de Ecología de la Conducta con quienes nos llegamos a platicar de nuestro estatus, dolencias y tardanzas, así como de nuestros triunfos, a Yesica Lucierga entre ellos. A Carlos Levi por compartir y explicar minuciosamente lo que conocía sobre el modelo de estudio y brindar sugerencias. A Nelly y Brenda por el trabajo en campo y la ayuda en la toma de datos, además de por compartir sus observaciones y resultados emocionándonos juntas con nuestros peces.

A mi tutor el Dr. Omar Chassin Noria por compartir sus saberes, sus enseñanzas, por las correcciones, revisiones y por la paciencia en general. A mí Comité Tutorial, a la Dra. Clementina González Zaragoza por sus correcciones y ayuda en lo respectivo a los análisis comparativos filogenéticos, al Dr. Rodolfo Pérez Rodríguez y al Dr. Mauricio Quesada por sus comentarios, correcciones y sugerencias con el claro objetivo de mejorar este trabajo.

A Marina Cortez, a su Gerente Operativo Guadalupe Morales, así como a todo el personal de la marina, en especial al personal de vigilancia que estuvo al tanto de mi bienestar y procuro facilitarme las condiciones para mi trabajo. Su colaboración fue clave para poder efectuar este proyecto.

Al Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica de la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Coordinación de la Investigación Científica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo por el financiamiento para el proyecto.

Al Programa Institucional de Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo por aceptarme en su programa de doctorado y por la formación que se me brindó. Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnologías al otorgarme una beca que me posibilitó realizar este trabajo.

ÍNDICE

I. RESUMEN GENERAL	1
II. ABSTRACT	3
III. INTRODUCCIÓN GENERAL	5
Sistemas de apareamiento en grupos reproductivos	7
Sistemas de apareamiento en la familia Pomacentridae	9
Agregaciones y sistemas de apareamiento en Pomacéntridos	11
a) Sistema de apareamiento monógamo	14
b) Sistema de apareamiento de harem poliginico	15
c) Sistema de apareamiento de lek-like o de colonias reproductivas	15
d) Sistema de apareamiento poliginandrico	16
Sistema de apareamiento del género <i>Abudefduf</i>	17
Sistema de estudio	18
IV. HIPÓTESIS	19
V. OBJETIVOS.	20
LITERATURA CITADA	21
VI. RESULTADOS	28
CAPÍTULO I: Evaluación del sistema de apareamiento de <i>Abudefduf troschelii</i> : Establecimiento, conformación y evolución del sistema de apareamiento de grupos reproductivos en una colonia reproductiva	
RESUMEN	28
INTRODUCCIÓN	29
HIPÓTESIS	33
OBJETIVOS	34
Objetivo general	
Objetivos específicos	

MATERIALES Y MÉTODOS	35
Conducta reproductiva y conformación de los grupos reproductivos	36
Evolución de los sistemas de apareamiento en la familia Pomacentridae	38
RESULTADOS	39
Conducta reproductiva y conformación de los grupos reproductivos	42
Marcaje y recaptura de individuos	42
Frecuencia de anidación y fidelidad	43
Patrones de conformación de los grupos reproductivos	44
Evolución de los sistemas de apareamiento en la familia Pomacentridae	46
DISCUSIÓN	49
LITERATURA CITADA	53
 CAPÍTULO II: Reproductive benefits and reduced investment in parental care behavior associated with reproductive groups of males in <i>Abudefduf troschelii</i>	 56
ABSTRACT	57
INTRODUCTION	58
MATERIALS & METHODS	60
RESULTS	65
DISCUSSION	68
CONCLUSIONS	73
ACKNOWLEDGEMENTS	73
ADDITIONAL INFORMATION AND DECLARATIONS	74
REFERENCES	75
VII. DISCUSIÓN GENERAL	80
VIII. PERSPECTIVAS Y RECOMENDACIONES	84
LITERATURA CITADA	86

IX. ANEXOS

Artículo de divulgación “¿Por qué no desaparecen los feos?”	88
Artículo de divulgación “Canibalismo filial en peces ¿Conducta de un buen padre?”	96

I. RESUMEN GENERAL

El sistema de apareamiento (SA) de una población consiste en el conjunto de conductas reproductivas asociadas al éxito reproductivo de los individuos. Entre los factores ambientales más relevantes que modulan los SA se encuentran la distribución de los recursos (e.g. alimentación, sitios de anidación), las condiciones abióticas y las presiones de depredación. Los sistemas de apareamiento pueden variar significativamente tanto entre especies como entre poblaciones de una misma especie, siendo los procesos involucrados poco entendidos, en buena medida dada la imposibilidad práctica de estudiar todas las interacciones que ocurren entre los individuos reproductivos de una población. Lo anterior, aunado a que algunos factores como los patrones de historia de vida, la proporción sexual operacional, la presencia de tácticas reproductivas alternativas, la manera en que las hembras y machos eligen pareja, la presencia de maternidades y paternidades múltiples generalmente no se incluyen en un análisis integral junto con otros rasgos conductuales asociados a los sistemas de apareamiento. Ya que los SA pueden considerarse tanto causa como consecuencia de la evolución y de las adaptaciones resultado de la selección sexual, es indispensable entender las presiones selectivas que están actuando en los individuos para moldear la evolución de los SA. Los peces de la familia Pomacentridae presentan la mayor diversidad de SA entre las especies marinas, incluyendo la anidación en solitario y la conformación de grupos de anidación como son el harem-masculino, lek-like y colonias reproductivas entre otros, por lo que son un grupo ideal para estudiar la importancia de los diferentes rasgos en la evolución de los SA. *Abudefduf troschelii* (Pomacentridae) presenta un SA de colonias reproductivas, en donde los machos se desplazan de los sitios de alimentación para establecer temporalmente un nido donde cortejar y atraer hembras. Si el macho es elegido, queda al resguardo de los ovocitos hasta su eclosión. Los nidos de esta especie pueden establecerse de manera contigua a los nidos de otros machos formando grupos reproductivos. Estos grupos están formados por 3 o más machos que se congregan colocando sus territorios a menos de 1 metro de distancia del vecino más cercano y no contienen otros recursos que los espacios que limpian para la oviposición. Sin embargo, también pueden establecerse en solitario sin vecinos a menos de 1 m de distancia. El presente estudio describió el SA de *Abudefduf troschelii* desde el inicio del periodo reproductivo estacional, describiendo el establecimiento y elección del sitio de anidación, interacciones con conespecíficos y la presencia de tácticas alternativas, además de dar un seguimiento por varios eventos reproductivos en la misma colonia de anidación y de los mismos machos custodios, registrando la

anidación de los mismos machos en varios eventos reproductivos. También se describieron las ventajas en términos de adecuación y de cuidado parental que representa la conducta de conformación de grupos reproductivos de machos. Se realizó un análisis comparativo filogenético en la familia con el propósito de entender la historia evolutiva del SA de esta especie. Se estudió una colonia reproductiva de *A. troschellii* en bahía de La Paz, Baja California Sur. Se capturó/marco/recapturó machos custodios en la colonia y monitoreamos continuamente la presencia de grupos y territorios por grupo, la conducta reproductiva de machos, el desarrollo de las progenes en los nidos y la captura/marcaje/recaptura de machos custodios. Se registró también la frecuencia de re-ocupación (i.e. fidelidad de anidación) tanto de los grupos y los nidos individuales, así como la reanidación de individuos marcados en la colonia reproductiva durante todo el periodo de muestreo. Los resultados del marcaje de 50 grupos, 322 nidos y 105 individuos, mostraron que las colonias reproductivas de esta especie tienen anidación continua a lo largo de todo el periodo reproductivo. En la colonia reproductiva, que contaba con un área de aproximadamente 750 metros, se observó un promedio de 13 grupos simultáneos. Los machos anidan por un periodo de 4 a 8 días, y una vez que todos los machos del grupo abandonan sus nidos, la zona del grupo permanece desocupada por un máximo de 10 días. Después volvió a establecerse el grupo y los individuos anidaron en los territorios utilizados previamente. Los grupos de la colonia reproductiva re-anidaron entre 6 y 8 ocasiones en el periodo de estudio, y los datos de los individuos marcados reportaron que los machos presentan fidelidad a la colonia, al grupo, al nido y que suelen anidar en vecindad con los mismos machos. Además, se encontró que aquellos machos que anidan en grupos tienen ventajas en el éxito de apareamiento, sobrevivencia de la proge y éxito reproductivo, además de una disminución en la inversión parental. La reconstrucción de estados ancestrales de los SA en Pomacentridae mostró que la defensa territorial temporal apareció temprano en la historia evolutiva de la familia.

Palabras clave: territorialidad, conducta, agregaciones, reproducción, pomacentridae.

II. ABSTRACT

The Mating System (MS) of a population is formed by the set of reproductive behaviours associated to the reproductive success of the individuals. Among the environmental factors of greater relevance that modulate the MS are the distribution of the resources (e.g. nutrition, nesting sites), the abiotic conditions and the predation pressures. The mating systems can vary to a great degree both among species as well as with the different populations of the same species, with the processes involved not being well understood, in great measure due to the practical impossibility of studying all the interactions that occur among the reproductive individuals of a population. This, coupled with the fact that some factors as the patterns of life history, the sexual operational proportion, the presence of alternative reproductive tactics, the manner in which the females and males chose a couple, the presence of multiple maternities and paternities are generally not included in an integral analysis together with the other behavioural traits associated to the mating systems. Since MS can be considered both cause and consequence of the evolution and the adaptations as a result of the sexual selection, it is indispensable to understand the selective pressures that are acting upon the individuals to shape the evolution of the MS. The Pomacentridae present the greater diversity of MS among the marine species, including the nesting in solitary and the formation of nesting groups as are the male-harem, lek-like and reproductive colonies among others, as such they are an ideal group to study the importance of the different traits in the evolution of the MS. *Abudefduf troschelii* (Pomacentridae) is a reef that presents an MS of reproductive colonies in which the males move away from the feeding sites in order to temporarily establish a nest where they can attract and court females. If the male is chosen, he will guard the oocytes until they hatch. The nests of this species can be established in a continual manner to the nests of other males forming reproductive groups. These groups are formed by 3 or more males that congregate placing their territories less than 1 meter away from the closest neighbour and they don't contain resources other than the spaces that are cleaned for oviposition. However, these nests can also be established in solitary with no neighbours less than 1 meter of distance away from them. This study described the MS of *Abudefduf troschelii* from the beginning of the reproductive period, describing the establishing and choice of the nesting site, interactions with conspecifics and the presence of alternative reproductive tactics, as well as giving a follow up through several reproductive effects in the same nesting colony and from the same custodian males in several reproductive events. We also described the advantages in fitness and parental care which represent

the behaviour of conforming reproductive groups of males. Also, we performed a comparative phylogenetic analyses in the family to understand the evolutionary history of the MS of this species. We studied a reproductive colony of *A. troschelii* in the bay of La Paz, Baja California Sur. We captured/marked/recaptured custodial males in the colony and continuously monitored the presence of groups and territories per group, the reproductive behaviour of males, the development of the progeny from the nests. We also registered the frequency of re-occupation (i.e. nesting fidelity) in both the group and individual nests, as well as the re-nesting of marked individuals in the reproductive colony during the entire sampling period. The results of marking 50 groups, 322 nests and 105 individuals, showed that the reproductive colonies of this species have continual nesting along the entire reproductive period. In the reproductive colony, which had an area of around 750 meters, we observed an average of 13 simultaneous groups. The males nest for a period of 4 to 8 days, and once all the males in a group leave their nests, the zone of the group remains unoccupied for, at most, 10 days. Afterwards the group is established again and the individuals will nest in the previously used territories. The groups of the reproductive colony re-nested between 6 and 8 times during the study period, and the data of the marked individuals suggest that the males present fidelity to; the colony, the group, the nest and that they often nest in the vicinity of the same males. Also, we found that those males that nest in groups have advantages in their mating success, survival of their progenies and reproductive success, as well as a reduction in the parental investment. The ancestral state reconstruction of the MS in Pomacentridae suggest that the temporary territorial defence appeared early on in the evolutive history of the family.

Keywords: territoriality, behaviour, aggregations, reproduction, pomacentridae.

III. INTRODUCCIÓN GENERAL

El sistema de apareamiento (SA) de una población consiste en el conjunto de conductas reproductivas asociadas al éxito reproductivo de los individuos. El estudio de los SA involucra tradicionalmente factores como la existencia y extensión de lazos de pareja, el número y la forma en que se adquieren los apareamientos, la presencia y características de conductas de cuidado parental, los patrones de búsqueda y elección de pareja (Emlen y Oring, 1977). Mientras que el análisis de las discrepancias entre los patrones conductuales de apareamiento de los individuos y los porcentajes de paternidad de las progenies, así como la presencia de tácticas alternativas reproductivas se han incluido más recientemente (Shuster y Wade, 2003; Mendoza-Cuenca, 2005; Kokko et al., 2014).

La diversidad intraespecífica (i.e. interpoblacional) de los sistemas de apareamiento que presenta una especie son determinados generalmente por factores ambientales y la intensidad de las presiones selectivas presentes en la población (Shuster y Wade, 2003). Entre los factores ambientales más relevantes, se encuentran la distribución de los recursos (e.g. alimentación, sitios de anidación) y las presiones de depredación, factores que pueden afectar la distribución espacio-temporal de las hembras y con ello el potencial ambiental para la poliginia (Emlen y Oring, 1977; Boness et al., 2006). Estos factores ambientales, pueden modificar los sistemas de apareamiento, porque determinan la adecuación y la varianza en el éxito reproductivo de los individuos en una población y con ello el comportamiento reproductivo de los individuos, además sus efectos pueden ser diferentes para machos o hembras de una misma población (Mendoza-Cuenca, 2005).

A partir de estos antecedentes, se han hecho predicciones generales para las especies, en las que se asume por ejemplo que las conductas reproductivas de las hembras están determinadas principalmente por la disponibilidad de recursos alimenticios y la disponibilidad de áreas de reproducción (e.g. sitios de anidación, sitios de crianza). Mientras que, en el caso de los machos, las conductas reproductivas son determinadas principalmente por factores ecológicos como la proporción sexual operacional y la distribución espacio-temporal de las hembras receptivas (Boness et al; 2006, Mendoza-Cuenca y Macías-Ordóñez, 2010; Shuster y Wade, 2003; DuVal et al., 2018).

La diferencia en las estrategias de hembras y machos se ha explicado por el principio de Bateman (más recientemente definido como el gradiente de Bateman), el cuál sugiere que el éxito

reproductivo de los machos se incrementa con cada apareamiento (Bateman, 1948). Sin embargo, este patrón no ocurre en las hembras, siendo las fuerzas de selección diferentes para machos y hembras al buscar mejorar las tasas de apareamiento (Jones y Ratterman, 2009). Sin embargo, revisiones recientes destacan que los análisis moleculares de paternidad sugieren que la poliandria es muy común y la variación en éxito reproductivo de los machos no es tan amplia como lo asume el principio de Bateman (Tang-Martínez, 2016). Aunque los sistemas de apareamiento pueden variar significativamente entre y dentro de las especies, los procesos involucrados suelen ser poco entendidos. Lo anterior está en buena medida asociado a la imposibilidad práctica, para la mayoría de las especies, de estudiar las interacciones conductuales entre todos los individuos reproductivos (i.e. machos y hembras) de una población y menos aún entre sus gametos (Kokko et al., 2014). Esto, aunado a que frecuentemente se desconocen los patrones de historia de vida (i.e. edad y tamaño a la madurez, fecundidad/inversión reproductiva, esperanza de vida/longevidad, plasticidad fenotípica/ normas de reacción) y su efecto potencial en la evolución de la conducta (Stearns, 1992; 2000). Por ejemplo, la presencia de tácticas reproductivas alternativas, la elección de pareja, la presencia de paternidades y maternidades múltiples, son rasgos ampliamente estudiados y que se ha demostrado pueden determinar las conductas reproductivas de las especies (Wirtz et al., 2014; Guillen-Parra et al., 2020). Estos rasgos han sido analizados comparativamente entre especies con sistemas de apareamiento contrastante, pero que en su mayoría no son incluidas en un análisis integral con otros rasgos conductuales asociados a los sistemas de apareamiento (Fitzpatrick, 2020; Correia et al., 2021).

La descripción de los sistemas de apareamiento se ha restringido, en la mayoría de los casos, a evaluar el número de parejas reproductivas que los individuos de uno o ambos sexos consiguen por época reproductiva o incluso por evento reproductivo (e.g. monogamia, poligamia, promiscuidad; Krebs y Davies, 1993). Otros descriptores comunes de los sistemas de apareamiento son las relaciones de parentesco entre los machos o hembras que se están reproduciendo (e.g. apareamiento aleatorio, apareamiento asortativo) en una población (Shuster y Wade, 2003). Trabajos recientes reflejan esfuerzos por entender la importancia de factores como las conductas reproductivas (e.g. cortejo, territorialidad), los factores ecológicos y la proporción sexual operacional para determinar el éxito reproductivo y la adecuación de los individuos, en la conformación del sistema de apareamiento presente en una población (Howard, 1979). En ese sentido algunos autores han criticado estas aproximaciones al estudio de los sistemas de

apareamiento por considerarlas demasiado simplistas (Shuster y Wade, 2003).

Para comprender la evolución de los sistemas de apareamiento es indispensable entender las presiones de selección que están actuando en hembras y machos que contribuyen a la evolución de las adaptaciones conductuales que observamos en las poblaciones. Por ejemplo, las diferencias intersexuales en rasgos como las conductas de búsqueda de apareamientos (i.e. sexo que busca los apareamientos y por qué), la elección de pareja e inversión parental son rasgos que pueden determinar el sistema de apareamiento en las poblaciones, así como la intensidad de las presiones de selección sexual (Kokko et al., 2014). Por ejemplo, si en una población los machos realizan una mayor inversión parental, podría esperarse que sean las hembras quienes busquen parejas e incluso que ocurra reversión de roles. De manera que los sistemas de apareamiento pueden considerarse tanto como causa y consecuencia de la evolución de las adaptaciones resultado de la selección sexual, tal como lo proponen Kokko et al. (2014).

Sistemas de apareamiento en grupos reproductivos

Los SA que involucran la agregación de machos realizando despliegues de cortejo para atraer hembras son comunes en la naturaleza (Krebs y Davies, 1993). Quizá el ejemplo mejor estudiado lo representa el sistema de apareamiento tipo lek, caracterizado por la formación de agregaciones de machos durante la época reproductiva, donde cortejan juntos y son visitados por las hembras con el único propósito de aparearse (Höglund y Alatalo, 1995). Dentro de los leks existen arenas reproductivas donde las hembras pueden elegir al o a los machos para aparearse, pero no son hábitats típicamente utilizados por la especie para otras actividades (e.g. forrajeo, descanso, cuidado de la prole) y carecen de recursos para ambos sexos (Höglund y Alatalo, 1995).

Al interior de los leks, la variación en el éxito de apareamiento de los machos suele ser elevada, en donde con frecuencia los machos que ocupan los territorios centrales pueden ser los de mayor tamaño o son los más atractivos y tienen acceso a la mayoría de las copulas, mientras los machos periféricos logran pocos o ningún apareamiento (Beehler, 1983; Wiley, 1991). A pesar de que en varias de las especies que forman leks solo una fracción de los machos consiguen apareamientos, y la moda de las frecuencias de apareamiento es generalmente cercana a 1, los sistemas de apareamiento lek rara vez son descritos como monógamos como se hace con otros SA (Kokko et al., 2014).

En peces, el sistema de apareamiento lek ha sido descrito tanto en especies dulceacuícolas

como marinas (McKaye, 1983; McKaye, Louda y Stauffer, 1990; Jan, 1991; Kellogg et al., 1995; Genner et al., 2005). Sin embargo, en la mayoría de las especies marinas con este sistema de apareamiento, los machos defienden territorios individuales en los que reciben puestas de huevos por parte de las hembras, quedando exclusivamente a cargo del cuidado parental de sus progenies. El cuidado parental representa una contribución adicional de los machos (adicional a sus gametos) y entra en conflicto con la definición de lek, la cual considera que los machos no deben ofrecer ningún recurso a las hembras más que sus gametos, y que las hembras solo van a conseguir apareamientos (Höglund y Alatalo, 1995). Es por ello que diversos autores han optado por denominarlos “grupos” “grupos reproductivos”, sistemas de apareamiento “lek-like” (Thresher, 1984; Frédérich y Parmentier, 2016, Hodge et al., 2020; Donaldson, 2022), “colonias reproductivas” (Tyler, 1995) o “agregaciones de desove” (Gladstone, 2007; Donaldson, 2022). En estudios de SA lek-like es poco común que se evalúen los patrones que determinan cómo se forman y estructuran los grupos reproductivos, así como tampoco los beneficios en términos de adecuación que confieren para los machos (Tyler, 1995; Young et al., 2005).

Dentro de las posibles ventajas que se han propuesto para explicar la evolución de estos SA lek-like, se encuentran los beneficios indirectos asociados a la agregación y cercanía entre individuos (Dominey, 1981; Gross y MacMillan, 1981; Tyler, 1995). Se ha sugerido que las hembras prefieren buscar pareja en grupos más numerosos (Tyler, 1995), por lo que los machos se agregan para incrementar la atracción de hembras y con ello la posibilidad de obtener más apareamientos (Gross y MacMillan, 1981; Côté y Gross, 1993; Tyler, 1995). Se ha propuesto que los machos con nidos centrales del grupo son preferidos por las hembras, con respecto a los machos periféricos, que en ese contexto podrían actuar como un filtro ante la intrusión de depredadores, reduciendo la depredación de huevos de los nidos de territorios centrales y posiblemente de los machos y hembras que copulan en esas zonas (Tyler, 1992; Tyler, 1995).

Se ha sugerido que las agrupaciones reproductivas hacen más eficiente la evaluación de los rasgos fenotípicos que determinan la adecuación y éxito reproductivo de los machos por parte de las hembras (Tyler, 1995). Entre los rasgos evaluados destacan la condición corporal del individuo y el tamaño, ya que el tamaño corporal representa una reserva de energía que les permite a los machos abandonar con menor frecuencia el nido para alimentarse durante el periodo de anidación, lo que podría incrementar la calidad de su cuidado parental, la sobrevivencia de su progenie, lo cual representaría una ventaja en adecuación para las hembras (Coté y Hunte, 1989). Otro rasgo

importante en algunas especies es la coloración de los machos, la cual es utilizada por las hembras como estimador de su jerarquía, agresividad y calidad de cortejo (Seehausen y Alphen, 1998), y con ello de su capacidad de defensa de la progenie y la calidad del territorio (Dijkstra et al., 2008; Maan et al., 2004; Genner et al., 2008).

Dentro de los costos asociados al SA lek-like o colonias reproductivas se encuentra el ser más visible conforme aumenta el tamaño del grupo y con ello una mayor probabilidad de atraer depredadores tanto de los machos como de sus progenies (Tyler, 1995). Además, la cercanía entre los machos incrementa la probabilidad de transmisión de parásitos, la competencia intrasexual y en especies de fecundación externa, una mayor interferencia reproductiva durante los desoves y una mayor probabilidad de oportunidades de robo de paternidad en los nidos (parasitismo reproductivo), a través de la aparición de tácticas alternativas de apareamiento en los machos (Alexander; 1974; Brown y Brown, 1986; Tyler, 1995; Guillen-Parra et al., 2020). En ese contexto, dado los costos y beneficios asociados al SA lek-like, se esperaría observar una optimización de las distancias entre los territorios de los machos al interior de cada grupo (Krause y Ruxton, 2002).

Sistemas de apareamiento en la familia Pomacentridae

La familia Pomacentridae, cuyos miembros son llamados coloquialmente peces damiselas, es una de las familias de peces marinos más diversa, contando con más de 420 especies agrupadas en 29 géneros y 5 subfamilias. Se distribuyen en mares tropicales y templados, en arrecifes coralinos o rocosos (Cooper et al., 2009; Frédérich y Parmentier, 2016). Han sido un modelo de estudio para entender los sistemas de apareamiento desde hace más de 50 años (Myrberg, 1967; Cummings, 1968; Lorenz, 1968; Rasa, 1969), contando con una gran diversidad de morfologías y conductas reproductivas, incluyendo especies monógamas, polígamas e incluso algunas especies que presentan reversión sexual. Gran parte de lo que se sabe de la ecología de peces arrecifales está basado en los pomacéntridos (Frédérich y Parmentier, 2016). En esta familia se han estudiado los sistemas de apareamiento evaluando su relación con factores (Mobley y Jones, 2009; Piñeros et al., 2015), los fenotipos de los individuos en la población (Itzkowitz y Haley, 1999), características del nido y de sus huevos (Ben-Tzvi et al., 2009) así como las relaciones de parentesco (Mascolino et al., 2016), análisis paternidades y maternidades múltiples (Mobley y Jones, 2007; Guillen-Parra et al., 2020). Al inicio de cada periodo reproductivo los machos de todas las damiselas eligen un espacio en el sustrato, el cual puede ser muy variable entre especies de la familia (Frédérich y

Parmentier, 2016). Puede ser un lecho de algas, como en *Chromis atripectoralis* (Sale, 1971), una superficie lisa en el sustrato rocoso o arenoso, debajo de rocas o en salientes (la mayoría de las especies de los géneros *Abudefduf* y *Chromis*), dentro de cuevas, un coral, pedazos de corales muertos, gorgonias (*Amblyglyphidodon* spp.), rocas o pedazos de conchas vacías que coloca debajo de una anémona en el caso de los peces payaso (géneros *Amphiprion* y *Premnas*), dentro de almejas gigantes (género *Chrysiptera*) o pilotes de muelles (*Abudefduf* spp.) (Thresher, 1984; Frédérich y Parmentier, 2016). Los territorios elegidos son preparados (i.e. limpiados) y defendidos por los machos, los que desde ahí realizan despliegues de cortejo que pueden incluir nados exagerados con inmersiones ascendentes y descendentes para buscar atraer a las hembras hacia su nido (Sale, 1971). Las conductas de defensa ante otros machos pueden incluir un despliegue de las aletas, “vibraciones” del cuerpo, vocalizaciones (Karino y Nakazono, 1993), en algunas especies cambios de color temporales o permanentes (Thresher y Moyer, 1983; Allen, 1991) y en algunas especies señales en la coloración del cuerpo en longitudes de onda ultravioleta (Siebeck y Marshall, 2001; Siebeck, 2004; Figueira y Lyman, 2007).

Las hembras son iteróparas, es decir presentan múltiples ciclos reproductivos a lo largo de su vida (Moyer, 1975; Doherty, 1983). Durante la oviposición la hembra adhiere sus huevos al sustrato (e.i. huevos demersales) dentro del territorio del macho, el cuál después de fecundarlos queda al cuidado de los huevos protegiéndolos agresivamente contra coespecíficos y otros depredadores, evitando la posible fecundación por otros machos que parasitan el esfuerzo reproductivo de los machos custodios (tramposos o sneakers en inglés). El cuidado parental, también incluye constantes conductas de limpieza y propulsión de agua hacia los huevos mediante abanicados de las aletas pectorales o expulsando agua por la boca (Pérez-Hernández, 2018) con el propósito de proveerles de oxígeno hasta su eclosión, conducta descrita como aireación o ventilación (Frédérich y Parmentier, 2016; Bessa y Sabino, 2012).

Una hembra puede tener múltiples eventos de oviposición en una temporada reproductiva (Bessa y Sabino, 2012) y ovipositar una o varias veces en el mismo nido como en *Stegastes nigricans* (Karino y Kuwamura, 1997). El número y tamaño de las puestas de huevos que los machos reciben varía dependiendo de la especie. En algunos peces payaso (e.g. *Amphiprion polymnus* y *A. melanopus*) se han reportado tan sólo 200 a 400 huevos en el nido (Ross, 1978). Mientras que en otras especies como *Stegastes acapulcoensis* se han reportado hasta 91,858 huevos en el nido (Urbiola-Rangel, 2012) o en el caso de *Abudefduf troschelii* hasta 250,000 huevos (Foster, 1987).

Aunque los sistemas reproductivos varían entre las especies de damiselas todas presentan huevos bentónicos y cuidado a cargo del macho (Allen, 1991; Frédérich y Parmentier, 2016). El tiempo de desarrollo embrionario en los pomacéntridos es entre 3 y 7 días (Frédérich y Parmentier, 2016). Posteriormente emergen las larvas pelágicas que permanecen en aguas abiertas durante 7 a 48 días, dependiendo de la especie (Leis y Carson-Ewart, 2000; Green y Fisher 2004). La duración de la larva pelágica es muy similar entre especies del mismo género y también entre las especies que se distribuyen en una misma área geográfica. Es interesante que este patrón no es común en otras familias de peces marinos (Victor, 1986; Wellington y Victor, 1989). La dispersión de las larvas de damiselas puede ser de menos de 30 metros a más de 35 kilómetros de distancia (Paris y Cowen, 2004; Planes et al., 2009). En *Stegastes spp.* existen datos que sugieren que la dispersión puede ser de más de 400 km (Ospina-Guerrero et al., 2008; Urbiola- Rangel y Chassin-Noria, 2013). Recientemente, se ha descubierto la presencia de auto reclutamiento en *Amphiprion polymnus* cuando las larvas al pasar a la etapa de juvenil regresan a establecerse a menos de 100 metros del sitio en el cual eclosionan (Jones et al., 2005).

El ciclo de vida de los pomacéntridos se divide en 3 fases, huevos bentónicos, larva pelágica, así como peces juveniles y adultos asociados a un ambiente arrecifal. Este patrón se observa en todas las damiselas con excepción de cuatro especies que tienen larvas bentónicas que son *Alcanthochromis polyacanthus*, *Altrichthys azurelineatus*, *A. curatus* y *A. alelia* (Allen 1999; Bernardi, 2011; Bernardi et al., 2017). En estas especies, las larvas al eclosionar son cuidadas cerca del nido por el macho y la hembra, ambos padres ahuyentan a posibles depredadores mediante conductas agresivas, hasta que las larvas pasan a la etapa juvenil y entonces los padres alejan a la progenie del nido (Robertson, 1973; Allen, 1999).

Agregaciones y sistemas de apareamiento en pomacéntridos

Posterior a la fase de larva pelágica algunas especies de damiselas pasan gran parte de su vida en la columna de agua con coespecíficos formando *escuelas* (i.e. menos de 50 individuos agrupados) o *cardúmenes* (i.e. más de 50 individuos agrupados), que se alimentan de plancton. En algunos géneros como *Abudefduf* y *Chromis*, y algunas especies de *Chrysiptera* (e.g. *Chrysiptera cyanea*), los individuos migran de las zonas de alimentación a las zonas de reproducción (Gladstone, 2007), en la que los machos establecen y defienden territorios de manera simultánea en el sustrato en los

periodos reproductivos (Frédérich y Parmentier, 2016). Estos han sido llamados individuos gregarios, territoriales o agregaciones de desove (Thresher, 1984; Frédéricich y Parmentier, 2016). En esas agregaciones no se establecen jerarquías y al finalizar la época reproductiva se abandonan los territorios. Como estas áreas solo se defienden por ser áreas de anidación y no presentan otros recursos, muestran una similitud con los sistemas de apareamiento lek descritos en otras especies. Durante el periodo que permanecen en esas agregaciones, los individuos sufren una reducción en sus tasas de alimentación que pueden ir desde 24 hasta 85% (Robertson, 1990; Gladstone, 2007), ya que no se alimentan mientras están defendiendo un territorio, solo nadan ocasionalmente hacia la columna de agua para alimentarse del plancton. Un gran número de especies de pomacéntridos posterior a la fase larvaria pelágica se establecen en el fondo, pasando su vida adulta como organismos bentónicos, donde machos como hembras defienden un área (i.e. territorio) de manera permanente. Los machos usan esta área para refugiarse, alimentarse y como sitio de anidación, mientras que las hembras solo lo usan como refugio y sitios de alimentación (Hata y Kato, 2002; Ceccalli et al., 2007; Hattori y Shibuno, 2013).

En este sistema de apareamiento los territorios pueden estar cerca unos de otros (i.e. con vecinos a menos de 1 m de distancia) formando agregaciones de coespecíficos con territorios contiguos sin que se consideren grupos sociales, ya que no se ha identificado que exista una jerarquía entre los propietarios de los territorios (e.g. *Stegastes spp.*, Frédéricich y Parmentier, 2016). Estas agregaciones han recibido el nombre de agregados, grupos o colonias y los organismos que los conforman han sido nombrados como “organismos solitarios agregados” (Frédérich y Parmentier, 2016). Las damiselas con este tipo de agregaciones son las pertenecientes al género *Microspathodon* (Pressley, 1980) y *Stegastes* (Karino y Nakazono, 1993). Aunque muchas otras especies de damiselas no forman agregaciones como en el caso de la especie *Dischistodus prosopotaenio* (Bay et al., 2001), y se les denomina como organismos *solitarios individuales* “solitary singles” (Frédérich y Parmentier, 2016). Adicionalmente otras damiselas, como las del género *Dascyllus*, viven en pequeños grupos sociales, compartiendo un mismo refugio y donde si se presenta jerarquía de dominancia determinada por el tamaño los individuos (Frédérich y Parmentier, 2016).

Tanto en el caso de las especies con territorialidad permanente como aquellas que solo realizan territorialidad durante la temporada reproductiva, los machos territoriales cortejan a las hembras que pasan por su territorio y cada hembra puede ovipositar en territorios de varios machos

(Frédérich y Parmentier, 2016). Podría catalogarse como un sistema promiscuo sin embargo este supondría apareamientos azarosos sin elección de pareja. Ya que en damiselas se ha observado elección de pareja, tanto de hembras como de machos (Schmale, 1981; Knapp y Warner, 1991), algunos autores proponen un cambio en la clasificación del sistema de apareamiento de promiscuidad a poliginandria (Frédérich y Parmentier, 2016).

De acuerdo a la clasificación propuesta por Thresher (1984), basado en observaciones conductuales, la familia Pomacentridae presentan cuatro sistemas de apareamiento: a) monogamia, b) harem poligínico, c) poliginia “lek-like” con agregaciones de desove o colonias reproductivas y d) poliginándrico. Estos SA se han relacionado con el tipo de agregación espacial que presentan los territorios de los individuos y se ha sugerido que pueden definirse por el tipo de interacciones que realizan los individuos que presentan territorios reproductivos en una población (i.e. solitarios, gregarios o sociales; Lowe-McConnell, 1987; Frédéricich y Parmentier, 2016).

a) Sistema de apareamiento monógamo

La monogamia hace referencia al apareamiento exclusivo entre un macho receptivo con una sola hembra receptiva por un periodo reproductivo. En pomacéntridos, sin embargo, existe una inherente complejidad e incluso imposibilidad para determinar a través de observaciones conductuales que todos los huevos producidos por una hembra de damisela fueron fecundados por espermatozoides de un solo macho. Por lo que es común utilizar marcadores moleculares para cuantificar la paternidad de las progenies e inferir indirectamente el SA de la población de estudio lo que se ha denominado como “sistema de apareamiento genético” (SAG, Avise et al., 2002). Esto para contrastarlo con el estudio del sistema de apareamiento conductual (SAC) (*sensu* Hugues, 1998), en el cual se ha utilizado a la duración de la pareja reproductiva, como un estimador de monogamia.

En la mayoría de las especies de peces marinos y en los pomacéntridos en particular, la monogamia ha sido inferida por repetidas observaciones conductuales de individuos en la misma población y área de anidación. En estas condiciones lo que se observa es una coalición social que no implica la cópula exclusiva, siendo raramente confirmada por análisis con marcadores moleculares (Whiteman y Coté, 2004). La monogamia puede ser 1) *monogamia facultativa*, cuando la limitación de recursos obliga a los machos a aparearse con una sola hembra y cuando los recursos son abundantes da lugar a un SAC poligínico y 2) *monogamia obligada*, cuando no es determinada

por la disponibilidad de recursos (Kleiman, 1977).

Los peces payaso pertenecientes al género *Amphiprion* (con 29 especies) y *Premnas* (con sólo una especie *Premnas biaculeatus*) forman parejas reproductivas permanentes con un alto nivel de fidelidad, siendo un ejemplo claro de SAC monógamo en peces arrecifales (Thresher, 1984). Se asume que todo el género presenta monogamia ya que los registros con los que se cuentan lo corroboran (Whiteman y Coté, 2004). Estas especies viven en pequeños grupos con solo una hembra y un macho reproductivamente activos y un grupo de machos subordinados, frecuentemente compuesto de 2 a 8 individuos (Frédérich y Parmentier, 2016), en ausencia de la hembra el macho reproductivo cambiará de sexo a hembra y el macho que siga en jerarquía pasará a ser el macho reproductivo. Pero no solo las especies que cambian de sexo son monógamas, también las damiselas con larvas bentónicas son monógamas conductuales (i.e. *Acanthochromis polyacanthus*, *Acanthochromis azurelineatus*, *Acanthochromis curatus* y *Acanthochromis alelia*), cuyo tipo de agregación es gregario (Robertson, 1973; Allen, 1975). Las damiselas *Dascyllus marginatus* y *D. aruanus* viven en pequeños grupos sociales y pueden presentar monogamia facultativa cuando el tamaño de su refugio es pequeño, sin embargo, es más frecuente que formen un harem poligínico (Fricke y Fricke, 1977). Se ha encontrado una relación entre los factores ambientales y la monogamia, presentándose prácticamente solo en los peces con distribución tropical y subtropical, y solo se ha descrito en una especie de mares templados (*Typhlogobius californiensis*; MacGintie, 1939; Whiteman y Coté, 2004).

b) Sistema de apareamiento de harem poligínico

En este sistema de apareamiento un grupo de individuos conformado por uno o dos machos y varias hembras se mantienen permanentemente en un microhábitat. Si uno de los machos muere, sirve como un estímulo para que una hembra cambie de sexo tomando el lugar del macho. Los individuos dominantes monopolizan las cópulas formando un harem poligínico. Las especies del género *Dascyllus*, *D. aruanus*, *D. marginatus*, *D. reticula*, *D. albisella*, y *D. melanurus*, presentan este tipo de SA, así como *Pomacentrus amboinensis* (Fishelson, 1998). Bajo ciertas condiciones ecológicas, como un refugio pequeño, un coral pequeño, o un incremento en el número de machos receptivos territoriales, los individuos que presentan este tipo de SA pueden cambiar su estrategia y presentar un SA de monogamia facultativa en que se forman parejas reproductivas (Fricke y

Fricke, 1977; Frédérich y Parmentier, 2016).

c) Sistema de apareamiento “lek-like” o de colonias reproductivas

El SA “lek-like” se ha nombrado así por la semejanza con los leks. Este SA consta de agregaciones de machos que se encuentran lejos de los sitios de forrajeo exclusivamente en temporada reproductiva, donde los machos realizan despliegues de cortejo para atraer hembras. Los machos se establecen áreas que carecen de recursos y son visitados por las hembras con el único propósito de aparearse (Höglund y Alatalo, 1995). Sin embargo, a diferencia de los leks, los territorios de los machos en peces son visitados por las hembras no con el único propósito de aparearse, ya que después de ovipositar huevos y copular, los machos realizan el cuidado parental hasta la eclosión de las larvas (Bradbury y Gibson, 1983; Thresher, 1984).

Las especies de peces que presentan este SA presentan las siguientes características:

1) movimiento del individuo al sitio de desove, 2) fidelidad al sitio durante la época reproductiva, 3) cuidado parental a cargo del macho, 4) variación en el éxito reproductivo de los machos, 5) las actividades de cortejo y apareamiento ocurren durante el día (Gladstone, 2007). En este SA cada uno de los sexos se aparea con dos o más individuos del sexo opuesto (Ochi, 1985; Frédérich y Parmentier, 2016).

Algunos autores sugieren que estas agrupaciones aportan diversas ventajas, entre las que se incluye la disminución de la depredación de huevos (Gross y MacMillan, 1981; Karino y Nakazono, 1993; Tyler, 1995) el incremento en el éxito de apareamiento de machos y hembras (Karino y Nakazono, 1993). Aunque este sistema de apareamiento no siempre es identificado como tal, se presenta en varias especies de peces, como por ejemplo especies del género *Chromis* como *Chromis viridis* y en *Abudefduf abdominalis* y *A. troschelii* (Tyler y Stanton, 1995). El tipo de agrupación en este SA lek-like se ha definido también como colonias, aunque algunos autores mencionan que estas agregaciones no tienen una marcada función y no se constituyen como una unidad social, por lo cual el uso de este término podría ser incorrecto (Frédérich y Parmentier, 2016).

d) Sistema de apareamiento poliginándrico

En este SA los individuos de ambos sexos establecen territorios en solitario, es decir defienden un área agresivamente ante los coespecíficos y heteroespecíficos de ambos sexos que se encuentran a su alrededor (Frédérich y Parmentier, 2016). Los territorios sirven para refugiarse y alimentarse, y en el caso de los machos también como sitio de anidación y cuidado de sus progenies (Hata y Kato, 2002; Hattori y Shibuno, 2013). En estos territorios en solitario, las hembras y machos pueden estar contiguos formando “vecindarios” con individuos de otras especies del mismo o diferente género de la familia Pomacentridae (Solís- Mendoza, 2012), sin que se consideren grupos sociales, ya que no existe una jerarquía entre los propietarios de los territorios (e.g. *Stegastes spp.*). También pueden no formar agregaciones y estar muy separados como en el caso de *Dischistodus prosopotaenia* (Meekan et al., 1995).

En estos vecindarios, durante el periodo reproductivo los machos territoriales cortejan a las hembras que pasan por su territorio (Mendoza-Cuenca obs. pers), mientras las hembras visitan y en ocasiones ovipositan en territorios de varios machos (Karino y Nakazono, 1993). Esto se ha interpretado y catalogado como un sistema promiscuo (Karino y Nakazono, 1993), sin embargo, este supondría apareamientos azarosos sin elección de pareja, y en *Stegastes partitus* se ha observado elección de pareja, tanto de hembras como de machos (Schmale, 1981; Knapp y Warner, 1991), por lo que se ha sugerido que el SA de apareamientos en estas especies es poliginandria y no promiscuidad (Frédérich y Parmentier, 2016)

Sistema de apareamiento del género *Abudefduf*

Los peces del género *Abudefduf*, llamados coloquialmente sargentos, chopas, muleginos o payasos, son peces que pertenecen a la familia Pomacentridae. Este género, que cuenta con 22 especies, se asocia a arrecifes someros y presentan múltiples periodos reproductivos a lo largo del año (Fishelson, 1970; Foster, 1987). El sistema de apareamiento es lek-like o poliginia de defensa de recursos y cuidado paterno exclusivo, los machos establecen y defienden un territorio, preparan el área del nido, cortejan hembras y reciben puestas de huevos de una o varias hembras (Lobel et al., 2019; Guillen- Parra et al., 2020). Una vez ovipositados, los huevos quedan a resguardo completo del macho hasta la eclosión de las larvas (Fishelson, 1970; Foster 1987). Este sistema de apareamiento es el que Thresher (1984) y otros autores han llamado lek-like (Frédérich y

Parmentier, 2016).

El cuidado paterno puede durar de 3 a 11 días y requiere gran inversión parental por parte de los machos, ya que disminuyen las actividades de forrajeo y permanecen en el territorio defendiendo a los huevos contra posibles depredadores, limpiándolos y oxigenándolos mediante propulsiones de agua usando las aletas o la boca (Fishelson, 1970; Foster 1987; Foster, 1989; Pérez-Hernández, 2018). Respecto a la fidelidad de los machos a los sitios de anidación, la información es escasa, pero se ha sugerido que los machos pueden mantenerse en la misma colonia reproductiva durante 2-5 años (Tyler, 1992).

Las especies de peces de este género presentan diversas conductas reproductivas que incluyen la defensa de territorios y anidación en solitario (Foster, 1989; Tyler, 1992; Tyler y Stanton, 1995), así como SA lek-like en este sistema varía el número de individuos que conforman el grupo y la distancia a la cual se encuentran del macho más próximo (Foster, 1989; Tyler, 1995). Como parte de las conductas reproductivas del género se han descrito conductas alternativas empleadas por los machos para maximizar su adecuación. Específicamente, se ha documentado la presencia de machos que intentan robar fertilizaciones de otros machos realizando Tácticas Reproductivas Alternativas (Oliveira et al., 2008), incluyen principalmente machos parásitos que se escabullen al territorio del macho durante la oviposición para fecundar algunos de los óvulos recién depositados y robar la paternidad de los machos custodios (Tyler, 1992; Guillen-Parra et al., 2020).

Sistema de estudio

El sargento mayor (*Abudefduf troschelii*) se distribuye en el Pacífico Oriental desde el Sur de California, al Golfo de California en Baja California, México, hasta las costas de Perú, a profundidades de 1 a 12 metros. Alcanzan una longitud total de hasta 23 centímetros y su coloración es blanco-plateado con matices amarillos, cinco franjas negras transversales sobre su cuerpo y un punto negro en la base de la aleta pectoral (Allen, 1991). Es de hábitos diurnos y se alimenta de plancton, invertebrados bentónicos, algas y se ha observado a juveniles limpiando a otros peces (Foster, 1987; Aguilar-Medrano et al., 2011).

Se ha reportado que *A. troschelii* presenta un sistema de apareamiento poligínico en colonias

reproductivas, con territorialidad reproductiva de defensa de recursos y cuidado paterno de la progenie. Su periodo reproductivo parece estar asociado a los periodos de luna nueva y luna llena, fluctuando de 4 a 9 días dependiendo de los cambios estacionales. Los meses con mayor actividad reproductiva son de marzo a noviembre (Foster, 1987; Hernández-Olalde, 2008; Pérez-Hernández, 2018). Los machos realizan viajes de exploración para establecer territorios en donde limpian el sustrato, cortejan y reciben oviposiciones por un periodo de 1 a 4 días, realizando cuidado parental hasta la eclosión, la cual ocurre 2 o 3 días después (Foster, 1987).

El objetivo principal de esta tesis fue estudiar el sistema de apareamiento de *Abudefduf troschelii*, evaluando por una parte los costos en inversión parental y los beneficios reproductivos que las colonias reproductivas tienen para los machos. Por otra parte, determinar cómo se estructuran las colonias reproductivas de los machos, la duración y frecuencia de los eventos reproductivos de los machos en una temporada reproductiva, así como su fidelidad a los sitios de anidación y el papel de los factores ecológicos.

La tesis se dividió en 2 capítulos. En el Capítulo I evalué el sistema de apareamiento de *A. troschelii* caracterizando los grupos reproductivos de machos en una colonia reproductiva, describiendo desde la elección y preparación de un nido, los sustratos elegidos para anidar, el tiempo de anidación, la fidelidad a los sitios de anidación y la frecuencia de los eventos reproductivos que realizan los machos. Aprovechando un extenso esfuerzo de marcaje de individuos se hizo énfasis en las interacciones con vecinos y en la actividad de los machos en varios eventos reproductivos consecutivos, además se realizó un análisis filogenético comparativo, para tratar de entender los principales factores involucrados en la evolución de los sistemas de apareamiento en las especies de la familia Pomacentridae poniendo énfasis en el SA que presenta el género *Abudefduf*, con la territorialidad estacional y la poliginia de defensa de recursos. En el capítulo II se evaluaron los costos en términos de inversión parental y los beneficios reproductivos (i.e. número de huevos recibidos, éxito de eclosión y éxito reproductivo), que el SA de colonias reproductivas representa para los machos de *Abudefduf troschelii*, en un esfuerzo por entender su evolución.

IV. HIPÓTESIS

La selección natural y sexual determinan la evolución de los sistemas de apareamiento optimizando el éxito reproductivo de los individuos en la población. La presencia del SA de colonias reproductivas con conformación de grupos de anidación de machos en *A. troschellii* debería reducir los costos de la inversión en cuidado parental de los machos y maximizar su éxito de apareamiento y su éxito reproductivo.

V. OBJETIVOS

Objetivo general

Describir el sistema de apareamiento de *Abudefduf troschelii*, evaluando sus ventajas en términos de adecuación y analizando los factores ecológicos que favorecen la formación de grupos reproductivos.

Objetivos específicos

1. Describir los patrones conductuales de establecimiento, conformación y mantenimiento de los grupos reproductivos y su relación con la distribución/disponibilidad de sustrato de anidación y las fases lunares.
2. Determinar los patrones de frecuencia y fidelidad de los machos a los grupos y sitios de anidación.
3. Evaluar las ventajas de formar grupos reproductivos en términos de adecuación e inversión parental.

LITERATURA CITADA

- Aguilar-Medrano, R., B. Frederick, E. De Luna y E.F. Balart. 2011. **Patterns of morphological evolution of the cephalic region in damselfishes (Perciformes: Pomacentridae) of the Eastern Pacific.** *Biological Journal of the Linnean Society*, 102(3), 593-613.
- Alexander, R. D. 1974. **The evolution of social behavior.** *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 5, 325–383.
- Allen, G.R. 1975. **Damselfishes of the South Seas.** T.F.H. Publications, Neptune, NJ.
- Allen, G.R. 1991. **Damselfishes of the world.** Mergus Publishers, Melle, Alemania. 271pp.
- Allen, G.R. 1999. **Altrichthys, a new genus of damselfish (Pomacentridae) from Philippine seas with description of a new species.** *Revue Française d'Aquariologie* 26: 23–28.
- Avise, J. C., A. G. Jones, D. Walker, J. A. Woody y colaboradores. 2002. **Genetic mating systems and reproductive natural histories of fishes: lessons for ecology and evolution.** *Annual review of genetics*, 36(1), 19-45
- Bateman, A. J. 1948. **Intra-sexual selection in *Drosophila*.** *Heredity* 2 (3), 349-368.
- Bay, L., G. Jones y M. McCormick. 2001. **Habitat selection and aggression as determinants of spatial segregation among damselfish on a coral reef.** *Coral Reefs*, 20, 289-298.
- Beehler, B. 1983. **Lek behavior of the lesser bird of paradise.** *The Auk* 100(4), 992-995.
- Ben-Tzvi, O., M. Kiflawi, O. Polak y A. Abelson. 2009. **The effect of adult aggression on habitat selection by settlers of two coral-dwelling damselfishes.** *PLoS One* 4: e551 1.
- Bernardi, G. 2011. **Monophyletic origin of brood care in damselfishes.** *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59(1), 245-248.
- Bernardi, G., N.L. Crane, G. C. Longo y A.L. Quiros. 2017. **The ecology of *Altrichthys azurelineatus* and *A. curatus*, two damselfishes that lack a pelagic larval phase.** *Environmental Biology of Fishes*, 100, 111-120.
- Bessa, E. y J. Sabino. 2012. **Territorial hypothesis predicts the trade-off between reproductive opportunities and parental care in three species of damselfishes (Pomacentridae: Actinopterygii).** *Latin american journal of aquatic research* 40(1), 134-141.
- Boness, D.J., W.D. Bowen, B. Buhleier y G. J. Marshall. 2006. **Mating tactics and mating system of an aquatic-mating pinniped: the harbor seal, *Phoca vitulina*.** *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61, 119–130.
- Bradbury, J.W. y R. M. Gibson. 1983. **Leks and mate choice.** En Bateson (Ed.) **Mate choice.** 109-138 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Brown, C. R. y M.B. Brown. 1986. **Ectoparasitism as a cost of coloniality in cliff swallows (*Hirundo pyrrhonota*).** *Ecology* 67, 1206–1218.
- Cooper, W.J., L.L. Smith y M.W. Westneat. 2009. **Exploring the radiation of a diverse reef fish family: phylogenetics of the damselfishes (Pomacentridae), with new classifications based on molecular analyses of all genera.** *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52,1– 16.
- Correia, H. E., A. Abebe y F.S. Dobson. 2021. **Multiple paternity and the number of offspring: A model reveals two major groups of species.** *BioEssays* 43(4), 2000247.
- Côté, I. M. y M. R. Gross. 1993. **Reduced disease in offspring: a benefit of coloniality in sunfish.** *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33, 269-274.
- Côté, I. M. y W. Hunte. 1989. **Male and female mate choice in the redlip blenny: why bigger is better.** *Animal Behaviour* 38(1), 78-88.

- Cummings, W. C. 1968. **Reproductive habits of the sergeant major, *Abudefduf saxatilis*, (Pisces, Pomacentridae) with comparative notes in four other damselfishes in the Bahama Islands.** Tesis Doctoral. Universidad de Miami. Estados Unidos.
- Dijkstra, P. D., O. Seehausen y T.G. Groothuis. 2008. **Intrasexual competition among females and the stabilization of a conspicuous colour polymorphism in a Lake Victoria cichlid fish.** *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275(1634), 519-526.
- Doherty, P. J. 1983. **Tropical territorial damselfishes: is density limited by aggression or recruitment?** *Ecology* 64(1), 176-190.
- Dominey, W. J. 1981. **Maintenance of female mimicry as a reproductive strategy in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*).** *Environmental Biology of Fishes*, 6, 59-64.
- Donaldson, T. J. 2022. **Mating territory location drives mating Success by male wrasses (Labridae) at a resident spawning aggregation site.** *In Biology and Life Sciences Forum* (13)1: 137.
- DuVal, E. H., C.C. Vanderbilt y L.K. McGonigle. 2018. **The spatial dynamics of female choice in an exploded lek generate benefits of aggregation for experienced males.** *Animal Behaviour* 143, 215-225.
- Emlen, S. T. y L. W. Oring. 1977. **Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems.** *Science* 197: 215-223 pp.
- Figueira, W. F. y S. J. Lyman. 2007. **Context-dependent risk tolerance of the bicolor damselfish: courtship in the presence of fish and egg predators.** *Animal Behaviour* 74(2) 329-336.
- Fishelson, L. 1970. **Behaviour and ecology of a population of *Abudefduf saxatilis* (Pomacentridae, Teleostei) at Eilat (Red Sea).** *Animal Behaviour* 18, 225-237.
- Fishelson, L. 1998. **Behaviour, socio-ecology and sexuality in damselfishes (Pomacentridae).** *Italian Journal of Zoology*, 65(S1), 387-398.
- Fitzpatrick, J. L. 2020. **Sperm competition and fertilization mode in fishes.** *Philosophical Transactions of the Royal Society*. B3752020007420200074.
- Foster, S. A. 1987. **Diel and lunar patterns of reproduction in the Caribbean and Pacific sergeant major damselfishes *Abudefduf saxatilis* and *A. troschellii*.** *Marine Biology* 95, 333-343.
- Foster, S. A. 1989. **The implications of divergence in spatial nesting patterns in the geminate Caribbean and Pacific sergeant major damselfishes.** *Animal behaviour*, 37, 465-476.
- Frédérich, F. y Parmentier, E. 2016. **Biology of Damselfish.** CRC Press, Boca Raton, Reino Unido.
- Fricke, H. y S. Fricke. 1977. **Monogamy and sex change by aggressive dominance in coral reef fish.** *Nature* 266(5605), 830-832.
- Genner, M. J. y G.F. Turner. 2005. **The mbuna cichlids of Lake Malawi: a model for rapid speciation and adaptive radiation.** *Fish and fisheries* 6(1), 1-34.
- Genner M.J., K.A. Young, M.P. Haesler y D.A. Joyce. 2008. **Indirect mate choice, direct mate choice and species recognition in a bower- building cichlid fish lek.** *Journal of Evolutionary Biology* 21:1387–1396.
- Gladstone, W. 2007. **Temporal patterns of spawning and hatching in a spawning aggregation**

- of the temperate reef fish *Chromis hypsilepis* (Pomacentridae). *Marine Biology* 151(3), 1143-1152.
- Green, B. S. y R. Fisher. 2004. **Temperature influences swimming speed, growth and larval duration in coral reef fish larvae.** *Journal of experimental marine biology and ecology* 299(1), 115-132.
- Gross, M. R. y A. M. MacMillan. 1981. **Predation and the evolution of colonial nesting in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*).** *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8, 163- 174.
- Gillen-Parra, M. A., L. Mendoza-Cuenca, V. Rocha-Ramírez, C.L. Pérez-Hernández y O. Chassin-Noria. 2020. **Temporal variation in reproductive success and the effects of differential parental care on the progeny of fish with demersal eggs.** *Latin american journal of aquatic research*, 48(3), 514-517.
- Hata, H. y M. Kato. 2002. **Weeding by the herbivorous damselfish *Stegastes nigricans* in nearly monocultural algae farms.** *Marine Ecology Progress Series*, 237, 227-231.
- Hattori, A. y T. Shibuno. 2013. **Habitat use and coexistence of three territorial herbivorous damselfish on different-size patch reefs.** *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 93(8), 2265-2272.
- Hernández-Olalde, L. 2008. **Ecología reproductiva de peces de arrecife rocoso en el sureste del Golfo de California.** Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional. La Paz, Baja California Sur. México.
- Hodge, J. R., F. Santini y P. C. Wainwright. 2020. **Colour dimorphism in labrid fishes as an adaptation to life on coral reefs.** *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1923), 20200167.
- Höglund, J. y R.V. Alatalo. 1995. **Leks.** Princeton University Press.
- 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.
- Itzkowitz, M., y M. Haley. 1999. **Are males with more attractive resources more selective in their mate preferences? A test in a polygynous species.** *Behavioral Ecology*, 10(4), 366-371.
- Jan, R. Q. 1991. **Malicious neighbors in leks of sergeant major damselfish, *Abudefduf vaigiensis*.** *Bulletin of the Institute of Zoology, Academia Sinica* 30, 49-53.
- Jones, A. G. y N.L. Ratterman. 2009. **Mate choice and sexual selection: what have we learned since Darwin?** *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 10001- 10008.
- Jones, G. P., S. Planes y S.R. Thorrold. 2005. **Coral reef fish larvae settle close to home.** *Current biology*, 15(14), 1314-1318.
- Karino, K. y A. Nakazono. 1993. **Reproductive behavior of the territorial herbivore *Stegastes nigricans* (Pisces: Pomacentridae) in relation to colony formation.** *Journal of Ethology*, 11(2), 99-110.
- Karino, K. y T. Kuwamura. 1997. **Plasticity in spawning visits of female damselfish, *Stegastes nigricans*: effect of distance to mates.** *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41, 55-59.

- Kawase, H. y A. Nakazono. 1996. **Two alternative female tactics in the polygynous mating system of the threadsail filefish, *Stephanolepis cirrhifer* (Monacanthidae).** *Ichthyological Research*. 43, 315-323.
- Kellogg, K. A., J.R. Stauffer y K.R. McKaye. 2000. **Characteristics that influence male reproductive success on a lek of *Lethrinops cf parvidens* (Teleostei: Cichlidae).** *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47, 164-170.
- Kleiman, D.G. 1977. **Monogamy in mammals.** *The Quarterly Review of Biology*. 52, 39–68.
- Knapp, R. A. y R. R. Warner. 1991. **Male parental care and female choice in the bicolor damselfish, *Stegastes partitus*: bigger is not always better.** *Animal Behaviour* 41(5), 747-756.
- Kokko, H., H. Klugg y M. D. Jennions. 2014. **Mating systems.** En: The evolution of insect mating systems. Oxford University Press.
- Krause, J. y G. D., Ruxton. 2002. **Living in groups.** Oxford University Press, Oxford.
- Krebs, J. R. y Davies, N. B. 1993. **An introduction to behavioural ecology.** Tercera edición. Blackwell Scientific Publications, London.
- Leis, J. M. y B. M. Carson-Ewart. 2000. **The larvae of Indo-Pacific coastal fishes: an identification guide to marine fish larvae.** Brill. Australia.
- Lobel, K. L., D. M. Drown, P. H. Barber y P.S. Lobel. 2019. **A genetic assessment of parentage in the blackspot sergeant damselfish, *Abudefduf sordidus* (Pisces: Pomacentridae).** *Fishes* 4(4), 53.
- Lorenz, K. 1998. **Sobre la agresión: el pretendido mal.** Editorial Siglo XXI.
- Lowe-McConnell R.H. 1987. **Ecological Studies in Tropical Fish Communities.** Cambridge University Press, Cambridge.
- Maan, M. E., O. Seehausen, L. Söderberg, L. Johnson, E. A. Ripmeester, H. D. J Mrosso, M. I. Taylor, T. J. M. van Dooren y J. J. M. van Alphen. 2004. **Intraspecific sexual selection on a speciation trait, male coloration, in the Lake Victoria cichlid *Pundamilia nyererei*.** *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271(1556), 2445-2452.
- MacGinitie, G. E. 1939. **The Natural History of the Blind Goby, *Typhlogobius californiensis* Steindac.** *American Midland Naturalist*. 489-505.
- Mascolino, S., C. Benvenuto, C. Gubili, C. Sacchi, B. Boufana y S. Mariani. 2016. **The ART of mating: alternative reproductive tactics and mating success in a nest-guarding fish.** *Journal of Fish Biology*. 89: 2643-2657.
- McKaye, K. R. 1983. **Ecology and breeding behavior of a cichlid fish, *Cyrtocara eucinostomus*, on a large lek in Lake Malawi, Africa.** *Environmental Biology of Fishes* 8, 81-96.
- McKaye, K. R., S.M. Louda, S. M. y J. R. Stauffer Jr. 1990. **Bower size and male reproductive success in a cichlid fish lek.** *The American Naturalist* 135(5), 597-613.
- Meekan, M. G., A.D.L. Steven, y M.J. Fortin. 1995. **Spatial patterns in the distribution of damselfishes on a fringing coral reef.** *Coral reefs*, 14, 151-161.
- Mendoza-Cuenca, L. F. 2005. **Estrategias Alternativas de apareamiento en la mariposa *Heliconius charitonia* (Lepidoptera: Nymphalidae): Factores involucrados en la**

- evolución del apareamiento pupal.** Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz, México. 134 pp.
- Mendoza-Cuenca, L. y R. Macías-Ordóñez. 2005. **Foraging polymorphism in *Heliconius charitonia* (Lepidoptera: Nymphalidae): morphological constraints and behavioural compensation.** *Journal of tropical ecology*. 21(4), 407-415.
- Mendoza-Cuenca, L. y R. Macías-Ordóñez. 2010. **Female asynchrony may drive disruptive sexual selection on male mating phenotypes in a *Heliconius* butterfly.** *Behavioral Ecology* 21(1), 144-152.
- Myrberg Jr, A. A., B. D Brahy y A.R. Emery. 1967. **Field observations on reproduction of the damselfish, *Chromis multilineata* (Pomacentridae), with additional notes on general behavior.** *Copeia*, 819-827.
- Mobley, K. B. y A. G. Jones. 2007. **Geographical variation in the mating system of the dusky pipefish (*Syngnathus floridae*).** *Molecular Ecology*. 16, 2596–2606.
- Mobley, K. B. y A.G. Jones. 2009. **Environmental, demographic, and genetic mating system variation among five geographically distinct dusky pipefish (*Syngnathus floridae*) populations.** *Molecular Ecology*, 18(7), 1476-1490.
- Moyer, J. T. 1975. **Reproductive behavior of the damselfish *Pomacentrus nagasakiensis* at Miyake-jima, Japan.** *Japanese Journal of Ichthyology*. 22(3), 151-163.
- Myrberg Jr, A. A., B. D. Brahy y A.R. Emery. 1967. **Field observations on reproduction of the damselfish, *Chromis multilineata* (Pomacentridae), with additional notes on general behavior.** *Copeia*, 819-827.
- Ochi, H. 1985. **Temporal patterns of breeding and larval settlement in a temperate population of the tropical anemonefish, *Amphiprion clarkii*.** *Japanese journal of ichthyology*, 32(2), 248-257.
- Oliveira, R. F., M. Taborsky y H. J. Brockmann. 2008. **Alternative reproductive tactics: an integrative approach.** Cambridge University Press. Reino Unido.
- Ospina-Guerrero, S. P., R.M. Landinez-García, D.J. Rodríguez-Castro, R. Arango y E. Márquez. 2008. **Conectividad genética de *Stegastes partitus* en el Caribe Sur evidenciada por análisis microsatélite.** *Ciencias marinas* 34(2), 155-163.
- Paris, C. B. y R. K. Cowen. 2004. **Direct evidence of a biophysical retention mechanism for coral reef fish larvae.** *Limnology and Oceanography* 49(6), 1964-1979.
- Pérez-Hernández, C.L. 2018. **Efecto del cuidado parental en el éxito reproductivo de los machos de *Abudefduf troschelii*.** Tesis de Maestría, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. México.
- Planes, S., G.P. Jones y S.R. Thorrold. 2009. **Larval dispersal connects fish populations in a network of marine protected areas.** *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(14), 5693-5697.
- Pressley, P. H. 1980. **Lunar periodicity in the spawning of yellowtail damselfish, *Microspathodon chrysurus*.** *Environmental Biology of Fishes*, 5, 155-159.
- Rasa, O. A. E. 1969. **Territoriality and the establishment of dominance by means of visual cues in *Pomacentrus jenkinsi* (Pisces: Pomacentridae).** *Zeitschrift für Tierpsychologie*,

26(7), 825-845.

- Robertson, D. R. 1973. **Field observations on the reproductive behavior of a pomacentrid fish, *Acanthochromis polyacanthus*.** *Z. Tierpsychologie* 32: 319–324.
- Robertson, D. R. 1990. **Differences in the seasonalities of spawning and recruitment of some small neotropical reef fishes.** *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 144(1), 49-62.
- Ross, R. M. 1978. **Reproductive behavior of the anemonefish *Amphiprion melanopus* on Guam.** *Copeia* 103-107.
- Sale, P. F. 1971. **Extremely limited home range in a coral reef fish, *Dascyllus aruanus* (Pisces; Pomacentridae).** *Copeia*. 1971(2), 324-327.
- Schmale, M. C. 1981. **Sexual selection and reproductive success in males of the bicolor damselfish, *Eupomacentrus partitus* (Pisces: Pomacentridae).** *Animal Behaviour* 29(4), 1172-1184.
- Seehausen, O. y J. J. van Alphen. 1998. **The effect of male coloration on female mate choice in closely related Lake Victoria cichlids (*Haplochromis nyererei* complex).** *Behavioral ecology and sociobiology* 42, 1-8.
- Shuster, S. M. y M. J. Wade. 2003. **Mating systems and strategies.** Princeton University Press.
- Siebeck, U. E. 2004. **Communication in coral reef fish: the role of ultraviolet colour patterns in damselfish territorial behaviour.** *Animal Behaviour*, 68(2), 273-282.
- Siebeck, U. E. y Marshall, N. J. 2001. **Ocular media transmission of coral reef fish—can coral reef fish see ultraviolet light?.** *Vision research*. 41(2), 133-149.
- Solís, Mendoza, M. 2012. **Conducta territorial y reconocimiento interespecífico en *Stegastes planifrons*.** Tesis de Licenciatura. UMSNH. México.
- Stearns, S. C. 1992. **The evolution of life histories.** Oxford University Press 264 pp.
- Tang-Martínez, Z. 2016. **Rethinking Bateman's principles: challenging persistent myths of sexually reluctant females and promiscuous males.** *The Journal of Sex Research*, 53(4-5), 532-559.
- Thresher, R. E. y J. T. Moyer. 1983. **Male success, courtship complexity and patterns of sexual selection in three congeneric species of sexually monochromatic and dichromatic damselfishes (Pisces: Pomacentridae).** *Animal Behaviour*. 31(1), 113-127.
- Thresher, R. E. 1984. **Reproduction in Reef Fishes.** T.F.H. Publications, Neptune City.
- Tyler III, W. A. 1992. **The spatial and temporal dynamics of colonial nesting in the maomao, *Abudefduf abdominalis* (family: Pomacentridae).** Tesis de Doctorado. University of Hawaii at Manoa.
- Tyler III, W. A. 1995. **The adaptive significance of colonial nesting in a coral-reef fish.** *Animal Behaviour*, 49(4), 949-966.
- Tyler III, W. A. y F. Stanton. 1995. **Potential influence of food abundance on spawning patterns in a damselfish, *Abudefduf abdominalis*.** *Bulletin of Marine Science*. 57(3), 610-623.
- Urbiola-Rangel, E. y O. Chassin-Noria. 2013. **Conectividad genética de *Stegastes acapulcoensis* (Pomacentridae) en el Pacífico central de México.** *Hidrobiológica* 23(3), 415-419.
- Victor, B. C. 1986. **Larval settlement and juvenile mortality in a recruitment-limited coral**

- reef fish population.** *Ecological Monographs* 56(2), 145-160.
- 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.
- Victor, B. C. 1989. **Planktonic larval duration of one hundred species of Pacific and Atlantic damselfishes (Pomacentridae).** *Marine Biology* 101, 557-567.
- Whiteman, E. A. y I.M. Côté. 2004. **Monogamy in marine fishes.** *Biological Reviews* 79(2),351-375.
- Wiley, R. H. 1991. **Lekking in birds and mammals: behavioral and evolutionary issues.** En *Advances in the Study of Behavior*. Academic Press. 201-191 pp.
- Wirtz Ocana, S., P. Meidl, D. Bonfils, y M. Taborsky. 2014. **Y-linked Mendelian inheritance of giant and dwarf male morphs in shell-brooding cichlids.** *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1794), 20140253.
- Young, K. A., M.J. Genner, D.A. Joyce y M.P. Haesler. 2009. **Hotshots, hot spots, and female preference: exploring lek formation models with a bower-building cichlid fish.** *Behavioral Ecology*, 20(3), 609-615.

VI. RESULTADOS

CAPÍTULO I

Evaluación del sistema de apareamiento de *Abudefduf troschelii*: conformación, establecimiento, fidelidad y evolución de grupos reproductivos en una colonia reproductiva

Preparado como contribución corta para Journal of Ethology.

RESUMEN

Los peces de la familia Pomacentridae presentan la mayor diversidad de sistemas de apareamiento (SA) entre las especies marinas. Estos incluyen desde la anidación en solitario hasta la conformación de grupos lek-like y colonias reproductivas. Las colonias reproductivas se integran por grupos de 3 o más machos que ubican contiguos sus territorios de anidación. Los territorios son áreas que los machos limpian y defienden, pero el único recurso que contienen es el sustrato para la oviposición de las hembras. El estudio de los SA de grupos reproductivos ha incluido los costos y beneficios asociados y la importancia de factores tanto ecológicos como sociales, pero se tiene poca información de los patrones que regulan la conformación de los grupos de machos al interior de las colonias. El presente estudio involucró técnicas de marcaje y observaciones conductuales continuas durante 60 días del periodo reproductivo de una colonia reproductiva de *Abudefduf troschelii* ubicada un arrecife rocoso en bahía de La Paz, Baja California Sur. Se evaluó la fidelidad de los machos a los territorios de anidación, la frecuencia de re-anidación en la temporada reproductiva y la repetibilidad de los grupos de machos. Los resultados con el marcaje de 50 grupos, 322 nidos y 105 individuos, mostraron que la colonia reproductiva presenta anidación continua durante todo el periodo reproductivo con un promedio de 13 grupos anidando simultáneamente. Los grupos los inicia un solo macho y posteriormente se agregan nuevos nidos. Los machos en los grupos anidan por un periodo de 4 a 8 días y una vez que eclosionan las larvas, abandonan el área (± 10 días) y los machos vuelven a utilizar de nuevo los territorios que habían sido ocupados previamente. La frecuencia de anidación de los grupos reproductivos fue de 6 a 8 ocasiones durante el periodo de estudio.

Palabras clave: territorialidad, Pomacentridae, sargento, agrupaciones.

INTRODUCCIÓN

Los peces de la familia Pomacentridae han sido interesantes modelos de investigación de sistemas reproductivos desde hace más de 50 años (Myrberg, 1967; Cummings, 1968; Lorenz, 1968; Rasa, 1969). La familia está compuesta por 29 géneros y 422 especies y la mayoría de las especies habitan arrecifes coralinos en los océanos tropicales, presentan una gran diversidad de morfologías y sistemas de apareamiento que incluyen desde especies monógamas, polígamas e incluso algunas especies presentan reversión sexual (Tang et al., 2021).

Los pomacéntridos exhiben una amplia variación en diferentes aspectos físicos (e.g. tamaño, dimorfismo sexual, coloración reproductiva y no-reproductiva), conducta territorial (e.g. reproductiva o permanente), cuidado parental (e.g. biparental, uniparental, cuidado de grupo), presencia de tácticas alternativas de apareamiento, frecuencia reproductiva (e.g. monogamia, poliginia, poligamia) y en general de sistemas de apareamiento. Esta diversidad podría implicar múltiples eventos cladogénicos y requerir una comparación interespecífica para identificar los potenciales factores involucrados en el proceso de especiación de este grupo de peces (Danley y Kocher, 2001).

Abudefduf troschelii es un pez arrecifal que pertenece a esta familia, presenta un sistema de apareamiento poligínico con formación de colonias reproductivas. Durante el periodo reproductivo, que puede extenderse de primavera a verano, los machos de *A. troschelii* forman grupos reproductivos (i.e. 3 o más machos con sincronía de anidación y a menos de 1 metro de distancia del macho más cercano) en los que compiten con los otros machos del grupo por el acceso a las cópulas (Solís-Mendoza et al., 2023). Sin embargo, también pueden establecer territorios en solitario (Foster; 1987; Guillen-Parra et al., 2020). Esta estrategia de formación de grupos reproductivos de machos no es exclusiva de esta especie y han sido observados al menos en otra especie del género (Tyler, 1995).

El establecimiento de las colonias reproductivas por lo general sigue un patrón temporal lunar o semilunar y se realiza lejos de las zonas de alimentación. Dentro de estos grupos reproductivos, los machos eligen un sitio de anidación (i.e. territorio) que limpian y en el que cortejan a través de nados rápidos en la columna de agua hacia el grupo de hembras, y regresan al nido realizando nados exagerados que asemejan despliegues de cuidado parental, aun cuando no tengan huevos (Foster, 1987; Pérez-Hernández, 2018). Si la hembra elige a un macho, se dirige al nido en donde, apretando

su papila genital contra el sustrato, oviposita huevos elípticos que quedan unidos al sustrato mediante filamentos adhesivos. La oviposición puede durar más de una hora y la hembra puede depositar más de 20,000 huevos en un solo evento de puesta y en una misma temporada reproductiva la misma hembra puede ovipositar una o varias veces en el mismo nido o en nidos de diferentes machos (Ayala-Aguilar, 2012).

Las puestas de huevos en *A. troschelii*, quedan a cargo del macho que invierte en conductas de cuidado parental (i.e. defensa, limpieza y oxigenación) hasta la eclosión de la progenie (Pérez-Hernández, 2018). Para la limpieza y oxigenación de los huevos, el macho propulsa agua moviendo las aletas anales, pectorales y caudales, o bien expulsando agua por la boca (Pérez-Hernández, 2018). También defienden a la progenie de la depredación, realizando despliegues agonísticos contra co-específicos y especies depredadoras de huevos (Fishelson, 1970; Reebs y Colgan, 1991). El periodo completo de cuidado parental puede durar de 4 a 8 días, durante los cuales los machos no han sido observados alimentándose (Pérez-Hernández, 2018), lo cual es consistente con lo reportado en la literatura que describen a *A. troschelii* como una especie zooplantívora que se alimenta en la parte media y media alta de la columna de agua (Aguilar- Medrano y Barber, 2015). En otras especies, la conducta territorial durante la reproducción se ha sugerido como producto de la selección sexual, que entre otros beneficios permite a los machos el acceso exclusivo a la paternidad de todos los huevos depositados en su territorio (Tallamy, 2001).

En *Abudefduf troschelii* hasta un 90% de los nidos presentan paternidades múltiples (España-Luna, 2018). En estas condiciones el macho custodio puede perder entre el 21 y 45% de la paternidad de los huevos depositados en su nido (Wulschner-Montes, 2018; Guillen-Parra et al. et al., 2020) y en otras especies de peces este porcentaje puede ser de hasta un 75% (Gross, 1991; Jennings y Philipp, 1992; Neff, 2001). Esta presencia común de paternidades múltiples en los nidos de *A. troschelii* permite sugerir que algunos machos no realizan defensa territorial, sino que emplean tácticas alternativas de apareamiento (TAA, Taborsky y Oliveira, 2018), como la conducta de “machos tramposos” o “sneakers”, descritas en *A. abdominalis* (Tyler, 1992).

Las teorías sobre la evolución de los grupos reproductivos de machos, generalmente son las mismas que se han desarrollado para explicar principalmente la evolución de leks, estas teorías han sido ampliamente exploradas en las aves, pero pocas han sido puestas a prueba en peces. Por ejemplo, se ha sugerido que las agrupaciones reproductivas de machos pueden ser con el propósito de disminuir la depredación (Boyko, 2004), procurar un mayor éxito de apareamiento al

establecerse cerca de los machos más exitosos con el modelo de preferencia de hembras (hotshot) de Beehler y Foster (1988) o en sitios con mayor densidad de hembras con el modelo *hotspot* (Bradbury y Gibson, 1983). Adicionalmente se ha propuesto que los grupos se pueden formar por mecanismos de selección de parentesco a través del reconocimiento de familiares y la filopatría (Hamilton, 1963; Shorey et al., 2000).

Los trabajos con grupos reproductivos en *Abudefduf* sugieren que conforme aumenta el tamaño del grupo, aumenta el éxito de apareamiento de los machos y disminuye el riesgo de la depredación de la progenie (Tyler, 1995). Esto es consistente con lo reportado por Solís-Mendoza y colaboradores (2023), quién mostró que, los grupos reproductivos brindan ventajas a los integrantes incrementando el éxito de apareamiento y reproductivo de los machos, el éxito de eclosión de las progenes, y reducen la inversión parental, no importando el número de machos que conformen el grupo, en comparación con individuos que anidan en solitario. Estos mismos autores sugieren que la conducta de formación de grupos reproductivos observada en *A. troschellii* es una estrategia en donde el grupo funciona como una barrera indirecta de protección reduciendo la probabilidad de intrusión de machos, así como de depredadores de huevos (Solís- Mendoza et al., 2023).

Lo anterior sugiere que existen claras ventajas adaptativas de la anidación grupal en colonias reproductivas para la adecuación de los machos y resalta la importancia de estudiar la manera en que se estructuran y mantienen los grupos reproductivos para entender la evolución de los sistemas de apareamiento en las especies de la familia Pomacentridae. Lo que incluye evaluar entre otros rasgos, el efecto de factores ecológicos como (e.g. temperatura, fases lunares), las complejas interacciones sociales entre individuos (i.e. permanencia y repetibilidad de los grupos) y las características fenotípicas de los machos grupales.

Por lo anterior el presente trabajo combinó técnicas de marcaje-recaptura y observaciones conductuales durante el periodo reproductivo, para evaluar: 1) los patrones de distribución espacial y temporal de los grupos reproductivos al interior de las colonias reproductivas, 2) los rasgos fenotípicos (i.e. conductuales y morfológicos) de los machos que establecen grupos reproductivos, así como la presencia de machos con tácticas reproductivas alternativas. 3) la frecuencia de eventos reproductivos (i.e. anidaciones), la fidelidad al sitio de anidación y la consistencia de los grupos de machos entre eventos reproductivos. Adicionalmente utilizando métodos filogenéticos comparativos se evaluaron las transiciones evolutivas de los sistemas de apareamiento al interior

de la familia Pomacentridae y los principales factores involucrados.

HIPÓTESIS

1. El sistema de apareamiento de una colonia reproductiva con grupos reproductivos de machos y cuidado paterno exclusivo, permiten a los machos de *A. troschellii* incrementar la sobrevivencia de la progenie, optimizando la adecuación de los machos y el esfuerzo parental. Para maximizar su adecuación, los machos deberían presentar un patrón no aleatorio de agregación determinado por los rasgos fenotípicos y las interacciones entre co-específicos, así como una alta fidelidad a los sitios de anidación.
2. Las características fenotípicas (i.e. conducta, tamaño, coloración), los patrones de historia de vida (e.g. fecundidad) de machos y hembras y los factores ecológicos en los sitios de anidación (e.g. temperatura y depredación) afectan la frecuencia de apareamiento, y el éxito reproductivo de ambos sexos y determinan el sistema de apareamiento en *A. troschellii*.
3. La evolución de la gran diversidad de sistemas de apareamiento presentes en la familia Pomacentridae puede estudiarse a partir de la reconstrucción de estados ancestrales y su relación con rasgos fenotípicos de las especies.

OBJETIVOS

Objetivo general

Caracterizar el sistema de apareamiento de *Abudefduf troschelii* así como los factores involucrados en la formación y evolución del sistema de apareamiento de colonia reproductiva con formación de grupos reproductivos de machos.

Objetivos específicos

1. Describir los patrones conductuales de establecimiento, conformación y mantenimiento de los grupos reproductivos y su relación con la distribución/disponibilidad de sustrato de anidación y las fases lunares.
2. Determinar los patrones de frecuencia y fidelidad de los machos a los grupos y sitios de anidación.
3. Determinar la presencia de patrones de apareamiento por tamaño o coloración de los machos que expliquen la conformación de los grupos.
4. Determinar si la distribución espacial de los machos al interior del grupo afecta el éxito reproductivo y de apareamiento.
5. Estudiar mediante el análisis filogenético comparativo de rasgos fenotípicos y de historia de vida los patrones evolutivos asociados a la diversidad de sistemas de apareamiento en la familia Pomacentridae.

MATERIALES Y MÉTODOS

Caracterización de la colonia reproductiva

El estudio se realizó del 17 de mayo al 15 de julio del 2023 en una colonia reproductiva de *A. troschelii* ubicada en un arrecife rocoso en bahía de La Paz, Baja California Sur (24° 9'22.32"N, 110°19'28.00"O), que se encuentra a una profundidad entre 0.5 y 5 metros. La colonia reproductiva consta de aproximadamente 750 m². En este sitio se han efectuado estudios que constatan que la colonia está activa desde 2014 y se pueden observar desde 3 hasta 60 individuos anidando al mismo tiempo (Pérez-Hernández 2018, Guillen-Parra et al., 2020, Solís-Mendoza et al., 2023).

Mediante técnicas de buceo autónomo (i.e. visor y snorkel) se realizaron transectos visuales diarios en toda el área para caracterizar los sustratos presentes en la colonia reproductiva (i.e. sustrato rocoso, coralino, pedacería de coral, pilastras del muelle, conchas de bivalvos). Se identificaron y marcaron los territorios iniciados (i.e. área del arrecife limpiada por un macho) y se registró el tipo de sustrato en que se ubicaron. El marcaje de territorios se realizó colocando una roca numerada secuencialmente y se identificaron los grupos reproductivos de machos. Estos grupos fueron definidos como 3 ó más machos custodios que anidan a menos de 1 metro de distancia del nido activo más cercano que muestran una sincronía temporal de anidación (Solís-Mendoza et al., 2023). Las marcas de territorio permanecieron durante todo el periodo de muestreo con el propósito de determinar la frecuencia de reutilización de las zonas de agrupamiento y la fidelidad a los sitios de anidación al interior de cada grupo. Con esa información, se realizó un croquis de la colonia reproductiva en el que se registró el sustrato, la profundidad y la ubicación de los territorios y grupos reproductivos de machos. Esto permitió identificar las distancias entre los grupos de machos y entre los territorios, así como delimitar el área de la colonia reproductiva en donde se establecieron los nidos. Diariamente se realizaron recorridos y se registró la ocupación de las áreas de anidación y de los territorios. Con este registro y con el objetivo de determinar si los grupos ocurren en zonas al azar o en zonas de grupos que ya habían tenido ocupación de machos custodios se empleó una prueba exacta de Fisher.

Una vez documentada y marcada la ubicación de todos los territorios, para evaluar la fidelidad y frecuencia a los grupos y sitios de anidación, del 6 al 28 de junio, se realizó un esfuerzo de marcaje y recaptura visual de individuos de *A. troschelii* presentes en la colonia. Utilizando

redes de trasmallo con un calibre de 0.20 mm, con longitudes y alturas de aproximadamente 1 metro colocadas encima o en las inmediaciones de los territorios, se capturaron la mayor cantidad de machos custodios, identificando el nido del cual era propietario, y el nido del macho fue cubierto con una red para tratar de evitar el ingreso de peces y la posible depredación de los huevos. En los casos en que el individuo capturado no era un macho custodio o era una hembra se omitió este paso.

Todos los individuos capturados se trasladaron a superficie en un recipiente cerrado y se les midió el largo total (LT, i.e. punta de la boca a punta de aleta caudal), largo estándar (LP, i.e. punta de la boca al pedúnculo caudal), diámetro de circunferencia abdominal y se pesaron utilizando una balanza digital de alta precisión marca Ilios innova (1 a 500 g). También se sexaron mediante examinación de la papila genital y se tomaron imágenes digitales para generar un registro de referencia. Además, se registró para cada individuo capturado el nido y grupo al que pertenecía, la fecha, hora de captura y el estado de desarrollo del nido (i.e. inicio, intermedio y final) asignado por la coloración de los huevos en el nido el cual indica el periodo de desarrollo.

Por otro lado, se registró la coloración de cada individuo al momento de la captura medida en *porcentaje de coloración* donde un 0% (i.e. sin coloración nupcial) y 100% un azul iridiscente intenso. También se registró la coloración nupcial medida en las 4 categorías progresivas de intensidad (0 = ausencia, 1= baja, 2= media, 3= completa). Por último, se marcó a cada individuo utilizando una marca tipo espagueti con un código de colores y fueron liberados en el lugar en que fueron capturados, se anotó si el individuo volvió a ocupar su nido o lo abandonaba.

Conducta reproductiva y conformación de grupos reproductivos

Mediante técnicas de buceo autónomo se realizaron observaciones diarias durante el periodo completo de muestreo para describir las conductas relacionadas al ensamblaje de grupos reproductivos, incluyendo las conductas previas al establecimiento de los territorios realizadas por los machos. Para determinar los patrones de duración de los eventos de anidación y si la variación entre grupos, se dio seguimiento diario a cada grupo reproductivo, desde el momento del inicio de la limpieza de los territorios hasta el fin de cada evento de anidación.

Un *nido activo* fue definido como aquel territorio individual que recibía huevos y *ronda reproductiva* se definió como el periodo que abarca desde la preparación del nido hasta el abandono del mismo. Una *ronda reproductiva de grupo* se definió como el periodo que abarca desde la iniciación del primer nido en el grupo hasta el abandono de todos los nidos del grupo reproductivo. En la anidación del día 1 al 3 cuando el macho custodio recibió puestas de huevos se nombró *fase de recepción* de huevos, mientras del día 4 y hasta que la eclosionaron las larvas se denominó *fase de cuidado* (Solís-Mendoza et al., 2023).

Del 17 de mayo al 3 de junio del 2023 se realizaron observaciones focales de los grupos reproductivos. Las observaciones se realizaron aleatoriamente por periodos de 30 minutos, entre las 8:00 y las 17:00 horas. Se cuantificó para cada grupo, 1) la presencia de apareamientos, 2) los patrones conductuales de interacción agresivas entre los machos de un grupo durante el cuidado parental, 3) la interferencia reproductiva de machos durante la oviposición, 4) la interferencia reproductiva de hembras durante la oviposición, y 5) la presencia de machos realizando tácticas reproductivas alternativas, y 6) el nivel de coloración nupcial de cada macho. También se evaluó mediante recorridos diarios durante el periodo completo de muestreo, la frecuencia de reutilización de los territorios y zonas de grupos de anidación, la fidelidad al nido y a los grupos de anidación y la relación de anidación con los períodos lunares y semilunares.

Para evaluar si existen patrones de empate fenotípicos (e.g. tamaño, peso y color) en la conformación de los grupos reproductivos, se dividió a cada individuo en 3 categorías de tamaño 1) pequeños 9.5 a 12.9 cm, 2) medianos 13 a 16.4 cm y 3) grandes 16.5 a 19.9 cm de LT. También se utilizaron 3 categorías de peso: 1) bajo de 61 a 88 g, 2) intermedio de 89 a 116 g y 3) alto de 117 a 144 g. La posibilidad de empate fenotípico por color se evaluó comparando la variación intra e inter grupal en los 3 niveles de coloración de los machos de los grupos observados. Se evaluó con una regresión lineal la relación entre la longitud total de los machos (cm) como variable independiente y el peso (g) como variable dependiente utilizando el programa R (versión 4.2.2), el estudio de las relaciones de longitud-peso son un descriptor que proporciona información indirecta sobre la salud de las poblaciones en peces, este análisis nos permitirá dar un seguimiento a la colonia reproductiva en futuras investigaciones. También se evaluó mediante un análisis de varianza si la categoría de color de los machos (ver arriba) se relacionaba con su tamaño (largo total), utilizando el programa R (versión 4.2.2).

Evolución de los sistemas de apareamiento en la familia Pomacentridae

Para reconstruir la evolución de los rasgos conductuales y morfológicos asociados a los sistemas de apareamiento en la familia Pomacentridae, se realizó un análisis filogenético comparativo utilizando la filogenia de McCord et al. (2021) que incluye 350 especies y 3 grupos externos pertenecientes a la familia Embiotocidae, en la que todos los géneros de la familia Pomacentridae se encuentran representados. Se obtuvieron datos de rasgos conductuales relacionados a los sistemas de apareamiento para todas las especies como territorialidad (e.g. reproductiva o permanente), cuidado parental (e.g. grupal, biparental, uniparental) y frecuencia reproductiva (e.g. monogamia, poliginia, poligamia), a partir de FishBase.

Para visualizar la historia evolutiva de los rasgos conductuales discretos asociados a los sistemas de apareamiento de las especies, se mapearon estos caracteres en la filogenia y se realizó un análisis de reconstrucción de estados ancestrales con la función `ace` en la paquetería *ape* de R (Revell, 2012). Se reconstruyeron los estados ancestrales utilizando por una parte como caracteres discretos los SA de la familia Pomacentridae (Harem poligínico, Poliginia con defensa territorial permanente, Poliginia con defensa territorial reproductiva, Monogamia con territorialidad grupal y Monogamia con territorialidad biparental), y por otra utilizando con caracteres continuos (tamaño total de las especies). Lo anterior bajo el modelo browniano de evolución, utilizando 3 distintos modelos de tasas de transición; tasas de transición diferentes, iguales y simétricas. Para comparar los modelos utilizamos pruebas de verosimilitud usando la paquetería `lmtest` en *ape* para determinar si la diferencia entre modelos es significativa y se utilizó el criterio de información de Akaike (Akaike, 1973). El número de transiciones en los caracteres conductuales de sistema de apareamiento fueron computarizados usando la paquetería *Phytools* de R con la función `simmap`. El mapeo estocástico de los caracteres en los linajes a través del tiempo fueron realizadas con la función `ltt.plot` en *ape*.

RESULTADOS

La colonia reproductiva monitoreada abarcó un área de aproximadamente 750 m² y el sustrato de los territorios elegido para anidación en todos los casos fue una superficie dura, por lo general de rocas. Incluso, en los nidos que inicialmente parecían estar en la arena, los machos limpiaron la arena para exponer las superficies duras como rocas o fragmentos de coral muerto. En pocos casos una parte del nido además de rocas incluyó conchas de bivalvos, botellas, trozos de plástico duro, latas de aluminio o placas de metal.

El sustrato de anidación disponible (i.e. rocas) en la colonia reproductiva se distribuyó de manera continua, delimitado por una profundidad de entre 0.5 m a 2.5 m. La zona con una profundidad mayor a 2.5 m estaba compuesta por arena sin roca, así como también la zona de profundidad menor a 0.5 m, en donde las mareas más bajas dejan expuesto parte del sustrato lo cual parece impedir la anidación (Figura 1).

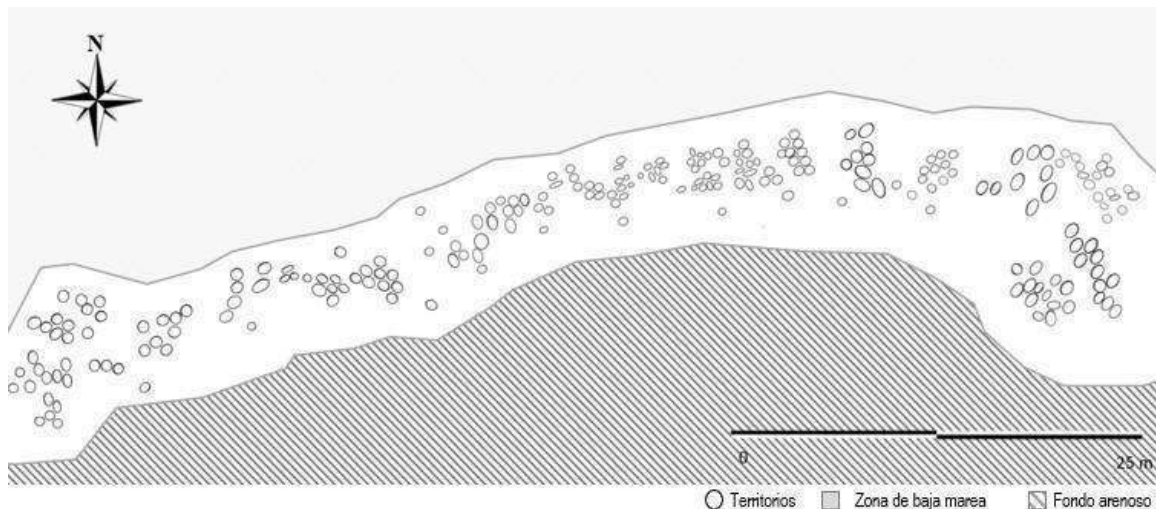


Figura 1. Distribución de los sitios de anidación en la colonia reproductiva de *A. troschelii*.

El marcaje de territorios en la colonia reproductiva y las observaciones continuas durante la temporada de muestreo, permitió observar que los sitios utilizados para anidación (i.e. territorios o nidos) fueron utilizados en múltiples ocasiones, aunque no todos los nidos fueron utilizados simultáneamente. En el caso de los territorios de un grupo reproductivo, los resultados mostraron que los mismos sitios fueron utilizados en cada evento reproductivo del grupo, y que los eventos de anidación de los grupos no son continuos. El seguimiento de los territorios fue muy confiable, ya que además de estar marcados, los territorios que fueron previamente utilizados para anidación,

permanecieron “limpios” y con muy poca cobertura de algas en comparación con los lugares que no han sido utilizados.

Conducta reproductiva y conformación de los grupos reproductivos

La actividad reproductiva de los grupos en la colonia, comenzó con un periodo de elección de los sitios de anidación por parte de los machos. Los individuos que se desplazaban en grupos de presumiblemente machos maduros nadando a media agua, empezaron a realizar nados acercándose al fondo y regresando a medias aguas con movimientos ondulantes. Esta conducta de nados ascendentes y descendentes duró cerca de 80 minutos y se presentó en las primeras horas del amanecer y antes del ocaso, iniciando aproximadamente a las 8:00 y a las 18:00 horas.

Una vez elegido el territorio, los machos limpiaron el área de anidación, eliminando las algas presentes dando mordidas al sustrato y en algunas ocasiones quitando sedimento mediante propulsiones de agua con las aletas pectorales y la aleta caudal. Cuando dos individuos disputaron un sitio de anidación, la pertenencia se definió mediante despliegues laterales, cambios de coloración y mordidas al otro macho. Estos conflictos, tuvieron una duración entre 1 y 25 minutos, y concluyó cuando un macho abandonó el nido disputado.

Los primeros machos que se observaron establecerse en la colonia tuvieron pocos (1 ó 2) o ningún territorio vecino. Durante las primeras horas de establecimiento del nido, algunos machos cortejaron hembras y recibieron oviposiciones, incluso algunos machos que comenzaron a preparar el nido al ocaso, copularon en la penumbra. Todos los machos territoriales que recibieron oviposiciones, lo hicieron únicamente durante los primeros 3 días de anidación, después de este periodo los machos cesaron el cortejo y la recepción de huevos al resguardo de los nidos. La maduración de los ovocitos llevó de 3 a 5 días por lo cual la permanencia en el territorio varió de 3 a 8 días.

En los grupos reproductivos, la mayoría de los machos establecieron sus territorios simultáneamente desde el primer día, aunque se podían agregar más nidos durante los 3 días siguientes. Lo cual generó que los machos de un mismo grupo reproductivo tuvieran un desfase en la maduración de los huevos de sus nidos de 0 a 3 días, lo que era visible por las distintas coloraciones de los huevos en los nidos, como un indicativo de distintas fases de maduración en los huevos.

Los machos permanecieron activos, defendiendo su territorio durante todo el día y por lo

menos hasta media noche, la actividad reproductiva más importante fue durante el día presentó dos picos de cópulas, al inicio del periodo de observación, en los primeros días de mayo, los picos ocurrieron a las 10:00 y 16:00 horas aproximadamente. Mientras que aproximadamente 23 días después los picos reproductivos se presentaron más temprano, un pico antes del amanecer a las 6:40 horas y otro a las 12:00 horas aproximadamente. Las temperaturas del agua en superficie al inicio del periodo de estudio fueron 18 °C y al finalizar de 25 °C.

Las observaciones conductuales sugieren que la anidación grupal incrementa el éxito de establecimiento de anidación de los machos, ya que, durante el periodo de estudio, se observaron menos de 20 machos que iniciaron un territorio y lo abandonaron en el día 1 o 2 de anidación. La conducta de abandono estuvo principalmente relacionada con la ausencia de huevos en el nido o con una puesta pequeña. Los nidos que fueron abandonados después del día 2 presuntamente motivados por la depredación total de los huevos en el nido. En la mitad de las ocasiones que abandonaron el nido los machos se volvieron a establecer en un nido dentro del mismo grupo reproductivo. Esto ocurrió aproximadamente 10 veces durante este estudio.

Se marcó la ubicación de un total de 50 grupos reproductivos de machos, con un promedio de 13 grupos simultáneos en la colonia. Las observaciones muestran que cuando todos los machos de un grupo abandonan sus nidos estos substratos quedan sin defensa territorial por un lapso máximo de 10 días (6 -10 días, $n = 50$ grupos) y son ocupados nuevamente. Al interior de los grupos casi el 100% de los nidos marcados fueron reutilizados varias veces en el periodo reproductivo, registrando una variación de re-anidación por grupo reproductivo (i.e. misma área marcada) de entre 4 y 8 rondas reproductivas grupales en el periodo de observaciones. La prueba exacta de Fisher mostró que los machos prefieren anidar en zonas que ya habían sido utilizadas previamente en comparación con áreas sin anidación previa (intervalos de confianza 91.77-103; cociente de probabilidades 1.79; $p < 0.001$).

El periodo de actividad reproductiva de un grupo fue de 6 a 12 días y finalizó con el abandono de todos los territorios del grupo. Posteriormente la zona del grupo quedó sin utilización por un periodo de 2 a 10 días. Ocasionalmente cuando todas las larvas eclosionan, algunos machos permanecen en su territorio 1 o 2 días después.

Las observaciones conductuales focales de grupos reproductivos, registraron un total de 112 observaciones conductuales grupales, contando con un total de 3,360 minutos de observación. Los grupos estuvieron conformados de 3 a 16 machos, cada ronda reproductiva grupal tuvo una duración de 6 a 12 días y se registraron al menos 4 rondas reproductivas grupales para cada uno de

los grupos observados. En la colonia reproductiva, con un promedio de 13 grupos activos simultáneamente en toda la colonia, mientras que el resto de los grupos permanecen inactivos. En esta colonia reproductiva no se observó ninguna relación con los patrones de oviposición y las fases lunares.

Respecto a la distribución del tiempo que realizaron los machos durante la anidación en los grupos reproductivos, se registró que la mayor parte del tiempo los machos lo invirtieron en la defensa del nido, ahuyentando principalmente a coespecíficos (54%). Se ausentaron casi una cuarta parte del tiempo (24%) y el tiempo restante lo utilizaron principalmente en conductas de cortejo y en los apareamientos (i.e. eventos de oviposición de hembras).

Las interacciones con vecinos del mismo grupo fueron mayores en la fase de recepción de huevos (i.e. día 1 a 3 de anidación). Los vecinos tuvieron mayor número de intromisiones en los territorios contiguos, además de ahuyentar a posibles depredadores en los nidos vecinos. Mientras en la fase de cuidado (i.e. días 4 a 8 de anidación) las intromisiones de vecinos disminuyeron y los dueños de los nidos se ausentaron más, deambulando en territorios contiguos o nadando a medias aguas estos periodos de ausencia. Aunque fueron muy frecuentes usualmente no tienen una duración mayor de 30 segundos.

Marcaje y recaptura de individuos

La colonia reproductiva de *A. troschelli* permaneció activa y utilizando los mismos sustratos de anidación que los observados desde junio del 2016, por lo que es la colonia activa con mayor tiempo de permanencia que se tenga registrada de esta especie. Durante el periodo de marcaje (i.e. 17 días), se capturaron, pesaron, sexaron, marcaron y liberaron un total de 89 machos custodios con nidos activos al interior de la colonia, así como 20 hembras y 3 individuos potencialmente machos tramposos (106 individuos marcados), todos estos individuos presentaron algún nivel de coloración nupcial. El promedio de longitud total de los machos custodios fue de 16.5 cm, (13.1-19.9 $\pm$ 1.2 cm, Fig. 2), mientras que el de las hembras capturadas fue de 16.2 cm (12.6-18.6 $\pm$ 1.5 cm), longitud estándar de machos fue de 12.3 cm (9.5-17.7 $\pm$ 1.1 cm) y el de las hembras 11.6 cm (9.4-13.6 $\pm$ 1.1 cm), el diámetro de los machos 14.9 cm (11.5-18.7 $\pm$ 1.4 cm) y hembras 14.8 cm (11.4-19 $\pm$ 2 cm) y peso de machos 88.1 g (44-144 $\pm$ 15.7 g), de hembras 80.9 g (42-127 $\pm$ 23.1g). Existe una relación positiva entre la talla y el peso de los machos ($r=0.87$, $p \leq 0.05$, Fig. 2).

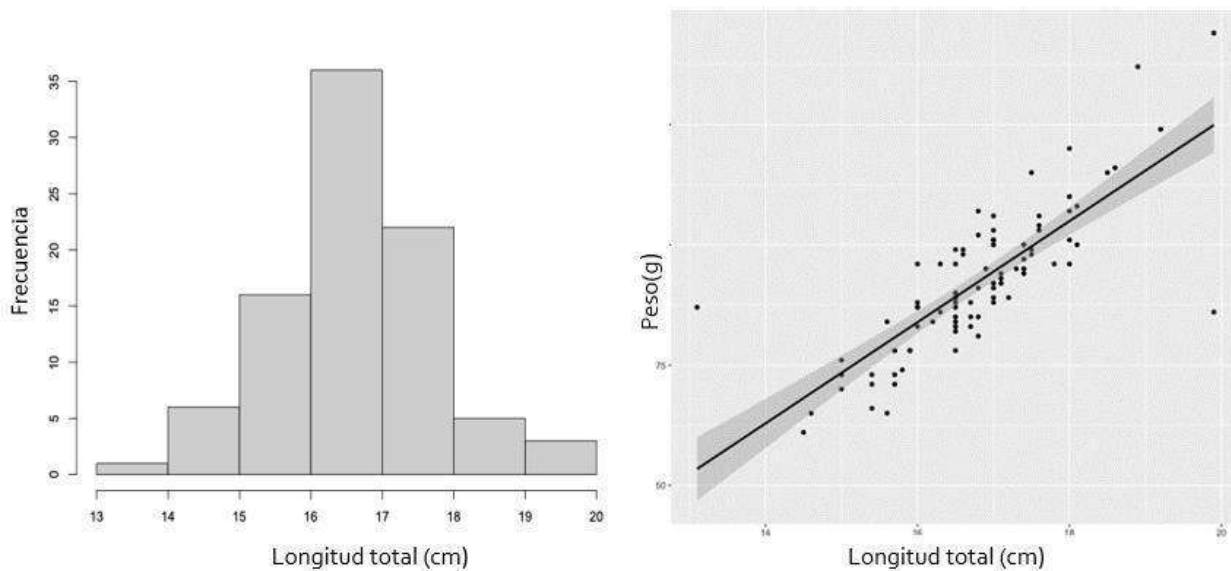


Figura 2. a) Histograma de frecuencia de las longitudes totales (cm) de los machos de la colonia reproductiva
b) Relación entre la longitud total (cm) y el peso (g) de los machos territoriales.

La gran mayoría de los machos custodios marcados y liberados (97.5%) fueron observados nuevamente en la colonia reproductiva regresando a su nido después del marcaje. Solo 3 individuos abandonaron su nido después del marcaje, y de éstos, 2 sufrieron la depredación de más del 90% de sus huevos durante el periodo de marcaje, mientras que el tercero permaneció un día en el grupo reproductivo abandonando al día siguiente.

Frecuencia de anidación y fidelidad

Para el análisis de la fidelidad de anidación, del total de machos custodios marcados (89 individuos), se consideraron aquellos que después su captura y liberación realizaron cuidado parental de su nido hasta que eclosionaron las larvas, además de que el día de su captura el nido del que eran propietarios estuviera marcado o el grupo al que pertenecían (43 machos).

El 74% de estos fueron vistos nuevamente en la colonia reproductiva y la mayoría en alguna fase de anidación (i.e. limpieza, preparación, receptividad, cuidado) utilizando en general la misma zona del grupo de anidación al que pertenecían al ser marcados, todos ellos presentaron algún nivel de coloración nupcial.

De los 31 machos marcados que re-anidaron en la colonia después de ser marcados, 17 machos (54%) fueron vistos re-anidando en un grupo y nido previamente marcado, pero solo una

ronda reproductiva; 15 machos marcados reutilizaron el mismo grupo e incluso el nido en el que fueron capturados más de 1 evento (rango 2-4), aunque no en eventos consecutivos. De los individuos que re-utilizaron su nido, 7 machos anidaron simultáneamente con al menos 1 vecino marcado con el que ya habían compartido grupo previamente y solo se pudo observar un grupo con 4 machos marcados re-anidando de manera simultánea utilizando cada uno el mismo nido que utilizó en la ocasión previa.

Adicionalmente a los machos marcados que re-anidaron, el 7% anidó por al menos 2 eventos consecutivos más en el mismo nido (mínimo 3, máximo 4). Todos estos machos tenían tallas corporales medianas o grandes, presentaron el máximo nivel de coloración nupcial y estaban dentro de los machos que iniciaron los grupos. De los machos marcados que re-anidaron, todos anidaron en la zona del mismo grupo en el que fueron capturados y marcados, estos resultados muestran una alta fidelidad y frecuencia de anidación de los machos a lo largo de la temporada reproductiva.

Patrones de conformación de los grupos reproductivos

En todos los grupos reproductivos observados, se encontraron machos de las 2 categorías mayores de tamaño (i.e. mediana y grande) y mientras algunos individuos de talla pequeña estuvieron presentes en la mayoría de los grupos. Lo que sugiere que los machos de un grupo reproductivo no se agrupan por similitud de tallas de longitud o peso. Aunque, al considerar el orden de arribo al grupo, los machos que se establecieron primero en cada grupo reproductivo correspondieron a individuos de las tallas mayores (16.5 a 19.9 cm), mientras los últimos machos en establecerse pertenecieron siempre en la talla más pequeña (13 a 16.4 cm). Respecto a la coloración nupcial, las observaciones de los grupos mostraron que todos los machos que anidaron en un grupo adquirieron un algún nivel de coloración nupcial. El análisis de varianza para comparar si las categorías de coloración de los machos estaban relacionadas con el tamaño, mostró que, en el caso de los machos marcados, las máximas categorías de coloración (niveles 3 y 4) los presentaron los machos significativamente más grandes ($F = 8.96$, $g.l. = 3$, $p = 0.0036$, Fig. 4). Tampoco hubo un patrón de empate fenotípico por color asociado a la conformación de los grupos (i.e. similitud en nivel de coloración entre machos), la mayoría de los machos custodios presentan niveles de coloración altos (i.e. 3 y 4).

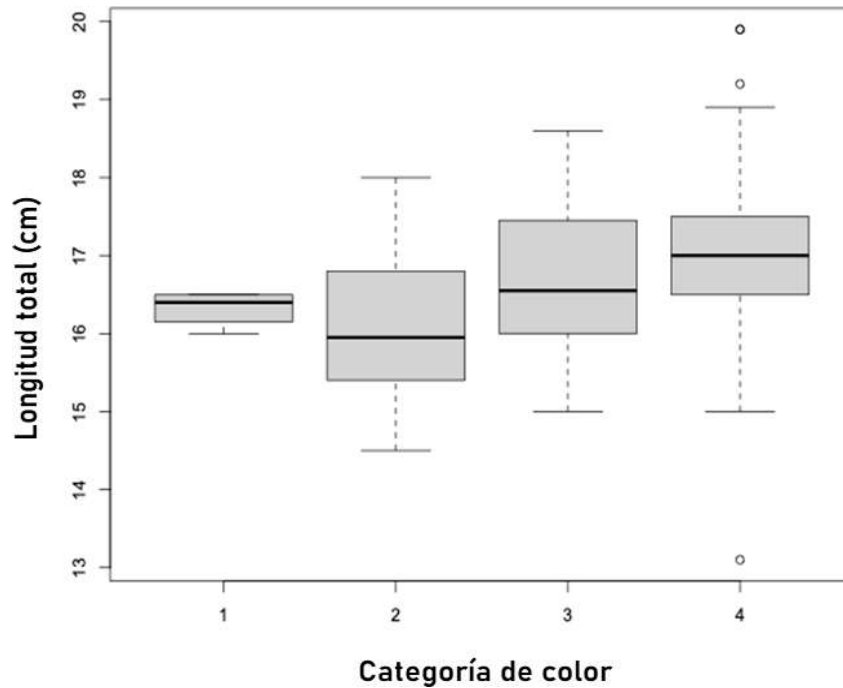


Figura 4. Relación entre los niveles de coloración y el tamaño de los machos custodios

Los datos muestran que las hembras también presentan coloración nupcial dimórfica, la cual sólo adquieren cuando ingresan al territorio de un macho y la mantienen durante toda la oviposición. Sin embargo, las hembras adquieren coloraciones nupciales menos saturadas y no presentan iridiscencia en las escamas, sobre todo en las escamas de la línea media, y tampoco en la base de la aleta dorsal, ambos rasgos que si se observan en los machos.

Las observaciones conductuales también permitieron registrar machos realizando conductas similares al “sneaking” observado previamente en *A. troschelii* (Lott, 1995) y en *A. abdominalis* (Tyler, 1992). Se observaron 18 casos en 18 grupos diferentes de machos, estos machos “sneaker” o “tramposos”, son machos más pequeños que los machos custodios que se aproximan a 30-50 cm de los nidos en los que están ocurriendo apareamientos e intentan ingresar a los territorios de los machos custodios durante el apareamiento y oviposición de las hembras.

Si el macho tramposo logra ingresar al nido, arrastra su papila genital sobre el parche de huevos recién ovipositados por la hembra para tratar de robar paternidad del macho custodio, el cuál al percatarse de la presencia del macho tramposo lo ahuyenta fuera del nido y regresa presionar su papila genital en la zona “robada” del parche de huevos por el macho tramposo. Esto lo hace de manera similar a como lo hace durante el apareamiento, pero con una mayor intensidad. Todos los machos tramposos, presentaron un cambio de coloración nupcial similar a la de las hembras, lo que

podría permitirles mimetizar hembras e incrementar su probabilidad de robo de paternidad de los machos custodios.

Evolución de los sistemas de apareamiento en la familia Pomacentridae

Se seleccionaron las tasas de transición distinta para graficar los mapas de caracteres al ser el modelo de mejor ajuste para los datos. La reconstrucción de los estados ancestrales de los sistemas de apareamiento en la filogenia de la familia pomacentridae sugiere que la poliginia, territorialidad y el cuidado uni-parental (i.e. paterno) son rasgos conductuales ancestrales, así como la aparición de la oviposición de huevos demersales (Cuadro y flecha rosado, figura 6). También se pudo observar en la filogenia que la monogamia es un carácter derivado, que ha aparecido 3 veces en la evolución de la familia Pomacentridae y en todos los casos el cuidado biparental y la defensa territorial conjunta de machos y hembras (Figura 6).

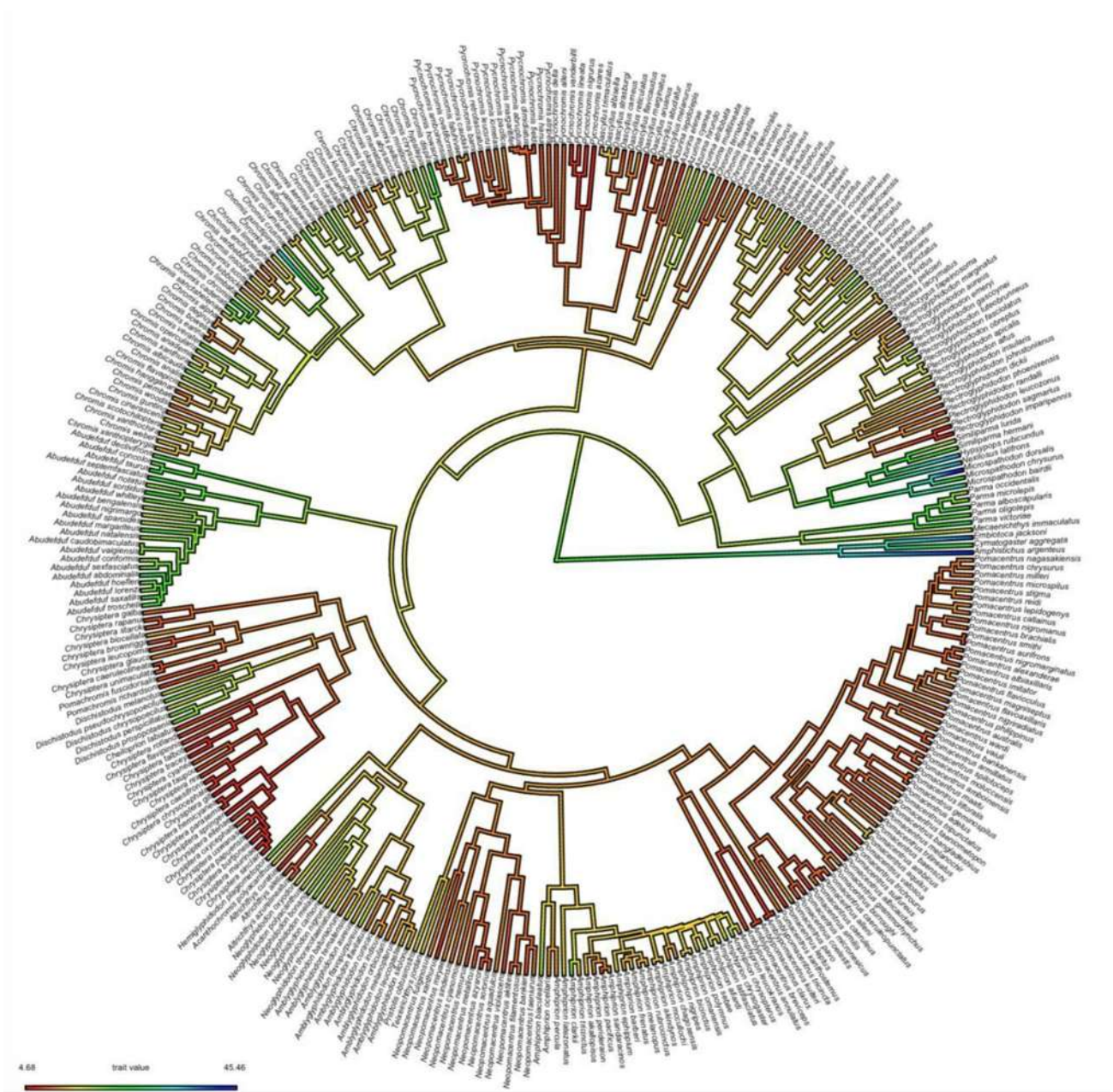


Figura 5. Reconstrucción de estados ancestrales sobre el tamaño corporal (largo total) de las especies de la familia Pomacentridae, calculando como intervalo de color de 4.68 cm (rojo) a 45.46cm (azul).

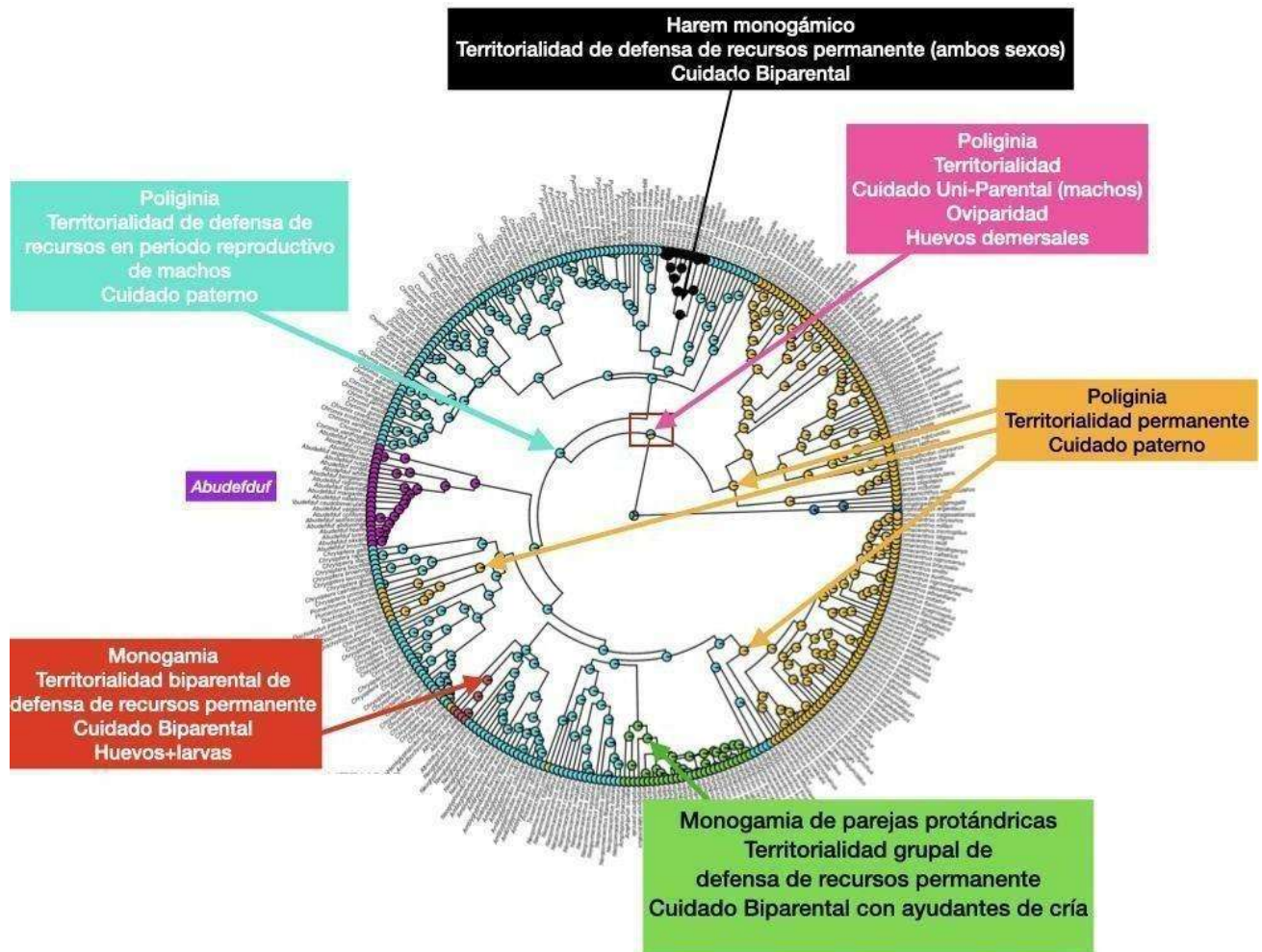


Figura 6. Reconstrucción de estados ancestrales de los sistemas de apareamiento en la familia Pomacentridae. Los cuadros de colores y flechas representan los posibles puntos de aparición de los diferentes sistemas de apareamiento. En morado se destaca la posición del género *Abudedefduf* en la filogenia.

DISCUSIÓN

Los machos de *A. troschelii* establecen colonias reproductivas durante periodos prolongados del año (abril a octubre). Si bien trabajos previos en esta colonia reproductiva, muestran que sitios de anidación han permanecido activos y constantes por más de 5 años (Pérez-Hernández, 2018; Guillen-Parra et al., 2020). Los datos de esta investigación sugieren por primera vez una alta fidelidad de los machos tanto a su grupo reproductivo, como a su territorio individual de anidación. La fidelidad a sitios se había reportado previamente en *A. troschelii* (Foster, 1987; Lott, 1994) y en otras especies del género como en *Abudefduf sordidus* (Lobel et al., 2019) sin embargo, los individuos habían sido marcados solo en el caso del estudio de Lott (1994) y en los otros casos su identidad fue estimada de manera indirecta por el porcentaje de paternidad de los huevos en el nido. De igual manera, la fidelidad a las áreas de anidación también se ha sugerido para otras especies de la familia en los géneros *Microspathodon*, *Stegastes*, *Dascyllus* y *Chromis* (González-Mendoza, 2021).

La colonia reproductiva presentó nidos activos todo el periodo de estudio (más de 30 días consecutivos) lo que sugiere que este patrón puede mantenerse durante todo el periodo reproductivo completo (i.e. del mes abril a octubre). Los eventos reproductivos de los grupos son consecutivos, por lo que siempre hay un grupo reproductivo activo en la colonia, por lo cual la reproducción no mostró tener ninguna relación con los periodos lunares, esto es contrario a lo reportado en otras colonias reproductivas de la misma especie (Foster, 1987). Sin embargo, coincide con los resultados de Lott (1994), al observar una colonia reproductiva en El Mar de Cortés, y con lo sugerido por algunos autores observaron que en algunas colonias no podía realizarse una asociación de los periodos lunares con la sincronía reproductiva (Foster, 1989; Pérez-Hernández, 2018). Este mismo patrón ocurre en algunas especies del género como en *A. abdominalis* (Tyler, 1992).

La coloración nupcial dimórfica y la coloración nupcial de las hembras no había sido reportada para ninguna especie del género, y se había reportado en pocas especies de pomacéntridos con territorialidad estacional. En algunas especies del género *Chromis* se registra iridiscencia en la aleta dorsal por parte de uno de los sexos mientras el otro no presenta esta coloración (Thresher, 1984). Esto sugiere que la coloración nupcial es un elemento importante en los patrones de elección de pareja e identificación de sexos.

La relación entre los máximos niveles de coloración presente en los machos de mayor talla,

podría sugerir que la coloración es un indicador de la condición de los machos. Esto podría además sustentarse porque los machos que consiguieron re-anidaciones consecutivas fueron todos machos con el máximo nivel de coloración y de las mayores tallas. Por otra parte, la ausencia de patrón de empate fenotípico por color asociado a la conformación de los grupos puede deberse a que la mayoría de los machos custodios presentaron las categorías de coloración más altas. Es importante considerar que los machos que iniciaron los grupos en todos los casos observados presentaron categorías de coloración altas, así como los machos que llegaron posteriormente cuando algunos machos ya habían recibido puestas de huevos.

La presencia de un sustrato continuo de anidación disponible en la zona de estudio y los patrones de fidelidad de anidación mencionados anteriormente, sugieren que la elección de los sitios de establecimiento de grupos no es aleatoria, sino que implica cierto nivel de aprendizaje y memoria espacial en los machos. El aprendizaje y memoria espacial se ha demostrado en otros grupos como aves y mamíferos en los que se sugiere que representa una ventaja reproductiva. La fidelidad al sitio de anidación permite que los individuos tengan una mayor familiaridad con la zona, mejoren su conocimiento de la distribución de los recursos y de los retos (e.g. niveles de depredación) presentes en la zona, y son seleccionados por las hembras (Branch et al., 2019). Además, si las hembras son capaces de recordar los grupos con los que su progenie ha tenido un mayor éxito de sobrevivencia, ahorrarían tiempo y energía en la búsqueda de apareamientos si la distribución espacio temporal de los grupos fuera constante y predecible.

En el caso de algunas especies de peces se ha encontrado relación entre las capacidades de aprendizaje espacial y el tamaño del cerebro (Kotrschal et al., 2015), por lo que se podría esperar que los machos en *A. troschelii* mejoren con la edad sus capacidades de fidelidad a los sitios de anidación. Aunque en este trabajo no se estimó la edad de los machos grupales, en *A. troschelii* existe una relación positiva entre tamaño y edad en los machos (Lott, 1994).

Los grupos reproductivos de machos observados en el periodo de estudio fueron más numerosos de lo que se había descrito previamente en esta misma colonia, anteriormente en otro estudio el grupo más grande fue de 6 individuos (Solís-Mendoza, et al., 2023). Es posible que esto se deba a que ese estudio fue desarrollado al final de la fase reproductiva de esta colonia en los meses de septiembre y octubre. Los grupos más numerosos coinciden con lo descrito en *Abudefduf abdominalis* con los grupos más grandes integrados por más de 15 individuos.

Las interacciones sociales continuas que presentan los machos con los miembros de su grupo,

al menos durante una temporada reproductiva, sugiere la existencia de lazos sociales estables y un posible reconocimiento de los vecinos que conforman el grupo. Lo anterior, asociado a la gran ventaja reproductiva de la anidación en grupos (Solís-Mendoza et al., 2023), podría sugerir la evolución de los rasgos como la fidelidad al grupo, la coordinación de los eventos de anidación, el reconocimiento de vecinos entre otros que están involucrados en el sistema de apareamiento grupal este determinado por presiones de selección social (West-Eberhard, 1983).

La interacción reproductiva que muestra esta especie es similar en el caso de otros vertebrados con alta fidelidad de anidación y con cuidado parental de la progenie (i.e. cálaos, guacamayas), que involucra la adquisición de información social directa o indirecta de los otros individuos (e.g. miembros del grupo, hembras y competidores) y algún nivel de aprendizaje social (i.e. recuperación de información social de otros individuos), lo que sugiere la posible ocurrencia de aspectos de cognición social (Fuss, 2021). Algunas revisiones recientes, muestran que el desarrollo de capacidades cognitivas, en conjunto con los roles sexuales, estatus social y sistema de apareamiento pueden determinar la evolución de los patrones de elección de pareja (Ryan, 2021).

La importancia determinar si la elección y la fidelidad hacia los sitios de anidación en grupo están determinadas por alguna ventaja reproductiva del sitio (e.g. mejor dispersión de las larvas, mayor flujo en las corrientes marinas), que podrían ser parte de los patrones de elección de sitios de oviposición por parte de las hembras o si son una estrategia de optimización de los costos de cuidado parental que realizan los machos a través de una reducción en el costo de anidación ya que las rocas que fueron utilizadas previamente no se cubren de algas en la semana que quedan vacíos y por lo tanto la preparación del nido sería menos costosa que limpiar un sitio nuevo. Considerando que los individuos del género *Abudefduf* pueden vivir más de 20 años, además de que se ha reportado en otras especies del género que los machos pueden permanecer en las colonias reproductivas hasta 5 años (Tyler, 1992), sería interesante evaluar la fidelidad inter-anual en la conformación de los grupos reproductivos, así como las estrategias de reconocimiento de individuos o patrones de parentesco que expliquen la conformación de los grupos reproductivos al interior de las colonias reproductivas.

El resultado del análisis filogenético comparativo muestra que los rasgos fenotípicos como tamaño no muestran señal filogenética, por lo que la variación en la talla de las especies podría estar asociado a factores ambientales como la temperatura, tipo de alimentación, pero también por el sistema de apareamiento. El mapeo de sistemas de apareamiento, sugiere que la SA de poliginia

de defensa de recursos apareció temprano en la historia evolutiva de la familia (hace más de 25 millones de años) y que la defensa territorial temporal (i.e. durante el periodo reproductivo) parece ser clave para explicar la gran diversidad observada en Pomacentridae. También sugiere que los SA monógamos (e.g. monogamia y harem) parecen estar asociados a la evolución del cuidado biparental.

El clado Glyphisodontinae (género *Abudefduf*) es monofilético, en el que todas las especies comparten la presencia de un SA poligínico-poliándrico con defensa de recursos temporal por parte de los machos y cuidado paterno exclusivo de la progenie en. Sin embargo, para este género se reporta que en la mayoría de las especies los machos anidan en solitario (e.g. *A. saxatilis*, *A. taurus*), con pocos reportes de especies que anidan en colonias reproductivas y con la presencia de grupos reproductivos. La ocurrencia de ambos sistemas de apareamiento (i.e. anidación en solitario y anidación en colonias reproductivas), observada aún entre especies hermanas, representa una oportunidad para estudiar los rasgos que determinan la evolución de ambos sistemas de apareamiento (e.g. ecológicos, conductuales y fisiológicos).

LITERATURA CITADA

- Aguilar-Medrano, R. y P.H. Barber. 2015. **Ecomorphological diversification in reef fish on the genus *Abudefduf* (Perciformes, Pomacentridae).** *Zoomorphology*, 135,103-114.
- Akaike, H. 1973. **Maximum likelihood identification of Gaussian autoregressive moving average models.** *Biometrika*, 60(2), 255-265.
- Ayala-Aguilar, J.A. 2012. **Elementos de dinámica poblacional para el manejo de peces damisela del Golfo de California, México.** Tesis de Licenciatura de la Universidad Autónoma de Baja California Sur, México.
- Beehler, B. M. y M. S. Foster. 1988. **Hotshots, hotspots, and female preference in the organization of lek mating systems.** *American Naturalist*. 131:203–219.
- Bradbury, J.W. y R. M. Gibson. 1983. **Leks and mate choice.** En Bateson (Ed.) **Mate choice**. 109-138 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Branch, C. L., Pitera, A. M., Kozlovsky, D. Y., Bridge, E. S. y V.V. Pravosudov. 2019. **Smart is the new sexy: female mountain chickadees increase reproductive investment when mated to males with better spatial cognition.** *Ecology Letters*, 22(6), 897-903.
- Boyko, A. R., R. M. Gibson y J. R. Lucas. 2004. **How predation risk affects the temporal dynamics of avian leks: greater sage grouse versus golden eagles.** *The American Naturalist*, 163(1), 154-165.
- Cummings, W. C. 1968. **Reproductive habits of the sergeant major, *Abudefduf saxatilis*, (Pisces, Pomacentridae) with comparative note's in four other damselfishes in the Bahama Islands.** Tesis Doctoral, Universidad de Miami.
- Danley, P. D. y T. D. Kocher. 2001. **Speciation in rapidly diverging systems: lessons from Lake Malawi.** *Molecular Ecology*, 10(5) 1075-1086.
- Fishelson, L. 1970. **Behaviour and ecology of a population of *Abudefduf saxatilis* (Pomacentridae, Teleostei) at Eilat (Red Sea).** *Animal Behaviour* 18, 225-237.
- Foster, S. A. 1987. **Diel and lunar patterns of reproduction in the Caribbean and Pacific sergeant major damselfishes *Abudefduf saxatilis* and *A. troschellii*.** *Marine Biology* 95, 333-343.
- Foster, S. A. 1989. **The implications of divergence in spatial nesting patterns in the geminate Caribbean and Pacific sergeant major damselfishes.** *Animal behaviour*, 37, 465-476.
- Fuss, T. 2021. **Mate Choice, Sex Roles and Sexual Cognition in Vertebrates: Mate Choice Turns Cognition or Cognition Turns Mate Choice?** *Frontiers in Ecology and Evolution* 9. 749495 <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.749495>.
- González-Mendoza, T. 2021. **Comportamiento reproductivo de peces territoriales (Teleostei: Pomacentridae) en la Bahía la Entrega, Pacífico sur Mexicano.** Tesis de Maestría. Universidad del Mar. Oaxaca, México.
- Guillen-Parra, M. A., L. Mendoza-Cuenca, V. Rocha-Ramírez, C.L. Pérez-Hernández y O. Chassin- Noria. 2020. **Temporal variation in reproductive success and the effects of differential parental care on the progeny of fish with demersal eggs.** *Latin american journal of aquatic research*, 48(3), 514-517.
- Gross, M. R. y A. M. MacMillan. 1981. **Predation and the evolution of colonial nesting in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*).** *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8, 163- 174.
- Hamilton, W. D. 1963. **The evolution of altruistic behavior.** *The American Naturalist*, 97(896), 354-356.

- Jennings, M. J. y D.P. Philipp. 1992. **Reproductive investment and somatic growth rates in longear sunfish.** *Environmental Biology of Fishes* 35, 257–271.
- Jones, G. P., S. Planes y S.R. Thorrold. 2005. **Coral reef fish larvae settle close to home.** *Current biology*, 15(14), 1314-1318.
- Kotrschal, A., M. Corral-Lopez, N. Amcoff, N. Kolm. 2015. **A larger brain confers a benefit in a spatial mate search learning task in male guppies.** *Behavioral Ecology*. (2):527-532. doi: 10.1093/beheco/aru227.
- Lobel, K. L., D. M. Drown, P. H. Barber y P.S. Lobel. 2019. **A genetic assessment of parentage in the blackspot sergeant damselfish, *Abudefduf sordidus* (Pisces: Pomacentridae).** *Fishes* 4(4), 53.
- Lorenz, K. 1998. **Sobre la agresión: el pretendido mal.** Editorial Siglo XXI.
- Lott, J. L. 1994. **The dynamics of reproductive behavior in a population of Panamic sergeant majors, *Abudefduf troschelii* (Pomacentridae), from the Sea of Cortez.** Tesis de Doctorado. University of California, Los Angeles. USA.
- McCord, C. L., C. M. Nash, W. J. Cooper y M. W. Westneat. 2021. **Phylogeny of the damselfishes (Pomacentridae) and patterns of asymmetrical diversification in body size and feeding ecology.** *PLoS One*, 16(10), e0258889.
- Myrberg Jr, A. A., B. D. Brahy y A.R. Emery. 1967. **Field observations on reproduction of the damselfish, *Chromis multilineata* (Pomacentridae), with additional notes on general behavior.** *Copeia*, 819-827.
- Pérez-Hernández, C.L. 2018. **Efecto del cuidado parental en el éxito reproductivo de los machos de *Abudefduf troschelii*.** Tesis de Maestría, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. México.
- Rasa, O. A. E. 1969. **Territoriality and the establishment of dominance by means of visual cues in *Pomacentrus jenkinsi* (Pisces: Pomacentridae).** *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 26(7), 825-845.
- Reebs, S. G. y P.W. Colgan. 1991. **Nocturnal care of eggs and circadian rhythms of fanning activity in two normally diurnal cichlid fishes, *Cichlasoma nigrofasciatum* and *Herotilapia multispinosa*.** *Animal Behaviour*, 41(2), 303-311.
- Revell, L. J. 2012. **phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things).** *Methods in ecology and evolution*. (2), 217-223.
- Ross, R. M. 1978. **Reproductive behavior of the anemonefish *Amphiprion melanopus* on Guam.** *Copeia* 103-107.
- Ryan, M. J. 2021. **Darwin, sexual selection, and the brain.** *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(8), e2008194118.
- Shorey, L., S. Piernney, J. Stone y J. Höglund. 2000. **Fine scale genetic structuring on *Manacus manacus leks*.** *Nature*. 408:352–353.
- Shuster, S. M. y M. J. Wade. 2003. **Mating systems and strategies.** Princeton University Press.
- Solís-Mendoza, M., O. Chassin-Noria, C. L. P. Hernández y L. Mendoza-Cuenca. 2023. **Reproductive benefits and reduced investment in parental care behavior associated with reproductive groups of males in *Abudefduf troschelii*.** *PeerJ*, 11, e15804.
- Taborsky, M. y R. F. Oliveira. 2018. **Alternative Reproductive Tactics: An Integrative Approach.** Cambridge University Press (ed). New York, USA.
- Takahashi, D. y M. Kohda. 2004. **Courtship in fast water currents by a male stream goby (*Rhinogobius brunneus*) communicates the parental quality honestly.** *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55, 431-438.

- Tallamy, D. 2001. **Evolution of exclusive parental care in arthropods.** *Annual review of Entomology*, 46, 139-165.
- Tang, K.L., M. L. Stiassny, R. L. Mayden y R. DeSalle. 2021. **Systematics of damselfishes.** *Ichthyology & Herpetology*, 109, 258-318.
- Thresher, R.E. 1984. **Reproduction in Reef Fishes.** T.F.H. Publications, Neptune City.
- Tyler III, W. A. 1992. **The spatial and temporal dynamics of colonial nesting in the maomao, *Abudefduf abdominalis* (family: Pomacentridae).** Tesis de Doctorado. University of Hawaii at Manoa.
- Tyler III, W. A. 1995. **The adaptive significance of colonial nesting in a coral-reef fish.** *Animal Behaviour*, 49(4), 949-966.
- West-Eberhard, M. J. 2003. **Developmental plasticity and evolution.** Oxford University Press. USA.
- Wulschuner-Montes, C. 2018. **Patrón de desove de *Abudefduf troschelii* en La Paz, Baja California, Sur: Un análisis de microsatelites.** Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México.
- Young, K. A., M. J. Genner, D.A. Joyce y M.P. Haesler. 2009. **Hotshots, hot spots, and female preference: exploring lek formation models with a bower-building cichlid fish.** *Behavioral Ecology*, 20(3), 609-615.

CAPÍTULO II

Publicado en PeerJ

Solís-Mendoza, M., O. Chassin-Noria, C.L. Pérez Hernández y L. Mendoza-Cuenca. 2023. Reproductive benefits and reduced investment in parental care behavior associated with reproductive groups of males in *Abudefduf troschelii*. PeerJ 11:e15804 <http://doi.org/10.7717/peerj.15804>



Reproductive benefits and reduced investment in parental care behavior associated with reproductive groups of males in *Abudefduf troschelii*

Mariana Solís-Mendoza¹, Omar Chassin-Noria¹, Carlos Levi Pérez Hernández² and Luis Mendoza-Cuenca²

¹ Facultad de Biología/Centro Multidisciplinario de Estudios en Biotecnología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, Mexico

² Laboratorio de Ecología de la Conducta/Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, Mexico

ABSTRACT

Fishes of the family Pomacentridae present a wide diversity of mating systems, ranging from polygyny to promiscuity and from individual territorial defense to the establishment of reproductive colonies of males. The damselfish species *Abudefduf troschelii* has a reproductive colony mating system, in which males temporarily aggregate in reproductive areas to court and attract females. Males defend an individual territory where they receive eggs and perform paternal care behaviors for their offspring. The present study evaluated the advantages of the colonial mating system in *A. troschelii*. During an entire reproductive period, in a breeding colony within a rocky reef, we located, marked, geo-referenced, and measured the distances between the territories of all males. We quantified the variance among males in their patterns of paternal care investment, eggs acquired, hatching success, reproductive success, body size, and changes in body coloration. We found that males spatially distributed their nests in groups or independently (*i.e.*, solitary nests). Nesting groups are formed by larger males that show intense nuptial coloration during the entire receptivity period. They are located centrally to the colony and consist of three to six males whose territories overlap. In contrast, small solitary males that fail to acquire or maintain nuptial coloration during the receptivity period establish their nests peripherally to the colony, away from the territories of other males. Our results highlight that the reproductive benefits of colonial nesting are unequal for males, as the spatial distribution of nests within the colony determines the reproductive success of males. Group nesting confers the highest reproductive benefits to males regarding eggs obtained, hatching success, and relative fitness and also enables males to reduce their parental investment in brood care behaviors. The preference of females for oviposition could be associated with greater intrasexual competitiveness, defense ability, body condition, or experience of group-nesting males located at the center of the colony or because their progeny will have a lower probability of predation than they would in solitary nests males.

Submitted 24 January 2023

Accepted 7 July 2023

Published 7 August 2023

Corresponding author

Luis Mendoza-Cuenca,
lfmendoza@umich.mx

Academic editor

Randeep Singh

Additional Information and
Declarations can be found on
page 18

DOI 10.7717/peerj.15804

© Copyright

2023 Solís-Mendoza et al.

Distributed under

Creative Commons CC-BY 4.0

OPEN ACCESS

Subjects Animal Behavior, Aquaculture, Fisheries and Fish Science, Ecology, Marine Biology, Zoology

Keywords Mating system, Breeding colony, Pomacentridae, Parental care, Reproductive success, *Abudefduf*, Group nesting

INTRODUCTION

The spatial and temporal distribution of potential mates in a habitat can determine factors of great importance on the fitness of individuals, including mate choice and variance in reproductive success among individuals of a population (Emlen & Oring, 1977; Shuster & Wade, 2003; DuVal, Vanderbilt & M'Gonigle, 2018). Mating systems (MS) that involve the grouping of males performing courtship displays in adjacent areas to attract females are common in nature and perhaps the best studied example of this is that of the Lek mating system, where males form groups during the mating season, in such leks they court and are visited by the females for the sole purpose of mating (Höglund & Alatalo, 1995).

The Lek mating system has been described in freshwater and marine fishes (McKaye, 1983; McKaye, Louda & Stauffer Jr, 1990; Jan, 1991; Kellogg et al., 1995; Genner et al., 2008). However, in most marine species, the males defend individual territories and receive eggs from the females within these groups and are then left with exclusive responsibility for providing parental care to the progeny. Paternal care represents an extra contribution of the males (in addition to their gametes) and comes into conflict with the definition of Lek (Höglund & Alatalo, 1995). In this context, different authors have opted instead to refer to them as “groups”, “Lek-like” MS (Thresher, 1984), “colonial nesting” (Tyler III, 1995) or “colonial breeding” (Schütz et al., 2016).

Reproductive group behavior has evolved in multiple species, frequently associated with an increased individual fitness (Krause et al., 2002). However, few studies have provided empirical data on how ecological factors (e.g., predation) or life history traits (e.g., body size) may shape the distribution of males within breeding colonies or the fitness benefits of males practicing colonial nesting (Tyler III, 1995; Young et al., 2009; Rueger et al., 2021). Some authors have empirically shown that models of lek evolution are applicable to explain colonial breeding models (Schütz et al., 2016). The possible theoretical advantages proposed for the evolution of colonial breeding include the indirect benefits of living in groups when closely related individuals live together, increasing the inclusive fitness of close relatives (Dominey, 1981; Gross & MacMillan, 1981; Tyler III, 1995). In addition, it has been suggested that females prefer to appraise males in groups (Bradbury, 1981; Fletcher & Miller, 2006). For this reason, male aggregations during the breeding seasons have the benefit of increasing mate attraction and reproductive success per capita (Gross & MacMillan, 1981; Côté & Gross, 1993; Tyler III, 1995). Within groups, females appear to prefer males with centrally located nests compared to the peripheral males, which in this context could act as a barrier against the intrusion of predators (Foster, 1989), and reduce egg loss (Gross & MacMillan, 1981; Tyler III, 1992; Tyler III, 1995). Furthermore, reproductive groups could improve females' efficiency in evaluating phenotypic traits related to males' fitness or quality of parental care, such as body size, aggressiveness, or territory size (Côté & Hunte, 1989). In some species, the females also use male coloration

as an estimator of hierarchy, aggressiveness, quality of courtship (Seehausen & van Alphen, 1998), parasitism level, quality of immune response (Møller, Christe & Lux, 1999; Clotfelter, Ardia & McGraw, 2007) their capacity to defend the progeny and the quality of the territory (Maan et al., 2004; Dijkstra, Vander Zee & Groothuis, 2008; Genner et al., 2008). Even if males use fabricated structures as extended phenotype signals, this could also be used for females to check male quality economically (Schaedelin & Taborsky, 2006; Schaedelin & Taborsky, 2010; Mitchell, Ocana & Taborsky, 2014).

The costs of colonial nesting include increased conspicuity as group size increases and, therefore, an increased probability of predation for males and their progeny (Tyler III, 1995). Moreover, the closer proximity between nests increases the likelihood of parasite transmission, intrasexual competition, reproductive interference during spawning and the risk of paternity loss (Alexander, 1974; Brown & Brown, 1986; Tyler III, 1995; Guillen-Parra et al., 2020). Because of the cost-benefit trade-off of colonial nesting behavior, selective pressures to optimize nest distances to maximize male reproductive success might be expected (Krause et al., 2002).

Reef fishes of the genus *Abudefduf* (family: Pomacentridae) engage in multiple reproductive bouts throughout the year (Fishelson, 1970; Foster, 1987; Robertson, Petersen & Brawn, 1990). In the beginning, males acquire a darker-bluish nuptial coloration (Bessa, Dias & de Souza, 2006), establish and defend a territory, prepare the nest area, court females and receive clutches of eggs from one or several mates (Tyler III, 1995; Lobel et al., 2019; Guillen-Parra et al., 2020). Males receive clutches for three days (Foster, 1987; Tyler III, 1995). Once oviposited, the eggs remain under the protection of the male until the larvae hatch (Fishelson, 1970; Foster, 1987). Paternal care lasts 6 to 11 days; it is costly since males suspend foraging (e.g., as in *A. abdominalis*, Tyler III, 1995) to remain in their territory, oxygenating and defending the eggs against possible predation (Fishelson, 1970; Foster, 1987; Foster, 1989; Pérez-Hernández, 2018). Fishes of this genus present different reproductive mating systems, including the territorial defense of solitary or group nests within breeding colonies (Foster, 1989; Tyler III, 1992; Tyler III, 1995). The number of individuals that form a group can vary, as well as the distance at which the closest male is found (Foster, 1989; Tyler III, 1995). Alternative reproductive tactics have also been described, such as the presence of sneaking males that try to fertilize the eggs under the guard of other males during oviposition (Goldschmidt, Foster & Sevenster, 1992; Dougherty et al., 2022). For *Abudefduf* species, reported percentages of paternity theft range from 5% (in 15% of nests) in *A. sordidus* (Lobel et al., 2019) to about 50% in *A. troschelii* (Guillen-Parra et al., 2020). However, in other fish groups, the success rate of parasitic males (one or more per nest) can reach up to 78% (Wirtz et al., 2014).

Abudefduf troschelii is a reef fish with diurnal habits. It moves in shoals on mid-depth water without establishing territories and feeds mainly on plankton (Foster, 1987; Aguilar-Medrano et al., 2011). At the beginning of the mating season, males separate from the conspecific school. They display a conspicuous coloration change (i.e., sexual dichromatism) from yellow darkening until reaching a bluish tone (Tyler III, 1995), which has been suggested as nuptial coloration (e.g., *A. saxatilis*, Bessa, Dias & de Souza, 2006). Breeding colonies in this species are formed by groups of males nesting simultaneously

(from 1 to over 50 males) with a very short distance to the nearest neighbor's nest (0.48 ± 0.25 m; [Foster, 1989](#)). Territorial males court females and, if they receive egg clutches, are exclusively responsible for the parental care of the immature until the pelagic larvae hatch ([Fishelson, 1970](#); [Foster, 1987](#); [Pérez-Hernández, 2018](#)). For *A. troschelii* males, the reproductive period lasts about 7–11 days and includes a brief three-day spawning period (3.67 d, SD = 1.29; [Foster, 1987](#)), during which they court females and receive egg clutches from one or more females ([Guillen-Parra et al., 2020](#)). After this period, males invest all their parental effort in guarding their territories and the progeny in them until larval hatching typically occurs four or five days after spawning ([Fishelson, 1970](#); [Foster, 1987](#)).

In this context, this work aims to evaluate the benefits of colonial nesting and the traits contributing to its evolution in damselfishes. Therefore, we studied nesting and parental care patterns in a male breeding colony of the damselfish *Abudefduf troschelii* to evaluate: (1) whether the spatial distribution of nests is random or shows aggregation patterns within the colony; (2) the effect of phenotypic characteristics of males on the spatial distribution patterns of their nests within the colony; (3) if male nesting decisions determine the reproductive benefits (e.g., reproductive success, parental investment) associated with colonial breeding.

MATERIALS & METHODS

Study site

The study was conducted between September 19th and October 4th, 2016, in an *A. troschelii* breeding colony located in a homogeneous and continuous rocky reef in the Bay of La Paz, Baja California Sur, Mexico ($24^{\circ}9'22.32''\text{N}$, $110^{\circ}19'28.00''\text{W}$), at a water depth of between 1 and 5 m. We monitored the area daily starting 5 days before the full moon (i.e., non-nesting period, [Tyler III, 1995](#)) and until males began nest preparation behavior (September 25–26). All of the initiated territories (i.e., areas of the reef cleaned by a male) were marked with a numbered rock, geo-referenced and the inter-nest euclidean distances were measured with a 100 m measuring tape to determine the male spatial nesting patterns and generate a detailed map with the spatial distribution of all nests in the colony ([Fig. 1](#)). The distribution of the territories was used to determine whether the males of *A. troschelii* in this population establish group territories or conduct solitary nesting (see [Foster, 1989](#); [Tyler III, 1995](#)): (1) Nesting groups are formed by the territories of three or more individuals that simultaneously initiate nest preparation and egg reception. The maximum distance to the center of the nearest neighbor's nest is less than 1 m (see [Foster, 1989](#); [Tyler III, 1995](#), and the areas defended by males overlapped (see below for the male's maximum attack distance definition). (2) Solitary nesting is performed by males who initiate a nest at a distance larger than 2.5 m to the center of the nearest neighbor's nest. Therefore their defended areas do not overlap with those of other males in the breeding colony.

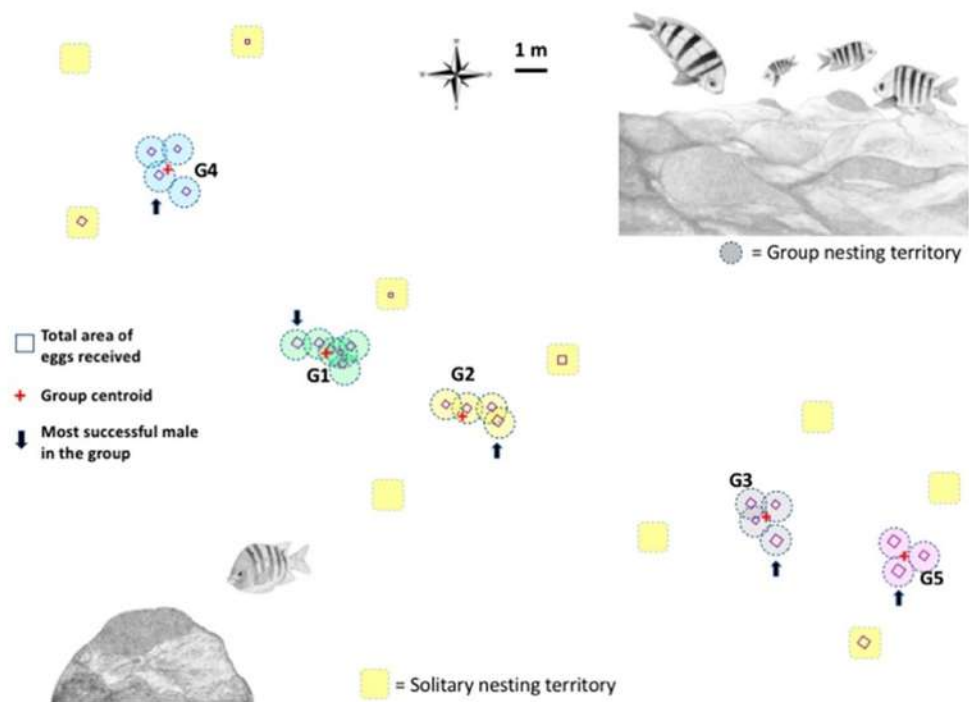


Figure 1 Map of the breeding colony of *Abudedefduf troschelii*. The geo-referenced scaled location of male nests with a group and solitary nesting is shown. The total number of eggs each male receives is shown as squares to scale. We use the average size of all the territories in the population (0.95 m) to illustrate the size of the territory on the map.

Full-size [DOI: 10.7717/peerj.15804/fig-1](https://doi.org/10.7717/peerj.15804/fig-1)

Observations of reproductive behavior

All territories were monitored using daily 15-minute video recordings made over the entire reproductive period (*i.e.*, from spawning until larval hatching 4–5 days). These recordings were made with waterproof cameras (GoPro Hero 4 Silver), located 50 cm from the center of each territory, to avoid agonistic behavior of the male towards the camera and a loss of detail in the recording associated with the water depth and focus of the cameras. Each video featured a size reference placed within the frame to estimate the male's size and territory (see below). The daily order of video recording was randomized between 9:00 and 14:00 hrs. We used these videos to quantify the time spent on parental care behaviors and the reproductive success of each individual. The videos of each male (*i.e.*, one per nesting day) were viewed second by second to quantify the time (in minutes) spent by each male on the different parental care behaviors. As an estimator of the investment in parental care performed by males, we used the time (in minutes) allocated by each male to the main parental care behaviors previously reported at the study site by [Pérez-Hernández \(2018\)](#), both per nesting day and per entire nesting period (sum of seconds allocated daily). We also estimated the proportion (*i.e.*, percentage) of the total time allocated by each male to these behaviors. Blinded methods were used when all parental care behaviors were quantified from all video recordings to minimize observer bias (the observers knew neither

the individual identity, the order of the videos, nor the strategy of each male). The patterns into which we organized the parental care behavior were the following:

Chasing: The male chases away an intruder that enters his territory.

Oxygenation of eggs: Propulsion of water towards the eggs by fanning the pectoral fins or propelling water using the mouth.

Guarding: The male is located over the nest (at an approximate distance of no more than 20 cm) while regularly changing body orientation to cover a 360° field of view and toward the clutches and the surface.

The time the male leaves the nest area was recorded (*i.e.*, beyond the video frame), with no association to any parental care behavior (*e.g.*, chasing). Therefore, we label this time as absence since we have no direct evidence of males' behavior (*e.g.*, foraging, courtship) when they are absent from the nest.

To estimate male size from the videos, we took several photographs of the complete individual besides the size reference. From these images, we measured each male's total length (TL: the distance from the mouth to the tip of the longest lobule of the caudal fin). For all videos, we measured the distance from the nest's center to the maximum point at which the male chased an intruder and used it as the male's maximum attack distance (MDA) radius. If the male left the video frame during a chase, the distance from the nest's center to the last observable point in the video frame (*i.e.*, 98 cm) was considered the MDA radius. The MDA diameter was used to estimate the territory size for each male. Finally, in all videos, we recorded whether the male presented nuptial coloration.

In order to estimate the number of eggs received by each male, daily photographs were taken twice a day (9:00 and 16:00 hrs) from the day the males received their first egg clutch until the hatching of all larvae. The camera (Olympus TG-5 camera) was positioned parallel 30 cm from the egg clutch (*i.e.*, nest), and a size scale was placed next to the eggs for size reference. If the male nest consisted of egg clutches located on separate rocks (*i.e.*, sections), a photograph was taken in each section. The program ImageJ ver. 1.53. was used to estimate the area occupied by eggs, and daily variations in this value were recorded (Guillen-Parra *et al.*, 2020). We also employed *in situ* macro-photography of a one cm² area (with an Olympus TG-5 camera), to quantify twice a day (9:00 and 16:00 hrs) the number of eggs per cm² in each nest. We take one macro-photograph at the center of the egg clutch and two more at 10 cm from (in each section of the nest). These macro-photographs allowed us to make an estimate of egg density per cm² and a rough estimate of the number of eggs received by the male (total area of egg clutch × egg density). In addition, macro-photographs at the center of the nest allowed us to document egg development time; from spawning to hatching (Fig. 2), which confirmed that larvae hatch on the 4th or 5th day after egg oviposition (at night). Following Foster (1989), we considered the hatching success of each male as the total area of the egg clutch present in the last photograph of the afternoon of the fourth and fifth nesting day that is no longer present in the first photograph of the following morning (penultimate and last nesting day).

To evaluate the effect of the reproductive strategies on the male's reproductive success, we used three independent fitness estimators: (1) total area of eggs received; (2) hatching

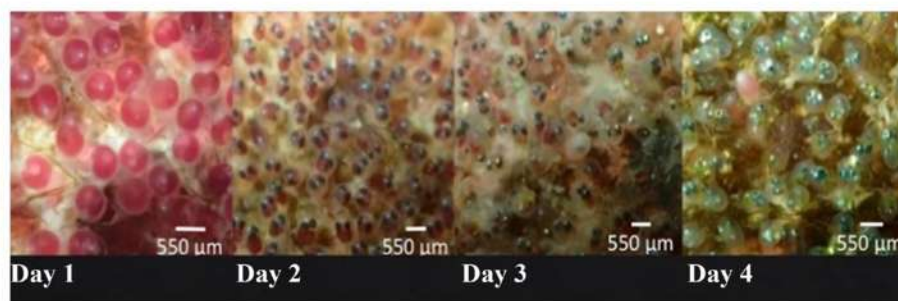


Figure 2 Images of the development of *A. troschelii* eggs per day. From the day of oviposition (day 1) to the day of hatching (days 4–5).

Full-size [DOI: 10.7717/peerj.15804/fig-2](https://doi.org/10.7717/peerj.15804/fig-2)

success, the proportion of the total area of eggs received from which larvae hatched (area with hatched eggs/total area of received eggs); (3) relative hatching success (total area of eggs hatched from each male/mean area of eggs hatched from the total males of the population) (Gillespie, 2004).

This study was carried out in strict accordance with the recommendations of the “Regulation of the Institutional Ethics Committee” of the Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

Data analysis

The nests of all males in the breeding colony were spatially mapped in a two-dimensional space (x – y coordinates point pattern) in order to determine whether, within the breeding colony, males distribute their nests in a continuous (*i.e.*, complete spatial randomness, CSR) or clustered manner. We performed a Ripley’s K function, using the Monte Carlo method and 1,000 simulated CSR, and corrected for any border effect in the spatstat package in R software.

In order to obtain a more detailed description of the contribution of male quality, parental care and the reproductive strategy on the reproductive success of the males, and to compare the effect in terms of reproductive success of the nesting strategies practiced by the males of *A. troschelii* in the study population, three independent generalized linear mixed models (GLMM) were generated using the identity of the groups as a random variable and a Normal distribution of errors. These models used the following estimators of fitness as response variables: generalized linear mixed model of the total area occupied by eggs (GLMM_{TA}), generalized linear mixed model of hatching success (GLMM_{HS}) and generalized linear mixed model of relative hatching success (GLMM_{RHS}). Reproductive strategy (*i.e.*, grouped males or solitary nesting), investment in behaviors of parental care (*i.e.*, time assigned to each of the behaviors of parental care), absence of the nest and male size were used as independent variables. Because all three response variables contain zero values, GLMMs were performed in R software using the glmmTMB function of the glmmTMB package (Brooks *et al.*, 2017), which allows the modeling of zero-inflated continuous data. In addition, for the data analysis, the total time of nesting by the males

was divided into two periods: (1) receptivity period (from the day males concluded nest cleaning and received their first eggs, until the last day on which they performed courtship behavior and received clutches of eggs); and (2) hatching period (from the day after the end of receptivity to eclosion of the last larvae). In the case of GLMM_{TA}, only the receptivity period was used for the investment of parental care behaviors, since these could influence mate selection and oviposition preference on the part of the females. Non-significant explanatory variables in each full model were backward eliminated to simplify the model.

We compare male size, durations, and frequencies of behavioral patterns of parental care and absence of the nest between group nesting and solitary nesting males of *A. troschelii* performing a series of generalized linear mixed models (GLMM) using the identity of the groups as a random variable. We use a normal distribution for the male size response variable and a Poisson distribution of errors for all behavioral response variables. The analyses were performed in R software.

Due to conspicuous egg coloration in *A. troschelii*, females could visually quantify the total number of eggs in the nest of each male and prefer nests with more eggs. Bias in female oviposition preferences for traits such as the presence, size, and color of egg clutches has been previously reported in teleost fish species with exclusive paternal care, including *A. sexfasciatus* and *A. luridus* (Afonso & Santos, 2005; Goldberg et al., 2020). We evaluated whether females thus biased their oviposition preferences across receptivity days. We performed a linear mixed-effects model (GLMM_{EP}) using the total number of eggs in each nest per day as the response variable (during the 3 days of receptivity); as fixed effects, we considered the nesting day, the number of eggs gained and the interaction day*eggs gained, and as random effects the intercept and the nesting day within each male. Since many solitary males did not receive eggs, we used only group-nesting males.

From the distribution of the groups, we evaluated whether the relative position of each male's nest influences his reproductive success (e.g., female preference for centrally located nests). We used the center of each nest in a group to draw an irregular polygon, calculate its centroid and use it as the group's center. Next, we measured the distance between this point to the center of all the group nests and the center of the nearest solitary nests. Using these distances we evaluated: (1) the relationship between male size and the location of their nesting territories in the breeding colony; (2) the effect on individual success of the position of the territory of each male relative to the centroid of its group (for group nesting males) or to the centroid of the nearest group (for solitary nesting males). For this, because the relationship between the variables is not linear we used Spearman rank correlations, with distance from the center of the territory of each male to the centroid of the group as an independent variable (in the case of solitary nesting males, the distance to the centroid of the nearest group was used), male size (i.e., total length) and the three fitness estimators as dependent variables. Furthermore, to evaluate whether there is an effect of the position of the territory of each male relative to the center of the territory of the most successful male in each group (i.e., the male with the largest area of nesting territory occupied by eggs), we repeated the Spearman rank correlation analysis described above, but using the distance from the center of the territory of each male to the center of the territory of the most

successful male in each group as the independent variable. For all analyses, Bonferroni corrections were applied to correct the no independence between variables.

RESULTS

More than 2,300 min of video were analyzed, corresponding to the behaviors of parental care in 31 custodian males that could be observed daily over the entire course of their reproductive period (mean = 3 days, range 1–6). Two types of nest spatial distribution were observed: (1) males exhibiting group nesting behavior ($n = 21$ individuals), with an average distance to the nearest neighbor of 70.8 cm (± 14.4), which presented nuptial coloration and maintained it during the 3 days of receptivity; and (2) those practicing solitary nesting SN ($n = 10$ individuals), with an average distance to the nearest neighbor of 296.4 cm (± 66.3), of these, 50% showed nuptial coloration and only 10% maintained it for at least the first 2 days of receptivity; Fig. 1. The 21 group-nesting males were found in five independent groups (G1 = 6 inds., G2 = 4 inds., G3 = 4 inds., G4 = 4 inds., G5 = 3 inds.). The mean length of all males was 13.54 cm (range 10.98–17.3 cm). The Kolmogorov–Smirnov spatial test of CSR (Ripley’s K function) showed that nests were not continuously distributed ($D = 0.678$, $p < 0.001$). Ripley’s K function strongly suggests that the highest proportion of *A. troschelii* males nest near their neighbors, closer than would be expected by chance (Fig. S2).

The generalized linear models revealed that the male reproductive strategies showed significant differences in the three estimators of fitness considered. The GLMM_{TA} to evaluate differences in mating success, showed significant effects of the strategy, male size and guarding parental care (Table 1), higher egg production success was observed in males nesting in groups (Table 2, Fig. 3). The GLMM_{HS} revealed significant effects of the strategy, guarding and absence behavior during the final day of the nesting period (Table 1), with group-nesting males having the highest hatching success (Table 2, Fig. 3). The GLMM_{RHS} to evaluate the differences in relative hatching success revealed significant effects of the strategy and guarding parental care behavior (Table 1), the highest relative success is achieved by group-nesting males (Table 2, Fig. 3). The general patterns of the parental care behaviors of all males that received eggs show that the males of the population assign most of their time to guarding behavior (ca. 70%), although they also spend some time absent from the nest (ca. 25%). The mean area occupied by eggs per nest was 416.93 cm² (range = 0–969.02 cm²), the mean area of eggs under guard by the males at the end of the hatching period was 139.07 cm² (range = 0–672.73 cm²), while the mean hatching success of the males of the population was 27% (range = 0–91%).

Results of GLMM analyses to compare morphological traits, parental care behaviors, and fitness estimators between group nesting and solitary nesting males showed that group-nesting males spent significantly a higher percentage of parental care time on guarding behavior (Estimate = 24.61, S.E. = 6.26, t -value = 3.93, $p = 0.00048$), they lost a lower percentage of eggs (Estimate = -6.74 , S.E. = 0.56, z -value = 11.88, $p < 0.001$) and spent a higher percentage of time absent from the nest (Estimate = -5.64 , S.E. = 1.29, t -value = -4.46 , $p < 0.001$). However, no significant differences were observed for male

Table 1 Comparison among the patterns of parental care between the nesting behavior presented by males of *A. troschelii*.

Model GLMM _{TA}				
Parameter	Estimate	S.E.	Z value	P
Strategy	−246.010	88.480	−2.780	0.0054
Male size	51.784	20.833	2.486	0.0129
Guarding	−2.596	2.147	−1.209	0.2265
Model GLMM _{HS}				
Parameter	Estimate	S.E.	Z value	P
Strategy	−0.3758	0.1050	−3.550	0.00038
Absence	−0.0097	0.0044	−2.171	0.02996
Guarding	−0.0101	0.0039	−2.550	0.0107
Model GLMM _{RHS}				
Parameter	Estimate	S.E.	Z value	P
Strategy	−0.6881	0.3402	−2.012	0.0442
Guarding	−0.0153	0.0079	−1.926	0.0541

Table 2 Male size, patterns of parental care and estimators of fitness between the nesting behavior presented by males of *A. troschelii*. Significant differences among nesting strategies are shown.

Male trait	Group nesting (mean ± S.D.)	Solitary nesting (mean ± S.D.)	GLMM p-value
Size of male (TL in cm)	13.60 ± 1.88	12.7 ± 1.07	P = 0.212
Parental care behaviors	Group nesting (mean ± S.D.)	Solitary nesting (mean ± S.D.)	GLMM p-value
Average guarding (%)	65.46 ± 21.37	80.69 ± 30.85	P = 0.0004
Absence (%)	29.81 ± 16.89	19.30 ± 30.8	P = 0.00195
Chasing (%)	0.04 ± 0.02	13.79 ± 6.05	P = 0.299
Oxygenation of progenies (%)	13.084 ± 9.9	12.25 ± 9.57	P = 0.358
Estimator of fitness	Group nesting (mean, range)	Solitary nesting (mean, range)	GLMM p-value
Total area of received eggs (mm ²)	532 (265–969)	350 (118–758)	P = 0.0054
Hatching success	0.4 (0.039–0.913)	0.007 (0–0.033)	P = 0.00038
Relative fitness	1.236 (0.12–4.06)	0.006 (0.0–0.031)	P = 0.0442
Predation (% of area lost)	60 (9–96)	99 (97–100)	P < 0.0001

size (Estimate = −0.996, S.E. = 0.76, *t*-value = −1.308, *p* = 0.212), offspring oxygenation (Estimate = 0.036, S.E. = 0.04, *t*-value = 0.91, *p* = 0.358), nor intruder chasing (Estimate = 0.591, S.E. = 0.569, *z*-value = 1.038, *p* = 0.299) (Table 2, Fig. 4).

The GLMM_{EP} model to assess whether females might bias their oviposition preferences based on eggs owned by a male in the nest showed significant differences in the receptivity day (Estimate = 20295, E.E. = 3668. 8, *t*-value = 5.53, *p* < 0.05), and the eggs obtained per day per male (Estimate = 0.725, E.E. = 0.156, *t*-value = 4.65, *p* < 0.05), but not of the interaction day*eggs obtained (Estimate = 0.001, E.E. = 0.087, *t*-value = 0.012, *p* = 0.9905). The fact that the interaction is not significant suggests that although there are

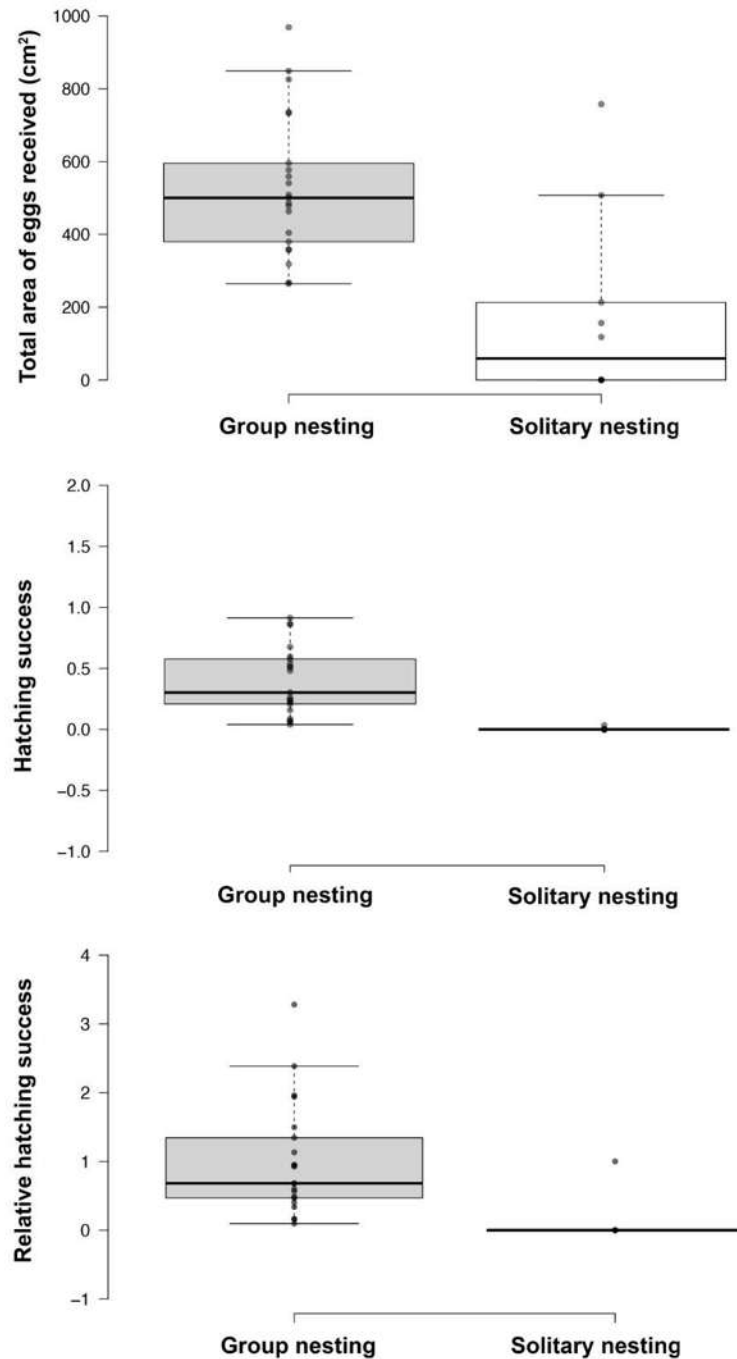


Figure 3 Effect of the nesting behavior on the total area occupied by oviposited eggs, hatching success and relative hatching success of males of *Abudefduf troschelii*. All of the parental care behaviors show significant differences after Bonferroni corrections associated with the spatial distribution patterns of their nests within the colony.

Full-size [DOI: 10.7717/peerj.15804/fig-3](https://doi.org/10.7717/peerj.15804/fig-3)

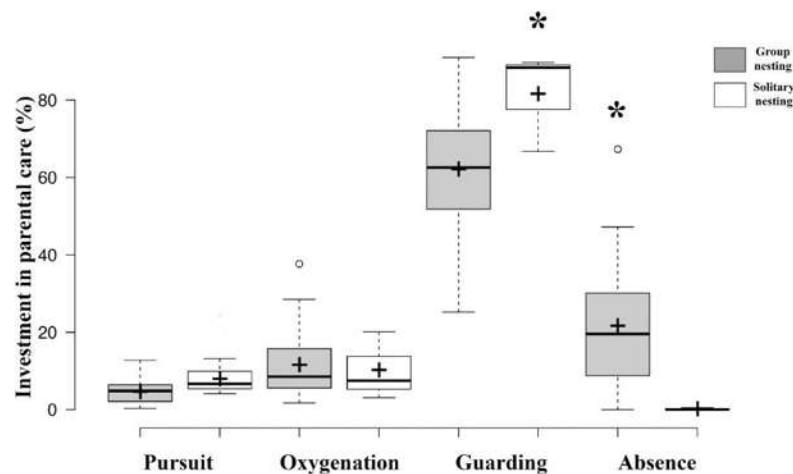


Figure 4 Investment in parental care behaviors between group nesting and solitary nesting males. The asterisk (*) shows significant differences between the male nesting strategies for each behavior.

Full-size [DOI: 10.7717/peerj.15804/fig-4](https://doi.org/10.7717/peerj.15804/fig-4)

daily differences among males in their mating success, the daily probability of success for each male is not determined by the number of eggs obtained on the previous day (Fig. S3).

The Spearman rank correlation analyses did not indicate any significant relationships between the distances from the center of each territory (Group nesting and solitary nesting males) to the center of the territory of the most successful male in each group and the total length of the males (TL: $S = 6444.1$, $r = -0.298$, $p = 0.102$). However, significant and negative relationships were observed between the distance to the center of the territory of the most successful male in each group and the center of the individual territories of the group nesting and solitary nesting males, for all of the estimators of reproductive success (total area occupied by eggs: $S = 8152.2$, $r = -0.643$, $p < 0.001$; hatching success: $S = 8348.3$, $r = -0.683$, $p < 0.001$; relative hatching success: $S = 8630.4$, $r = -0.739$, $p < 0.001$, Fig. 5). We did not observe a significant relationship between the distances from the center of each territory (Group nesting and solitary nesting) to the centroid of the group and the total length of the males (TL: $S = 5786.1$, $r = -0.166$, $p = 0.3705$). In contrast, significant and negative relationships were observed between the distance to the centroid of the group and the center of the individual territories of the group nesting and solitary nesting males, for all of the estimators of reproductive success (total area occupied by eggs: $S = 7434.2$, $r = -0.498$, $p < 0.001$, hatching success: $S = 8228.1$, $r = -0.659$, $p < 0.001$, relative hatching success: $S = 8149.1$, $r = -0.643$, $p < 0.001$, Fig. S1).

DISCUSSION

The results of this study regarding the reproductive advantages of the breeding colony mating systems for *A. troschellii* males confirm the theoretical expectation and previous empirical evidence (Foster, 1989). Furthermore, our results suggest that, although within the breeding colony, there appears to be a continuous and homogeneous distribution of

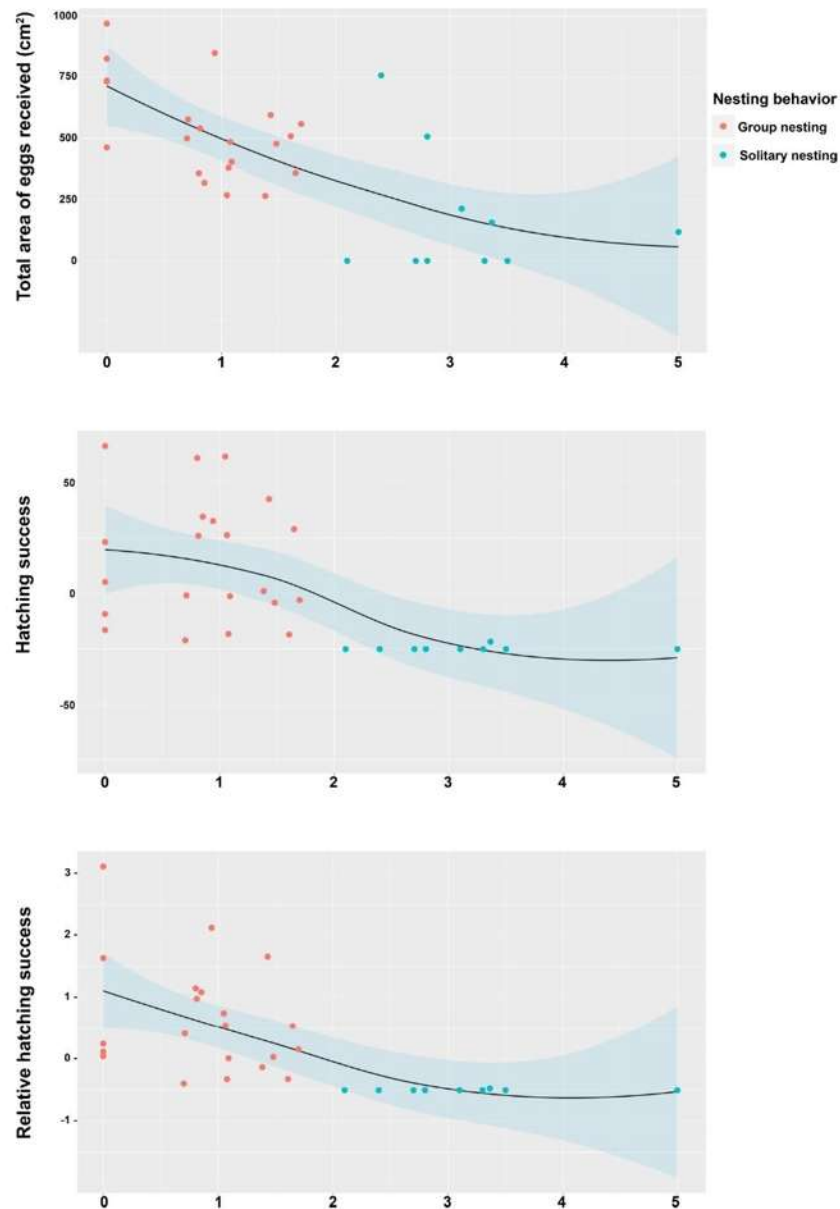


Figure 5 Relationship between the position of the individual territory of the males to the center of the territory of the most successful male of the group with respect to the estimators of reproductive success. (A) Total area occupied by eggs, (B) hatching success, (C) relative hatching success.

Full-size [DOI: 10.7717/peerj.15804/fig-5](https://doi.org/10.7717/peerj.15804/fig-5)

available nesting habitat (although there could undoubtedly be subtle variations in the substrate that we did not measure), *A. troschelii* males do not distribute their territories randomly. Spatial analysis of male territories within this population suggests that larger males perform group nesting behavior, locating their nests closer together than would be expected by chance and these groups are in the central part of the colony. On the other

hand, smaller males perform solitary nesting behavior, locating their territories in the periphery of the colony and far away from the groups and nests of other solitary males.

The effect of male body size and total number of eggs obtained suggests that larger individuals perform group nesting behavior in *A. troschelii*, which may reflect their higher intrasexual competitiveness, defense ability, body condition, or experience (Coté & Hunte, 1989; Maan et al., 2004; Dijkstra, Vander Zee & Groothuis, 2008; Genner et al., 2008). Although we do not know the age classes in *A. troschelii*, the average body size difference between group and solitary males (ca. one cm) is consistent with the differences between the two older age classes of *A. saxatilis* males (Villegas-Hernández et al., 2022), which along *A. hoefleri* form the sister clade of *A. troschelii*. Supporting that group nesting males are of a different age class (i.e., one year older) than solitary males. Older and more experienced males apparently prefer to establish their nests near other males of the same status. Whereas younger males have to establish solitary territories near these groups as part of their learning process or because they are excluded from the groups.

Besides larger males, only grouping males maintained their nuptial coloration during the 3 days of receptivity. In contrast, only 50% of solitary males adopted nuptial coloration, and just one maintained it until the second day of receptivity. The change in body coloration associated with reproduction (i.e., nuptial coloration) occurs in multiple species of marine and freshwater fishes. It has been described as having functions both in agonistic interactions among males and female attraction (Kodric-Brown, 1998). In addition, male coloration ornaments often reflect body condition (Candolin, 1999; Velando, Beamonte-Barrientos & Torres, 2006), the intensity of parasitism or the condition of the immune response (Møller, Christie & Lux, 1999; Clotfelter, Ardia & McGraw, 2007), oxidative damage (Pike et al., 2007) and territory quality (Kodric-Brown, 1983).

Our results show that males with group nesting MS have territories in the center of the colony and closer to the centroid of their group while presenting higher success in all fitness estimators. This oviposition preference for males occupying central territories within a colony has been reported in this same species (Foster, 1989). In our study, the relatively small number of males per group makes it difficult to analyze whether the factors determining the fitness advantage of group-nesting males is territory position or simply group membership. However, although we did not measure other phenotypic traits of males, the fact that distance to the centroid is not related to male size could partially support the hotshot model in which the oviposition preference of females is for nests located within the breeding colony and not for male phenotypic traits (Beehler & Foster, 1988) nor the presence/number of eggs in the nest.

Similar behaviors have been described in fishes; for example, in cichlids with cooperative colonial breeding males with shorter distances to the nearest neighbor have fitness advantages (Jungwirth et al., 2015; Schütz et al., 2016). Also, a preference for male settlement within dense colonies has also been experimentally demonstrated (Heg et al., 2008). The same advantage of reproductive groups has been described in *Amphiprion frenatus* and *Dascyllus aruanus* (Pomacentridae); where males maintain territories adjacent to that of other breeding pairs and whose group size varies depending on shelter size (e.g., anemone or coral) or food availability (Williams & Sale, 1981; Hattori, 1991; Kobayashi & Hattori, 2006;

Hattori & Casadevall, 2016). The influence of group size on male reproductive success has been previously evaluated in *Abudefduf* breeding colonies. However, the effect of solitary nesting has not been analyzed so far, although what we call solitary males have been previously described as “groups of 1 individual” for several species (Foster, 1989; Tyler III, 1992; Tyler III, 1995; Young et al., 2009).

Due to our methodology, we cannot affirm that grouped males have higher number of mates. Nonetheless, considering that the average potential fecundity of the females has been estimated to be close to 21,000 oocytes in the ovary per spawning batch of mature females, both for the species *A. saxatilis* (Villegas-Hernández et al., 2022) and *A. abdominalis* (Helfrich, 1958); grouped males received at least clutches from 3.4 females per nest, and solitary males on average received eggs from 0.96 mates. Thus, as the female preference model proposed, group-nesting males are preferred (i.e., higher mating success, higher total eggs) because their progeny have a lower probability of predation than in solitary male nests. Similar advantages on the survival of progeny to predation have also been observed in other taxa, such as insects (Strassmann, Queller & Hughes, 1988) and birds (Riehl, 2020).

Our result is consistent with the reduced predation on eggs of males nesting in larger groups observed in species of *Abudefduf* (Foster, 1989; Tyler III, 1995). Although, it is possible that some of this predation could be associated with filial cannibalism by the male, as has been reported in species such as *A. luridus* (Afonso & Santos, 2005) and *A. sexfasciatus* where about 13% has been reported (Manica, 2003). However, during the evaluation of paternal care behaviors, we did not observe any filial cannibalism behavior (i.e., nips to eggs), which coincides with the results of previous work in the same population (Pérez-Hernández, 2018), suggesting that the frequency of filial cannibalism in this population of *A. troschelii* is relatively low. Considering the level of predation is essential because some solitary nesting males obtained eggs at the receptivity stage, but almost all (i.e., 89%) lost them before hatching. The average percentage of oviposited eggs that reached the end of the nesting phase was only 1% for the solitary nesting males, compared to 40% for the Group nesting males. It has been reported for this same species that the males with closer neighbors have greater success in the eclosion of larvae than those for which the nearest neighbors are located at longer distances (<1 m; Foster, 1989).

Because of the high predation pressure that colonies suffer, only group defense may guarantee egg hatching. However, solitary nesting at a breeding colony may be maintained in the population if solitary males exploit the efforts of group males by establishing close territories within the breeding colony. Locating their territories close to the groups allows them to act opportunistically by intercepting females attracted to the colony and obtaining some egg clutches or even stealing the paternity of some group nests, which according to previous results in this population of *A. troschelii* could represent the potential of sneaker males to sire up to 50% of the clutches (Guillen-Parra et al., 2020). Furthermore, both could be sequential strategies associated with changes in ontogeny (i.e., size) or changes in the status of individuals that could be maintained in the population as an optimal response (Brockman & Taborsky, 2008).

It is notable that, contrary to that described by Tyler III (1995) in *A. Abdominalis*, the *A. troschelii* males with the solitary nesting lost almost all of the eggs they received. The

males of the study population nest on an apparently substrate continuum and are thus probably just as visible and possibly detectable by the predators as the grouped males, and the additive defense of group nesting seems to provide a significant advantage in reducing predation. In order to determine whether it is the female preference or hotshot model that best explains the formation of the Nesting groups, follow-up or experimental manipulations are required in order to observe whether it is the successful males that attract the females to the Nesting group or whether it is the size of the group itself that is the attractant (Alatalo *et al.*, 1992).

The GLMM results indicate that male size and parental care investment are important factors in explaining differences in reproductive success and predation reduction between group-nesting and solitary-nesting males. Our results strongly suggest that group nesting is advantageous for *A. troschelii* males in addition to advantages in reproductive success because it markedly reduces the cost of investment in parental care behaviors. We observed a reduction in the time allocated to guarding behaviors, as well as in the time and number of aggressive interactions against intruders. Similar results have been reported in cooperatively breeding colonies of cichlids, with larger groups reducing their investment in anti-predator behaviors (Jungwirth *et al.*, 2015). It remains to be determined whether this reduction in the energy budget associated with the cost of paternal care allows individuals with group nesting behavior to maximize their fitness by allowing them increased participation in successive reproductive events. Spatial patterns of nesting show that the proximity of nests to the center of groups confers significant fitness advantages on males. However, there is a need to determine the patterns that govern group establishment (*e.g.*, phenotype matching; also whether these groups maintain their stability over time, and the mechanisms that may shape the patterns of association within these groups (*e.g.*, familiarity), as well as to deepen our understanding of female choice mechanisms.

The documentation of alternative reproductive tactics, such as those displayed by the males of this population, has been reported in multiple species that exhibit territorial and parental care behaviors (*e.g.*, in families such as Cichlidae, Labridae, Gasterosteidae and Pomacentridae). The section above, supports the theoretical prediction that exclusive paternal care of progeny can be exploited by competing males and promotes the evolution of alternative reproductive tactics (ARTs, Taborsky, 2008; Oliveira, Taborsky & Brockmann, 2008).

The two nesting strategies described in this study (group nesting and solitary nesting) involve territorial defense and parental care of the progeny, and have been suggested indirectly in *Abudefduf saxatilis*, *Abudefduf troschelii* (Foster, 1989) and *Abudefduf abdominalis* (Tyler III, 1995), although the previous operational definition of “groups of males” in this genus does include groups formed by a single individual (Tyler III, 1995), which corresponds to the definition used in this study of the solitary nesting. This study is therefore the first documentation of two territorial strategies in the same population of pomacentrid fish with a breeding colony mating system, as well as the differential parental investment associated with each of these strategies. In this same context, the wide variance in reproductive success among the males of the study population seems to promote the appearance of alternative reproductive tactics (Mendoza-Cuenca & Macías-Ordóñez, 2010),

and may even explain the existence of a third “sneaking” ART previously suggested in the males of *A. troschelii* in this study population (Guillen-Parra et al., 2020) and for *A. sordidus* (Lobel et al., 2019). Even though our study focuses on the analysis of a reproductive cycle in a population of *A. troschelii* present in the Sea of Cortez, The similarities with results previously reported in *A. troschelii* in Panama (Foster, 1989) and the important homogeneity in space and time of marine regions such as the southern Gulf of California and the Mexican Pacific Transition, could imply that our results could be repeatable or common in *A. troschelii* populations distributed throughout these biogeographic regions.

Similar behavior has been reported in the salamander *Hemidactylium scutatum* in which the females can present one of three ARTs: solitary nesting with care of the progeny, group nesting of females with care of the progeny and oviposition of eggs in the nests of other females (Harris et al., 1995). Since these two nesting strategies have not been previously reported, we cannot conduct a direct comparison with the data of other studies; however, Tyler III (1995) found that *A. abdominalis* males in larger groups (i.e., more than 15 individual) presented greater mating success than those in smaller groups, since the definition of group provided by that author included solitary nests, with small groups defined as those formed by one to seven individuals. It is possible that those solitary individuals also had lower fitness than those in groups, but this pattern could not be observed when defining groups of one individual.

CONCLUSIONS

The colonial nesting mating system of *A. troschelii* males provides asymmetrical benefits to individuals. *A. troschelli* males non-randomly distribute their nests within the breeding colony. Larger males establish nesting groups within the colony, while smaller males establish solitary territories on the periphery of the colony. Females present a bias in their mating preferences towards group-nesting males, which may be associated with these males having greater intrasexual competitiveness, defensive ability, body condition, and experience or because their eggs will have a lower probability of predation when in grouped nests. In this context, females may be assessing the quality of males through the presence, intensity, and duration of nuptial coloration presented by males. The reduction in male parental investment in paternal care behaviors is remarkable, and it remains to be determined whether “time saved” allows males to have more nesting events throughout the year. The observed nesting behaviors could represent two alternative mating tactics. The solitary nesting tactic may allow paternity theft from males with group nesting tactics.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Michael Taborsky and the four anonymous reviewers for their constructive comments that highly improve the quality of the manuscript, and special thanks to Alicia Chávez, Mauricio Guillen & Francisco Martínez for their help in the fieldwork.

ADDITIONAL INFORMATION AND DECLARATIONS

Funding

Mariana Solís-Mendoza was supported by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología scholarship granted during their Ph.D. studies (CONACyT 743323). The División de Estudios de Posgrado de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo provided funds for the proofreading of the English version of the article. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Grant Disclosures

The following grant information was disclosed by the authors:

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología: CONACyT 743323.

División de Estudios de Posgrado de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

Competing Interests

The authors declare there are no competing interests.

Author Contributions

- Mariana Solís-Mendoza conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the article, and approved the final draft.
- Omar Chassin-Noria conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the article, and approved the final draft.
- Carlos Levi Pérez Hernández conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, authored or reviewed drafts of the article, and approved the final draft.
- Luis Mendoza-Cuenca conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the article, and approved the final draft.

Data Availability

The following information was supplied regarding data availability:

The data that supports the findings of this study are available at OSF: Mendoza-Cuenca, Luis. 2023. "Reproductive Benefits and Reduced Investment in Parental Care Behavior Associated with Reproductive Groups of Males in *Abudefduf troschelii*." OSF. July 9. doi: <http://dx.doi.org/10.17605/OSF.IO/KZR73>.

Supplemental Information

Supplemental information for this article can be found online at <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.15804#supplemental-information>.

REFERENCES

- Afonso P, Santos RS. 2005. Within-nest spawning-site preferences of female bluefin damselfish: the effect of early-stage eggs. *Acta Ethologica* 8:5–11 DOI 10.1007/s10211-004-0104-2.
- Aguilar-Medrano R, Frédérix B, De Luna E, Balart EF. 2011. Patterns of morphological evolution of the cephalic region in damselfishes (Perciformes: Pomacentridae) of the Eastern Pacific. *Biological Journal of the Linnean Society* 102(3):593–613 DOI 10.1111/j.1095-8312.2010.01586.x.
- Alatalo RV, Höglund J, Lundberg A, Sutherland WJ. 1992. Evolution of black grouse leks: Female preferences benefit males in larger leks. *Behavioral Ecology* 3:53–59 DOI 10.1093/beheco/3.1.53.
- Alexander RD. 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:325–383 DOI 10.1146/annurev.es.05.110174.001545.
- Beehler BM, Foster MS. 1988. Hotshots, hotspots, and female preference in the organization of lek mating systems. *The American Naturalist* 131:203–219 DOI 10.1086/284786.
- Bessa E, Dias JF, de Souza AM. 2006. Rare data on rocky shore fish reproductive biology: sex ratio, length of first maturation and spawning period of *Abudefduf saxatilis* (Linnaeus, 1758) with notes on *Stegastes variabilis* spawning period (Perciformes: Pomacentridae) in São Paulo, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 55:199–206.
- Bradbury JW. 1981. The evolution of leks. In: Alexander RD, Tinkle DW, eds. *Natural selection and social behavior*. New York: Chiron Press, 138–169.
- Brockman HJ, Taborsky M. 2008. *Ultimate causes and origins of alternative reproductive tactics*. Cambridge: Cambridge University Press DOI 10.1017/CBO9780511542602.
- Brooks ME, Kristensen KE, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, Skaug HJ, Maechler M, Bolker BM. 2017. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal* 9:378–400 DOI 10.32614/RJ-2017-066.
- Brown CR, Brown MB. 1986. Ectoparasitism as a cost of coloniality in cliff swallows (*Hirundo pyrrhonota*). *Ecology* 67:1206–1218 DOI 10.2307/1938676.
- Candolin U. 1999. The relationship between signal quality and physical condition: is sexual signalling honest in the three-spined stickleback? *Animal Behaviour* 58:1261–1267 DOI 10.1006/anbe.1999.1259.
- Clotfelter ED, Ardia DR, McGraw KJ. 2007. Red fish, blue fish: trade-offs between pigmentation and immunity in *Betta splendens*. *Behavioral Ecology* 18:1139–1145 DOI 10.1093/beheco/arm090.
- Côté IM, Gross MR. 1993. Reduced disease in offspring: a benefit of coloniality in sunfish. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33(4):269–274 DOI 10.1007/BF02027124.
- Coté IM, Hunte W. 1989. Male and female mate choice in the redlip blenny: why bigger is better. *Animal Behaviour* 38:78–88 DOI 10.1016/S0003-3472(89)80067-3.

- Dijkstra PD, Vander Zee EM, Groothuis TG. 2008. Territory quality affects female preference in a Lake Victoria cichlid fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62:747–755 DOI 10.1007/s00265-007-0500-5.
- Dominey WJ. 1981. Anti-predator function of bluegill sunfish nesting colonies. *Nature* 290:586–588 DOI 10.1038/290586a0.
- Dougherty LR, Skirrow MJA, Jennions MD, Simmons LW. 2022. Male alternative reproductive tactics and sperm competition: a meta-analysis. *Biological Reviews* 97:1365–1388 DOI 10.1111/brv.12846.
- DuVal EH, Vanderbilt CC, M’Gonigle LK. 2018. The spatial dynamics of female choice in an exploded lek generate benefits of aggregation for experienced males. *Animal Behaviour* 143:215–225 DOI 10.1016/j.anbehav.2018.01.009.
- Emlen ST, Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215–223 DOI 10.1126/science.32754.
- Fishelson L. 1970. Behaviour and ecology of a population of *Abudefduf saxatilis* (Pomacentridae, Teleostei) at Eilat (Red Sea). *Animal Behaviour* 18:225–237 DOI 10.1016/S0003-3472(70)80032-X.
- Fletcher RJ, Miller CW. 2006. On the evolution of hidden leks and the implications for reproductive and habitat selection behaviours. *Animal Behaviour* 71:1247–1251 DOI 10.1016/j.anbehav.2005.11.007.
- Foster SA. 1987. Diel and lunar patterns of reproduction in the Caribbean and Pacific sergeant major damselfishes *Abudefduf saxatilis* and *Abudefduf troschelii*. *Marine Biology* 95:333–343 DOI 10.1007/BF00409563.
- Foster SA. 1989. The implications of divergence in spatial nesting patterns in the geminate Caribbean and Pacific sergeant major damselfishes. *Animal Behaviour* 37:465–476 DOI 10.1016/0003-3472(89)90093-6.
- Genner MJ, Young KA, Haesler MP, Joyce DA. 2008. Indirect mate choice, direct mate choice and species recognition in a bower-building cichlid fish lek. *Journal of Evolutionary Biology* 21:1387–1396 DOI 10.1111/j.1420-9101.2008.01558.x.
- Gillespie JH. 2004. *Population genetics: a concise guide*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Goldberg RL, Downing PA, Griffin AS, Green JP. 2020. The cost and benefits of parental care in fish: a meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287:20201759 DOI 10.1098/rspb.2020.1759.
- Goldschmidt T, Foster SA, Sevenster P. 1992. Inter-nest distance and sneaking in the three-spined stickleback. *Animal Behaviour* 44:793–795 DOI 10.1016/S0003-3472(05)80310-0.
- Gross MR, MacMillan AM. 1981. Predation and the evolution of colonial nesting in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8:163–174 DOI 10.1007/BF00299826.
- Guillen-Parra MA, Mendoza-Cuenca L, Rocha-Ramírez V, Pérez-Hernández CL, Chassin-Noria O. 2020. Temporal variation in reproductive success and the effects of differential parental care on the progeny of fish with demersal eggs. *Latin American Journal of Aquatic Research* 48:514–517 DOI 10.3856/vol48-issue3-fulltext-2312.

- Harris RN, Hames WW, Knight IT, Carreno CA, Vess TJ. 1995. An experimental analysis of joint nesting in the salamander *Hemidaetylum scutatum* (Caudata: Plethodontidae): the effects of population density. *Animal Behaviour* 50:1309–1316 DOI 10.1016/0003-3472(95)80046-8.
- Hattori A. 1991. Socially controlled growth and size-dependent sex change in the anemonefish *Amphiprion frenatus* in Okinawa, Japan. *The Japanese Journal of Ichthyology* 38:165–177.
- Hattori A, Casadevall M. 2016. Sex change strategies and group structure of damselfishes. In: Frédérick B, Parmentier E, eds. *Biology of Damselfishes*. Boca Raton: CRC Press, 73–101.
- Heg D, Heg-Bachar Z, Brouwer L, Taborsky M. 2008. Experimentally induced helper dispersal in colonially breeding cooperative cichlids. *Environmental Biology of Fishes* 83:191–206 DOI 10.1007/s10641-007-9317-3.
- Höglund J, Alatalo RV. 1995. *Leks*. Princeton: Princeton University Press.
- Jan RQ. 1991. Malicious neighbors in leks of sergeant major damselfish, *Abudefduf vaigiensis*. *Bulletin of the Institute of Zoology, Academia Sinica* 30:49–53.
- Jungwirth A, Josi D, Walker J, Taborsky M. 2015. Benefits of coloniality: communal defence saves anti-predator effort in cooperative breeders. *Functional Ecology* 29:1218–1224 DOI 10.1111/1365-2435.12430.
- Kellogg KA, Markert JA, Stauffer JR, Kocher TD. 1995. Microsatellite variation demonstrates multiple paternity in lekking cichlid fishes from Lake Malawi, Africa. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 260:79–84 DOI 10.1098/rspb.1995.0062.
- Kobayashi M, Hattori A. 2006. Spacing pattern and body size composition of the protandrous anemonefish *Amphiprion frenatus* inhabiting colonial host anemones. *Ichthyological Research* 53:1–6 DOI 10.1007/s10228-005-0305-3.
- Kodric-Brown A. 1983. Determinants of male reproductive success in pupfish (*Cyprinodon pecosensis*). *Animal Behaviour* 31:128–137 DOI 10.1016/S0003-3472(83)80180-8.
- Kodric-Brown A. 1998. Sexual dichromatism and temporary color changes in the reproduction of fishes. *American Zoologist* 38:70–81 DOI 10.1093/icb/38.1.70.
- Krause J, Ruxton GD, Ruxton G, Ruxton IG. 2002. *Living in groups*. New York: Oxford University Press.
- Lobel KL, Drown DM, Barber PH, Lobel PS. 2019. A genetic assessment of parentage in the blackspot sergeant damselfish, *Abudefduf sordidus* (Pisces: Pomacentridae). *Fishes* 4:53 DOI 10.3390/fishes4040053.
- Maan ME, Seehausen O, Söderberg L, Johnson L, Ripmeester EA, Mrosso HD, Tyler MI, Van Dooren JM, van Alphen JJ. 2004. Intraspecific sexual selection on a speciation trait, male coloration, in the Lake Victoria cichlid *Pundamilia nyererei*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271:2445–2452 DOI 10.1098/rspb.2004.2911.
- Manica A. 2003. The effect of brood size and age on partial filial cannibalism in the scisortail sergeant. *Journal of Fish Biology* 63:37–47 DOI 10.1046/j.1095-8649.2003.00113.x.

- McKaye KR. 1983. Ecology and breeding behavior of a cichlid fish, *Cyrtocara eucinostomus*, on a large lek in Lake Malawi, Africa. *Environmental Biology of Fishes* 8:81–96 DOI 10.1007/BF00005175.
- McKaye KR, Louda SM, Stauffer Jr JR. 1990. Bower size and male reproductive success in a cichlid fish lek. *The American Naturalist* 135:597–613 DOI 10.1086/285064.
- Mendoza-Cuenca L, Macías-Ordóñez R. 2010. Female asynchrony may drive disruptive sexual selection on male mating phenotypes in a *Heliconius* butterfly. *Behavioral Ecology* 21:144–152 DOI 10.1093/beheco/arp163.
- Mitchell JS, Ocana SW, Taborsky M. 2014. Male and female shell-brooding cichlids prefer different shell characteristics. *Animal Behaviour* 98:131–137 DOI 10.1016/j.anbehav.2014.10.004.
- Møller AP, Christe P, Lux E. 1999. Parasitism, host immune function, and sexual selection. *The Quarterly Review of Biology* 74:3–20 DOI 10.1086/392949.
- Oliveira RF, Taborsky M, Brockmann UJ. 2008. *Alternative reproductive tactics: an integrative approach*. New York: Cambridge University Press.
- Pérez-Hernández CL. 2018. Efecto del cuidado parental en el éxito reproductivo de los machos de *Abudefduf troschelii* (Gill, 1862) (Pisces: Pomacentridae). M.Sc. Dissertation, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Michoacán, México.
- Pike TW, Blount JD, Bjerkeng B, Lindström J, Metcalfe NB. 2007. Carotenoids, oxidative stress and female mating preference for longer lived males. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:1591–1596.
- Riehl C. 2020. Evolutionary origins of cooperative and communal breeding: lessons from the crotophagine cuckoos. *Ethology* 127:827–836 DOI 10.1111/eth.13149.
- Robertson DR, Petersen CW, Brawn JD. 1990. Lunar reproductive cycles of benthic-brooding reef fishes: reflections of larval biology or adult biology?. *Ecological Monographs* 60:311–329 DOI 10.2307/1943060.
- Rueger T, Branconi R, Froehlich CYM, Heatwole SJ, Wong MYL, Buston PM. 2021. The next frontier in understanding the evolution of coral fish societies. *Frontiers in Marine Science* 8:665780 DOI 10.3389/fmars.2021.665780.
- Schaedelin F, Taborsky M. 2006. Mating craters of *Cyanthopharynx furcifer* (Cichlidae) are individually specific extended phenotypes. *Animal Behaviour* 72:753–761 DOI 10.1016/j.anbehav.2005.11.028.
- Schaedelin F, Taborsky M. 2010. Female choice of a non-bodily ornament: an experimental study of cichlid sand craters in *Cyathopharynx furcifer*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64:1437–1447 DOI 10.1007/s00265-010-0959-3.
- Schütz D, Ocana SW, Maan ME, Taborsky M. 2016. Sexual selection promotes colonial breeding in shell-brooding cichlid fish. *Animal Behaviour* 112:153–161 DOI 10.1016/j.anbehav.2015.11.022.
- Seehausen O, van Alphen JJ. 1998. The effect of male coloration on female mate choice in closely related Lake Victoria cichlids (*Haplochromis nyererei* complex). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42:1–8 DOI 10.1007/s002650050405.

- Shuster SM, Wade MJ. 2003. *Mating systems and strategies*. Princeton: Princeton University Press.
- Strassmann JE, Queller DC, Hughes CR. 1988. Predation and the evolution of sociality in the paper wasp *Polistes bellicosus*. *Ecology* 69:1497–1505 DOI 10.2307/1941647.
- Taborsky M. 2008. Alternative reproductive tactics in fish. In: Oliveira RF, Taborsky M, Brockmann HJ, eds. *Alternative reproductive tactics*. Cambridge: Cambridge Univ Press, 251–299.
- Thresher RE. 1984. *Reproduction in reef fishes*. Neptune City: T.F.H Publications.
- Tyler III WA. 1992. The spatial and temporal dynamics of colonial nesting in the maomao, *Abudefduf abdominalis* (family: Pomacentridae). Ph D Dissertation, University of Hawai, Honolulu.
- Tyler III WA. 1995. The adaptive significance of colonial nesting in a coral-reef fish. *Animal Behaviour* 49:949–966 DOI 10.1006/anbe.1995.0125.
- Velando A, Beamonte-Barrientos R, Torres R. 2006. Pigment-based skin colour in the blue-footed booby: an honest signal of current condition used by females to adjust reproductive investment. *Oecologia* 149:535–542 DOI 10.1007/s00442-006-0457-5.
- Villegas-Hernández H, Novelo-Ríos E, Fuentes-Dantorie K, Guillén-Hernández S, González-Salas C, Pech-Puch D, Poot-López G. 2022. Life-history traits facilitate the population success of the sergeant major *Abudefduf saxatilis* (Linnaeus, 1758, Perciformes: Pomacentridae) in the Caribbean Sea. *Marine Biology Research* 18:230–251 DOI 10.1080/17451000.2022.2117827.
- Williams DM, Sale PF. 1981. Spatial and temporal patterns of recruitment of juvenile coral reef fishes to coral habitats within One Tree Lagoon, great barrier reef. *Marine Biology* 65:245–253 DOI 10.1007/BF00397118.
- Wirtz S, Meidl P, Bonfils D, Taborsky M. 2014. Y-linked Mendelian inheritance of giant and dwarf male morphs in shell-brooding cichlids. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 281:1794 DOI 10.1098/rspb.2014.0253.
- Young KA, Genner MJ, Joyce DA, Haesler MP. 2009. Hotshots, hot spots, and female preference: exploring lek formation models with a bower-building cichlid fish. *Behavioral Ecology* 20:609–615 DOI 10.1093/beheco/arp038.

VII. DISCUSIÓN GENERAL

El estudio y comprensión de los sistemas de apareamiento es indispensable para entender las presiones selectivas que actúan en los individuos de una población, tanto en hembras como en machos. Para tener una descripción más detallada y precisa es necesario analizar la influencia de la amplitud de factores que pueden afectar la intensidad de las presiones selectivas actuando sobre los individuos y con ello la evolución de las conductas reproductivas y los sistemas de apareamiento. En este sentido el presente estudio investigó de manera integral el SA de anidación grupal en la especie *A. troschelii*, analizando los patrones conductuales que determinan la conformación, mantenimiento y éxito reproductivo de los machos al interior de una colonia reproductiva, así como un análisis de algunos de los patrones evolutivos de los sistemas de apareamiento en la familia Pomacentridae desde una perspectiva filogenética comparativa.

Las colonias reproductivas de *A. troschelii* se establecen en zonas alejadas de las áreas de alimentación de la especie y están conformadas por machos que establecen sus nidos contiguos a otros nidos creando grupos reproductivos de machos. Los periodos de inicio de anidación han sido ampliamente debatidos y presentan diferencias interespecíficas e incluso interpoblacionales en especies del género *Abudefduf*, en el sentido que se ha propuesto que las fases lunares (i.e. luna llena y/o luna nueva) son importantes para determinar los periodos de anidación. A diferencia de estudios previos, nuestros resultados muestran que los eventos reproductivos de esta especie no se encuentran asociados a ciclos lunares como se había descrito en otras poblaciones (Foster, 1987), sino que ocurren durante un amplio periodo reproductivo a lo largo del año de abril a octubre. Esto coincide con algunos reportes en colonias de Baja California Sur sin asincronía lunar (Lott, 1994; Hernández-Olalde, 2008) y con machos inactivos reproductivamente de los meses de octubre a febrero (Hernández-Olalde, 2008).

El presente trabajo se realizó en una colonia reproductiva de *A. troschelii* que se ha mantenido en la misma zona al menos desde el 2016 y representa el primer esfuerzo de estudiar de manera continua una colonia reproductiva de Pomacentridae. Durante este amplio periodo reproductivo los resultados del análisis de marcaje y “recaptura visual” sugieren fuertemente que cada grupo realiza múltiples eventos reproductivos separados por periodos de 2 a 10 días donde los territorios permanecen vacíos; después de los cuales los mismos machos parecen volver a agruparse juntos y utilizando los mismos territorios.

Los grupos reproductivos se integraron por entre 3 y 7 machos que adquirieron una

coloración nupcial, que fue una coloración azul iridiscente, en la que desapareció casi por completo la coloración amarilla. Aunque la intensidad de la coloración nupcial puede variar entre individuos y presenta una relación positiva con el tamaño del macho. Adicionalmente, las observaciones conductuales mostraron que las hembras también adquieren una coloración nupcial cuando ingresan al nido para ovipositar, aunque es más pálida que los machos y no presentan coloración iridiscente.

Los machos de un grupo reproductivo no presentaron “empates fenotípicos” con base en características como talla, peso o coloración, sin embargo, los rasgos fenotípicos jugaron un papel relevante en la estructuración del sistema de apareamiento de esta colonia. Por ejemplo, los grupos reproductivos fueron iniciados por los machos más grandes, que fueron los primeros en establecer su territorio y presentaron tiempos inter-anidaciones más cortos.

Los machos que anidaron en solitario fueron pocos, menos del 3%. No existe un registro de una colonia de pomacéntridos en que se presente la anidación grupal y la anidación en solitario en el mismo periodo reproductivo, pero en cíclidos, se ha descrito que el 4% de machos de la población no se agregan. Si bien, éstas 2 conductas de anidamiento no habían sido descritas en el género *Abudefduf* para una misma población, hay descripciones de machos de *A. abdominalis* agrupados (Tyler, 1995) y machos solitarios *A. saxatilis* (Foster, 1989). Los machos más pequeños de la colonia no forman grupos reproductivos y sus coloraciones nupciales no son mantenidas durante todo el evento reproductivo.

Adicionalmente, las observaciones conductuales permitieron describir por primera vez la ocurrencia de una táctica alternativa de apareamiento en la que los machos tramposos, generalmente de menor tamaño que los machos custodios, pero sexualmente maduros, adquieren una coloración nupcial similar a la de las hembras y esperan a corta distancia de los nidos en los que se está realizando una cópula. La oportunidad para entrar y robar la fertilización de algunos ovocitos explicaría el alto porcentaje de paternidad múltiple que se han descrito en los nidos de esta especie mediante técnicas moleculares (Guillen- Parra et al., 2020).

La presencia de estos machos que presentaron diferencias conductuales y fenotípicas asociadas a la obtención de fertilizaciones, sugiere la presencia de al menos tres tácticas reproductivas alternativas de machos en la colonia reproductiva (Oliveira et al., 2008), lo que no se había descrito previamente en una misma población de *A. troschelli*.

La aparente relación con el tamaño de los individuos podría sugerir que estas son tácticas fijas o que podrían ser una respuesta plástica de los individuos que las realizan todos los individuos

a lo largo de su desarrollo ontogenético o una respuesta al entorno social (West- Eberhard, 2003; Oliveira et al., 2008).

Los resultados registraron que en comparación a los machos que anidaron en solitario la anidación grupal confirió a los machos en grupos reproductivos amplias ventajas reproductivas en términos de número de apareamientos, número de huevos, tasa de eclosión de la progenie y adecuación relativa. Los machos que anidaron en solitario además de recibir un menor número de huevos en sus nidos, su éxito o de eclosión fue casi nulo. Adicionalmente, los machos que anidaron en grupo lograron permanecer más tiempo fuera de sus nidos, lo que redujo el costo del cuidado parental y quizá les permitió obtener el beneficio de alimentarse, y mantener su eficiencia metabólica y la alta frecuencia de re-anidación en la temporada reproductiva, con el consecuente incremento de su éxito reproductivo.

La importancia e implicaciones del tamaño de los grupos reproductivos en el género *Abudefduf* había sido analizada, no así el anidamiento solitario con los costos y beneficios asociados (Foster, 1989; Tyler, 1992; Tyler, 1995). Para esta misma especie se había reportado una preferencia de las hembras por machos con nidos centrales (Foster, 1989), sin embargo, el número de machos por grupo en este estudio no permitió analizar si la posición del nido tenía un impacto fundamental en la elección de las hembras para ovipositar.

Ya que las especies del género *Abudefduf* reportan una longevidad de hasta 20 años, las hembras presentan la capacidad de ovipositar múltiples veces a lo largo de la temporada reproductiva y los machos realizan varios eventos de anidación en el periodo reproductivo, *A. troschellii* es un excelente modelo para evaluar la fidelidad inter-anual en la conformación de los grupos y los patrones de elección de oviposición de las hembras, lo cual sería posible realizando un mayor esfuerzo intra e interanual de marcaje y observaciones conductuales de las interacciones sociales macho-macho, macho-hembra en los grupos reproductivos.

También, es relevante evaluar el peso de los factores ecológicos y de los patrones de relaciones de parentesco o similitud genética entre los machos de un grupo para entender la evolución de los grupos reproductivos. De igual forma entender si la edad de los individuos se relaciona con los patrones de reclutamiento de los grupos reproductivos permitirá evaluar el efecto del aprendizaje de los individuos en la evolución del sistema de apareamiento en colonias reproductivas con la conformación de los grupos reproductivos al interior de las colonias.

El análisis filogenético y el mapeo de los sistemas de apareamiento, sugiere que la SA de

poliginia de defensa de recursos apareció temprano en la historia evolutiva de la familia (hace más de 25 millones de años) y que la defensa territorial temporal (i.e. durante el periodo reproductivo) parece ser clave para explicar la gran diversidad observada en Pomacentridae. También sugiere que los SA monógamos (e.g. harem) son derivados y parecen estar asociados a la evolución del cuidado biparental.

En la familia Pomacentridae el clado Glyphisodontinae (género *Abudefduf*) es monofilético, lo que se ve reflejado en la presencia de un SA poligínico-poliándrico con defensa de recursos temporal por parte de los machos y cuidado paterno exclusivo de la progenie de para todas las especies del mismo, pero con la presencia de especies en que los machos anidan en solitario (e.g. *A. saxatilis*) y especies que anidan en colonias reproductivas con la presencia de grupos reproductivos y tácticas alternativas de apareamiento.

VIII. PERSPECTIVAS Y RECOMENDACIONES

Al analizar el sistema de apareamiento de *A. trochellii* se dio seguimiento a una colonia de anidación por al menos 6 eventos reproductivos, encontrando patrones estables de establecimiento y de lazos sociales. Los referentes indican que la colonia de estudio ha estado activa por lo menos desde el 2016 y ya que la especie de estudio tiene una longevidad de más de 20 años sería interesante dar un seguimiento para constatar si esta fidelidad a la colonia reproductiva, a los sitios de anidación y las interacciones con vecinos se mantiene entre temporadas reproductivas. Para lo cual sería indispensable continuar el esfuerzo de marcaje-captura-recaptura de largo plazo utilizando marcas que permita dar seguimiento a los individuos por varias temporadas reproductivas, una posibilidad sería el usar microchips de identificación (Passive Integrated Transponder PIT-tag) y colocación de antenas que registren la actividad y presencia tanto en machos custodios como en hembras ovipositando en la colonia reproductiva.

Lo anterior permitiría evaluar no solo el éxito reproductivo y de apareamiento a largo plazo de los machos, sino que influencia tiene la edad, la experiencia y el crecimiento de los machos. También permitiría evaluar tasas de crecimiento de los machos y su relación con los cambios de patrones de inversión en cuidado parental, tamaño del territorio y coloración de los machos. Dar seguimiento interanual a los individuos de una colonia reproductiva también permitiría describir si los machos utilizan distintas tácticas reproductivas (e.g. anidar en grupo o en solitario) según su edad y experiencia reproductiva o por el contrario utilizan una misma táctica toda su vida.

A partir de los datos obtenidos en la temporada reproductiva 2023, que nos permite contar con la identidad, ubicación y una muestra de tejido de los 105 individuos marcados, se sugiere genotipificar para determinar si los machos forman agrupaciones de individuos cercanos fenotípicamente o con parentesco. Además, se recolectaron huevos de nidos, en 2 nidos contamos con la identidad y tejido del macho custodio y del vecino más próximo. En una ocasión el macho custodio y el vecino re-anidaron juntos y tenemos muestras de ovocitos de ambos eventos. Por lo que sería importante aumentar este tipo de datos para a través del genotipado y pruebas de paternidad permitiría evaluar la hipótesis de que la paternidad múltiple observada en los nidos de *A. trochellii* asociada a los machos del grupo reproductivo

o a los machos que realizan otras tácticas reproductivas alternativas (Guillen-Parra et al., 2020).

Sería interesante dar seguimiento interanual a los grupos de machos y evaluar experimentalmente el efecto de la remoción y adición de huevos en la permanencia de los machos en nidos y grupos. También determinar si los patrones de elección femenina están basados en la presencia y cantidad de huevos que tiene cada macho, así como de la efectividad de su cuidado parental como un carácter de elección de pareja por parte de las hembras.

Los patrones de fidelidad a los sitios de anidación mostrados por los machos de *A. troschelii* y su consecuente efecto en el desarrollo de las complejas interacciones sociales que involucra el mantenimiento de grupos reproductivos estables sugieren entre otros rasgos una importante capacidad de memoria por parte de los machos. Lo que aunado a la variación intra e intersexual de los complejos despliegues de coloración reproductiva (i.e. coloración nupcial), cambios de coloración durante el desarrollo de la progenie, cuidado parental, presencia de tácticas reproductivas alternativas y gran longevidad, son rasgos similares en invertebrados y vertebrados que han mostrado la evolución de importantes habilidades cognitivas. Lo anterior sugiere a *A. troschelii* como una especie ideal para estudiar las capacidades cognitivas de los machos y si estas son utilizadas para sesgar las decisiones de apareamiento de las hembras, así como la interacción entre selección sexual, sistemas de apareamiento y evolución de las capacidades cognitivas de las especies.

Los avances mostrados en el análisis filogenético comparativo sugieren la importancia de seguir analizando el efecto de los sistemas de apareamiento, y particularmente las colonias reproductivas y los grupos reproductivos en la evolución de rasgos reproductivos como la fecundidad de las hembras, tamaño de los ovocitos, tamaño de la nidada y su efecto en la adecuación. De igual manera y en concordancia con lo mencionado previamente, también sugieren la utilidad de utilizar los sistemas de apareamiento en un análisis filogenético comparativo que permita evaluar la relación de los SA y la evolución del tamaño del cerebro y las habilidades cognitivas de hembras y machos de las diferentes especies de la familia Pomacentridae.

LITERATURA CITADA

- Foster, S. A. 1987. **Diel and lunar patterns of reproduction in the Caribbean and Pacific sergeant major damselfishes *Abudefduf saxatilis* and *A. troschellii*.** *Marine Biology* 95, 333-343.
- Foster, S. A. 1989. **The implications of divergence in spatial nesting patterns in the geminate Caribbean and Pacific sergeant major damselfishes.** *Animal behaviour*, 37, 465-476.
- Guillen-Parra, M. A., L. Mendoza-Cuenca, V. Rocha-Ramírez, C.L. Pérez-Hernández y Chassin-Noria, O. 2020. **Temporal variation in reproductive success and the effects of differential parental care on the progeny of fish with demersal eggs.** *Latin american journal of aquatic research*, 48(3), 514-517.
- Hernández-Olalde, L. 2008. **Ecología reproductiva de peces de arrecife rocoso en el sureste del Golfo de California.** Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional. La Paz, Baja California Sur. México.
- Lott, J. L. 1994. **The dynamics of reproductive behavior in a population of Panamic sergeant majors, *Abudefduf troschellii* (Pomacentridae), from the Sea of Cortez.** Tesis de Doctorado. University of California, Los Angeles. Estados Unidos
- Oliveira, R. F., M. Taborsky y H. J. Brockmann, H. J. 2008. **Alternative reproductive tactics: an integrative approach.** Cambridge University Press. Reino Unido.
- Tyler III, W. A. 1992. **The spatial and temporal dynamics of colonial nesting in the maomao, *Abudefduf abdominalis* (family: Pomacentridae).** Tesis de Doctorado. University of Hawaii at Manoa.
- Tyler III, W. A. 1995. **The adaptive significance of colonial nesting in a coral-reef fish.** *Animal Behaviour*, 49(4), 949-966.
- West-Eberhard, M. J. 2003. **Developmental plasticity and evolution.** Oxford University Press. USA

IX. ANEXOS

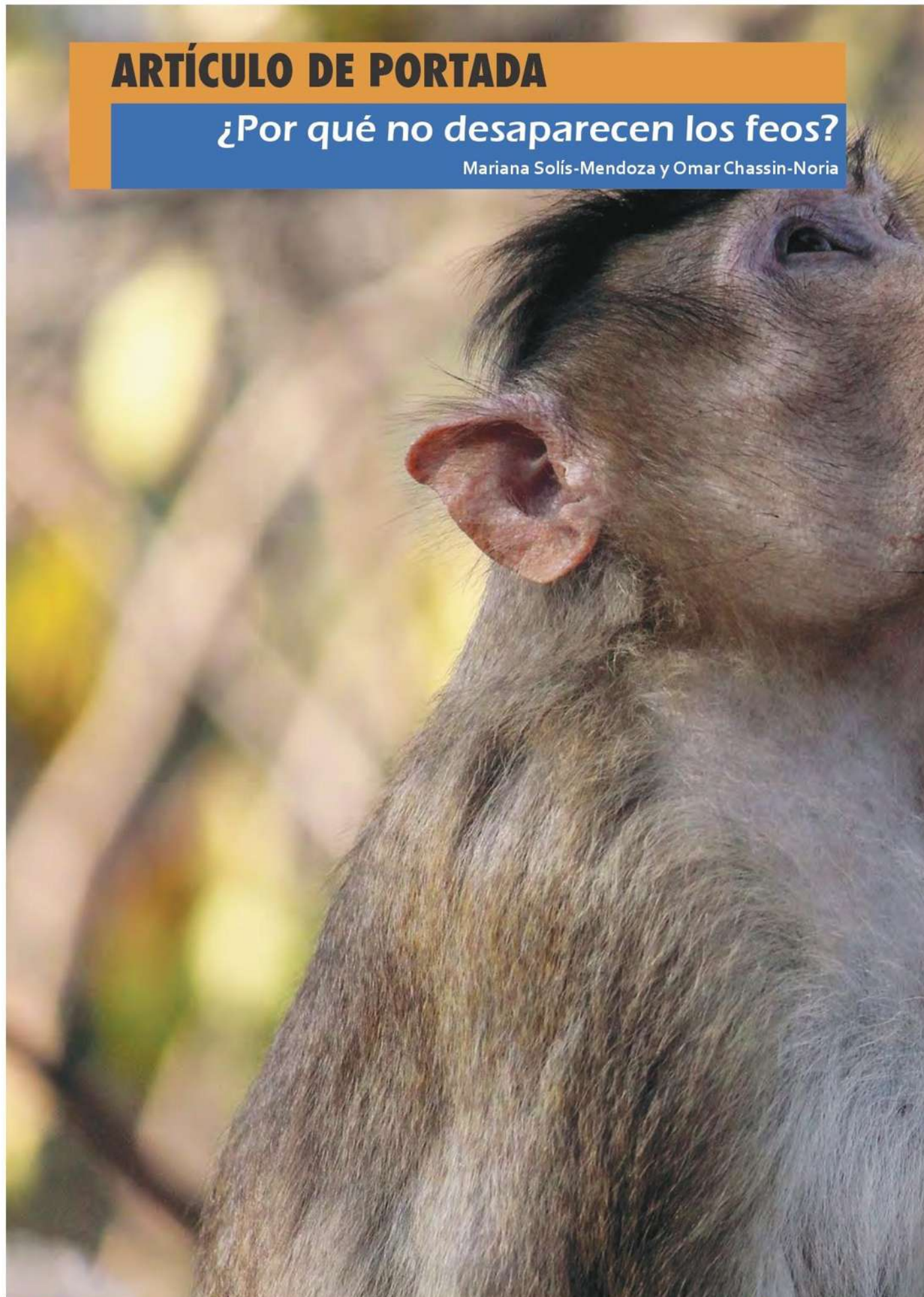
Artículo de divulgación publicado en la Revista Saber Más

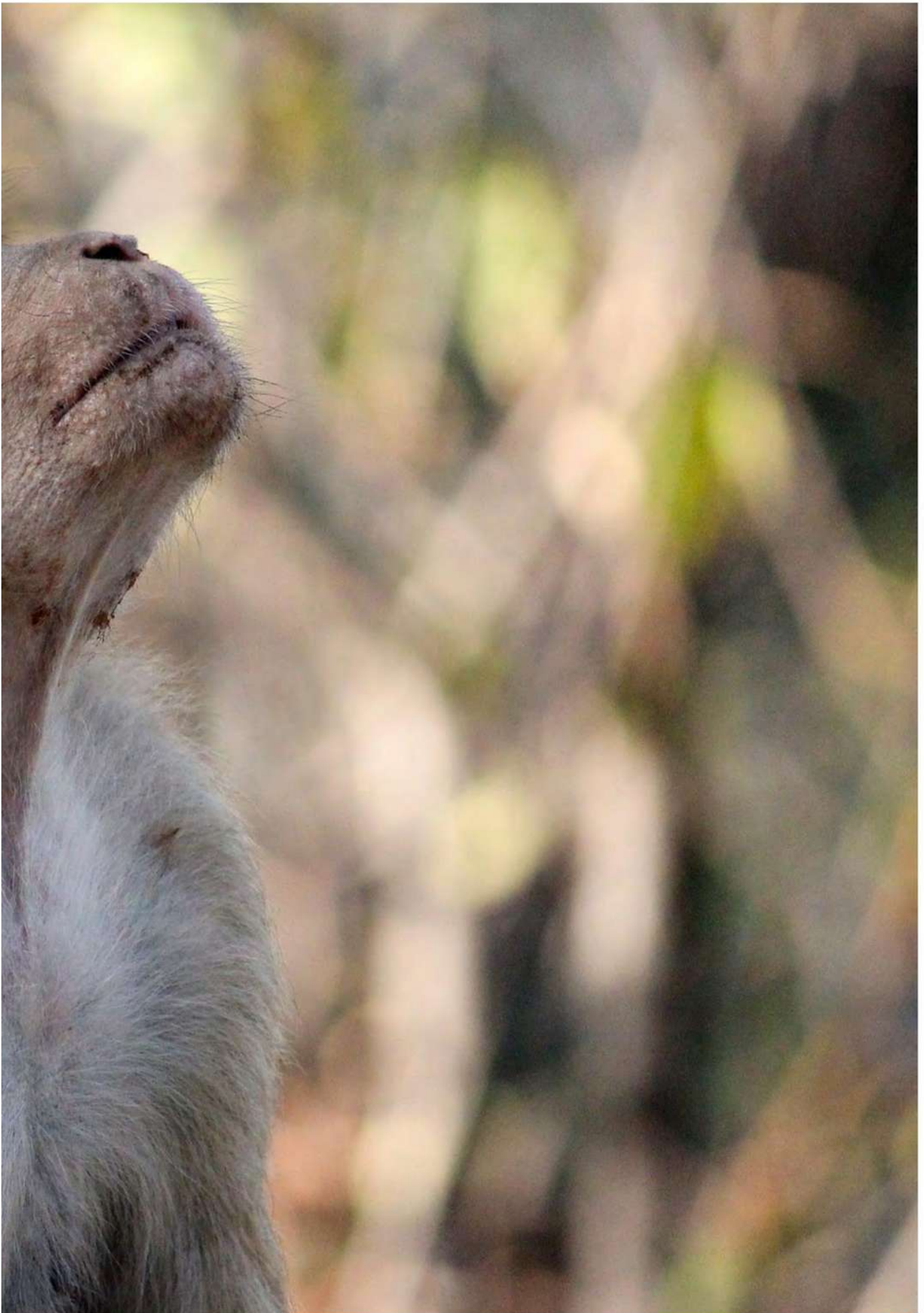
Solís-Mendoza, M. y Chassin-Noria, O. 2020. **¿Por qué no desaparecen los feos?**. *Saber Más* (54) 26-32.

ARTÍCULO DE PORTADA

¿Por qué no desaparecen los feos?

Mariana Solís-Mendoza y Omar Chassin-Noria





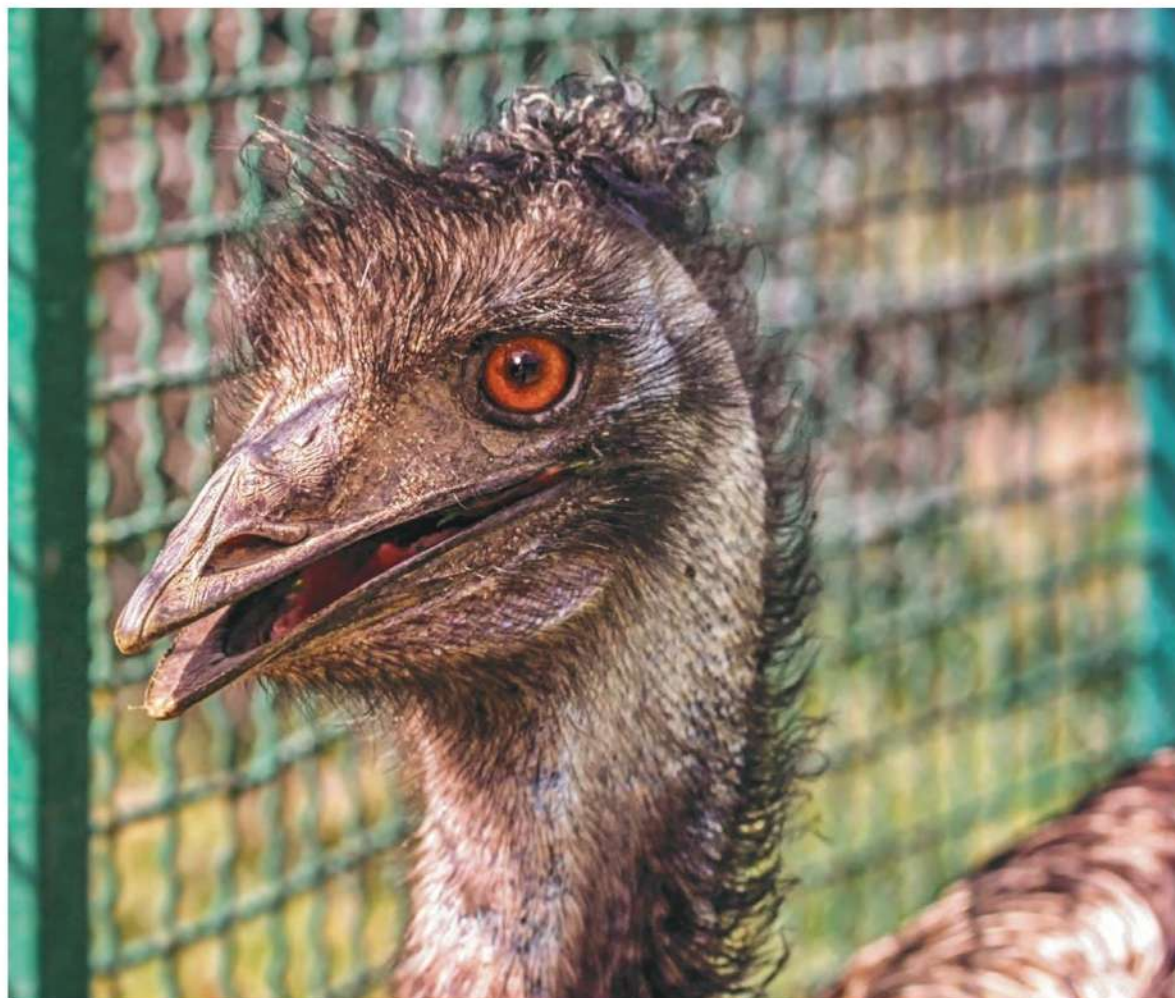
Si las hembras, o los machos, cuando son selectivos eligen a los apuestos o guapos, entonces, **¿por qué siguen existiendo «feos»?** La respuesta está, en que los individuos menos agraciados emplean tácticas de apareamiento alternativas como esperar furtivamente, dar regalos nupciales u obligar a las hembras a aparearse con ellos. Para entender este tipo de tácticas, en este artículo exponemos ejemplos del éxito de los machos más agraciados, pero también el de los menos apuestos quienes igualmente tienen lo suyo.

En el mundo animal, al que también pertenecemos nosotros, los machos y las hembras tienen distintos comportamientos a la hora de elegir con quien aparearse ¿Siempre las hembras eligen a los más vistosos, bellos, fuertes o «guapos»?; eso dependerá de la especie animal. Un ejemplo de elección de machos atractivos es el de las aves del paraíso (familia *Paradisaeidae*), en la que los machos hacen grandes despliegues de cortejo con danzas elaboradas que muestran su gran plumaje

y coordinación; mientras que las hembras, menos coloridas, actúan como evaluadoras de los machos que elegirán para tener sexo. Esto significa, que **las hembras elegirán a los machos exitosos**, aquellos que se esfuercen por parecer más atractivos.

¿Por qué pasa esto?

Si a simple vista queremos distinguir el sexo biológico de los animales, te damos algunas pistas. Por lo general, los machos son más grandes, vistosos y coloridos que las hembras y se comportan distinto; sin embargo, existen algunos animales, incluidas algunas mascotas, que no presentan diferencias evidentes que nos permita diferenciarlos fácilmente. Hemos conocido varios casos en los que algún amigo le ha puesto nombre femenino a «su gata», la cual al crecer resulta ser un gato macho, o viceversa. Esta confusión en diferenciar el sexo, ocurre con otros animales y la única característica que nos da certeza para distinguirlos, es el tipo de células reproductivas que producen, es decir, los





Lawardy, A. (2018) Bird of Paradise. Licencia bajo Commons Recuperado en <https://n9.cilby7cd>

Macho de Ave del Paraíso (*Paradisaea apoda*)

gametos. Las hembras producen óvulos que son grandes, inmóviles y ricos en nutrientes, los cuales sirven para el desarrollo del embrión; mientras que los machos producen espermatozoides móviles, diminutos y prácticamente carentes de nutrientes en comparación con un óvulo.

En cuanto a la reproducción, todos los organismos, independientemente del sexo que tengan, buscan obtener el máximo provecho de la inversión que hacen, ya sea energía o tiempo. La primera inversión para reproducirse será producir gametos, y para que la fertilización ocurra, tiene que existir la unión de dos de ellos, usualmente proveniente de cada sexo. En muchos protistas, la reproducción ocurre sin la presencia de machos o hembras, y las células reproductivas que se fusionan son del mismo tamaño. También **existen organismos unisexuales en los que solo existen hembras**, como en algunas lagartijas del género *Cnemidophorus*.

Muchos de los espermatozoides no lograrán fertilizar un óvulo, lo cual no representa una pérdida considerable, ya que los machos cuentan con una gran cantidad de ellos. Para que tengamos una idea, en los humanos, los machos producen por cada eyaculación aproximadamente **250 millones de espermatozoides**, y solo es necesario uno para fertilizar el óvulo, las hembras en cambio, produci-

rán unos **500 óvulos** maduros a lo largo de toda su vida.

Un hijo exitoso es aquel que crece, se reproduce y pasa sus genes a las próximas generaciones. Como los padres aportan la mitad de su material genético para el hijo, ambos se benefician de igual manera si este resulta exitoso, por lo que es lógico suponer que cada uno de ellos invierte el 50 %, pero esto no suele ser así. Cada uno de los sexos busca obtener la máxima ganancia, invirtiendo el mínimo posible y en lugar de cooperar, procura que el otro invierta más que él. Es por eso que las hembras se dan a la tarea de elegir a un buen macho, mientras que estos compiten por mostrarse como el mejor, el más agraciado o al menos aparentarlo, y así obtener todas las cópulas que le sean posible sin ser selectivos.

Algunos animales invierten más que solo óvulos y espermatozoides, por ejemplo, cuidan del hijo para incrementar sus probabilidades de supervivencia, de su crecimiento y hasta de su reproducción. Esta conducta requiere mucha energía, tiempo y representa una gran inversión que puede ser realizada por la madre, el padre, ambos a la vez, o incluso, puede no presentarse. Existen casos en que los machos realizan una alta inversión en el cortejo, la competencia con otros machos y/o el cuida-

do parental, llegando a escenarios en los que esta inversión puede ser igual, o incluso, mayor al que realiza la hembra con el óvulo. Cuando esta situación se presenta, es posible observar un cambio en los roles sexuales comunes.

No siempre los machos atractivos son elegidos

En los peces pertenecientes a la familia Syngnathidae como el caballito de mar, el dragón de mar (*Phyllopteryx taeniolatus*) y el pez pipa (subfamilia Syngnathinae), las hembras transfieren los huevos fertilizados a una **bolsa incubatriz que poseen los machos**, donde los embriones son provistos de oxígeno y alimento. De esa manera las hembras quedan listas para reproducirse ¡y lo hacen!, mientras que los machos tendrán que esperar a la eclosión de sus larvas para posteriormente cuidar de sus hijos en las primeras etapas de la crianza, y solo después de eso, podrán intentar reproducirse nuevamente.

En estos casos, las hembras son más vistosas que los machos, mostrándose más grandes, coloridas y compiten con otras hembras por machos a los que cortejan activamente, es decir, hay una inversión en los roles sexuales usuales. Aquí, la táctica no es elegir al macho más vistoso, sino al que acepte incubar los huevos y cuidar de sus hijos.

Elegir y ser elegido

Por lo general, **la hembra será quien seleccione a la pareja sexual** y considerará atractivos aquellos machos con un atributo físico deseable o buena salud, ya que los hijos que heredan estas características, serán elegidos a su vez por otras hembras para tener hijos, convirtiéndose en machos exitosos. Los atributos también pueden ser un indicativo de **la condición física de los machos**, como la vistosa y colorida cola del pavo real que los hace bastante visibles a depredadores, el macho no solo tendrá que invertir energía en el plumaje de su cola, sino también tendrá que escapar de posibles depredadores y sobrevivir a causa de esta aparente desventaja.

Por otra parte, elegir a un macho defectuoso podría acarrear serias dificultades para la hembra y sus hijos. Un macho enfermo podría contagiar a la hembra o heredar esta carencia de salud a sus hijos, complicando su supervivencia. Un macho poco atractivo no sería seleccionado por las hembras, lo cual evitará tener descendientes que hereden ese «mal gusto». Esta preferencia por machos poco atractivos o enfermos terminaría por desaparecer.

Entonces, las hembras eligen a los mejores machos. Aunque, si somos atentos y volteamos a nuestro alrededor, observaremos perros, gatos, gallos y humanos



Haslam, E. (2009). *Hippocampus abdominalis*, apareamiento. Licencia bajo Commons. Recuperado en <https://cutt.ly/Wr2ZSbX>

Hembra de caballito de mar transfiriendo los huevos a la bolsa incubatriz del macho



Macho y hembra de *T. bifasciatum*

(2017). Bluehead Wras (Thalassoma bifasciatum). Bajo licencia de Commons. Recuperado de https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Thalassoma_bifasciatum.jpg

que no son «atractivos». Entonces... ¿Por qué no desaparecen todos aquellos que no son «atractivos»?

Será porque los machos menos agraciados tienen una estrategia diferente para acceder a cópulas, al presentar comportamientos menos comunes llamados **tácticas alternativas de apareamiento**, con lo cual, en parte, se responde a la pregunta ¿Por qué los «feos» persisten?

Tácticas de apareamiento alternativas: otras formas de obtener sexo

En algunas especies de animales, como es el caso de un pez llamado *Thalassoma bifasciatum*, existen machos territoriales que suelen cortejar a hembras, que si los eligen, depositan sus huevos en el nido y estos serán fertilizados posteriormente por el pez que ha preparado el sitio. Por otra parte, hay machos más pequeños que no pueden tener un territorio y son similares a las hembras, por lo que **esperan ocultos a que se presente una cópula** y cuando la hembra ha depositado sus huevos, y el macho propietario del nido se encuentra próximo a soltar su esperma para fertilizarlos, el macho furti-

vo se acerca y suelta su esperma, logrando fertilizar algunos de los huevos, y todo ello, sin invertir energía en el cortejo, el cuidado de la progenie y sin el riesgo a la depredación.

Si no hemos tenido la oportunidad de observar a estos peces, es muy probable que si hayamos visto otros machos furtivos: los perros. Cuando una perra se encuentra en celo, es asediada por varios pretendientes, generalmente jóvenes, vigorosos y fuertes; y no en pocas ocasiones algún perro pequeño o feo, pero atento a tácticas de apareamiento alternativas —colarse entre los barrotes o si la perra logra esquivar el encierro—, aprovechará las peleas entre los machos más grandes, para así conseguir aparearse con ella.

Otros machos «poco agraciados» intentan convencer a las hembras **ofreciéndoles regalos nupciales**, los cuales consisten en alimento recolectado por el macho, secreciones salivales, esperma con nutrientes o eyaculados, entre otros. En este intercambio, ambos sexos buscarán salirse con la suya, por ejemplo, en las moscas escorpión (*Panorpa* sp.), las hembras intentan comerse la presa que les ha obsequiado el macho y huir antes de

que pueda copular con ellas, pero si los machos lo logran y las hembras aún no terminan de comer, estos le quitarán la presa y se la comerán ellos.

Pero, hay tácticas alternativas de apareamiento más extremas. Algunos machos interceptan hembras forzándolas a copular. Es real, **¡hay violaciones en el mundo animal!** Sucede en algunos saltamontes, escarabajos, mariposas, libélulas, entre otros. Esto puede representar una gran desventaja para las hembras, al eliminar su posibi-

lidad de elegir al macho con el que se aparean. Sin embargo, la evolución biológica ha generado en las hembras algunas **estrategias para impedir que la cópula forzada se efectúe**, tales como genitales con formas que dificultan o impiden la penetración, o mecanismos de expulsión de gametos.

Reproducirse es toda una batalla en la que tanto machos como hembras emplean, adaptan y adoptan diversas tácticas con tal de conseguir salir victoriosos pasando sus genes a la siguiente generación.

Mariana Solís Mendoza, Bióloga por la Facultad de Biología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH), con estudios de maestría en ciencias en CICESE. Actualmente es estudiante del Programa Institucional de Doctorado en Ciencias Biológicas Opción



Biotechnología Molecular, en el laboratorio de Análisis Genético del Centro Multidisciplinario de Estudios en Biotecnología (CMEB) de la UMSNH. Desarrolla líneas de investigación de ecología, en particular en ecología de la conducta en peces, actualmente realiza su proyecto de tesis "Sistema de apareamiento en *Abudefduf troschelii* (Pomacentridae) y su relación con las interacciones coespecíficas y factores ambientales".

marianasolism@gmail.com

Omar Chassin Noria, Profesor-Investigador de la Facultad de Biología-CMEB, en la UMSNH. Formado como Biólogo, con estudios de posgrado y actualmente interesado en la Biología Evolutiva; combinando el buceo y el análisis de la variación de los ácidos nucleicos, para encontrar nuevos patrones y procesos evolutivos en sentido amplio; con especial interés con la biología reproductiva de vertebrados marinos.



ochassin@umich.mx



BBC Mundo. (2017). «El pez mexicano que se cuele en el apareamiento de una pareja para pasar su ADN».

<https://www.bbc.com/mundo/noticias-38931290>

Krebs J.R. y Davies N.B. (1993). «Sexual conflict and sexual selection». En *An introduction to behavioural ecology* [Tercera edición], Blackwell Scientific Publications, London.

Macías-García C. (2002). «¿Es inevitable el conflicto entre los sexos?». ¿Cómo ves? Revista de Divulgación de la Ciencia.

<http://www.comoves.unam.mx/numeros/articulo/48/es-inevitable-el-conflicto-entre-los-sexos>

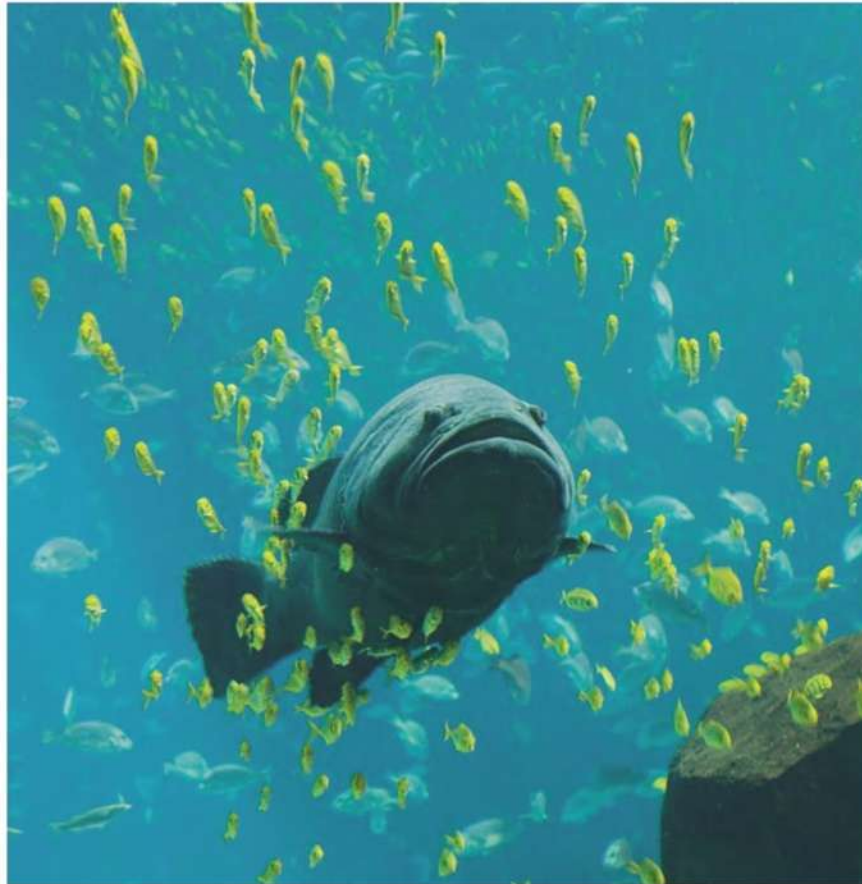
Artículo de divulgación publicado en la Revista Saber Más

Solís-Mendoza, M. y Mendoza-Cuenca, L. O. 2021. **Canibalismo filial en peces ¿Conducta de un buen padre?** . *Saber Más* (56) 43-45.

ARTÍCULO

Canibalismo filial en peces ¿Conducta de un buen padre?

Mariana Solís-Mendoza y Luis Felipe Mendoza-Cuenca



Mariana Solís-Mendoza. Estudiante del Programa Institucional de Doctorado en Ciencias Biológicas opción Biotecnología Molecular en el Laboratorio de Genómica del Centro Multidisciplinario de Estudios en Biotecnología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

marianasolism@gmail.com

Luis Felipe Mendoza-Cuenca. Profesor-Investigador del Laboratorio de Ecología de la Conducta en la Facultad de Biología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

lfmendoza@umich.mx

El acto de comer a un individuo de la misma especie se denomina **canibalismo**, si el individuo ingerido es un hijo o parte de este, se conoce como **canibalismo filial**. Esta conducta resulta común en especies que cuidan de sus hijos, observándose en aves, mamíferos, insectos, arañas, pero principalmente, en peces. En este artículo te hablaremos del canibalismo filial en los peces y te explicaremos el porqué de esta conducta.

Duérmete niño, duérmete ya, que viene el coco y ¡Te comerá!

Por extraño que parezca, esta aterradora canción se canta a los niños para que duerman tranquilos. La mayoría de las culturas cuentan con canciones, historias o cuentos donde el protagonista se

come a los niños porque se portan mal o desobedecen a sus padres. Afortunadamente, estos seres terribles como monstruos, brujas, *trolls*, duendes, el coco, el ropavejero, o incluso un ayudante de Santa Claus, son siempre ajenos a la familia, pero ¿Se imaginan que no fuera un monstruo sino el mismo padre quien se comiera a sus hijos?

Que un padre mate a uno de sus hijos resulta detestable y una de las conductas con mayor repudio social, pero que además se lo coma, resulta sumamente repulsivo. Para sorpresa de muchos, en otros animales, los biólogos evolutivos han propuesto que un macho que mata y se come a sus hijos puede no solo estar tomando una buena decisión, sino ser un muy buen padre.

Canibalismo filial, una historia aterradora

El canibalismo filial en humanos es una **costumbre ancestral**. Diversas culturas tienen mitos relativos a padres que matan y, en ocasiones, devoran a uno o más de sus hijos. Por ejemplo, para los antiguos israelitas la desobediencia a Dios podía

traer como castigo divino el tener que comer carne de sus propios hijos. Más allá de la mitología, el canibalismo filial medicinal era una conducta común en China hace dos mil años; los hijos adultos daban alguna parte de su cuerpo a su padre en un intento de curarle alguna enfermedad. Usualmente el riesgo para el hijo no era grave ya que se ofrecía un mordisco de la pierna y, solo en casos graves, podía ser consumido un dedo completo.

Que el canibalismo filial nos resulte repulsivo, motivó a que, por algún tiempo, se excluyera la descripción de estos actos en los textos científicos, considerándose una conducta aberrante que ocurría en condiciones de estrés agudo como el cautiverio. Sin embargo, esta es una conducta común, observada más frecuentemente en especies que realizan cuidado parental, e incluye —como mencionamos anteriormente—, grupos como aves, mamíferos, insectos, arañas y principalmente peces. La ocurrencia del canibalismo filial no deja de ser paradójico si consideramos que la teoría evolutiva sugiere que el cuidado de los padres es una conducta que incrementa la probabilidad de supervivencia de los hijos, aun cuando reduce la condición física y la reproducción futura de los padres por toda la energía y tiempo invertidos en cuidar. Entonces, **¿qué desquiciado padre podría querer comerse a sus hijos?**

En peces el canibalismo filial es parte de su conducta de supervivencia

En peces el canibalismo filial es usual en especies donde únicamente el padre cuida de la progenie. En general, los machos pelean por el sitio perfecto de anidación, lo preparan, limpian y cortejan a las hembras, las que, de elegirlo, pondrán sus huevos en el nido «abandonándolos al cuidado del macho». Aunque los peces no incuban los huevos, el **cuidar de cientos o miles de ellos resulta una tarea sumamente demandante** para el padre, ya que involucra numerosas y constantes peleas para defenderlos de los múltiples depredadores presentes (incluyendo machos vecinos que también cuidan huevos), mantenerlos limpios y oxigenados a través de «abanicados» con las aletas, e incluso, «soplándoles» agua con la boca para asegurar que se desarrollen correctamente.

En algunas especies, los padres son tan abnegados que no se distraen ni en ali-



Dad por Stiefel, K. Licencia bajo Creative Commons



Fotografía: Mendoza-Cuenca, L.F.

mentarse durante el largo periodo de cuidado paterno. Pese a todo ese esfuerzo, es usual observar a padres comiendo algunos de los huevos de su propio nido, lo que es llamado canibalismo filial parcial y nos lleva a preguntarnos ¿Por qué lo hace?

En ocasiones, los machos engullen huevos no desarrollados, muertos o infectados por hongos y bacterias, por lo que retirarlos es una buena medida para evitar que la infección se disperse, o para aumentar el área de aireación de los huevos sanos lo que hace que se desarrollen más rápido y crezcan mejor, es decir, **canibalizan por el bienestar de la mayoría**. Pero, ¿por qué no simplemente retirarlos en lugar de comerlos?

Los huevos que el pez consume están pegados al fondo y la herramienta corporal que le permite retirarlos es la boca, pero ¿Por qué no escupirlos como lo hacen con las rocas cuando limpia el nido? En realidad, los huevos son ricos en nutrientes y energía, representando un recurso valioso que es codiciado por muchas especies de peces, y el pa-

dre al consumirlos aprovecha esos recursos adicionales y los invierte en sus labores de padre cuidador con los hijos restantes. Un principio similar del bien de la mayoría, aplica cuando la densidad de huevos por nido es muy alta (cientos de miles de huevos) y, en ocasiones, los machos deben retirar incluso embriones sanos que pueden impedir la adecuada oxigenación, limpieza y desarrollo del total de huevos.

Sin embargo, explicar o justificar la conducta de un padre que se come a todos sus

hijos presentes en el nido, parece una tarea sumamente complicada y poco intuitiva. Hemos hablado antes que el cuidado de los hijos es una tarea sumamente desgastante para el padre implicado, si aceptamos que es igualmente desgastante cuidar diez o diez mil huevos, un macho que obtuvo muy pocos huevos en la presente temporada, podría decidir comérselos a todos para mejorar su condición física y apostar por realizar un mejor cortejo y conseguir más huevos en la siguiente temporada. Idéntica decisión se esperaría de un macho que se percata que más del 50 % de los huevos de su nido no son sus hijos sino fecundados por machos tramposos que logran colarse en su nido.

Con la descripción de estos ejemplos de padres devoradores de hijos, quizás ya no te parezca tan repulsivo el canibalismo filial que nos remite a las canciones, historias o cuentos con seres terroríficos. Un padre que devora a algunos de sus hijos puede estarlo haciendo por el bienestar de la mayoría de los hijos restantes, o bien, los engullen para poder ser mejores padres en el futuro.



La Ciencia me Encanta. (2018). «Este pez mata a sus recién nacidos si no son lo suficientemente buenos». *La Ciencia me Encanta*.
<https://cutt.ly/oyJtaWx>

Klug H. y Bonsall M.B. (2007). «When to care for, abandon, or eat your offspring: the evolution of parental care and filial cannibalism». *American Naturalist*, 170:886-901.

DOI: 10.1086/522936

Richter-Boix A. (2018). «Si quieres volver a ligar, cómete a tus hijos: canibalismo filial entre peces». *Evoikos. Blog de Biología y Ecología Evolutiva*.
<https://andaresdelaciencia.com/2018/08/19/si-quieres-volver-a-ligar-comete-a-tus-hijos-canibalismo-filial-entre-peces/>

Formato de Declaración de Originalidad y Uso de Inteligencia Artificial

Coordinación General de Estudios de Posgrado
Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo



A quien corresponda,

Por este medio, quien abajo firma, bajo protesta de decir verdad, declara lo siguiente:

- Que presenta para revisión de originalidad el manuscrito cuyos detalles se especifican abajo.
- Que todas las fuentes consultadas para la elaboración del manuscrito están debidamente identificadas dentro del cuerpo del texto, e incluidas en la lista de referencias.
- Que, en caso de haber usado un sistema de inteligencia artificial, en cualquier etapa del desarrollo de su trabajo, lo ha especificado en la tabla que se encuentra en este documento.

Que conoce la normativa de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, en particular los Incisos IX y XII del artículo 85, y los artículos 88 y 101 del Estatuto Universitario de la UMSNH,

- además del transitorio tercero del Reglamento General para los Estudios de Posgrado de la UMSNH.

Datos del manuscrito que se presenta a revisión		
Programa educativo	Programa Institucional de Doctorado en Ciencias Biológicas	
Título del trabajo	Sistema de apareamiento en <i>Abudefduf troschelii</i> (Pomacentridae) y su relación con las interacciones coespecíficas y factores ambientales.	
	Nombre	Correo electrónico
Autor/es	Mariana Solís Mendoza	0489707f@umich.mx
Director	Omar Chassin Noria	omar.chassin@umich.mx
Codirector	Luis Felipe Mendoza Cuenca	lfmendoza@umich.mx
Coordinador del programa	Omar Chassin Noria	doc.ciencias.biologicas@umich.mx

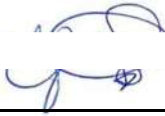
Uso de Inteligencia Artificial		
Rubro	Uso (sí/no)	Descripción
Asistencia en la redacción	No	

Formato de Declaración de Originalidad y Uso de Inteligencia Artificial

Coordinación General de Estudios de Posgrado
Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo



Uso de Inteligencia Artificial		
Rubro	Uso (sí/no)	Descripción
Traducción al español	No	
Traducción a otra lengua	No	
Revisión y corrección de estilo	No	
Análisis de datos	No	
Búsqueda y organización de información	No	
Formateo de las referencias bibliográficas	No	
Generación de contenido multimedia	No	
Otro	No	

Datos del solicitante	
Nombre y firma	Mariana Solís Mendoza 
Lugar y fecha	Morelia, Michoacán a 17 de enero del 2025

NOMBRE DEL TRABAJO

"Sistema de apareamiento en *Abudefduf troschelii* (Pomacentridae) y su relación con las interacción

AUTOR

Mariana Solís Mendoza

RECuento DE PALABRAS

22701 Words

RECuento DE CARACTERES

123276 Characters

RECuento DE PÁGINAS

104 Pages

TAMAÑO DEL ARCHIVO

14.0MB

FECHA DE ENTREGA

Aug 23, 2024 9:53 AM CST

FECHA DEL INFORME

Aug 23, 2024 9:55 AM CST

● 24% de similitud general

El total combinado de todas las coincidencias, incluidas las fuentes superpuestas, para cada base de datos.

- 23% Base de datos de Internet
- Base de datos de Crossref
- 0% Base de datos de trabajos entregados
- 19% Base de datos de publicaciones
- Base de datos de contenido publicado de Crossref