



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

No. 00028

HISTORIA DE VIDA
REPRODUCTIVA DEL CHARAL DEL
ALTO LERMA *Chirostoma riojai*
SOLORZANO Y LOPEZ, 1965.

En México, D.F., se presentaron a las 11:00 horas del día 30 del mes de junio del año 2006 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

- DRA. THALIA CASTRO BARRERA
- DR. IRENE DE LOS ANGELES BARRIGA SOSA
- DR. ISAIAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE
- DR. JOEL PAULO MAYA
- DR. JOSE LUIS ARREDONDO FIGUEROA

Bajo la Presidencia de la primera y con carácter de Secretario el último, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, a la obtención del grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

DE: GERARDO FIGUEROA LUCERO



GERARDO FIGUEROA LUCERO
FIRMA DEL ALUMNO

De acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

APROBAR

REVISÓ

LIC. JULIO CESAR DE LARA ISASSI
DIRECTOR DE SISTEMAS ESCOLARES

Acto continuo, la presidenta del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS

DR. JOSE FRANCISCO FLORES
PETROCHE

PRESIDENTA

Thalia Castro
DRA. THALIA CASTRO BARRERA

VOCAL

Irene de los Angeles Barriga Sosa
DR. IRENE DE LOS ANGELES
BARRIGA SOSA

VOCAL

Isaias Hazarmabeth Salgado Ugarte
DR. ISAIAS HAZARMABETH SALGADO
UGARTE

VOCAL

Joel Paulo Maya
DR. JOEL PAULO MAYA

SECRETARIO

Jose Luis Arredondo Figueroa
DR. JOSE LUIS ARREDONDO
FIGUEROA

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

Iztapalapa



Casa abierta al tiempo

Historia de vida reproductiva del charal del Alto Lerma *Chirostoma riojai* Solórzano y López, 1965 (Atheriniformes: Atherinopsidae)

T E S I S

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

P R E S E N T A

GERARDO FIGUEROA LUCERO

Comité Tutorial

Director: Dr. JOSÉ LUIS ARREDONDO FIGUEROA

Asesor: Dra. THALIA CASTRO BARRERA

Asesor: Dra. IRENE DE LOS ANGELES BARRIGA SOSA

JUNIO 2006

“El Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Programa Nacional de Posgrados con la categoría de alto nivel de Conacyt y además cuenta con apoyo del mismo Consejo, con el convenio PFP-20-93”

El presente trabajo se desarrolló en La Planta de Producción Acuícola del Departamento de Hidrobiología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa.

El proyecto de investigación forma parte del programa Bases biológicas y Ecológicas para la Producción de Aterinópsidos del Estado de México que incluye los proyectos:

Evaluación de una metodología para la producción de *Chirostoma riojai* y *C. humboldtianum* (Pisces: Atherinopsidae) a nivel piloto. 20020620 CGPI-IPN, 20031427 CGPI-IPN, 20060700 CGPI-IPN.

Efecto de la temperatura sobre el desarrollo temprano de *Chirostoma riojai* y *C. humboldtianum* (Atheriniformes: Atherinopsidae). 2004993 CGPI-IPN,

Evaluación del crecimiento durante el período larval de *Chirostoma estor estor* (Atheriniformes: Atherinopsidae) a través de un sistema de monitoreo y telemetría. 20060700 CGPI-IPN.

El alumno recibió la beca Conacyt 169804

Para la realización de los estudios de Doctorado en Ciencias Biológicas el estudiante contó con el permiso COTEPABE-IPN.

El jurado designado por las Divisiones de Ciencias Biológicas y de la Salud de las Unidades Iztapalapa y Xochimilco aprobó la Tesis que presentó

Figuerola Lucero Gerardo

Miembros del Jurado

Director: Dr. José Luis Arredondo Figuerola

Asesora: Dra. Irene de Los Ángeles Barriga Sosa

Asesora: Dra. Thalía Castro Barreda

Sinodal: Dr. Joel Paulo Maya

Sinodal: Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte

A la memoria del maestro Rodolfo Ramírez Granados, pionero de la Acuicultura en México, firme impulsor de mi desarrollo profesional e inspiración para la realización de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. José Luis Arredondo Figueroa, Director de esta tesis, por permitirme participar en su equipo de trabajo y brindarme, su confianza y constante apoyo pero sobre todo su amistad.

A mis asesores

Dra. Irene de Los Ángeles Barriga Sosa, por su tenacidad e impulso para sacar lo mejor de mí.

Dra. Talía Castro Barreda, por su atinada participación y su acuciosa crítica en el desarrollo del trabajo de tesis.

A mis sinodales

Dr. Joel Paulo Maya, por compartir sus angustias y por sus valiosas observaciones para mejorar esta tesis en tan corto tiempo, especialmente por su solidaridad.

Dr. Isaías H. Salgado Ugarte, por su corta pero muy atinada participación en la revisión y mejora del presente trabajo.

A la Dra. Hortensia Montellano Rosales del Laboratorio de Embriología de la ENCB-IPN por su valiosa asesoría y apoyo con el trabajo y procesamiento histológico, a la Biól. Margarita Arriaga y por desarrollar el estudio del desarrollo gonádico.

A Antonio Rodríguez Canto por todo su apoyo y amistad

Resumen

Se analiza la historia de vida reproductiva del charal *Chirostoma riojai*, presente en el embalse Ignacio Ramírez, desde un punto de vista bioecológico. Los factores extrínsecos contrastados fueron la temperatura y el fotoperíodo y los factores intrínsecos, el índice gonadosomático (IGS), la fecundidad, la fertilidad y la edad, talla y peso de primera reproducción con respecto a la época de nacimiento. Se determinó experimentalmente, el efecto de la temperatura y el fotoperíodo en la reproducción; así como la influencia de la temperatura sobre la proporción sexual, en cohortes nacidas en cautiverio, en el intervalo de viabilidad térmica de la especie. Asimismo, se caracterizó la madurez gonádica de machos y hembras; el desarrollo embrionario desde la fertilización hasta la eclosión y su respuesta a la variación de la temperatura.

El IGS revela que en la Presa Ignacio Ramírez, *C. riojai* se reproduce durante la mayor parte del ciclo anual, con excepción de los meses más fríos. Presenta dos máximos reproductivos: de marzo a junio y de julio a septiembre. El IGS disminuye en condiciones naturales, cuando la temperatura se sitúa por debajo de los 18.5° C (octubre a febrero). Experimentalmente, se determinó que la temperatura es el factor principal que regula el proceso reproductivo, y que el fotoperíodo parece no tener influencia a esta latitud, ya que los organismos se reproducen independientemente de su variación. El modelo experimental probado, tampoco detecta un efecto sinérgico entre las dos variables analizadas. La edad y talla de primera reproducción están determinadas por la época de nacimiento, ya que experimentalmente se demuestra que, los individuos que nacen en el primer pico reproductivo, alcanzan la madurez en el segundo período y los que nacen en este último, presentan un retraso en el tiempo, ya que no se incorporan a la población reproductiva en el siguiente período, sino hasta inicios del segundo pico reproductivo, lo que da lugar a un aislamiento reproductivo temporal. Debido a este comportamiento, estas cohortes alcanzan la madurez sexual a tallas ligeramente mayores, y presentan un efecto aditivo que incrementa los valores de IGS en los meses de julio septiembre y en consecuencia, una mayor fecundidad y fertilidad.

El análisis histológico de las gónadas de las hembras, permitió establecer XII estadios de madurez folicular, significativamente diferentes en cuanto a su diámetro, cuyo incremento se ajusta al modelo exponencial y cuatro estadios anatómicos; para los machos se determinaron cuatro estadios y siete tipos celulares. Las características histológicas de los ovarios los sitúan como una especie iterópara con desarrollo gonádico asincrónico, con desoves por grupos múltiples. La proporción sexual obtenida en el sitio de colecta fue de 1:1, probablemente debido a características del sitio más que a un rasgo de la población. Existe una tendencia con respecto al efecto de la temperatura sobre la proporción sexual, en la que las temperaturas bajas favorecen la presencia de machos; sin embargo, temperaturas altas incluyendo aquellas superiores a las del límite de distribución, inclinan la proporción hacia las hembras. De acuerdo a la presencia y el tipo de estadios foliculares y la talla de los peces, se determina que la talla de primera reproducción se presenta en el intervalo de 32.28-38.77mm para las hembras, mientras que para los machos, la talla de primera reproducción se presenta entre los 25.83- 32.27mm. A la luz de estos análisis, es posible concluir que *C. riojai*, es una especie iterópara con desarrollo gonádico asincrónico y desoves múltiples, con una larga temporada reproductiva, perteneciente al grupo de desovadores pelágicos no guardadores, con huevos fitolitófilos, por la presencia de un solo zarcillo. Presenta un desfase en la talla de primera madurez entre los sexos, probablemente como una táctica reproductiva, en donde las hembras presentan ciclos de maduración, mientras los machos presentan producción continua de espermatozoides y con maduración más temprana respecto a las hembras. Los picos reproductivos y el análisis experimental demuestran la presencia de un aislamiento reproductivo temporal, originado por la época de nacimiento.

Abstract

Reproductive life-history of charal *Chirostoma riojai*, from Ignacio Ramírez dam is analyzed, and from a bioecological view. Temperature and photoperiod were the contrasted extrinsic factors analyzed and the intrinsic factors were gonadosomatic index (GSI), fecundity, fertility and age, size and weight at first maturity with respect to the birth season. The effects of temperature and photoperiod were experimentally determined on reproduction process as well as the influence of temperature on sex ratio in cohorts born in captivity and with in the thermal intervals of survival for the species. Gonadic maturation of males and females was histologically characterized as well as the development of embryo from fertilization up to the hatching stage and the effect of temperature on the time of development was analyzed. *C. riojai* spawns through out the year in Ignacio Ramirez dam, except during the coldest months. Two reproductive peaks were detected: from March to June and from July to September. GSI diminish in wild conditions when temperature is below of 18.5° C (October to February). It was experimentally determined that, the reproductive process is principally regulated by temperature, and photoperiod variation does not have influence in this latitude. The experimental designed indicates that there is not a synergistic effect between the variables analyzed. Age and size at maturity are consequence of birth season. Experimentally, individuals born during the first reproductive peak become sexually mature on the second period and those born during this one, presented delayed in the time of maturation because they do incorporate to the reproductive population not until the next period, which corresponds to the beginning of the second reproductive peak, such activity turns out into a

temporal reproductive isolation. As a consequence, These later cohorts reach sexual maturity on bigger sizes and show an additive effect that is reflected in an increased GSI on July-September and therefore, higher fecundity and fertility. Histological analysis of the female gonads allowed to established XII follicular maturation stages. Significant differences were established on the diameter, and four anatomical stages were detected; for males four stages and seven cellular types were defined. Anatomical and histological Ova characteristics determine *C. riojai* as iteroparous species with asynchronic gonadic development. Sexual ratio was 1:1 in the wild (Ignacio Ramírez dam), due perhaps to the characteristics of the site rather than as a trait of the population. An effect of temperature on sex ratio was detected, with low temperatures promoting males and high temperatures promoting females. Size at maturity was determined at 32.28-38.77 mm on females and 25.83-32.27 mm on males, and according to the presence of the types of follicular stages and the size of fish. On the bases of these results, it can be concluded that *C. riojai* is an iteroparous species with gonadic asynchronic development and a long reproductive season; it belongs to the ecological group of pelagic spawners nonguarders with phitolitophyllus eggs. Size at maturity is delayed between sexes as a reproductive tactic that ensures fertilization, where females showed maturation cycles, while males present continuous production of sperm and early maturation with respect to females. Reproductive peaks and experimental analysis show the presence of a temporal reproductive isolation, in consequence of birth season.

Índice

Introducción	12
Antecedentes	15
Distribución de <i>C. riojai</i>	15
Aspectos del género	16
Aspectos relativos a la especie	17
Alimentación	18
Reproducción	19
Ciclos reproductivos en los Aterinópsidos	20
Hipótesis	25
Objetivos	26
Marco Teórico	27
Material y Métodos	45
Resultados	56
Aparato reproductor femenino	57
Anatomía microscópica del ovario	61
Estadios de madurez folicular	62
Fases de la gametogénesis	63
Aparato reproductor masculino	80
Anatomía microscópica del testículo	84
Tipos celulares	86
Frecuencia de tipos celulares	94
Índice gonadosomático	96

Desarrollo embrionario	99
Efecto de la temperatura sobre el tiempo de eclosión	105
Efecto de la temperatura sobre el desarrollo embrionario y la tasa de eclosión	106
Efecto de la temperatura sobre la talla de metamorfosis a juvenil	107
Crecimiento y edad de primera reproducción	108
Efecto de la temporada de nacimiento sobre el crecimiento y edad de primera reproducción	113
Efecto de la temperatura y fotoperíodo sobre el proceso reproductivo	115
Efecto de la temperatura en la proporción sexual	117
Fecundidad	118
Discusión	121
Índice gonadosomático	121
Madurez gonádica	127
Inducción al proceso reproductivo	131
Desarrollo embrionario	136
Edad de primera reproducción	140
Proporción sexual	144
Conclusiones	153
Recomendaciones	156
Bibliografía	157

Introducción

Los peces constituyen el grupo de vertebrados más abundantes en el planeta. En el caso de México, Espinoza-Pérez y colaboradores, (1993) indican que de 50 órdenes de peces identificados a nivel mundial por Nelson (1984), en las aguas mexicanas se presentan 41, lo que da una idea de la gran diversidad ictiológica presente en nuestras aguas. Entre las explicaciones que se dan a esta biodiversidad, se menciona tanto la confluencia de las zonas biogeográficas neártica y neotropical, así como la historia geológica del territorio nacional, que ha determinado el aislamiento de varias cuencas, lo que ha favorecido los procesos de especiación.

En este sentido, el sistema Lerma-Santiago en la Mesa Central de la República Mexicana se considera de gran importancia, ya que su larga historia de inestabilidad geológica y fisiográfica ha ocasionado anastomosis de ríos y separación de cuencas, lo que ha propiciado una dispersión característica y el desarrollo de un gran centro ictiológico de endemismos en el país, (con 58% de especies endémicas reportadas por Miller, 1986). Un ejemplo lo constituye el género *Chirostoma*, que pertenece la familia Atherinopsidae, taxón controversial en cuanto su origen, colonización y diversificación en el Altiplano mexicano (Álvarez, 1949; Barbour, 1973b; Barbour y Chernoff, 1984; Chernoff, 1986) con un número relativamente grande de especies y que junto con otros géneros, forman un grupo monofilético. Este género presenta una alta tasa de simpatria local y una elevada evolución morfológica (Chernoff, 1986). Esto ha planteado que la diversificación del género *Chirostoma*, se explique a

través de un fenómeno de segregación trófica (Barbour, 1973a; Paulo Maya, 2005) ocasionada posiblemente por una depredación selectiva, que derivó en una diferenciación ecomorfológica del aparato bucal y de una variación alométrica en las tasas de crecimiento, para formar un conglomerado constituido, actualmente, por 18 especies.

Un aspecto importante a resaltar, es que estas especies, habitan una porción del territorio nacional en el que se han desarrollado importantes núcleos humanos, que desde hace largo tiempo han realizado un uso intensivo de sus existencias. En la actualidad, la zona del Río Lerma se caracteriza por un alto grado de urbanización e industrialización; esto afecta en diferente grado la calidad del aire, agua, suelo y comunidades biológicas que se desarrollan en esta zona y ha ocasionado la disminución de sus poblaciones, a tal grado, que en la última mitad del siglo pasado se han extinguido dos de sus especies. Aunado a esta situación, en la actualidad, otras ocho especies; cuatro de *Chirostoma* y cuatro de *Poblana* se encuentran en alguna de las categorías de especies en riesgo (NOM-059-ECOL, 1994).

Un caso sobresaliente, entre otros del mismo género, lo constituye *Chirostoma riojai*, motivo de este estudio, el cual fue apenas descrito en 1965 y que, antes de 1977, se reportaba en nueve localidades del Estado de México (Chávez-Toledo, 1987). Actualmente, solo se localiza en cuatro, un embalse artificial (Presa Ignacio Ramírez, Almoloya de Juárez), la localidad tipo (Laguna de Guadalupe Victoria, Capulhuac, Estado de México) y en 2004, se adicionan dos nuevas localidades: San Jacinto (19°

39' N y 99° 45' W) y la presa de la Hacienda de Pastejé (19° 40' N y 99° 40' W) ambas en el municipio de Jocotitlán, del mismo Estado (Figueroa-Lucero, et al., en prensa). En este sentido, su importancia no solo radica en la disminución de su área de distribución, sino que además *C. riojai* es considerado como una especie primitiva dentro del grupo *Arge* debido principalmente a sus características de pigmentación y dentición y que por las razones anteriormente expuestas, puede incluirse en el corto plazo, en una especie amenazada.

El enfoque del presente trabajo, es el de profundizar en el conocimiento de las estrategias reproductivas, en el entendido de que es, a través de ellas, como las especies aseguran la sobrevivencia máxima de la progenie con relación a la energía disponible y a la esperanza de vida de los padres (Pianka, 1976) y cuáles tácticas reproductivas utilizan para conseguir ese propósito y la canalización de los recursos para asegurar su representación genética en la siguiente generación (Wootton, 1985).

El conocimiento de la edad de primera reproducción, la fertilidad, los sitios de desove, la frecuencia, tamaño de los desoves y el período de desove en relación a la variación ambiental, permitirá generar información útil sobre su biología básica y aplicable a metodologías de conservación y producción, a través del establecimiento de biotecnologías acuícolas.

Antecedentes

Distribución de *C. riojai*

Los registros de distribución de *C. riojai* hasta 1985, denotaban su presencia en nueve localidades del Alto Lerma y para 1987, Chávez-Toledo, solo la localizó en tres: la Laguna de Guadalupe Victoria en el Municipio de Capulhuac, (localidad tipo), el embalse Ignacio Ramírez y en la Ciénega del Lerma, todas en el Estado de México, por lo que fue considerada como una especie con fuertes restricciones en su área de distribución, como consecuencia del establecimiento de corredores industriales y el asentamiento de grandes núcleos urbanos, que deterioran la calidad del agua de los sitios de distribución (Soto *et al.*, 1991). Para esta fecha, el que escribe no ha encontrado a esta especie en la Ciénega del Lerma, la cual actualmente funciona como laguna de estabilización, por lo que presumiblemente haya desaparecido como consecuencia de la contaminación del cuerpo de agua.

La Laguna de Guadalupe Victoria (19° 08 29" N y 99° 30 10" O, 1,770 msnm) (SPP, 1981) donde *C. riojai* es el único pez habitante, está incluida dentro del curso alto de la Cuenca Alta del Río Lerma, perteneciente a la subprovincia de lagos y volcanes del Anáhuac de la Provincia del eje Neovolcánico, con suelo vertisol de tipo pélico fino, andosol de los subtipos mólico y ócrico. Las rocas son ígneas extrusivas de tipo basáltico, tobas y tezontle con correspondencia a la era cenozoica, procedentes de los periodos terciario y cuaternario. El clima de la región es C(w2)(w), templado subhúmedo con temporada de estiaje. Actualmente, la laguna presenta una

superficie no mayor a siete hectáreas, alimentada por veneros y manantiales, con aguas claras, en las que *Scirpus* spp y *Typha* sp constituyen la vegetación emergente dominante. La temperatura fluctúa alrededor de los 17 °C (CETENAL, 1989).

El embalse Ignacio Ramírez, geográficamente se ubica entre los 19° 26 y los 19° 28 N y 99° 51 O, a 1,550 msnm, en el municipio de Almoloya de Juárez (Cetenal, 1989). Pertenece igualmente a la subprovincia de lagos y volcanes de Anáhuac de la provincia del eje neovolcánico (SPP, 1981), pero al curso medio de la cuenca alta del Río Lerma. El clima es C(w2)(w), templado subhúmedo con temporada de estiaje bien definida. La temperatura máxima del agua es 22 °C en junio y mínima de 8 °C de diciembre a febrero (Hernández y Valadéz, 1999). De acuerdo a Hernández-Hernández (2000) presenta aguas turbias (80-135 UFT) y duras (70-90 mg/L de CaCO₃) con gran cantidad de arcillas y otros sólidos en suspensión. En este embalse *C. riojai* coexiste en simpatria con *Girardinichthys multiradiatus* y *Cyprinus carpio*.

Las dos nuevas localidades que se adicionan pertenecen al curso medio de la cuenca alta del Río Lerma.

Aspectos del género

El género *Chirostoma* está incluido dentro de la familia Atherinopsidae. En México, coloquialmente son identificados como charales y con el de peces blancos cuando

alcanzan tallas mayores a 20 cm. Son peces de afinidad marina cuya distribución es predominantemente tropical. Pertenecen a la subfamilia Menidiinae la cual presenta la mayor diversidad en las aguas epicontinentales mexicanas, con una alta tasa de simpatría y una elevada evolución morfológica (Chernoff, 1986).

Este género es originario del Altiplano Mexicano, en donde ha evolucionado y se ha diversificado, al menos durante dos millones de años en el seno de los diferentes cuerpos de agua de la zona, conformando un grupo de 18 especies y seis subespecies originando un conglomerado de especies con un origen monofilético (Barbour, 1973b; Echelle y Echelle, 1984), cuyo proceso de especiación en las especies que viven en simpatría, se ha explicado mediante fenómenos de segregación trófica como resultado de una depredación selectiva que ocasionó diferenciación ecomorfológica (Barbour, 1973 a). Paulo-Maya (2005) adiciona que esta diferenciación, es debida a fenómenos de competencia interespecífica y que esto es posible de confirmarse mediante el análisis ecomorfológico de la estructura mandibular y el nicho morfométrico.

Aspectos relativos a la especie

El charal *C. riojai* fue descrito en 1965 por Solórzano y López, en la Laguna de Guadalupe Victoria, en Capulhuac, Estado de México. Especie que por sus características de dentición y pigmentación es considerada por Barbour (1973b) como uno de los ancestros del grupo Arge. En 1993, Díaz-Pardo y colaboradores, categorizan a *C. riojai*, como poco tolerante a los cambios ambientales de origen

antropogénico y señalan que, de continuar operando los mismos factores causales, sus poblaciones puede caer en riesgo de extinción. Los estudios ecotoxicológicos sobre el género son prácticamente inexistentes, probablemente debido a la dificultad de mantenerlos vivos en cautiverio. Martínez- Jerónimo *et al.* (2003) determinan el efecto del metil paratión sobre eleuteroembriones de *C. riojai* encontrando una CL_{50} de 2.51 mg/l (I.C.=2.24 a 2.74, $p=0.05$) cuantificada por el método Probit, indicativos de una alta sensibilidad relativa, ya que el reporte “Methyl Parathion (Environmental Health Criteria 145) International Programme on Chemical Safety”, señala que para la mayoría de las especies de peces estudiadas, la CL_{50} se ubica entre 6 y 26 mg L⁻¹. Por lo que es necesario profundizar desde el punto de vista ecotoxicológico, los impactos negativos que se pudieran estar generando sobre las poblaciones naturales en su distribución actual.

Alimentación.

C. riojai es un pez esencialmente carnívoro, con tendencias al consumo de cladóceros, al igual que el resto de las especies del género y cuya dieta, aunque presenta modificaciones a lo largo del desarrollo ontogénico relacionados al incremento en el tamaño de la abertura bucal, está basada en el consumo de organismos zooplanctónicos, quienes a su vez están en estrecha relación con la disponibilidad de los artículos alimentarios presentes en las diferentes épocas del año (Figuroa, et al 2004b, Ordóñez-Mercado, 1999) y cuyas preferencias alimentarias cambian con la talla.

Reproducción

Los peces viven inmersos en un medio que experimenta cambios cíclicos de luz, temperatura, salinidad, pH, oxígeno disuelto, lluvias, alimento, entre otros, en donde la supervivencia, reproducción y crecimiento depende en gran medida de la percepción de estos estímulos o factores ambientales. De su trasducción a impulsos bioeléctricos y hormonales y finalmente de la adaptación fisiológica de las especies, que suele ser cíclica y en sincronía con el medio externo. De acuerdo a Zanuy y Carrillo (1987), en la filogenia de los vertebrados dos sistemas de información compiten con éxito: el sistema de comunicación neural y el hormonal. La función fotorreceptora se basa fundamentalmente en el primero, la función glandular o secretora lo hace en el segundo, además de un tercer sistema neuroendocrino fundamental para el control de la reproducción. Todos estos eventos invariablemente se presentan durante la fase de pubertad, en donde la recrudescencia gonádica es manifiesta (Cussac y Ortubay, 2002). El cambio en la producción de gonadotropinas determina el periodo adulto. La gonadotropina-I (GTH-I), promueve la producción de 17β -estradiol en las hembras y de 11-ketatestosterona o testosterona en los machos, quienes son responsables de la vitelogénesis o espermiogénesis al final del período juvenil. Por influencia ambiental, ritmos endógenos o interacciones sociales, en un momento específico del desarrollo los organismos, inician la producción de la gonadotropina II (GTH-II), la cual condiciona un incremento en la concentración de la hormona sexual $17\alpha,20\beta$ -dihidroxi-4pregnen-uno ($17\alpha-20\beta$ -DPH) la cual permite la maduración final de los gametos en ambos sexos (ovulación y espermiación) dando

origen al periodo adulto (Barcellos et al., 2002; Devlin y Nagahama, 2002; Henderson y Morgan, 2002; Pankhurst, 1988; Pankhurst y Peter, 2002)

La percepción de los estímulos ambientales como el fotoperíodo y la temperatura, está regido por el sistema nervioso e incluye el paso desde los receptores sensoriales al cerebro, por acción de la melatonina sobre el hipotálamo, una vez en este órgano hace que se produzcan las hormonas hipotalámicas que son transportadas a través de las axones neuronales a la hipófisis, donde inhibirán o estimularán la liberación de gonadotrofinas al torrente circulatorio, las gonadotrofinas actúan sobre las gónadas induciéndolas a producir esteroides gonadales que serán los responsables del proceso de crecimiento gonadal, maduración y desove.

Ciclos reproductivos en los Aterinópsidos.

Probablemente la mayor información respecto a la biología reproductiva de los Aterinópsidos de México, se concentre en las especies habitantes del lago de Pátzcuaro, en las que De Buen (1941) al analizar el período reproductivo de *C. grandocule* y *C. attenuatum* manifiesta que se reproducen todo el año, presentando máximos reproductivos entre enero y agosto; Solórzano (1961), detecta un desplazamiento en el período reproductivo de esta última y precisa que *C. attenuatum* maximiza su reproducción entre la segunda quincena de marzo hasta fines de mayo. En 1970, Rosas analiza con mayor detalle la biología reproductiva de *C. estor estor*, haciendo énfasis sobre la fecundidad y la edad de primera

reproducción en cautiverio, la cual es menor en talla con respecto a las poblaciones silvestres, así como estudios sobre los tipos de sustratos donde se lleva cabo el desove. Para esta misma especie Lara (1980) determinó que el período máximo de reproducción se presenta entre marzo y junio a una temperatura de 20 a 22 °C y la edad de primera reproducción la alcanzan al año de edad, y como todas las especies del género, no presenta dimorfismo sexual; también manifiesta que la fecundidad para una hembra de 150 a 250 g es de 10 000 a 15 000 óvulos; García de León en 1984, determina también, para esta especie un periodo reproductivo de enero a junio, con máximos de febrero a mayo y la talla mínima de madurez sexual correspondió a 108 mm para los machos y 149 para las hembras, y sugiere que esta especie presenta desoves asincrónicos, al determinar seis tamaños de óvulos ováricos. La fecundidad también ha sido analizada en las especies presentes en el Estado de México. Méndez-Sánchez en 1996, determinó como valor promedio de la fecundidad absoluta para *C. riojai* en 2 954 óvulos, la cual es mayor a *C. ocotlane* y *C. chapalae*, *C. labarcae* y *C. diazi* (Arregui, 1979) cuyo número de óvulos oscila entre 800 a 1 100, mientras que Cházaro *et al.* en 1989, determinó 648 óvulos para *C. jordani*. Estos resultados demuestran que las especies coloquialmente conocidas como charales además, de una talla pequeña, también presentan fecundidades menores a los peces blancos cuyos pesos y tallas son mayores.

También, dentro del proceso reproductivo, la presencia de híbridos parece ser un fenómeno presente en las poblaciones de aterinópsidos mexicanos, ya que la hibridación es un evento común en aguas dulces como resultado de los procesos de

sucesión naturales o antropogénicos por ser cuerpos de agua temporales, cuya alteración ambiental disminuye el volumen y como consecuencia el espacio (Hubbs, 1955; Mayr, 1968). Los límites de área y época reproductiva de las especies en simpatria pueden ser muy cercanos, como es el caso de las especies de los lagos de Pátzcuaro y Chapala, que en los últimos tiempos han visto reducidos sus volúmenes originales. A este respecto, Nelson (1966) señala que la hibridación es un proceso común en áreas de disturbio donde coexisten especies relacionadas sobre todo si se presentan cambios ambientales. Este evento también ha sido señalado por Hubbs (1966), quien argumenta que las alteraciones de las barreras geográficas en los peces de agua dulce pueden producir hibridación, cuando las especies separadas son reunidas. La presencia de híbridos en las especies marinas es más raro pero se ha reportado para especies muy cercanas y que ocupan el mismo hábitat como es el caso de *Menidia menidia* y *Menidia beryllina* que se distribuyen a lo largo de la Costa Atlántica de los Estados Unidos (Massachusetts a Florida) (Gosline, 1948).

En los Aterinópsidos mexicanos, al parecer también existe la posibilidad de que se formen híbridos naturales, ya que por definición, el género forma un conglomerado de especies que comparten un origen monofilético y en las que probablemente, el aislamiento reproductivo no ha concluido. Jordan y Hubbs (1919), reportan procesos de hibridación natural entre *Chirostoma chapalae* y *C. consocium*; posteriormente, Barbour y Chernoff (1984), señalan la hibridación entre *C. labarcae* y *C. aculeatum* del lago de Chapala. En ese mismo año, estos autores al analizar a *C. sphyraena*, *C. lucius* y *C. promelas*, manifiestan la imposibilidad de diferenciarlos y los colocan en el

estatus de difícil ubicación, señalando la posibilidad de ser híbridos de las mismas. García de León (1984), manifiesta la imposibilidad de determinar los juveniles de *C. estor estor* y los adultos y preadultos de *C. grandocule* y bajo el argumento anterior, menciona la posibilidad de hibridación entre dichas especies. De manera experimental, se ha comprobado la formación de híbridos aunque no todos han sido viables ni han sobrevivido para reproducirse en cruces de *C. attenuatum* con *C. patzcuaro* (Ledesma, 1990). Oseguera (1987), Andrade-Tinoco (1990) y Estrada-Rodríguez (1991) al cruzar a *C. grandocule* con *C. attenuatum*; *C. patzcuaro* con *C. grandocule* y *C. estor estor* con *C. grandocule*, respectivamente, y al analizar el patrón de pigmentación y la morfología durante el desarrollo temprano no encuentran diferencias con los paternos. Estrada-Rodríguez (1991), esboza la posibilidad de lograr una mayor sobrevivencia de los híbridos, pues, al parecer la alta mortalidad en la etapa larval, más que por efectos genéticos, se debió a problemas en el mantenimiento, sobre todo en la base alimenticia.

Desde el punto de vista del que escribe, la problemática que enfrenta *C. riojai* no es ajena al resto del conglomerado de especies que componen al género. Todas las especies, en especial las del Bajo Lerma circunscritas a los lagos de Chapala y Pátzcuaro, enfrentan problemáticas similares, que se reflejan en situaciones de diferente índole, debidas entre otros factores a la contaminación, sobrepesca, secado de cuerpos de agua, falta de regulación en las capturas, entre otras, todas de origen antropogénico y que repercuten en detrimento de la economía local de la población

que desde tiempos prehispánicos hace uso de este recurso y sustenta parte importante de su cultura.

Estas actividades ponen en riesgo la presencia del taxón como parte importante de la biodiversidad, por lo que los problemas en la disminución del recurso repercuten en problemas típicamente biológicos, ya que si bien en últimas fechas se ha retomado con gran interés el estudio y conocimiento de la biología básica con diferentes fines, existen paradigmas como el origen del género y las teorías planteadas por De Buen (1941), Barbour (1973 b), Jordan y Everman (1896-1900) y Echelle y Echelle (1984), que no han sido abordadas por la academia sino hasta años recientes. Otro aspecto, parte de este paradigma, se refiere a los mecanismos de especiación y dispersión de gran discusión en la actualidad, en los que la biología molecular (Barriga-Sosa *et al.*, 2002) y la ecomorfología (Paulo Maya, 2005) parecen ser el camino indicado para su resolución; sin embargo, la aparente existencia de híbridos naturales en las especies en simpatría, más la dificultad taxonómica para determinar a las especies durante su desarrollo temprano, plantean un panorama bastante complejo, para la investigación en México.

HIPOTESIS

Si el Índice Gonadosomático es indicativo del estado de madurez sexual, como respuesta a la variación de las condiciones ambientales, entonces el análisis y experimentación de estas condiciones, permitirán determinar las relaciones de la especie con su ambiente en función de los rasgos que definen y determinan su historia de vida en relación a la reproducción.

OBJETIVOS

Objetivo General.

Determinar los patrones básicos de la historia de vida reproductiva de *Chirostoma riojai* que explican las tácticas de la especie para mantener una población de acuerdo a las condiciones ambientales prevalecientes.

Objetivos Particulares.

- a) Determinar las épocas reproductivas, en función de la madurez gonádica, durante un ciclo anual
- b) Caracterizar histológicamente los estadios de la madurez gonádica en las hembras y machos.
- c) Determinar experimentalmente el efecto del fotoperíodo y la temperatura sobre el proceso de maduración gonádica.
- d) Determinar el efecto de la temperatura sobre la proporción sexual.
- e) Determinar la edad de primera reproducción en función de la época de nacimiento.
- f) Caracterizar el desarrollo embrionario en relación con el guild reproductivo

Marco teórico

Teorías de las historias de vida.

Las teorías de las historias de vida, se han desarrollado para explicar las relaciones entre el ambiente y los patrones de las historias de vida de las poblaciones. Desde el punto de vista ecológico, las historias de vida comprenden un conjunto de rasgos que caracterizan los patrones del ciclo de vida de las especies y que varían en relación al ambiente en que se desarrollan.

El estudio de las historias de vida (hv) puede iniciarse con el planteamiento de la evolución de la capacidad competitiva entre dos poblaciones, en donde como resultado de la competencia, la ventaja obtenida consistiría en un aumento del tamaño promedio de la población de cada una de las especies interactuantes y, supuestamente, la disminución en las probabilidades de extinción

Una de las primeras teorías es la de MacArthur y Wilson (1967), a partir de estudios poblacionales de plantas y aves, respectivamente, y posteriormente Pianka (1976), establecen la teoría de que las historias de vida de las especies, son el resultado de su capacidad competitiva, de la densodependencia y de los factores ambientales y que dan origen a las estrategias de selección r y la selección K, según domine el parámetro r (tasa intrínseca de crecimiento) ó el K (capacidad de carga) de las curvas de crecimiento poblacional. Estas definen los rasgos de la eficiencia o

adecuación ecológica de las especies y son exclusivas de cada población; donde los componentes de la historia de vida de una población son: el tamaño, la fecundidad, la edad de madurez, el número de eventos reproductivos y la esperanza de vida, que en conjunto, definen las tablas de vida y de fecundidad.

Las especies que presentan estrategia r, son de vida corta, la mayoría son semélparas con altas tasas de reproducción, pero con baja densidad de población; presentan un ciclo de vida corto, desarrollo rápido y son de tamaño pequeño. Tienen un gran número de descendientes, pero con baja sobrevivencia y no presentan cuidados parentales. Viven en ambientes desfavorables, impredecibles y variables, que pueden ocasionar mortalidades catastróficas, independientemente de la densidad de población. Explotan nichos donde no existe la competencia y los recursos, raramente son limitantes. Son fuertes y adaptables, poseen mecanismos que les facilitan la dispersión, por lo que son buenos colonizadores y responden rápidamente a las perturbaciones ambientales.

Los estrategias K, presentan un patrón contrario a los estrategias r. Son especies competitivas, con poblaciones estables de individuos longevos. Poseen tasas de crecimiento poblacional más lentas debido a que son densodependientes, pero soportan presiones ambientales; se reproducen tardíamente y son iteróparas. Son más grandes que los estrategias r y tienen un desarrollo lento. Presentan una fertilidad baja y los animales presentan cuidados parentales. La mortalidad depende de la densidad y no de la variabilidad ambiental de su hábitat, pero gran parte del

tiempo sus poblaciones se encuentran cerca de la capacidad de carga y su crecimiento está limitado por la disponibilidad y accesibilidad de los recursos. Además, tienen poca capacidad de dispersión que, aunada a las características anteriores, los limita para colonizar un nuevo hábitat.

Pianka (1976) propone que es factible identificar grupos de especies, como los vertebrados terrestres, que cumplen las características de los estrategas K y los insectos como estrategas r.

A pesar de la gran relevancia que alcanzó en un momento dado esta teoría, ha sido bastante discutida y modificada, conforme ha avanzado el conocimiento de la ecología de las poblaciones.

El ecólogo vegetal Grime (1979), propone otro sistema para estudiar las historias de vida de las plantas, debido a que son organismos modulares y, por lo tanto, difieren en sus características demográficas de las de los animales. Propone una clasificación compuesta por tres estrategias, dado que es difícil designarlas bajo el esquema de los estrategas r y K. El las clasifica como estrategias R o ruderales, C o competitivas y S o tolerantes. Los R viven en ambientes impredecibles o alterados, los C viven en ambientes constantes, predecibles y no alterados; son muy competitivos, iteróparos y precoces. Los S viven en ambientes estresados o en el estrato herbáceo; se reproducen tardíamente y de manera intermitente, con un almacenamiento de energía a largo plazo. Además, existen tipos intermedios: los C-

R (ruderales-competitivos), los S-R (ruderales-tolerantes) y los C-S-R (ambientes alterados, poco competitivos).

Con respecto a los animales vertebrados, Murphy (1967), después de analizar la variación de R_0 (tasa reproductiva neta) y su efecto en el comportamiento reproductivo de peces marinos, concluye que las especies iteróparas no persiguen incrementar su r al tener reproducciones repetidas, sino más bien, que este comportamiento se debe a la incertidumbre en la sobrevivencia de su descendencia. La selección de un período reproductivo prolongado aumenta entre mayor sea la incertidumbre, por lo que los individuos canalizan más energía al crecimiento y la conservación y menos a la reproducción. Considera que los rasgos que definen las h_v son la edad de madurez, la fecundidad y la longevidad.

Así mismo, Krebs (1985), con respecto a las historias de vida de los animales, coincide con Murphy; sin embargo, discrepa con la teoría original, en el sentido de que plantea que hay un continuo desde los estrategas r hasta los K . Además, argumenta que las historias de vida son más que un patrón demográfico que se resume en una tabla de vida, ya que ésta no responde a la interrogante de por qué una especie presenta un tipo de ciclo de vida y no otro, lo cual difiere del punto de vista de Sterns y Hoekstra (2000), quienes sostienen el punto de vista anterior. Por otra parte, Krebs (1985) determina que, en general, una r elevada no se correlaciona con una población abundante; más bien, la estrategia a seguir en los ciclos de vida de las especies, es aquella que optimice la energía de un organismo en el

crecimiento, la conservación y la reproducción. Por lo tanto, lo que determina esta respuesta, es el esfuerzo reproductivo específico de la edad, medido como la fracción del tiempo y la energía en una edad dada que se dedica a la reproducción.

Así, son tres los factores que originan un aumento en r en las poblaciones animales:

- 1) la reducción en la edad de madurez, 2) el aumento en el tamaño de las camadas y
- 3) el aumento en el número de eventos reproductivos (mayor longevidad).

Otros autores coinciden en que la edad de madurez es el factor fundamental que define las h_v , pero también la sobrevivencia y la fecundidad específicas de la edad (Roff, 1981).

Shaffer, (1979) por otra parte, llega a la conclusión de que además de los parámetros poblacionales, son importantes los intercambios ecológicos, como la variación entre la fecundidad y la sobrevivencia, que surgen a partir de la restricción en algún recurso, para generar una misma r ; si la selección es la no reproducción en la edad i (sobrevivencia máxima), o no sobrevivencia después de la reproducción (fecundidad máxima) dará lugar a una historia de vida semépara; si la selección es hacia valores intermedios de la fecundidad y la sobrevivencia, dará lugar a la h_v iterópara. Esta interpretación no es compartida ni por Murphy (1967) ni por Krebs (1985), ya que discuten que si una especie semépara cambiara a una reproducción iterópara para incrementar su r , no se modificaría sustancialmente su tasa reproductiva neta (R_0).

Begon *et al.* (1986), agrega que, también las características organísmicas influyen en sus h_v , como el tamaño y la tasa de crecimiento individual, la cantidad de recursos empleados por los padres en los cuidados de la progenie y la longevidad, entre otros. Por otra parte, la dispersión puede afectar la fecundidad y la sobrevivencia, por lo que los individuos almacenan energía y recursos que utilizarán cuando el aporte de nutrientes sea deficiente. Los individuos utilizan la energía para la formación de nuevas estructuras o actividades que incrementen su propia tasa de captura o protegerlos de sus enemigos, lo que mejora el crecimiento, la sobrevivencia y la fecundidad. Así mismo, define que los organismos con una fecundidad alta tendrán más hijos, pero pequeños. En ese sentido la alternativa más viable será la que de lugar al valor reproductivo más alto. Por lo tanto, la fecundidad baja se presenta en individuos que viven en un hábitat favorable, constante o variable, pero predecible y una fecundidad alta en condiciones contrarias.

Smith y Smith (2001), también coinciden en que es difícil clasificar a los organismos según la teoría de los estrategias r y K , ya que una misma especie puede presentar rasgos r o K , en diferente hábitat. Concluyen que ese esquema de vida es más útil para comparar organismos del mismo tipo, de una misma población o diferentes poblaciones de la misma especie, lo cual situaría el concepto de las h_v dentro del concepto demográfico.

En este sentido, Wootton (1984) argumenta en relación a los peces, que la adaptación de una estrategia reproductiva es una consecuencia de la acción de la

selección natural, la cual puede manifestarse como una acción oportunista de los organismos para enfrentar al ambiente. Así, la estrategia reproductiva de una especie de pez, es el conjunto de rasgos que el pez intentará para mantenerse y dejar descendencia; tales rasgos incluyen la edad de madurez, la fecundidad en relación al tamaño y edad específicos, tamaño y naturaleza de los gametos, la proporción sexual, la duración de la temporada reproductiva, el comportamiento reproductivo y, en algunas especies, rasgos como el cambio de sexo.

El éxito reproductivo de los individuos depende de cuándo y cómo se presentan los desoves y de los recursos destinados a la reproducción. Dentro de la estrategia reproductiva característica de una especie, los individuos muestran variaciones tácticas en su expresión de rasgos reproductivos, como respuesta a las circunstancias ambientales. Así, se observa una amplia variación interpoblacional en la edad de madurez, como reflejo de las influencias genéticas y ambientales; también, la época de maduración gonádica y de nacimiento guarda estrecha relación con el ciclo reproductivo endógeno sincronizado por factores externos, como el fotoperíodo y la temperatura, que restringen la temporada reproductiva a una época del año específica, en que las condiciones ambientales son las más favorables para la descendencia.

Concluye que la h_v de las poblaciones es el resultado de las fuerzas evolutivas y éstas son el resultado de la sumatoria de los cambios que sufre un organismo en un ambiente determinado. La h_v está restringida por las posibilidades de desarrollo para

un organismo y ésta está restringida por la posición filogenética del mismo, lo que lo confina a un número limitado de hábitat.

Dentro de esta línea de pensamiento, la teoría de las hv establece que los factores ambientales dirigen los cambios evolutivos en los patrones de las hv, a través de los efectos en las tasas de mortalidad y fecundidad específicas de la edad, y la respuesta evolutiva es la forma de los esquemas de mortalidad, crecimiento y fecundidad específicos de la edad (Begon, 1986; Wootton, 1990, Stearns, 1992).

Por otra parte, independientemente de esta teoría, Nikolsky (1963) en sus estudios de ecología de peces, propone que en particular para este grupo de vertebrados, la cantidad, la calidad y la disponibilidad del alimento son los factores fundamentales que determinan los rasgos poblacionales como son la estructura poblacional, la edad de madurez y la fecundidad, y todos a su vez, son influidos por el ambiente.

El mismo autor, plantea que los peces con ciclo de vida corto tienen pocos grupos de edad, una mortalidad alta en las etapas tempranas del desarrollo, son precoces sexualmente y tienen una fecundidad alta. Viven en ambientes inestables donde el tamaño poblacional puede variar mucho de un año a otro, debido a cambios drásticos en las condiciones ambientales. En cambio, los peces longevos maduran más tarde, tienen muchos grupos de edad y la fecundidad es baja. Viven en ambientes estables donde el aporte de alimento es relativamente constante, por lo que la depredación intraespecífica es baja.

Así mismo, determina que la reproducción es el evento principal en el ciclo de vida de los peces, que asegura la continuidad de las especies. Como puede observarse, coincide en gran medida con el esquema de historia de vida de los autores anteriores.

Sin embargo, un aspecto diferente que este autor incorpora a las historias de vida y que es bastante interesante, son los estilos reproductivos, que los define como el resultado de la adaptación a condiciones particulares de reproducción y del desarrollo de sus larvas. Clasifica a los peces de acuerdo a la fecundidad específica, en tres grupos: el primero comprende peces con una fecundidad específica de 1 a 10, y que están sujetos a una baja depredación. El segundo, con una fecundidad de 10 a 50, y el tercer grupo tiene fecundidades específicas de 50 a 210 y son especies adaptadas a una mortalidad alta.

La fecundidad específica se define por $(p*j)^r \sqrt{(r*x)}$, donde: p es el período entre dos desoves sucesivos; r es el número de óvulos por desove; j es la edad de madurez y x es el número de desoves durante la vida del individuo.

Este autor agrega que, la fecundidad también varía de acuerdo al comportamiento reproductivo: las especies más fecundas presentan huevos pelágicos, los que tienen fecundidades intermedias, desovan sobre plantas y los que tienen las fecundidades más bajas, protegen o cargan a sus huevos. En general, los peces marinos tienen

fecundidades más altas que las especies dulceacuícolas o migratorias. Esta variación está estrechamente relacionada con el tamaño de los óvulos; entre más pequeños, mayor es la fecundidad.

Dentro de este contexto, define que la fecundidad intraespecífica a su vez, varía en relación a la edad, la longitud y al peso; las hembras más jóvenes y las más viejas presentan las fecundidades más bajas. Otros factores que determinan la fecundidad individual son el aporte de alimento, la presión de pesca, la densidad del vitelo y el volumen de la gónada.

Así mismo, determina que el coeficiente de madurez tiene menor variación, a lo largo del año, en especies tropicales que en las de regiones templadas o frías, porque se reproducen casi todo el año y, generalmente, tienen desoves asincrónicos.

Finalmente, argumenta que no solo la cantidad, la calidad y la disponibilidad del alimento determinan el desarrollo de las gónadas, sino también el fotoperíodo y la temperatura, entre otros factores, ya que la luz activa al hipotálamo y la temperatura regula la tasa metabólica.

Otro enfoque de las hv para los peces, es el que propone Balon (1985), quien considera inapropiado aplicar los conceptos de selección r y K a las hv y a la evolución.

Establece que, el desarrollo u ontogenia de los peces es un conjunto de estados estables y que los procesos que causan los cambios en los rasgos de las hv y las tendencias evolutivas, son cambios abruptos o umbrales, suficientemente fuertes, para cambiar a una nueva unidad evolutiva.

Así, distingue un patrón reproductivo de dos estados estables alternativos: altriciales, para describir a los generalistas, cuyos hijos nacen pequeños e incompletamente desarrollados y los precociales, cuyos hijos nacen relativamente grandes y completamente desarrollados; los altriciales pudieran relacionarse con los estrategias r, los progenéricos o los paedogenéticos, y los precociales con los estrategias K o los neoténicos. Sin embargo, la razón principal que contrapone contra el uso del concepto de los estrategias r y K, en lugar de los estados altricial y precocial, es que estos estados reflejan los procesos epigenéticos responsables de su formación y no parámetros de hv de origen arbitrario, o desconocido, o el estado de un ecosistema.

Así mismo, los estados generalista o especialista son posibles en una saltatoria constante entre uno o ambos estados estables u homeoréticos, altricial y precocial. Los generalistas, con un genoma muy heterogéneo, la variación epigenética más amplia y una habilidad para sobrevivir en ambientes más perturbados e impredecibles, generalmente, son organismos de madurez temprana y/o un período reproductivo largo, una diferenciación somática retrasada y un costo reproductivo bajo. El tamaño pequeño no es privativo de los altriciales, que además es irrelevante, lo que importa es el estado en que nacen (la forma). Sin embargo, lo común es la

tendencia a incrementar el tamaño conforme se acerca a la especialización o a un estado precocial. Debido a que las características ontogénicas tempranas de un altricial, son retenidas por los numerosos descendientes, es posible un intervalo de variación constante extremadamente amplio. Cuando no existen perturbaciones ambientales severas y un incremento de la presión competitiva, la selección favorecerá la especialización o la conformación de estado estable precocial.

Si las restricciones estructurales lo permiten, la especialización puede causar la formación explosiva de unidades evolutivas, por ejemplo, las adaptaciones tróficas de los cíclidos africanos, con un solo estilo reproductivo de incubadores bucales. Por el contrario, una sola unidad evolutiva como los cyprinodontiformes, puede especializarse en todos los estilos reproductivos posibles de no guardadores, guardadores y portadores y permanecer con una alimentación generalista.

Conforme la tendencia se dirige a la especialización (precociales), la edad y el tamaño de madurez se retrasará y el alto costo reproductivo dará lugar a una fecundidad baja. El ciclo de vida puede ser prolongado, por la presencia del período senescente, que no tiene valor reproductivo, o por permitir la semelparidad. Esto reduce tanto la variación, que las perturbaciones ambientales pudieran llegar a ser totalmente destructivas; a esta reducción en la variación le llama evolución hipermórfica o adultación y lleva a una extinción acelerada. Sin embargo, estas especies reaccionan a las perturbaciones ambientales impredecibles, oscilando de un estado estable a otro estado estable, de altricial a precocial y viceversa.

En casos extremos de especialización, la presión ambiental puede ser lo suficientemente fuerte para provocar un umbral especial o cambio brusco, llamado juvenilización (reversión en prioridades por competencia mental RPCM) y otra vez, convertir a un precocial en un altricial con una variación reducida. Bajo condiciones igualmente fuertes, pueden canalizar la estrategia reproductiva hacia la paedomorfosis, que evita la extinción y crea una nueva secuencia evolutiva a lo largo de la trayectoria paedomórfica o afecta un nuevo estado estable de una magnitud mayor (taxonómica).

Con respecto a los estilos reproductivos, en los que los peces son, probablemente, los más diversos de todos los vertebrados, Balon establece una clasificación ecológica, determinada por la selección de los sitios de desove, los factores ambientales y los caracteres ontogénicos.

Cada grupo constituye un “guild” o tendencia, concepto que descansa en el entendido de que son el resultado de una trayectoria evolutiva, en que la repetición del comportamiento reproductivo, se refleja epigenéticamente y se establecerán por medio de la selección natural de estados estables reproductivos. Sin embargo, dependiendo de la selección hacia un rasgo o una combinación de rasgos, un miembro de un “guild” puede cambiar de un “guild” a otro, en una manera saltatoria.

Define tres secciones etológicas: no-protectores, protectores y guardadores. Cada uno dividido en grupos ecológicos y éstos en “guilds” o estilos o tendencias reproductivas.

A pesar de las diferencias en los criterios para definir cuáles son los rasgos que definen las hv de los organismos, todas las teorías coinciden en que los factores ambientales dirigen los cambios evolutivos en los patrones de las hv, pero al mismo tiempo, éstas cambian de manera más inmediata, dependiendo del ambiente; así, la hv no son una propiedad fija que un organismo exhiba.

Reproducción

En relación a la reproducción en los peces, se han definido los siguientes factores ambientales como principales reguladores:

Mecanismos de control:

- Fotoperíodo
- Temperatura y calidad del agua
- Inundaciones y corrientes
- Mareas y ciclos lunares
- Ciclos del agua
- Sustrato
- Nutrición

- Enfermedades y parásitos
- Presencia de otras especies

En cuanto a las tácticas reproductivas o patrones, en función de la frecuencia y el desarrollo de la ovogénesis, se clasifican en:

1. Sincrónicos:

- Iteróparos. Todos los ovocitos se desarrollan al mismo tiempo.
- Semélparos. Un solo evento ovulatorio terminal.

2. Sincrónicos por grupo: Dos o más desoves discretos de ovocitos.

- Varios estadios de desarrollo.
- Eventos ovulatorios múltiples durante una estación anual reproductiva.

3. Asincrónicos:

- Ovocitos en todos los estadios
- Ovulación continua.

Y con respecto a los modos de reproducción:

1. Ovíparos: óvulos libres, fertilización externa, embriones y larvas libres

2. Ovovivíparos: óvulos retenidos en el cuerpo, fertilización interna, los embriones se desarrollan dentro del cuerpo de la hembra, sin nutrición materna.
3. Vivíparos: óvulos retenidos, fertilización interna, los embriones se desarrollan dentro de la hembra y obtienen sus nutrientes vía trofotenia. Algunas especies presentan placentas verdaderas, los hijos nacen como juveniles; otras especies se reproducen por activación de los huevos.
4. Estrategias especializadas:
 - 4.1 Hermafroditismo
 - 4.1.1 Simultáneos
 - 4.1.2 Secuenciales:
 - 4.1.2.1 Protándricos
 - 4.1.2.2 Protóginos
 - 4.2 Poblaciones unisexuales: todos los individuos son hembras. Requieren esperma de los machos. Los nacimientos son por ginogénesis (retienen el segundo cuerpo polar).

Índice gonadosomático (IGS)

La maduración gonádica se puede determinar por la apariencia externa de las gónadas (West, 1990). En los peces, el peso de las gónadas aumenta con la edad y en la época de reproducción, lo que ha servido para establecer escalas de madurez

de la gónada, principalmente en las hembras y relacionarla con las épocas de reproducción. Puesto que el peso de la gónada se relaciona con el peso de la hembra; Nikolsky (1963), determina el coeficiente de madurez (lo que se conoce actualmente como índice gonadosomático, IGS) que expresa el porcentaje del peso de la gónada con respecto al peso del cuerpo. Este índice varía para cada especie y cada población, donde el máximo valor se alcanza en el período reproductivo, dado el incremento en el peso de la gónada.

Otra de las formas de analizar la madurez gonádica, es a través de estudios macroscópicos, de la caracterización histológica y del estado fisiológico de las gónadas (Nikolsky, 1963;; Jobling, 1995; Pankhurst, 1998; Zanuy, et al. 2001; Cussac y Ortubay, 2002).

El IGS ha sido ampliamente utilizado, principalmente en las ciencias pesqueras y en estudios de reproducción, como una medida del estado de madurez gonádica. Pero las condiciones ambientales prevalecientes en las temporadas reproductivas, no han sido recreadas ni utilizadas como punto de partida para definir la historia de vida reproductiva, bajo condiciones controladas de una especie en particular

Por lo que la hipótesis que sustenta el presente trabajo, se basa en los aspectos teóricos derivados de la ictiología, la biología del desarrollo, la fisiología, la ecología de la reproducción, la genética, y la limnología para explicar de manera conjunta, la biología de *C. riojai*, a través de su historia de vida.

Por lo que, para explicar en su conjunto la estrategia reproductiva en *C. riojai*, se parte del Índice Gonadosomático (IGS) durante un ciclo anual y de las condiciones ambientales prevalecientes en ese período de estudio.

Material y Métodos

Determinación de las épocas de reproducción.

Colecta de reproductores.

Para determinar las épocas de reproducción y el índice gonadosomático de *C. riojai* en el Embalse Ignacio Ramírez, Municipio de Almoloya de Juárez, Estado de México, se realizaron dos muestreos mensuales cada dos semanas, durante un ciclo anual, comprendido entre febrero de 2000 a febrero de 2001 para la colecta de reproductores.

Todas las colectas se realizaron entre las 12:00 y 14:00hrs y en cada una de ellas se registró la temperatura del agua superficial, de fondo y ambiente, la concentración de oxígeno disuelto (YSI Mod. 55) y el pH (Orion mod 219), en la zona de la presa denominada la cortina. Las colectas se realizaron con ayuda de un chinchorro de 15 m de largo, 1.70 m de caída y luz de malla de 2 mm, con repeticiones de dos a cuatro arrastres por visita.

Inmediatamente después de cada colecta, los organismos se fijaron inyectando en todo el cuerpo una solución de formol fosfato 1 N (Baker M. R.) al 10 % y pH de 7.0; se etiquetaron y guardaron en frascos adicionando formol suficiente para transportarlos al laboratorio.

Determinación de peso y longitud

Los organismos fijados se pesaron en una balanza electrónica con una precisión de 0.01 g (Ohaus mod), se midió la longitud patrón, con un calibrador digital () con una precisión de 0.01 mm, desde la punta del hocico hasta el urostilo y se les colocó en bolsas pequeñas etiquetadas con fecha, número, peso y talla. Los peces colectados fueron agrupados en diez clases de talla a intervalos de 6.44 mm (19.38-83.87 mm), considerando las longitudes mínima y máxima.

Índice gonadosomático.

De cada intervalo de clase de talla, se seleccionaron al azar, cinco gónadas femeninas y cinco masculinas, a los que se les practicó un corte longitudinal desde el istmo hasta el poro anal, lo que permitió obtener las gónadas completas; éstas se pesaron, se midieron, etiquetaron y dibujaron en la cámara clara, como también se tomaron fotografías digitales.

El IGS se calculó para 274 hembras y 272 machos, con los valores del peso de las gónadas y de los peces colectados durante el ciclo anual, de acuerdo a Rossenblum, *et.al.*, (1987):

$$\text{IGS} = \text{Wg} / \text{Wt} * 100$$

En donde:

IGS = Índice gonadosomático.

Wg = peso de la gónada en g.

Wt = peso del organismo eviscerado en g.

Determinación de madurez gonádica.

Para describir el desarrollo gonádico, las gónadas de 50 hembras y 50 machos, con longitudes entre 19.38 y 83.87 mm, se procesaron histológicamente. Después de ser pesadas y fijadas en formol fosfato al 10%, se transfirieron a líquido de Bouin, durante 12 h, y se lavaron con agua corriente. Posteriormente se deshidrataron en una serie ascendente de concentraciones de alcohol etílico (35, 50, 70, 85, 96° g. l. y absoluto), se transparentaron con tolueno y celoidina y finalmente se incluyeron en parafina a diferentes puntos de fusión. Se realizaron cortes longitudinales de 6 micras y se fijaron a los portaobjetos con el líquido de Ruyter (Montellano Rosales, com. pers.).

Los cortes obtenidos se seleccionaron y se procedió a teñirlos mediante la técnica de Hematoxilina-Eosina y Pas-Hematoxilina. Las laminillas se montaron en resina sintética.

Por microscopía de luz, de acuerdo a las características estructurales y morfológicas de los elementos que conforman los folículos, se determinó el grado de madurez del ovario. Se midió el diámetro de cada uno de los distintos ovocitos (n= 10569), mediante una reglilla y un ocular micrométrico (dividido en micras). Así mismo, se determinó la frecuencia de cada uno de estos estadios de madurez folicular.

En las gónadas masculinas se identificaron los tipos celulares y su variabilidad a lo largo del ciclo. En ambos casos, se tomaron microfotografías con un fotomicroscopio Marca Zeiss.

Se construyeron histogramas con los estados de madurez así definidos y la frecuencia de los mismos. Se relacionaron con la temperatura del agua y el índice gonadosomático, determinados durante el ciclo anual en la presa. La discriminación de clases de talla de los ovocitos se determinó por el método GT2 de Gabriel (Sokal y Rohlf, 1969).

Desarrollo embrionario

Se colectaron reproductores en la presa Ignacio Ramírez y se transportaron vivos al laboratorio. Se mantuvieron en acuarios de 80 L, a 22 °C y aireación suficiente (>4 mg/L de oxígeno disuelto). Se alimentaron *ad libitum* con cladóceros (*Moina macrocopa*) y tubificidos (*Limnodrilus* sp).

La descripción del desarrollo embrionario del charal del Alto Lerma *C. riojai*, se llevó a cabo a partir de cohortes (F2) obtenidas bajo condiciones de laboratorio. Los óvulos maduros fueron fertilizados manualmente en una proporción de dos machos por hembra. Los óvulos se recibieron en un recipiente con agua reconstituida (150 mg CaCO₃) y a una concentración salina de 5 ups y filtrada a dos micras. Inmediatamente, se adicionó el semen de los dos machos y se mezclaron suavemente, por un minuto. Posteriormente, se colocaron en un incubador a 22 °C, 6.5 ±1 mg/L de oxígeno disuelto y pH de 8.5.

A partir del momento de la fertilización, se realizaron observaciones cada 5 minutos hasta la fase de mórula. Por otra parte, de la fase de blástula hasta la formación de las cápsulas ópticas, los cambios se registraron cada 60 min. Los cambios durante la organogénesis se observaron cada 12 h hasta el momento de la eclosión. Todos los cambios, tanto en el incremento del número de blastómeros como el conjunto de cambios epimórficos, se grabaron en video y se tomaron fotografías con una cámara digital.

Edad de primera reproducción.

El desarrollo experimental se llevó a cabo con dos cohortes F2 obtenidas de dos hembras, por fertilización *in vitro*, mediante la técnica descrita en el párrafo anterior y

cuya generación parental procede de la población presente en la Presa Ignacio Ramírez, Almoloya de Juárez, Estado de México.

La primera cohorte corresponde a organismos nacidos en abril, a inicios de la temporada máxima de reproducción, determinado a través del IGS y la segunda a los nacidos en noviembre a finales del segundo período. Cada cohorte experimental estuvo constituida por el total de organismos viables del desove de cada una de las dos hembras (70 ± 5 embriones).

Inicialmente, los organismos de ambas cohortes, se mantuvieron por un período de 30 días en un sistema de canaletas de PVC acopladas a un sistema de recirculación con biofiltros sumergidos (cada canaleta con un volumen de 60 L), a la temperatura promedio correspondiente a la época del año en la presa (22 y 18 °C) respectivamente.

La alimentación durante el desarrollo temprano hasta los 20 días, consistió de 30 rotíferos/ml (*Brachionus calyciflorus*) y 20 nauplios/ml de *Artemia franciscana*. La alimentación posterior a esta etapa de desarrollo y hasta los 30 días comprendió también alimento vivo: 10 cladóceros/ml (*Daphnia* spp.), 1 g de larvas (peso húmedo) de II, III y IV estadio de *Chironomus plumosus* y 10 juveniles y adultos/ml de *Artemia franciscana*., cultivados bajo condiciones de laboratorio, suministrados dos veces al día.

El crecimiento de cada cohorte se evaluó en condiciones naturales en la Piscifactoría Tiacaque, Edo. de México, cuyo régimen térmico y de iluminación, además de su altura sobre el nivel del mar, es similar al de la presa Ignacio Ramírez. Los individuos se dispusieron en jaulas con un volumen de 2 m³, construidas a base de PVC y malla de mosquitero con luz de malla de 1 mm. Se colocaron en un estanque rústico de media hectárea, fertilizado previamente con nutrientes inorgánicos (N, P Y K) para favorecer la productividad primaria y secundaria. Así mismo, la productividad secundaria se subsidió adicionando *Daphnia scholderii*, colectada en embalses artificiales (bordos) cercanos, así como cultivada en el laboratorio.

Mensualmente, se determinó el incremento en peso y longitud patrón de una muestra extraída al azar (n = 10 organismos), previamente anestesiados utilizando benzocaína comercial (64 mg/L) con una dosis de 1 ml/l durante cinco minutos.

La edad de primera reproducción de cada una de las cohortes se determinó por la presencia de huevos en el medio, para lo cual se colocaron sustratos construidos a base de plástico monofilamento de color amarillo, ya que los huevos de *Chirostoma* se fijan al sustrato por medio de zarcillos. El incremento en longitud y peso se registró mensualmente. La forma y la velocidad del crecimiento tanto en longitud como en peso, así como la relación inherente entre la longitud y el peso en cada una de las cohortes, se ajustaron mediante modelos de regresión.

Se empleó el modelo potencial para determinar la relación entre la longitud y el peso:

$$W = a Lp^b$$

W = peso

Lp = longitud patrón

a = peso inicial

b = variación del peso con respecto a la longitud

Efecto de la temperatura y el fotoperíodo sobre la inducción a la madurez gonádica.

Para evaluar el efecto de estos dos factores ambientales sobre el proceso de inducción a la maduración gonádica, se tomaron como base, los regímenes fototérmicos determinados en el análisis de los picos reproductivos, a través del IGS, en condiciones naturales. Para ello se definieron cuatro temperaturas (15, 17, 19 y 21 °C) y dos fotoperíodos (12:12 y 10:14 h luz: oscuridad) (Tabla 1) que incluyen el inicio y el final de los períodos reproductivos y el intervalo de variación de los factores ambientales abióticos luz y temperatura de los sitios de distribución de esta especie. La combinación de los diferentes niveles de luz y temperatura, dio lugar a ocho tratamientos, los que se analizaron a través de un diseño bifactorial con dos variables (fotoperíodo y temperatura). El primero en dos niveles y el segundo en cuatro. Este diseño permite discriminar el efecto principal de cada factor y la posible interacción entre ellos sobre la variable respuesta, que en este caso fue el evento reproductivo y el número de huevos registrado en cada tratamiento.

El experimento se llevó a cabo en el laboratorio, con hembras y machos vírgenes de la misma edad y de la cohorte F2, con tallas de 5 ± 0.5 cm. Se emplearon lotes de 5 individuos por tratamiento, con dos réplicas. Los tratamientos se llevaron a cabo en acuarios de 90 L, divididos en dos por una lámina de acrílico; en cada compartimiento se colocó una réplica. Debido a la ausencia de dimorfismo sexual, el sexo de los machos se confirmó por la extracción de semen, se asumió que los individuos que no lo presentaban eran hembras. La proporción sexual en cada lote fue de 3:2 (3 machos: 2 hembras).

Tabla 1. Diseño experimental del fotoperíodo y temperatura.

Fotoperíodo	Temperatura ° C			
	15	17	19	21
12: 12 (Luz: oscuridad)	T1	T2	T3	T4
10: 14 (Luz: oscuridad)	T5	T6	T7	T8

Los organismos seleccionados, se aclimataron previamente a 15 °C durante 30 días. Posteriormente se incrementó la temperatura 2 °C c/d para fijar los tratamientos mayores a 15 °C. Se colocaron sustratos de monofilamentos de plástico color amarillo para la fijación de los huevos. Los peces se alimentaron dos veces al día con larvas de estadio IV de *Chironomus plumosus*, neonatos y juveniles de *Daphnia magna* y adultos de *Artemia franciscana* en una proporción del 10% del peso húmedo. Cada tratamiento concluyó una vez que se presentó el primer desove y se contó el número de huevos.

Efecto de la temperatura sobre la proporción sexual.

El efecto de la temperatura sobre la proporción sexual, se evaluó a partir de huevos obtenidos de la generación F2 por fertilización *in vitro*; se mantuvieron a temperatura constante hasta su transformación en juveniles. Lotes de 25 huevos en fase de mórula, para garantizar su viabilidad, se colocaron en vasos de precipitados con capacidad de 250 ml, en un volumen de 200 ml, los que se incubaron a cinco temperaturas: 15, 18, 21, 24 y 26 °C. Se hicieron recambios de agua del 100% diariamente, hasta el momento de la eclosión, posteriormente los eleuteroembriones se transfirieron a recipientes de 4.5 L de capacidad, con un volumen de 3.5 L, a los que se les recambió el agua en un 75 % cada tercer día, este procedimiento se siguió hasta su transformación a juveniles. Cada uno de los tratamientos se mantuvo en acuarios incubadores de 40 litros de capacidad, construidos *ex profeso*. La temperatura se mantuvo constante mediante un aparato enfriador con circulación continua marca AZOO 200XP con termostato interno.

La alimentación se basó en el método propuesto por Figueroa- Lucero *et al.* (2004b) y que consistió de rotíferos *Brachionus plicatilis*, desde la fase de eleuteroembrión y hasta larvas de 9 días después de la eclosión (dde), en que pueden consumir nauplios de *Artemia franciscana*. A partir del día 14 se les suministraron neonatos del cladóceros *Moina macrocopa*. El agua de recambio se filtró a 2 μ y se mantuvo a una concentración salina de 5 ups.

Los juveniles se sacrificaron en su totalidad después de alcanzar la fase de juvenil, a excepción del tratamiento de 15 °C, cuyos organismos después de 90 días no sufrieron la transformación a juvenil. Se extrajeron las gónadas y se determinó el sexo histológicamente mediante la técnica de Hematoxilina Eosina.

Resultados

Aparato reproductor de *Chirostoma riojai*.

C. riojai, no presenta dimorfismo sexual, solo es posible diferenciar a los individuos adultos externamente por presión abdominal, al observar los gametos expulsados.

El aparato reproductor está localizado en la región dorsal de la cavidad corporal, lateralmente al tubo digestivo, suspendido ventralmente a la columna vertebral y a la vejiga natatoria. Las gónadas son órganos pareados de forma lobular fusionados en la parte posterior, de tal modo que, forman un solo conducto que desemboca en la papila urogenital (Fig. 1).



Figura 1. Hembra de *C. riojai*, se observa la gónada de color negro (Ap), por el pigmento del mesovario

Aparato reproductor femenino.

El ovario, es un órgano par alargado de conformación lobular, de superficie lisa, de forma triangular de bordes redondeados con la base orientada lateralmente, el vértice lateral superior une a la gónada a la pared del cuerpo a través de un mesenterio pigmentado (mesovario). En tanto que, en el vértice interno se observa un vaso sanguíneo que recorre toda la longitud de la gónada, prolongándose en su extremo anterior a través de un filamento delgado. El aspecto anatómico del ovario y su pigmentación varían dependiendo del estado reproductivo, presentando así tonalidades de café a negro en la cubierta o cápsula albugínea.

Debido a que en el período de ovogénesis las gónadas varían considerablemente entre las especies, se han establecido diferentes escalas de madurez que explican el ciclo reproductivo, la longitud de los períodos de desove y la edad de primera reproducción entre otros, cuyas diferencias se manifiestan intra e interespecíficamente; por lo que para el caso de *C. riojai* se establecieron cuatro estadios de madurez gonádica, correspondientes a las características anatómicas presentes en los ovarios de las muestras colectadas.

Estadios de desarrollo gonadal:

Estadio I. Gónadas sexualmente inmaduras. Se caracterizan por ser pequeñas, de estructura delgada y transparentes, en las que no existe diferenciación entre el ovario y el testículo (Fig. 2.)

Estadio II. Gónadas en maduración: Ocupan de un medio a tres cuartas partes de la cavidad visceral, se distinguen con facilidad los testículos de los ovarios. El ovario alargado adquiere forma triangular y está cubierto por una cápsula de coloración negra y brillante, en la que se pueden apreciar pequeños puntos de pigmentos negros distribuidos homogéneamente en la superficie de la gónada, la cual presenta un ensanchamiento progresivo de la región anterior a la posterior (Fig. 3).

Estadio III. Gónadas maduras: Se caracterizan por ocupar la mayor parte de la cavidad visceral o su totalidad, presentan diferentes tonalidades en la cápsula albugínea, como una mezcla de pigmentos de color café y negro distribuidos a lo largo de la gónada o bien coloraciones entre café y ámbar en toda la superficie, que van del café lechoso a negro intenso y brillante (Fig. 4).

Estadio IV. Gónadas desovadas. Los ovarios presentan las fases de recuperación, en las que se notan zonas irregulares de pigmentación distribuidas en toda la superficie, con coloraciones variables entre café lechoso a negro, se vuelve a hacer presente el vaso sanguíneo (Fig. 5).

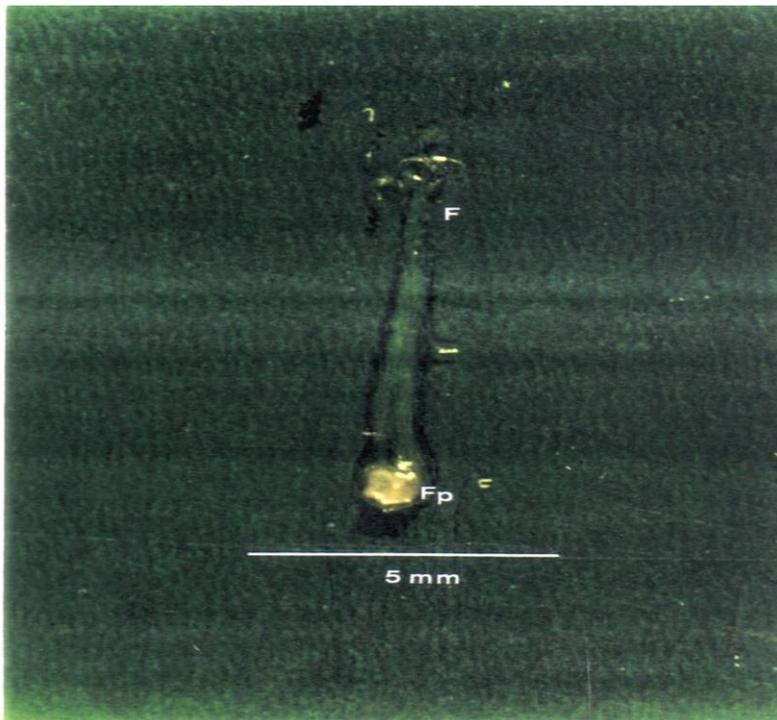


Figura 2. Gónada femenina. Estadio I: Filamento (F), fusión posterior (fp)

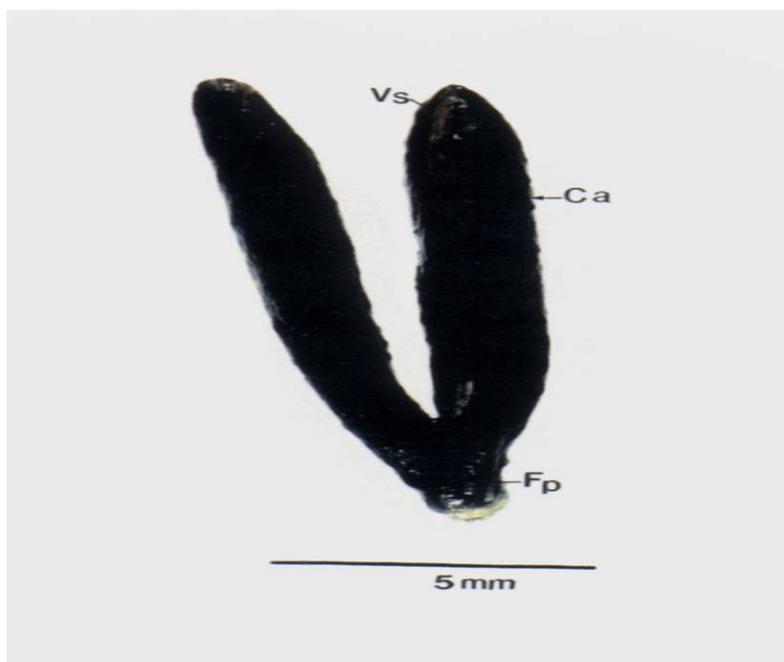


Figura 3. Gónada femenina. Estadio II. Cápsula albugínea (Ca), Vaso sanguíneo (Vs), Fusión posterior (Fp).



Figura 4. Ovario de *C. riojai* en estadio III. Diferentes tonos de pigmentación (P), Contorno de los ovocitos (Co), Vaso sanguíneo (Vs), Fusión posterior (Fp)

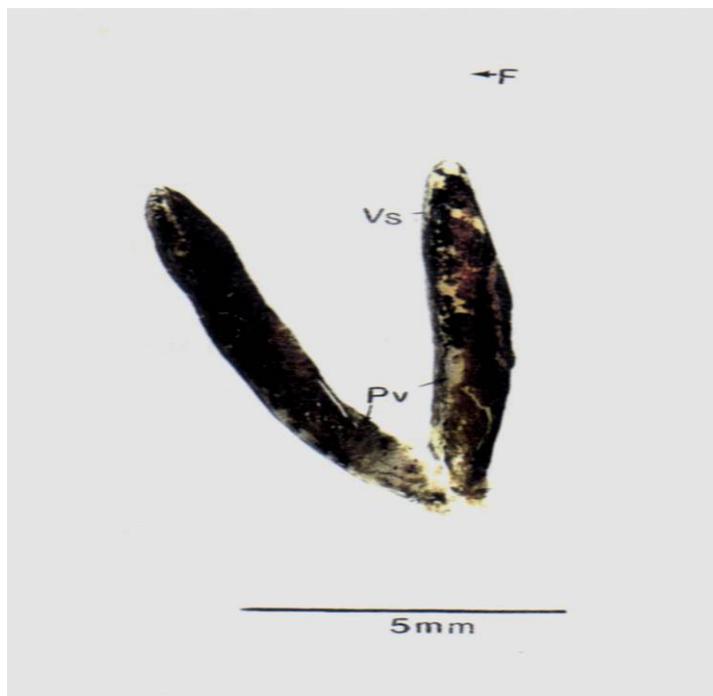


Figura 5. Ovario de *C. riojai* en estadio IV: Filamento (F), Zonas de pigmentación variable (Pv), Vaso sanguíneo (Vs)

Anatomía microscópica del ovario.

Histológicamente se observa que, los ovarios están revestidos por una cápsula constituida por tejido conjuntivo, fibras colágenas, células pigmentarias, tejido muscular liso y vasos sanguíneos. De la cápsula parten pequeñas lamelas entre las cuales se localiza el epitelio germinativo formado por ovogonias y folículos en diferente grado de maduración característicos de un desarrollo sincrónico por grupos con desoves múltiples (Fig.6).

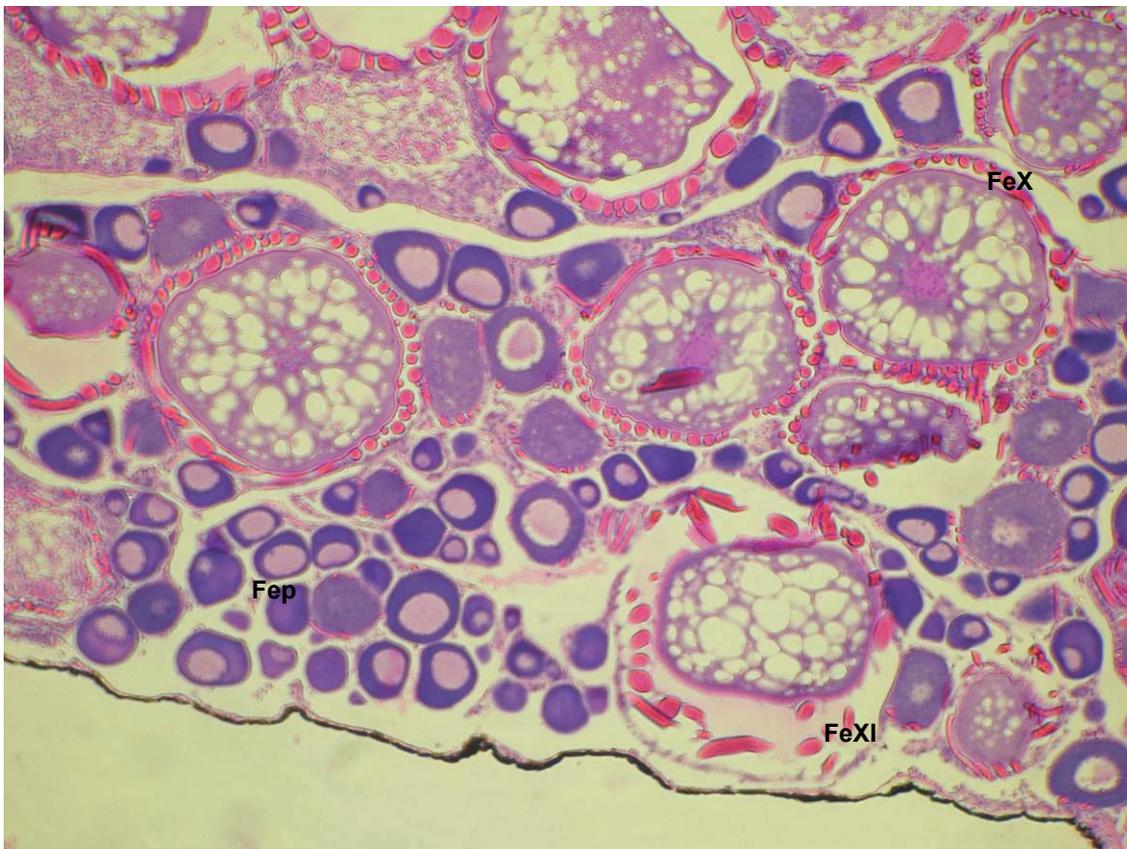


Figura 6. Corte longitudinal del ovario de *C. riojai*. Se observan folículos ováricos en diferente estado de desarrollo. (Fep) folículo en estadio de previtelogénesis, (FeX) folículo en estadio X, (FeXI) folículo en estadio XI

Bajo la cubierta, se observa que los ovocitos presentan un incremento de volumen, debido principalmente al proceso de vitelogénesis que involucra el almacenamiento de las vitelogeninas.

Así, con el objeto único de describir los cambios estructurales y morfológicos de los ovocitos, en función de su estado de madurez; se determinaron 12 estadios foliculares histológicamente bien definidos y agrupados en tres fases (Proliferativa, Crecimiento y maduración), que representan las características particulares para la especie en estudio; a los que también se les determinó su diámetro.

Estadios de madurez folicular

Durante el ciclo reproductivo de *C. riojai*, es posible observar histológicamente que el ovario presenta un incremento en los cambios estructurales y morfológicos de los elementos que conforman al folículo, de acuerdo con el grado de madurez del ovario. Del estadio I al VIII, se observa que los folículos están formados por una capa de células foliculares planas que rodean al ovocito. En el estadio II se forman las células de la teca, las que contienen un núcleo ovoide y abundante citoplasma, esta forma se conserva hasta el estadio XII y se distribuyen irregularmente alrededor de las células foliculares, las cuales están separadas por una membrana basal.

Del estadio IX al estadio X, las células foliculares sufren una serie de cambios morfológicos, ya que cambian de un epitelio plano simple a un epitelio discontinuo de células poliédricas, entre las cuales aparecen las inclusiones acidófilas que van incrementando el grosor de la cubierta del ovocito.

En los estadios XI y XII se observa que las células foliculares cambian de una forma poliédrica a un epitelio estratificado o pseudoestratificado, y las vesículas acidófilas han reducido su tamaño y número, en tanto que la cubierta del ovocito ha incrementado su grosor.

En el estadio V aparecen bajo el epitelio pequeñas inclusiones acidófilas que incrementan su tamaño hasta el estadio VIII, a partir del estadio VII se observa que dichas inclusiones han formado una delgada cubierta sobre el ovocito que se va incrementando paulatinamente hasta el estadio XII.

Bajo la cubierta, se observa que el ovocito presenta un incremento del volumen debido principalmente al proceso de vitelogénesis que involucra el almacenamiento de las vitelogeninas. Por lo que los criterios para establecer los estadios de madurez, se basaron en las características observadas en el desarrollo folicular y principalmente en el crecimiento del ovocito. En ese sentido se caracterizaron las siguientes fases de la gametogénesis.

Fases de la gametogénesis

Fase proliferativa.

En la que las ovogonias se multiplican en el ovario por división mitótica y su transformación en ovocitos se presenta en el momento en que entran en la primera división meiótica.

Estadio I. El diámetro promedio de las ovogonias es de $12.72\mu \pm 1.01ES$ ($n= 117$). Son células pequeñas que se localizan entre el tejido conjuntivo tanto de la parte cortical, como en las lamelas, se caracterizan por estar rodeadas por una capa de células foliculares planas, presentan citoplasma escaso, núcleo prominente y un solo nucleolo (Fig. 7).

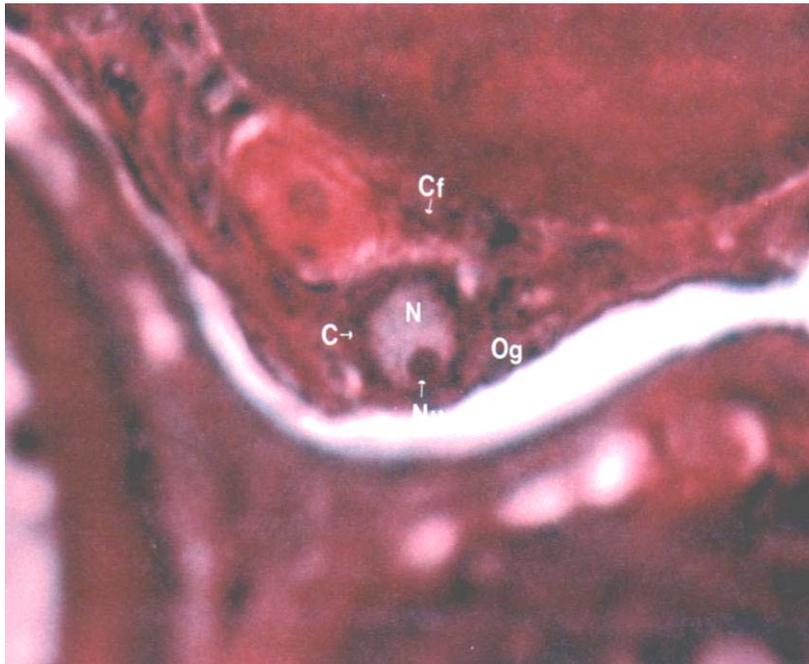


Figura 7. Corte longitudinal de ovario de *C. riojai* correspondiente al primer estadio folicular, con ovogonias (Og), células foliculares (Cf), núcleo (N), nucleolos (Nu) y citoplasma (C). H-E, 500x.

Fase de crecimiento.

Se divide en dos períodos y se caracteriza por una serie de transformaciones citoplasmáticas, nucleares y nucleolares debidas al acúmulo de grandes reservas nutritivas por parte de los ovocitos.

Período de previtelogénesis.

Estadio II. Corresponde a ovocitos de diámetro promedio de $22.65\mu \pm 0.17$ ES (n=1690), se caracterizan porque el ovocitos se encuentran rodeados por células de la teca y células foliculares planas. El citoplasma del ovocito es escaso, el núcleo es prominente y presenta varios nucleolos distribuidos irregularmente (Fig. 8).

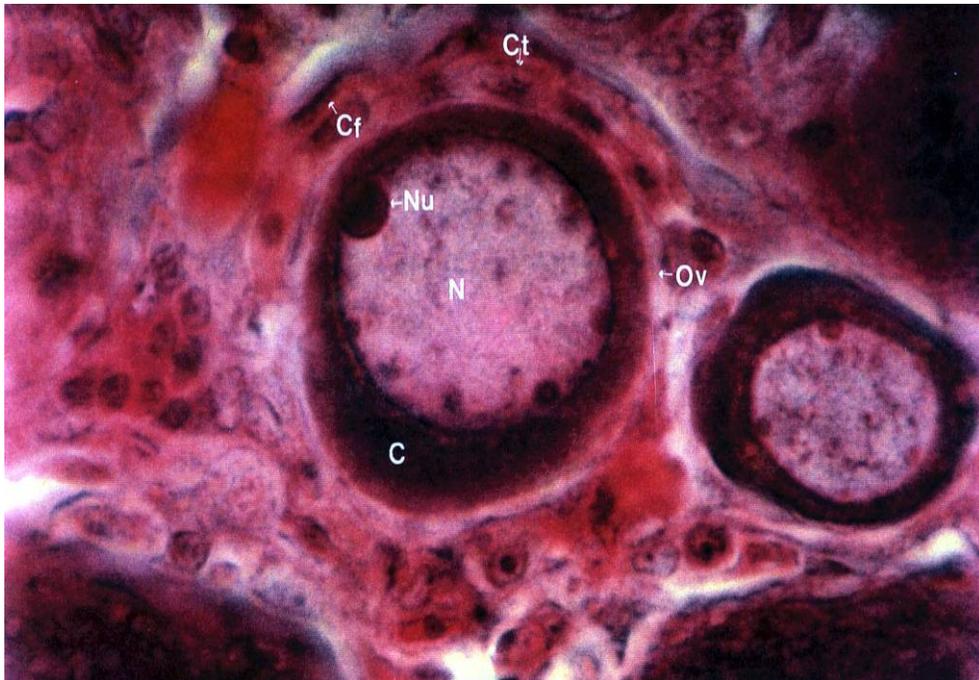


Figura 8. Corte longitudinal del ovario de *C. riojai*. Folículos en el estadio II. Ovocito (Ov), células de la teca (Ct), células foliculares (cf), citoplasma (c), núcleo (N) y nucleolos (Nu). H-E 500x.

Período de vitelogénesis.

Se caracteriza por presentar desplazamiento del núcleo hacia uno de los polos conforme avanza la vitelogénesis.

Estadio III. El diámetro promedio de los ovocitos es de $44.22\mu \pm 0.17$ ES (n=1758), se caracteriza porque el ovocito se encuentra rodeado de células de la teca y células foliculares planas, el citoplasma es abundante, el núcleo es prominente y permite observar la presencia de cromosomas en forma de escobillón, además de presentar varios nucleolos esféricos localizados bajo la membrana nuclear (Fig. 9).

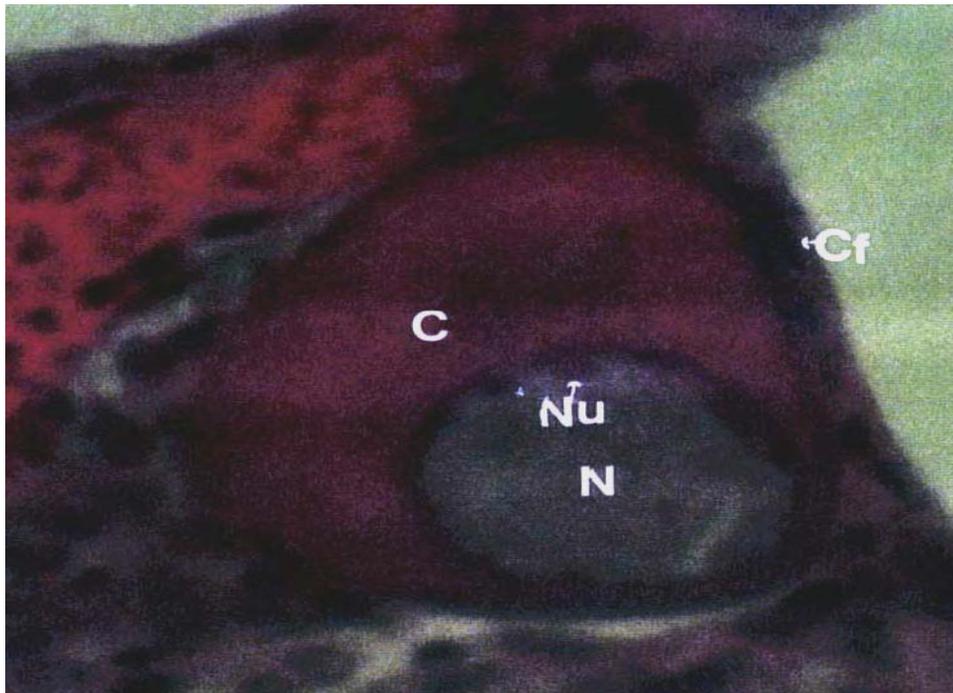


Figura 9. Corte longitudinal del ovario de *C. riojai* en el Estadio III. Células foliculares (Cf) citoplasma (c), Núcleo (N) y nucleolos (Nu). H-E 500x

Estadio IV. El diámetro promedio es de $64.26\mu \pm 0.48$ ES (n=2163) Se caracteriza porque el ovocito se encuentra rodeado por células de la teca y células foliculares planas. El citoplasma presenta una gran cantidad de vesículas pequeñas distribuidas homogéneamente, el núcleo es prominente y en el se observan los cromosomas en forma de escobillón al igual que en el estadio anterior, los nucleolos son esféricos y se localizan bajo la membrana nuclear (Fig. 10).

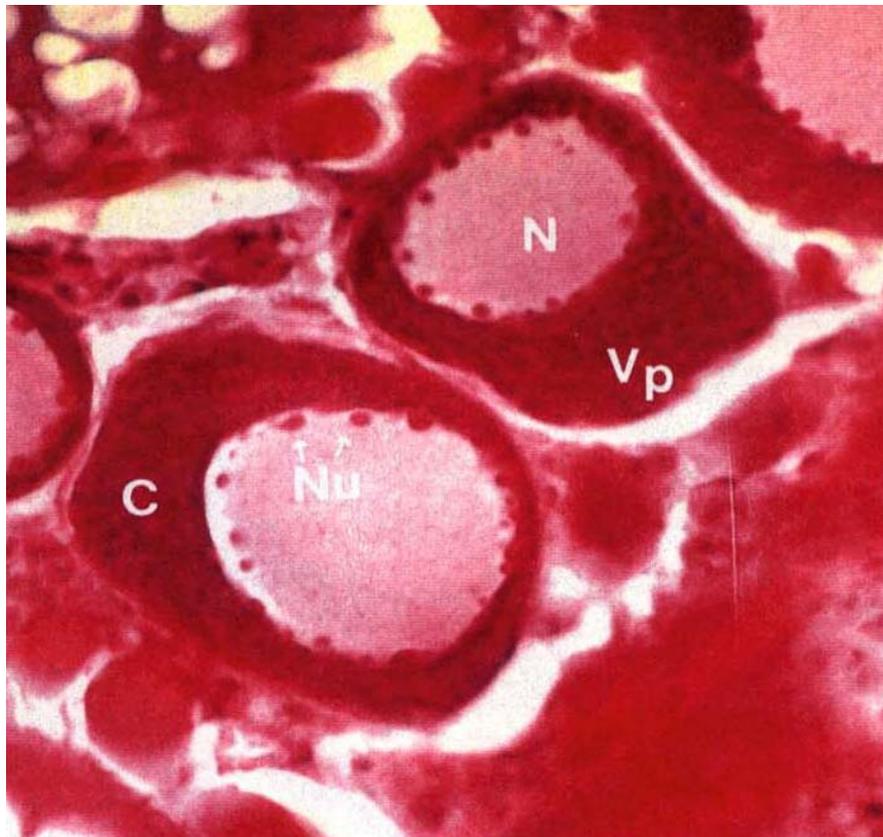


Figura 10. Corte longitudinal del ovario de *C. riojai*. Folículos en el estadio IV. Citoplasma (C), vesículas pequeñas (Vp), núcleo (N) y nucleolos (Nu). H-E, 500x.

Estadio V. El diámetro promedio es de $66.84\mu \pm 0.56$ ES ($n=2115$). Se caracteriza porque el ovocito se encuentra rodeado por células de la teca y células foliculares planas en la superficie del ovocito, se presentan pequeñas inclusiones acidófilas, las cuales posteriormente se fusionan y forman una cubierta delgada que rodea al ovocito (corion). El citoplasma del ovocito presenta una gran cantidad de vesículas pequeñas distribuidas homogéneamente, el núcleo es prominente y presenta cromosomas en forma de escobillón, los nucleolos son esféricos y se encuentran bajo la membrana nuclear (Fig. 11).

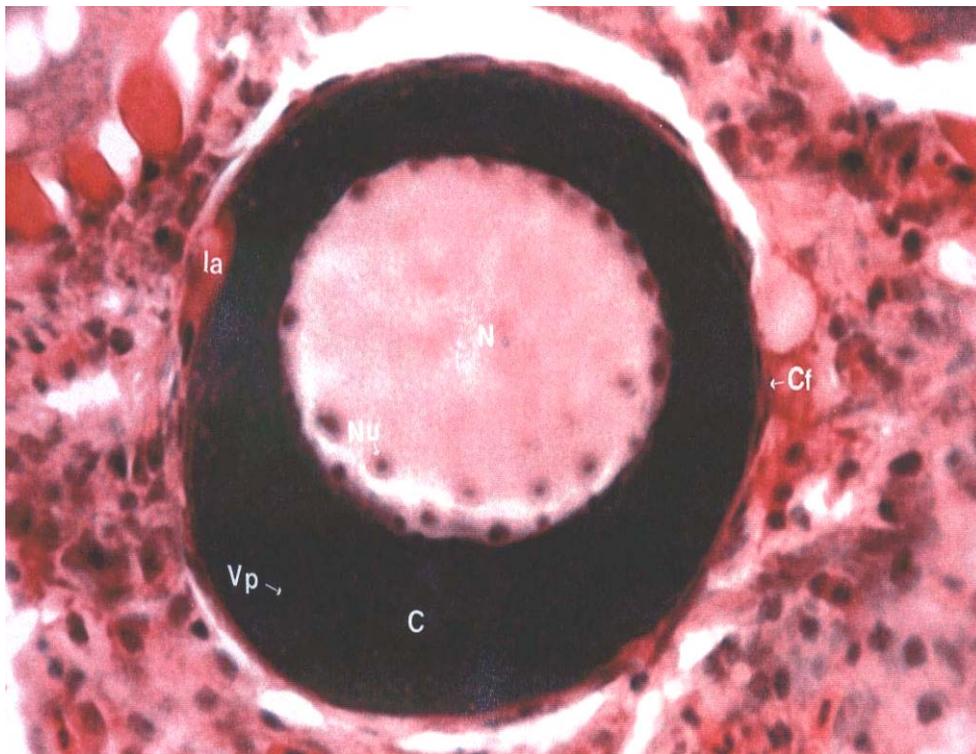


Figura 11. Corte longitudinal del ovario de *C. riojai*, en el estadio V. células foliculares (Cf), inclusiones acidófilas (Ia), citoplasma (c), vesículas pequeñas (Vp), núcleo (N) y nucleolos (Nu), H-E 500x.

Estadio VI. El diámetro promedio es de $92.46\mu \pm 2.28$ ES (n=86). Se caracteriza porque se encuentra rodeado de células de la teca y células foliculares planas, bajo estas se observa un incremento de vesículas acidófilas, el citoplasma presenta vesículas grandes localizadas en la parte cortical, el núcleo es prominente y los nucleolos continúan bajo la membrana nuclear, la cual presenta una superficie que empieza a tornarse irregular, debido a la formación de una serie de dilataciones (Fig. 12).

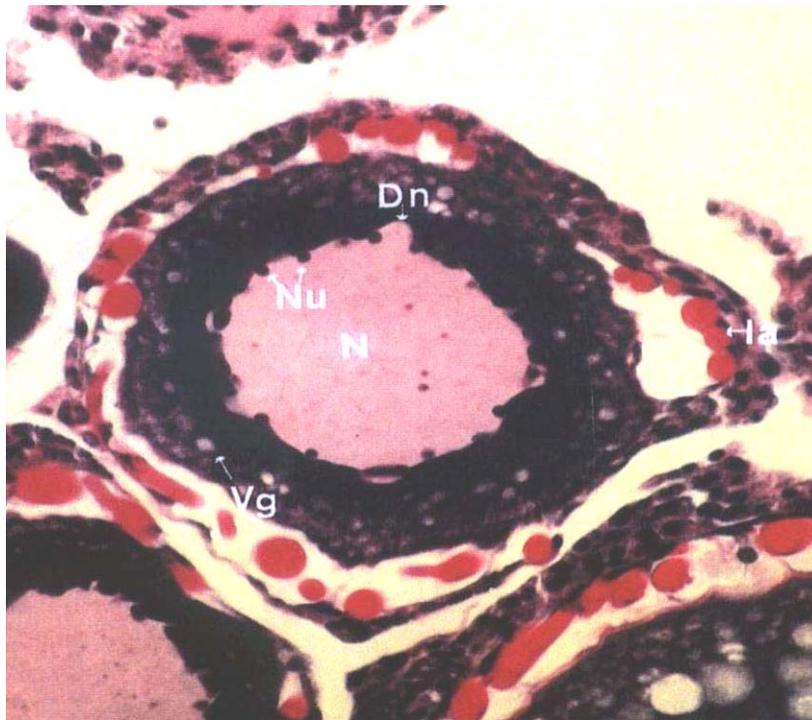


Fig.12. Corte longitudinal del ovario de *C. riojai*. Ovocito en el estadio VI. Inclusiones acidófilas (Ia), vesículas grandes (Vg), núcleo (N), dilataciones nucleares (Dn) y nucleolos (Nu). H-E 500x.

Estadio VII. El diámetro promedio del ovocito es de $104.9\mu. \pm 0.97$ ES (n=999). El ovocito se encuentra rodeado de células de la teca y células foliculares planas, los depósitos de inclusiones acidófilas hacia la superficie del ovocito son cada vez mayores, de tal manera que al fusionarse dan origen a una membrana delgada que rodea al ovocito (corion) El citoplasma presenta vesículas esféricas de gran tamaño dirigidas hacia la parte cortical, el núcleo prominente inicia un desplazamiento hacia uno de los polos y presenta un número mayor de dilataciones en la membrana, se observa que en cada dilatación se ubica un nucleolo esférico (Fig. 13).

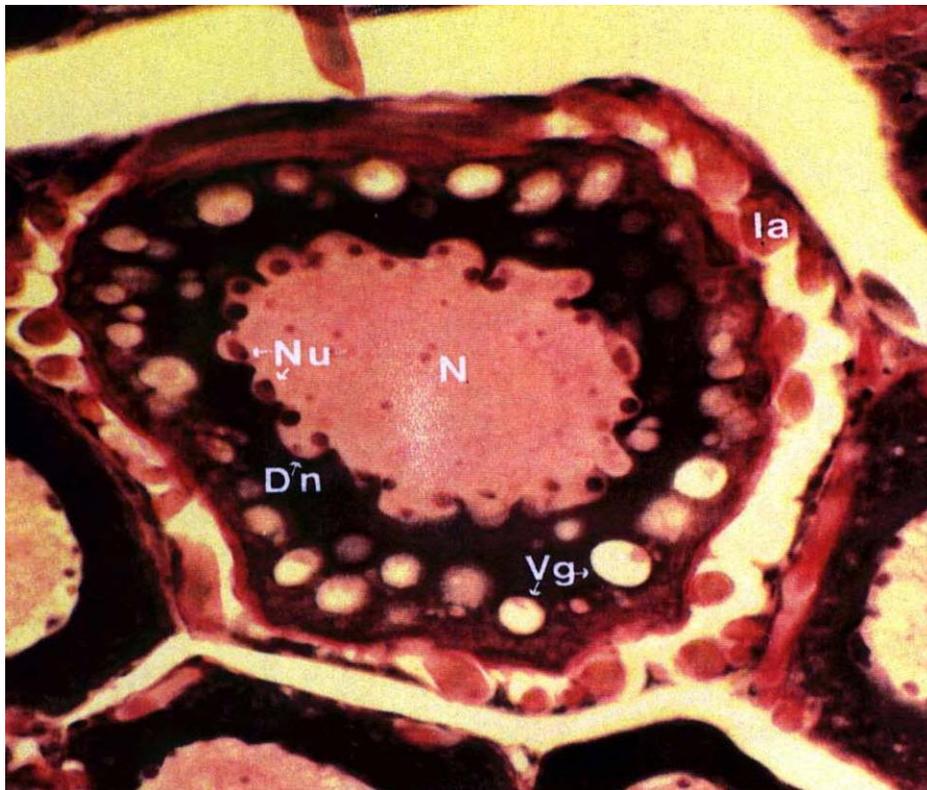


Figura 13. Corte longitudinal del ovario de *C. riojai*, en el estadio VII. Inclusiones acidófilas (Ia), vesículas grandes (Vg) núcleo (N), dilataciones nucleares (Dn) y nucleolos (Nu). H-E 500x.

Estadio VIII. El diámetro promedio de los ovocitos es de $157.6\mu \pm 2.66$ ES (n=772). El ovocito se encuentra rodeado de células de la teca y células foliculares planas, las inclusiones acidófilas en la parte exterior del ovocito siguen en aumento y fusionándose provocando un engrosamiento de la cubierta, en la cual se observan una serie de estriaciones. El ovocito presenta una capa delgada de citoplasma cortical carente de vesículas, bajo esta se encuentra una región con vesículas esféricas de diferentes tamaños y hacia la parte central se localiza una capa de vesículas grandes de forma ovalada, el núcleo continua desplazándose y los nucleolos se localizan bajo la membrana nuclear (Fig. 14).

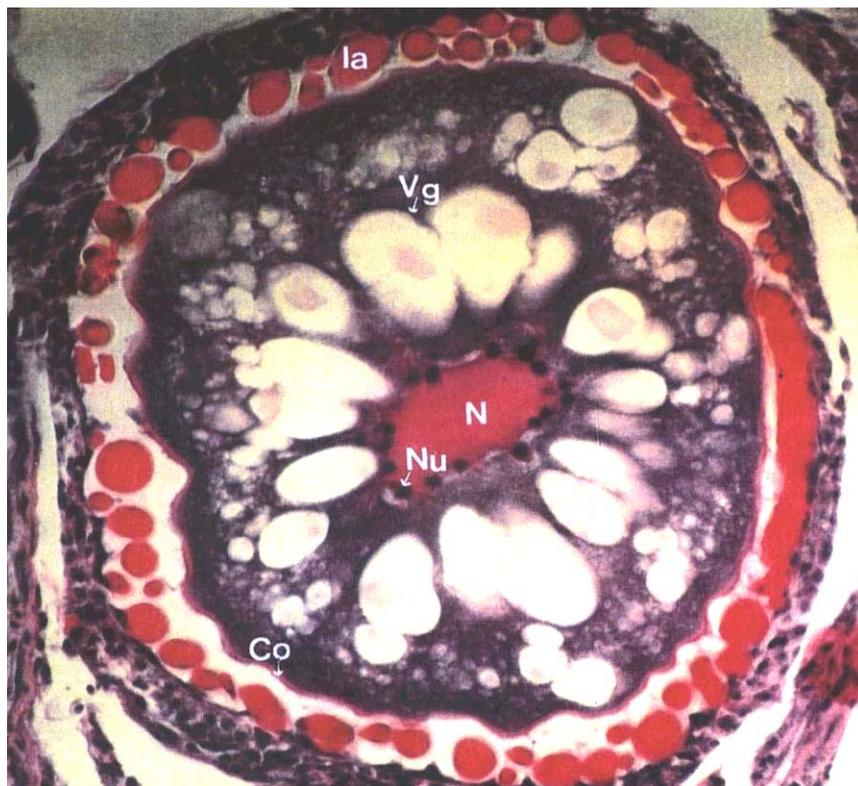


Figura 14. Corte longitudinal del ovario de *C. riojai* en el estadio VIII. Inclusiones acidófilas (la), corion (Co), vesículas pequeñas (Vp), vesículas grandes (Vg), núcleo (N) y nucleolos (Nu). H-E 500x.

Estadio IX. El diámetro promedio de los ovocitos es de 198.16 ± 4.14 ES. ($n = 580$). El ovocito se encuentra rodeado por células de la teca y células foliculares de forma poliédrica, estas últimas se observan entre las inclusiones acidófilas, dichas inclusiones al depositarse en la superficie del ovocito forman una banda uniforme en la cual se hacen más notorias las estriaciones. El citoplasma se observa lleno de vesículas esféricas de tamaño mediano que se encuentran uniformemente distribuidas a excepción del citoplasma cortical, el núcleo presenta mayor desplazamiento hacia uno de los polos y los nucleolos se observan en las dilataciones del núcleo deformado (Fig. 15).

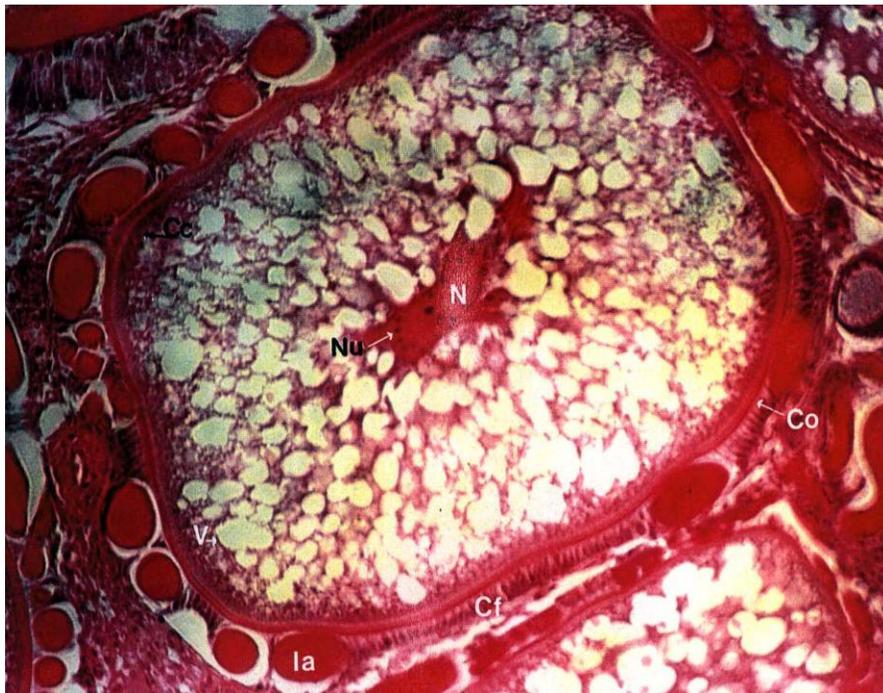


Figura 15. Corte longitudinal del ovario de *C. riojai*, en el estadio IX. Células foliculares (Cf), inclusiones acidófilas (Ia), corion (Co), citoplasma cortical (Cc), vesículas (V), núcleo (N) y nucleolos (Nu) H-E 500x.

Estadio X. El diámetro promedio es de $222.82\mu \pm 10.83$ ES ($n = 94$). El ovocito se encuentra rodeado de células de la teca y células foliculares de forma poliédrica, los depósitos de material hacia la periferia del ovocito tienden a disminuir y el corion se observa más grueso, por lo que las estriaciones se observan con mayor claridad. El citoplasma se observa lleno de células esféricas de gran tamaño, distribuidas homogéneamente, excepto en el citoplasma cortical, de tal modo que el núcleo desplazado hacia uno de los polos casi no se observa (Fig. 16).

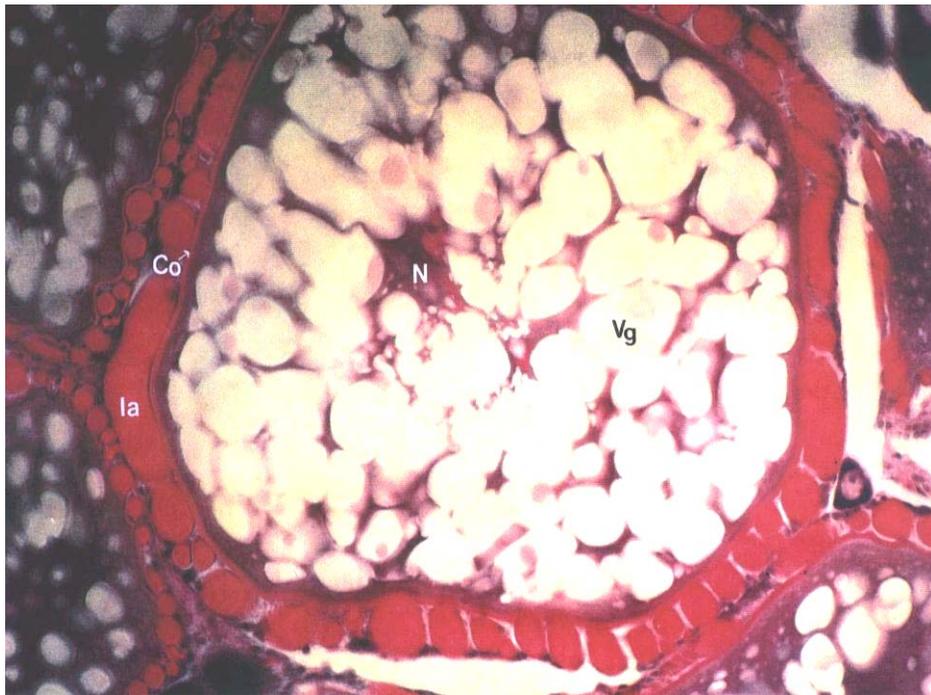


Figura. 16. Corte longitudinal del ovario de *C. riojai* con ovocitos en el estadio X en el que se observan inclusiones acidófilas (Ia), corion (Co), vesículas grandes (Vg) y núcleo (N). H-E. 400x.

Estadio XI. El diámetro promedio de los ovocitos es de $385.07 \mu \pm 12.31$ ES (n=94). El ovocito se encuentra rodeado por células de la teca y células foliculares de forma poliédrica que cambia en algunas regiones a un epitelio estratificado o pseudoestratificado, los depósitos de material de la superficie del ovocito continúan disminuyendo debido a la formación del corion, el cual se muestra engrosado y con estriaciones. El citoplasma presenta una gran cantidad de vesículas poliédricas de vitelo compacto y el núcleo y nucleolos no se observan (Fig. 17).

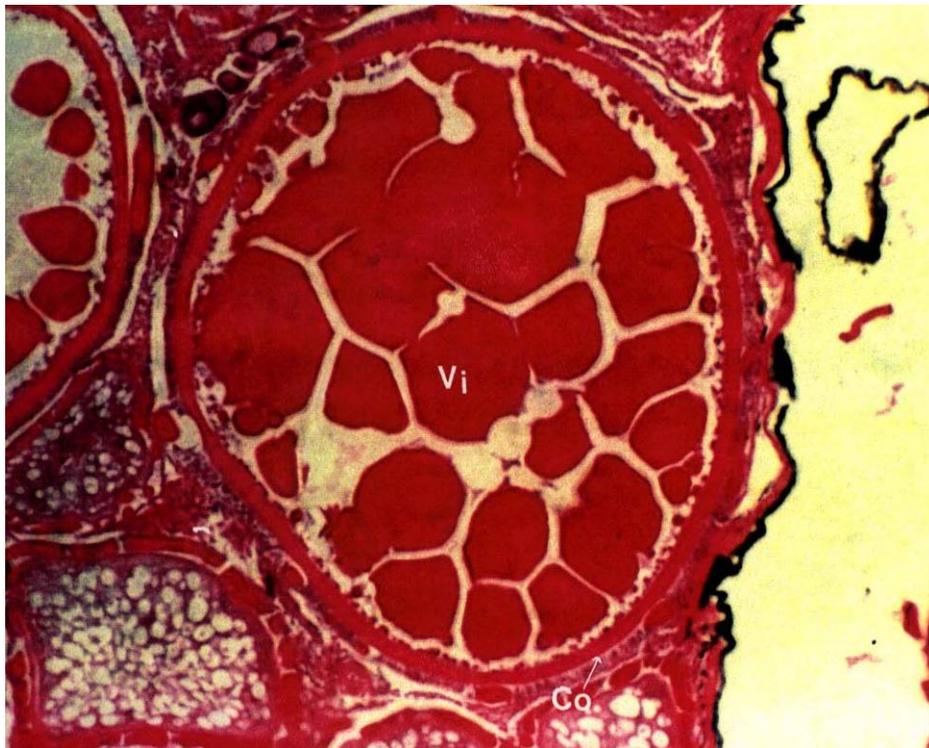


Figura 17. Corte longitudinal de ovario de *C. riojai* en el estadio XI. Vesículas de vitelo compacto (Vi). H-E. 125x.

Estadio XII. El diámetro promedio del ovocito es de $456.09\mu \pm 11.78$ ES. ($n = 101$) el ovocito se encuentra rodeado por células de la teca y células foliculares de forma poliédrica que cambian en algunas regiones a un epitelio estratificado o pseudoestratificado. Los depósitos de material hacia la superficie dejan de ser evidentes y el corion se encuentra totalmente formado. El citoplasma presenta la fusión total de las vesículas de vitelo compacto y solo en la parte cortical se pueden apreciar algunas vesículas vacías. El núcleo se encuentra totalmente desplazado hacia uno de los polos. Con este estadio concluye la fase de crecimiento de la etapa de vitelogénesis e inicia la fase de maduración nuclear (Fig. 18).

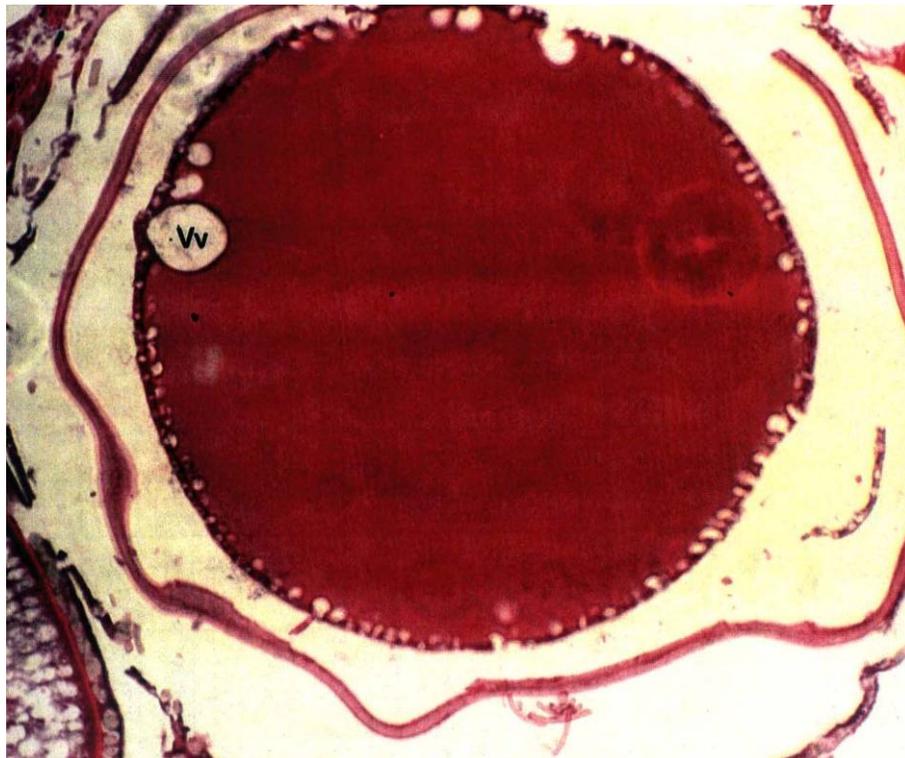


Figura 18. Corte longitudinal del ovario de *C. riojai*, en el estadio XII. Vesículas vacías (Vv). H-E 125x.

Fase de maduración.

Los ovocitos son ovulados y sufren el desbloqueo de la profase I, emitiendo el primer cuerpo polar.

Los 12 estadios determinados histológicamente, también fueron diferentes en diámetro (Método GT2, $p < 0.05$; Sokal y Rolfh, 1969) lo que ratifica el número de estadios descritos histológicamente (Fig. 19).

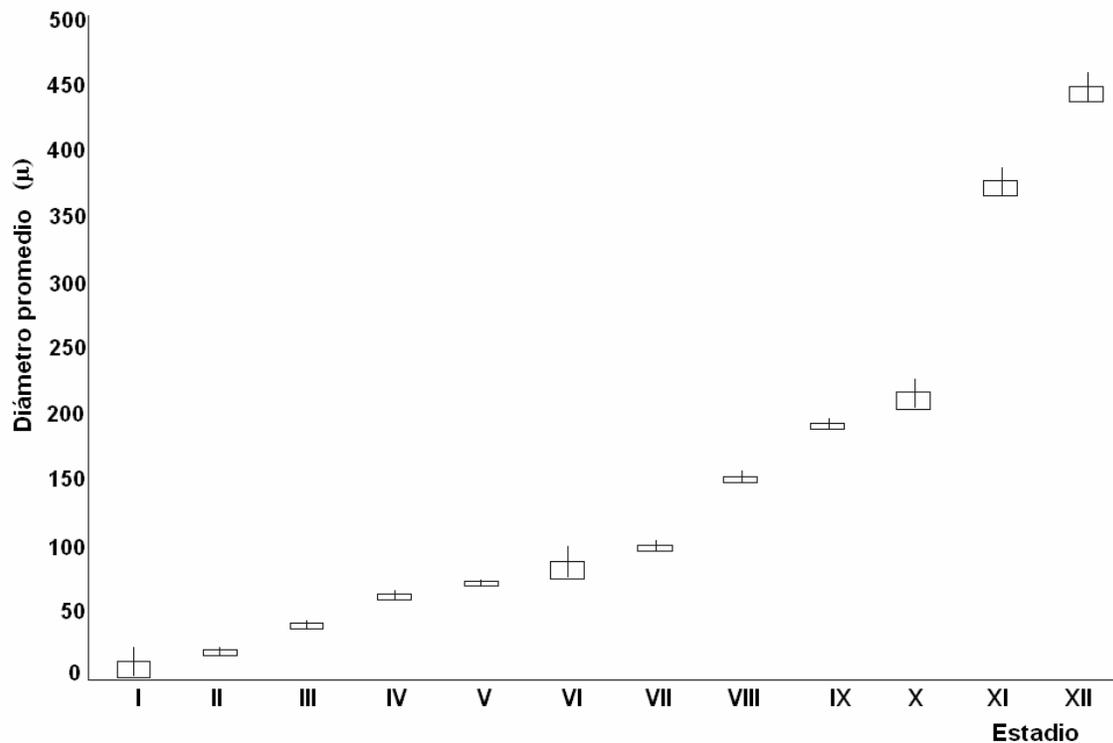


Fig. 19. Intervalos de comparación por el método GT2, para las medias de los diámetros de los folículos en cada estadio. Todas las medias son diferentes significativamente ($p < 0.05$)

Frecuencia de los diferentes estadios de madurez folicular en hembras de *C. riojai*.

La frecuencia mensual de cada estadio presente a lo largo del ciclo anual se presenta en la Fig. 20.

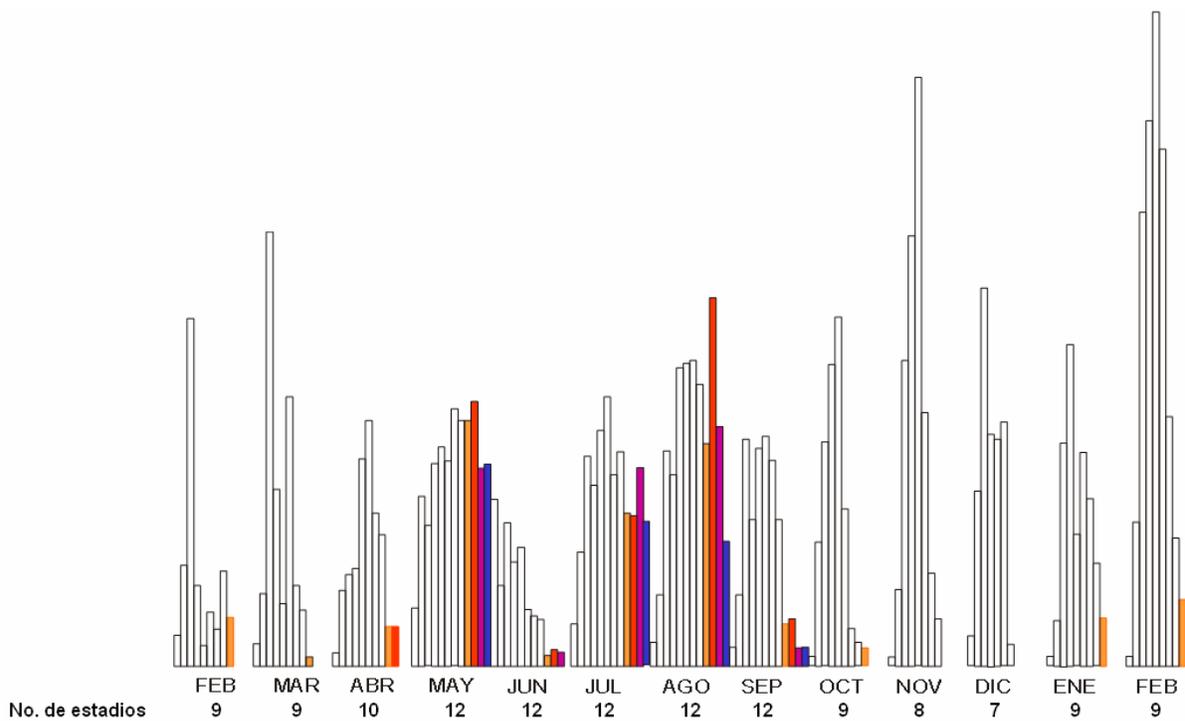


Figura 20 Frecuencia de los estadios de desarrollo de los folículos de *C. riojai* durante un ciclo anual, las barras de colores indican los estadios maduros de los folículos

Estadio I. Este estadio se presenta durante todo el ciclo anual, alcanzando la frecuencia máxima en el mes de junio y la mínima en octubre, noviembre y enero. El porcentaje de este estadio con respecto al total muestreado correspondió al 1.8 %, y equivale al valor más bajo de todos los estadios observados.

Estadio II. Se observa durante todo el ciclo y su frecuencia máxima se presenta durante los meses de mayo y diciembre, mientras que la mínima se contabilizó en enero, el porcentaje correspondiente al total de la muestra fue del 6.18%.

Estadio III. Alcanza su máxima frecuencia durante el mes de febrero y marzo, mientras que la mínima se presenta en abril, en el resto de las meses aún cuando su presencia es continua se observa una gran fluctuación en relación a su frecuencia. El porcentaje correspondiente al total de la muestra fue del 16.56 %, que representa el más alto porcentaje de los diferentes estadios encontrados en todo el ciclo.

Estadio IV. Su presencia se registra durante todo el ciclo de análisis, su frecuencia máxima se presento en febrero y la mínima en abril. El porcentaje correspondiente al total de la muestra fue del 14.62. Esta frecuencia correspondió al tercer lugar del total.

Estadio V. Su máxima frecuencia se presenta en los meses de febrero y es el estadio con menor fluctuación en cuanto al porcentaje observado a lo largo del ciclo, ocupa el segundo lugar con respecto al total con un 16.24 %.

Estadio VI. Su máxima frecuencia se registra en el mes de febrero y la mínima en junio, en el resto de los meses su fluctuación es mínima y oscila alrededor del 14.67%.

Estadio VII. A partir de este estadio se presenta una gran fluctuación en cuanto a la frecuencia de los estadios observados; su máxima frecuencia se observa en el mes de agosto y la mínima en diciembre.

Estadio VIII. Al igual que el estadio anterior la frecuencia máxima se presenta en el mes de agosto y la mínima en octubre y noviembre e incluso no se observa en el mes de diciembre. El porcentaje del total de la muestra correspondió al 7.19 %.

Estadio IX. No se observa durante los meses de noviembre y diciembre, las frecuencias máximas se observan durante los meses de mayo y agosto, mientras que las mínimas se observan en marzo, junio y octubre, en el resto de los meses se presenta una gran fluctuación de las frecuencias. El porcentaje total de la muestra correspondió al 4.16 %.

Estadio X. las frecuencias máximas se presentan en los meses de mayo y agosto, mientras que la mínima se observó en junio. Su presencia no se registró en los meses de febrero, marzo, octubre, noviembre, diciembre y enero, mientras que, en el resto del ciclo su fluctuación es mínima.

Estadio XI. Se encuentra presente en los meses de mayo, junio, julio, agosto y septiembre. La máxima frecuencia se presenta durante los meses de mayo, junio, julio y agosto, el porcentaje correspondiente al total de la muestra fue del 3.1 %.

Estadio XII. Este estadio solo se observó en los meses de mayo, julio y la primera quincena de septiembre. El porcentaje total de la muestra fue del 2.31 %.

Aparato reproductor masculino

Gónadas masculinas

Los testículos de *C. riojai*, son órganos pares, alargados, de forma triangular y contorno irregular, de color blanquecino nacarado, con la base orientada lateralmente, el mesenterio pigmentado (mesorquio) parte del vértice superior lateral y se une a la pared corporal (Fig. 21); el vértice interno presenta un vaso sanguíneo que recorre toda la longitud de la gónada y se prolonga en su extremo anterior a través de un filamento delgado. La longitud y el volumen de las gónadas presentan variaciones dependiendo de la etapa reproductiva en la que se encuentre el organismo, la presencia de surcos distribuidos heterogéneamente a lo largo de la gónada, también puede variar en tamaño número y pigmentación e indican el grado de madurez de la gónada.



Figura 21. Macho de *C. riojai* en donde se observa los testículos (Ap) de color blanquecino.

Estadios de madurez testicular

De acuerdo a las características morfológicas presentes en el testículo se determinaron los siguientes estadios de madurez testicular.

Estadio I. Gónadas sexualmente inmaduras. Se caracterizan porque no existe diferenciación entre el testículo y el ovario, son estructuras transparentes, inactivas en forma de hilos, que muestran un engrosamiento de la parte basal hacia la apical y que se continúan con un filamento que las une cefálicamente a la pared corporal. Histológicamente se observa un predominio de espermatogonias tipo A₁ y A₂ (Fig. 22).

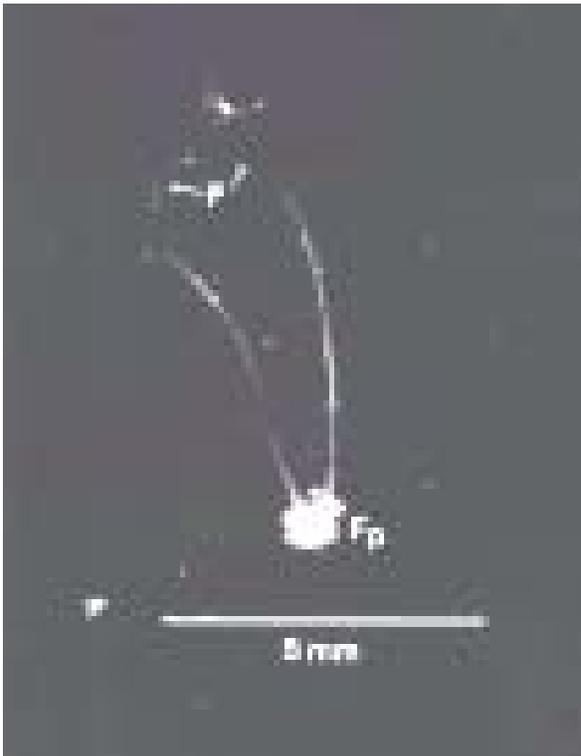


Figura 22. Gónada de *C. riojai*. Estadio I, filamento (F), fusión posterior (Fp)

Estadio II. Gónadas en proceso de maduración. Ocupan de un tercio a la mitad de la cavidad visceral, presentan una coloración blanquecina nacarada o amarillenta, en algunos casos se observan lateralmente pequeños puntos de color grisáceo distribuidos a lo largo de la gónada (Fig. 23). Los surcos son escasos y poco evidentes; los bordes dorsal y ventral de la gónada son de forma irregular y en ocasiones presentan pequeñas dilataciones blanquecinas, en el borde interno se observa el vaso sanguíneo que recorre toda la longitud de la gónada.

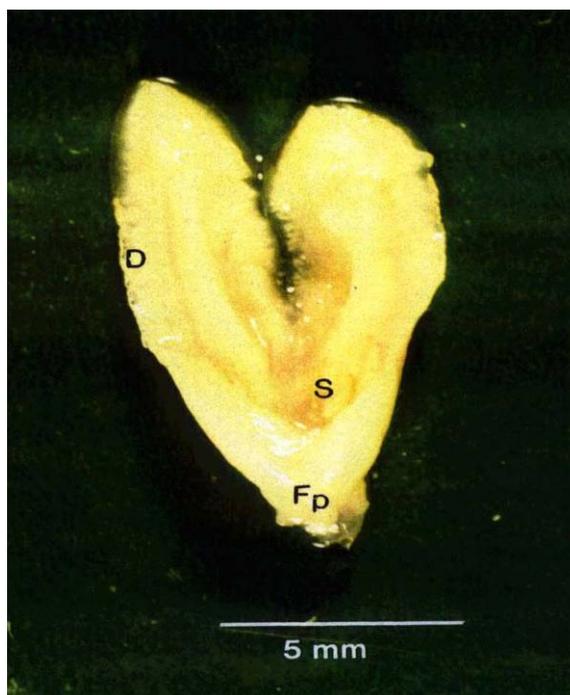


Figura 23. Testículo de *C. riojai*. Estadio II. Surcos (S), dilataciones (D), fusión posterior (Fp)

Estadio III. Gónadas maduras. Ocupan más de la mitad de la cavidad visceral, presentan una coloración nacarada amarillenta con una gran cantidad de melanóforos de color negro grisáceo, que se concentran en los surcos observados en

la pared lateral de la gónada donde se distribuyen heterogéneamente; mientras que en la parte dorsal y ventral los melanóforos forman pequeños grupos que se distribuyen irregularmente, los bordes laterales y ventrales presentan una serie de dilataciones blanquecinas que dan al testículo un aspecto globoso (Fig. 24). En el vértice interno y sobrepasando su margen anterior se observa el vaso sanguíneo que recorre toda la longitud de la gónada. Histológicamente se observan hacia la parte medular los conductos espermáticos llenos de espermatozoides y hacia la parte cortical cistos de espermátides y espermatoцитos de primer y segundo orden.



Figura 24. Testículo de *C. riojai*. Estadio III. Surcos (S), y dilataciones (D), pigmentación (P)

Estadio IV Gónadas eyaculadas. Son gónadas que han expulsado su contenido, se observan delgadas de coloración amarillenta, de contorno irregular y transparente, sin pigmentación, con surcos y dilataciones blanquecinas (Fig. 25). Histológicamente se observa un incremento de espermatoцитos de primer y segundo orden.



Figura 25. Testículo de *C. riojai*. Estadio IV. Dilataciones (D), surcos (S), fusión posterior (Fp).

Anatomía microscópica del testículo.

Histológicamente se observa que los testículos están rodeados por una cápsula albugínea delgada de escaso tejido conjuntivo y fibras colágenas cuya evidencia depende del grado de madurez del organismo (Fig. 26).

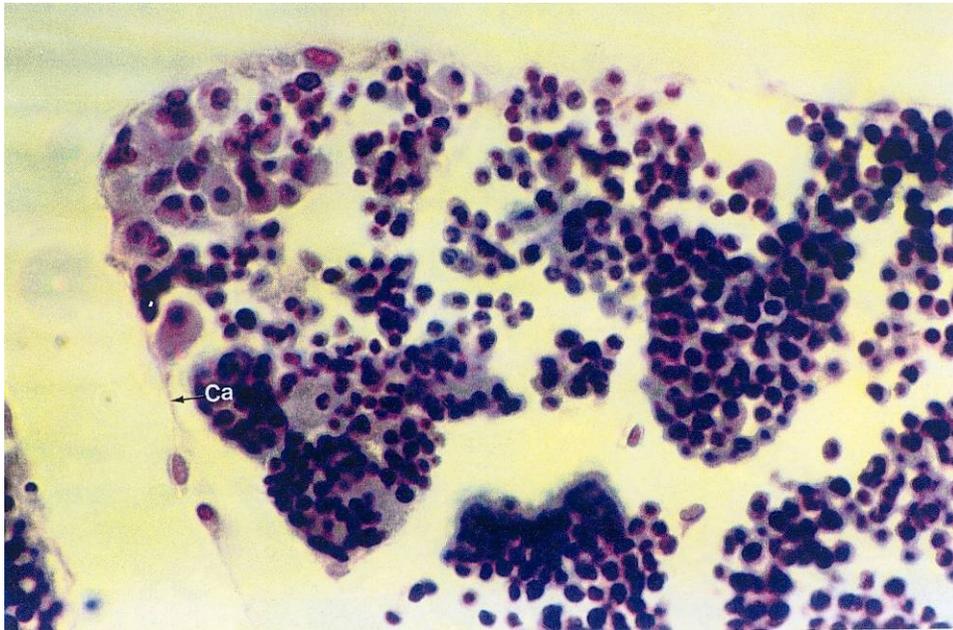


Figura 26 Corte longitudinal del testículo de *C. riojai* en el que se observa la cápsula albugínea (Ca) H-E 1250x

En el extremo posterior de las gónadas se observa un conducto principal que se ramifica y forma los conductos de cada una de las gónadas; los cuales se localizan en la parte media del testículo (Fig. 27) en donde se ramifican en varios conductos menores, que penetran dorsal, ventral y lateralmente formando un sistema de redes, que se distribuyen en toda la longitud de los testículos (Fig. 28) y llegan hasta los túbulos que se localizan en la parte cortical; los cuales se encuentran delimitados por tejido conjuntivo y fibras colágenas que forman las trabéculas (Fig. 29). Los conductos secundarios que forman el sistema de redes presentan un epitelio cúbico simple y entre el sistema de conductos se pueden observar fibras musculares lisas (Fig. 30) y fibras colágenas (Fig. 31).

Tipos Celulares presentes en el testículo de *C. riojai*.

Dentro de los túbulos se observan cistos de diferentes tipos celulares delimitados por una membrana delgada y transparente, que se desarrollan de la parte cortical a la medular durante el proceso de espermatogénesis (Fig. 32), por lo que se pueden encontrar en la parte cortical del túbulo dos tipos de espermatogonias:

Las tipo A₁ que se caracterizan por presentar, citoplasma escaso, núcleo esférico y prominente con cromatina poco condensada y un solo nucleolo (Fig. 33) y las tipo A₂ que son células de forma poliédrica con citoplasma escaso, núcleo prominente con cromatina granular y varios nucleolos (Fig. 34).

En los cistos de espermatocitos de primer orden se localizan las espermatogonias tipo B quienes presentan abundante citoplasma, núcleo transparente, pignótico y prominente (Fig. 35).

En cistos cercanos a la parte cortical de la gónada se pueden observar a los espermatocitos de primer orden, los cuales son células esféricas con citoplasma escaso, núcleo grande y pignótico, generalmente esférico y en ocasiones con una pequeña escotadura (Fig. 36), a diferencia de los espermatocitos de segundo orden que son células relativamente más pequeñas respecto a los anteriores, presentan citoplasma escaso y un núcleo grande con cromatina condensada (Fig. 37).

Las espermátides se localizan en cistos alejados de la parte cortical, se caracterizan por presentar un núcleo en forma de herradura con cromatina condensada y son de menor tamaño que los espermatoцитos de segundo orden (Fig. 38).

Originados por las espermátides durante el proceso de espermiogénesis, los espermatozoides constituyen cistos que se localizan en el punto de unión entre los conductos secundarios y los túbulos, la cabeza de los espermatozoides se orienta hacia las paredes del cisto (Fig. 39 a y b), al término de la espermiogénesis, todos los espermatozoides se orientan hacia la luz del conducto secundario por donde se dirigen hacia el conducto principal.

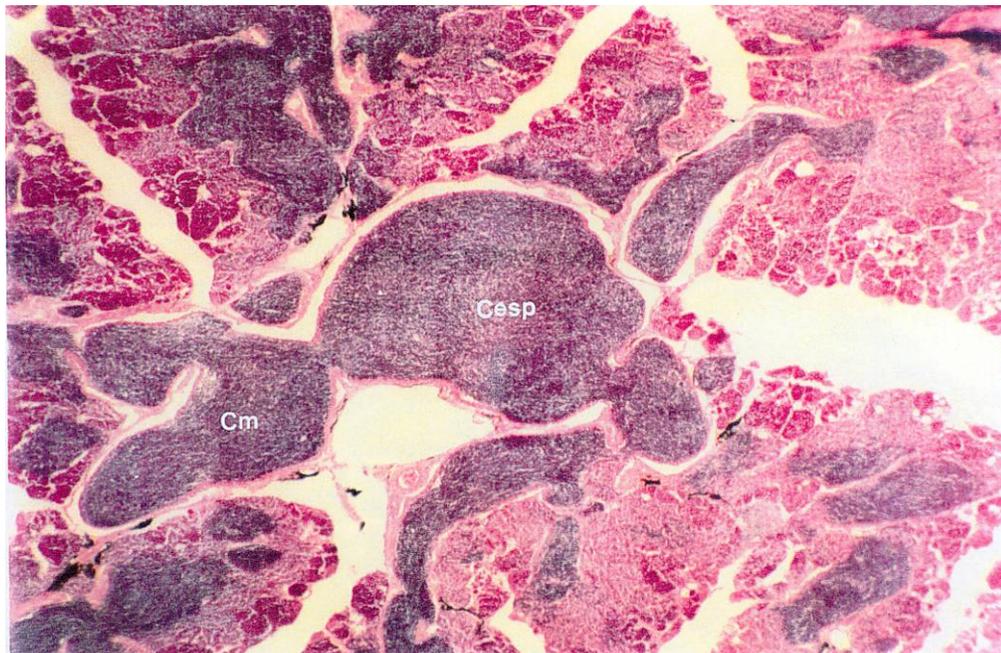


Figura 27. Corte transversal del testículo de *C. riojai* en el que se observa el conducto espermático principal (Cesp) y los conductos menores (Cm). H-E 125 x

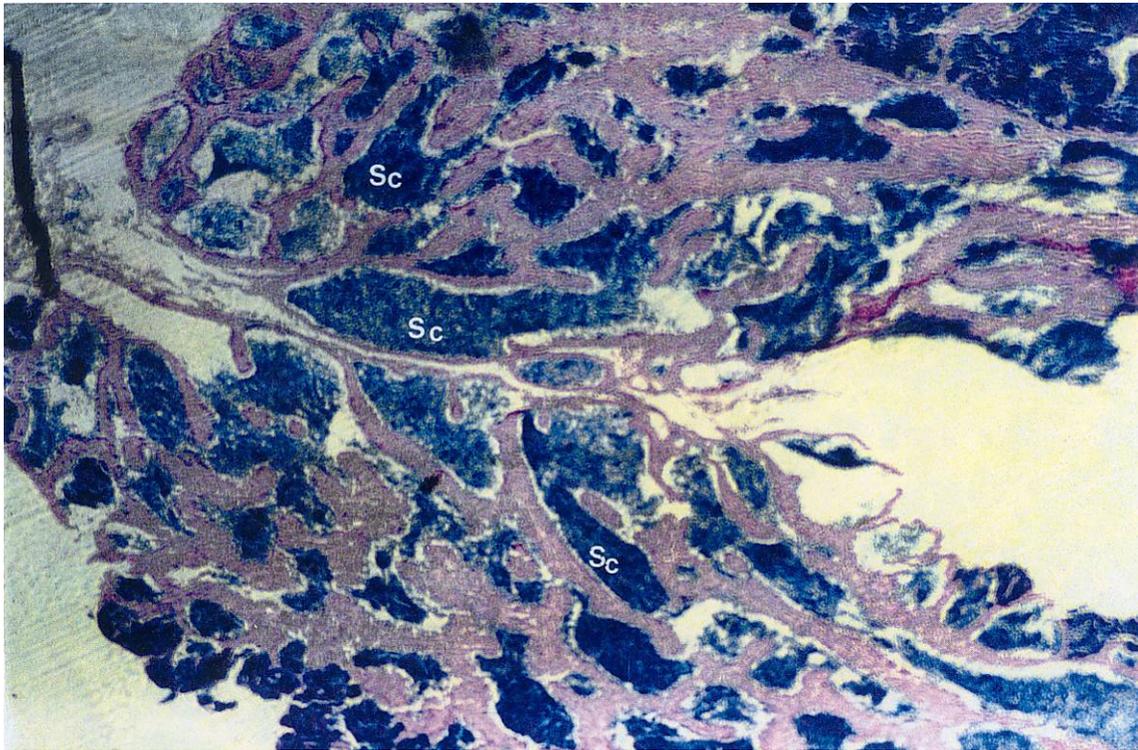


Figura 28. Corte longitudinal del testículo de *C. riojai* en el que se observa el sistema de conductos (Sc) H-E 80x.

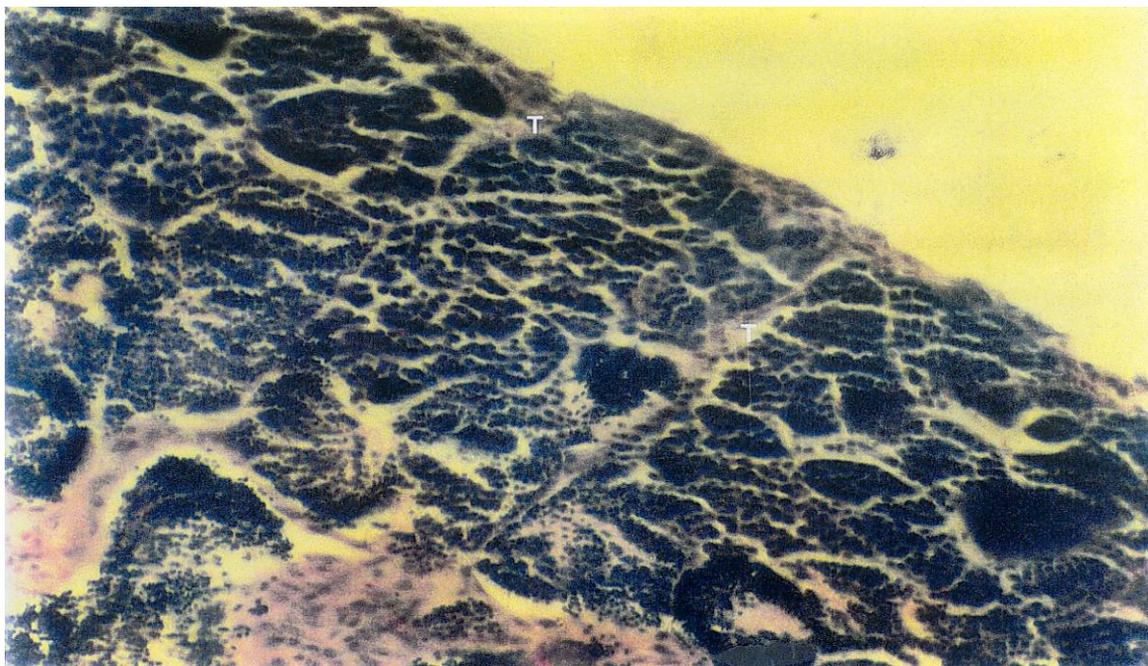


Figura29. Corte longitudinal del testículo de *C. riojai* donde se observan las trabéculas (T). H-E 500X

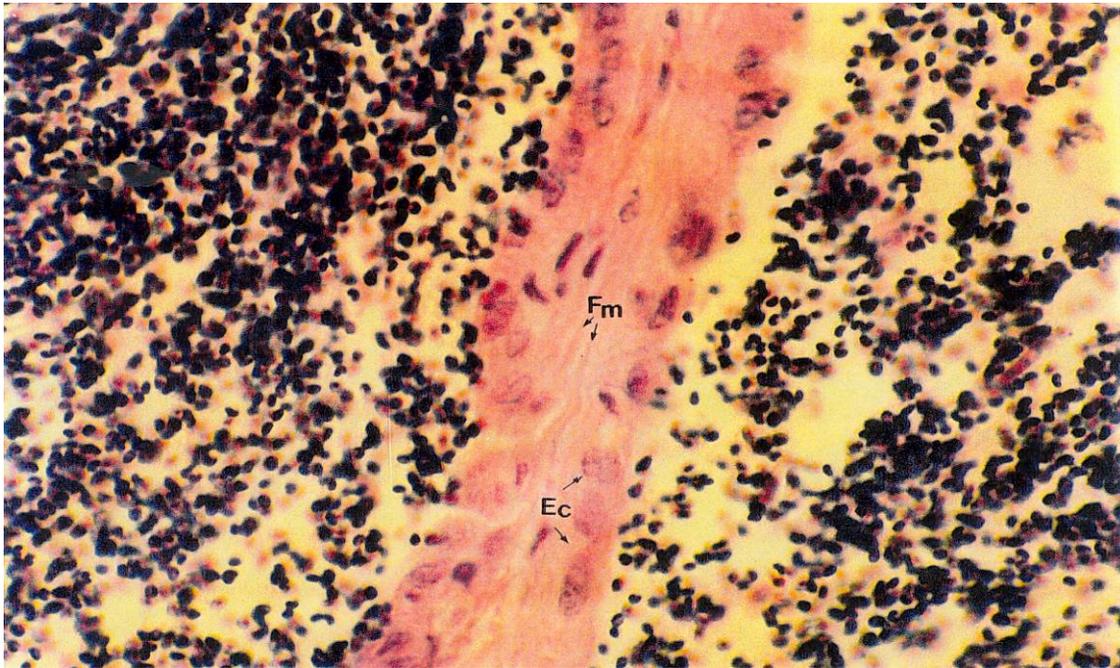


Figura 30. Corte longitudinal del testículo de *C. riojai*, se observa la pared de los conductos con epitelio cúbico simple (Ec) y fibras musculares lisas (Fm). H-E 1250X

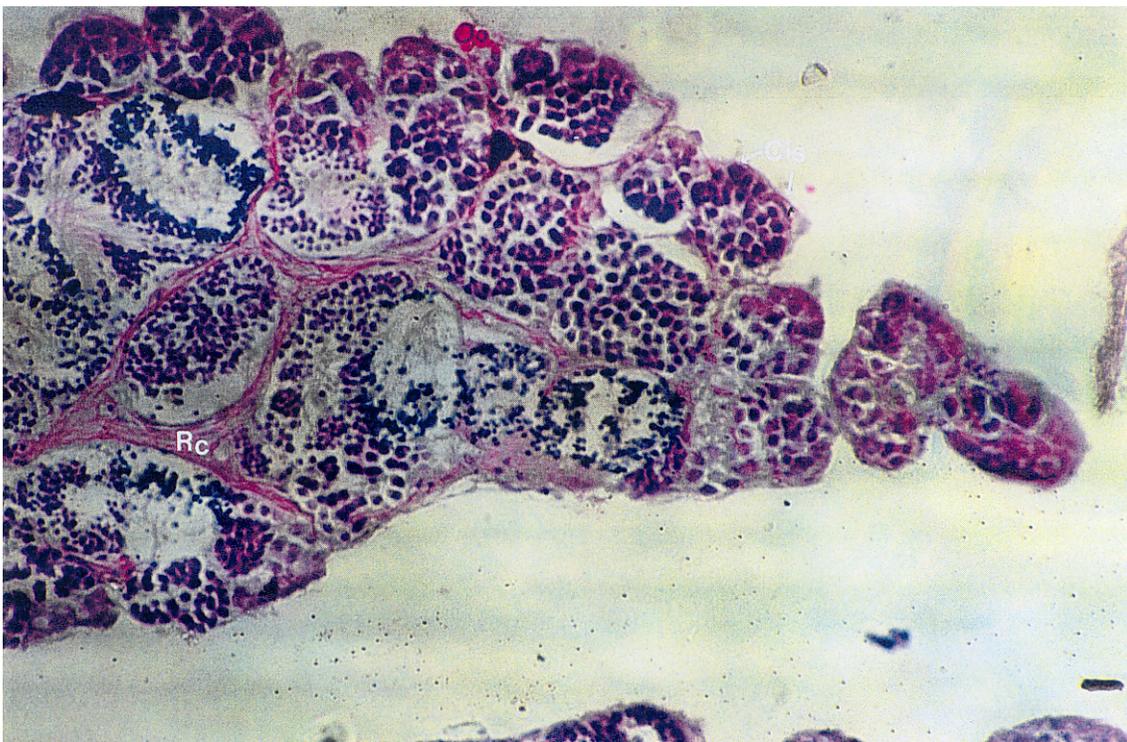


Figura 31. Corte longitudinal del testículo de *C. riojai*. Se observa una red de conductos (Rc) PAS-H 500x

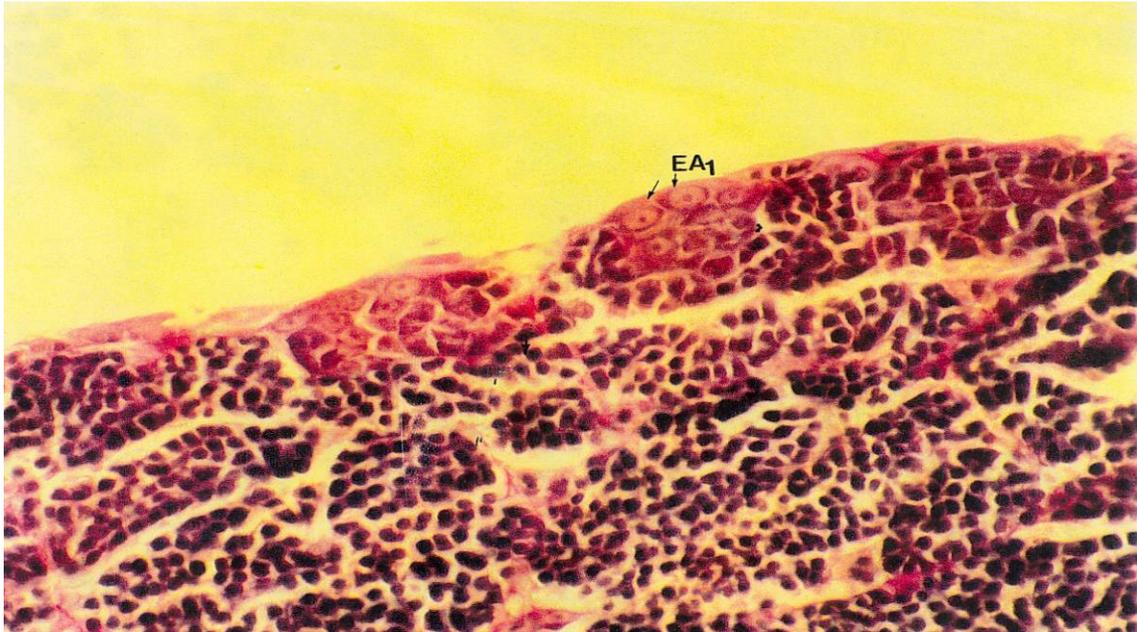


Figura 32. Corte longitudinal del testículo de *C. riojai*. Se observan espermatogonias tipo A₁ (EA₁). PAS-H 800x.

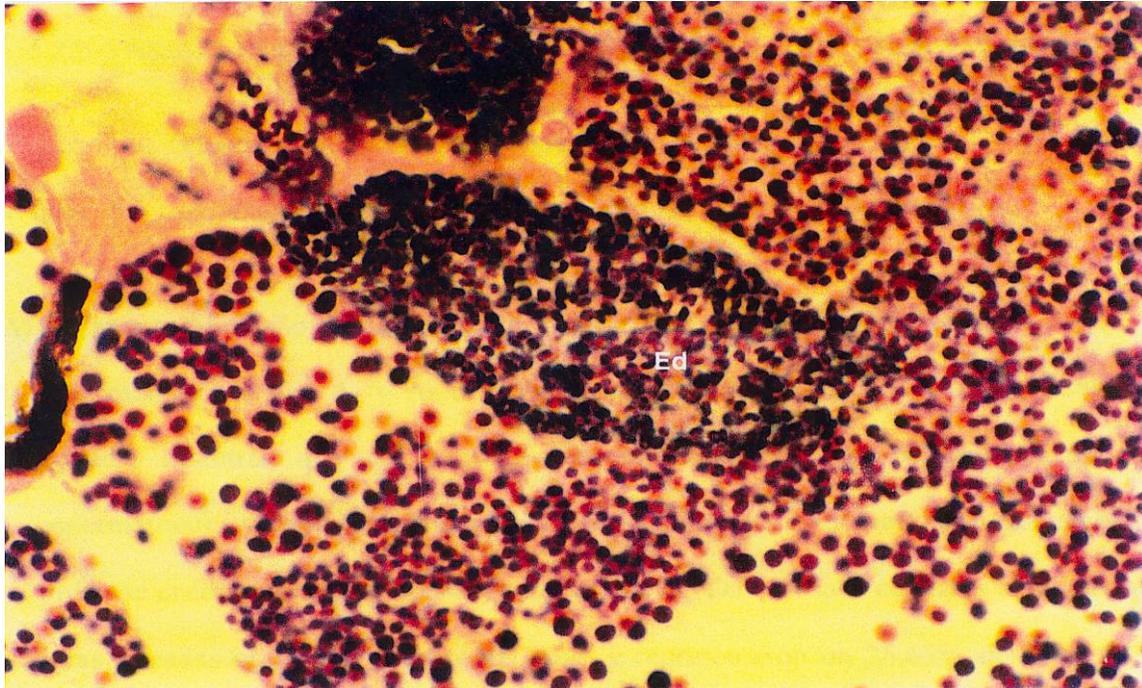


Figura 33. Corte longitudinal del testículo de *C. riojai*. Se observan espermátidas (Ed) H-E 1250x

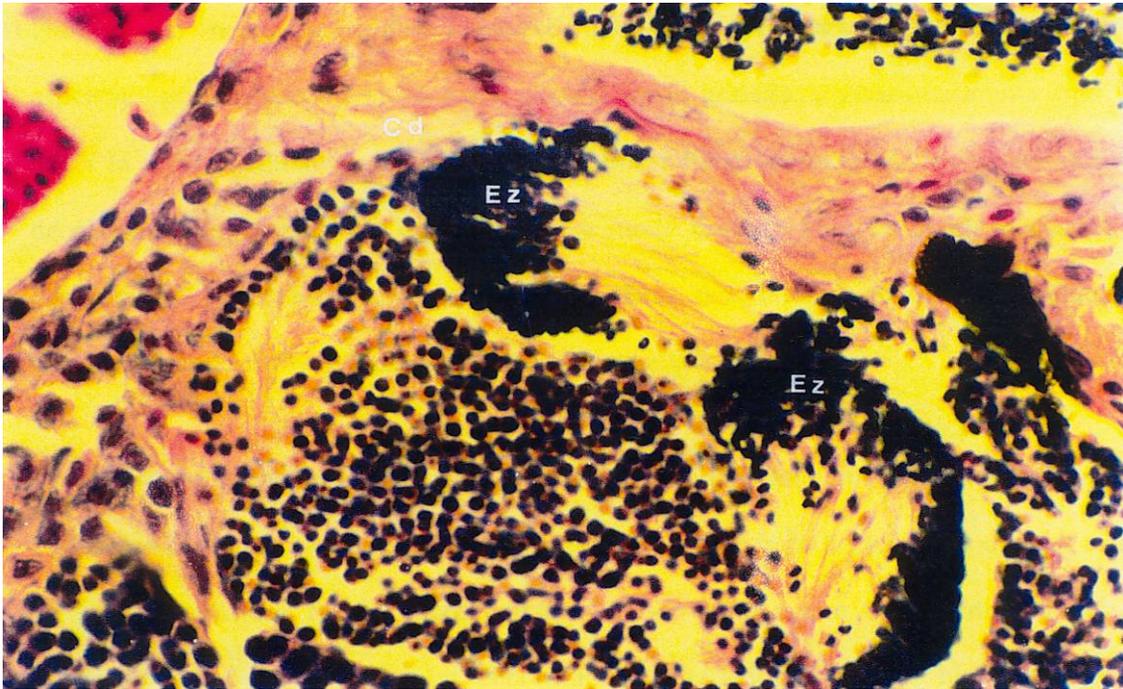


Figura 34. Corte longitudinal del testículo de *C. riojai*. Se observan espermatozoides (Ez) orientados hacia el conducto (Cd).H-E 1250x

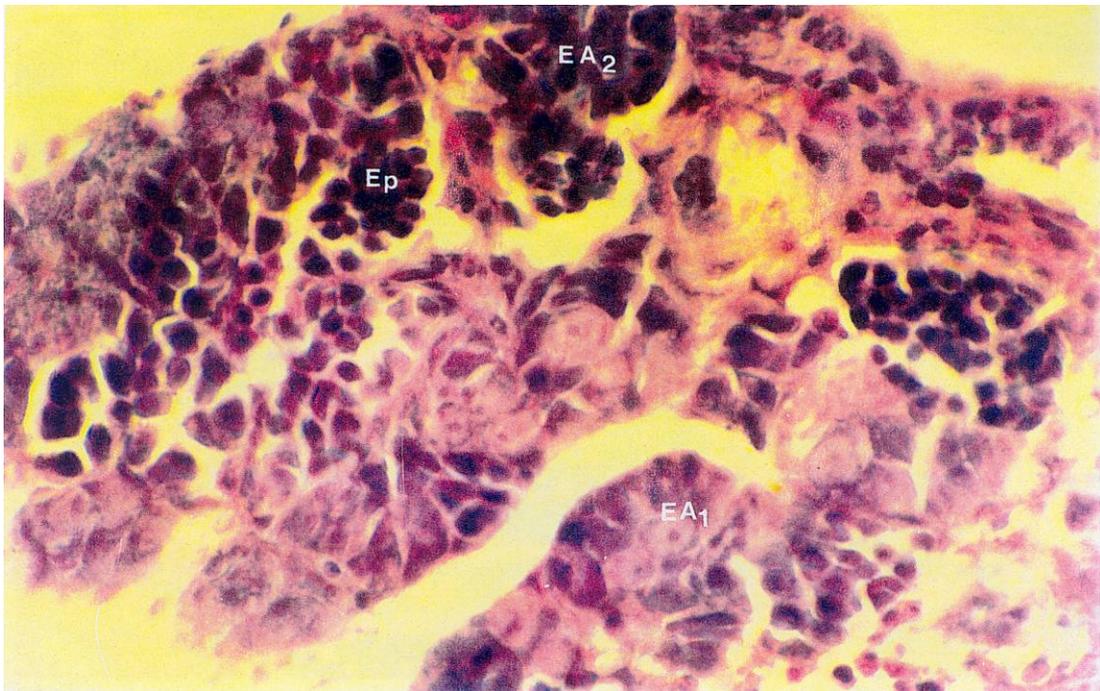


Figura 35. Corte longitudinal del testículo de *C. riojai*. Se observan espermatogonias tipo A1 (EA1), espermatogonias tipo A2 (EA2) y espermaticos de primer orden (Ep) H-E 1250x



Figura 36. Corte longitudinal del testículo de *C. riojai*. Se observan espermatocitos de primer orden (Ep), espermatocitos de segundo orden (Es) y espermatídes (Ed). H-E 1250x

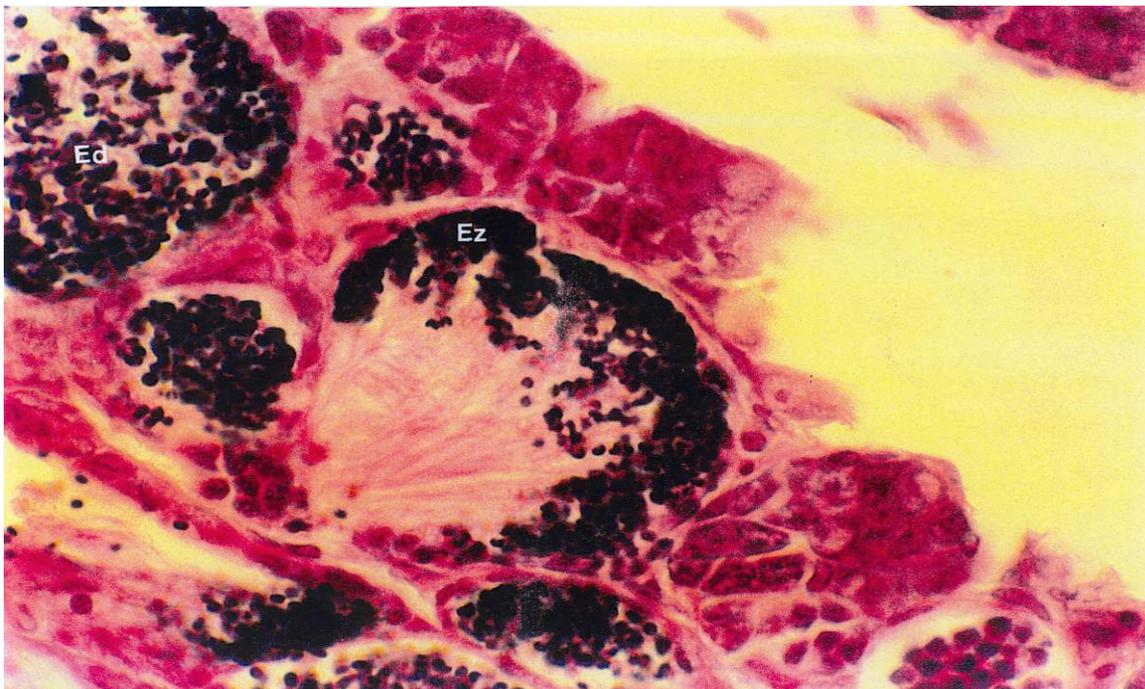


Figura 37. Corte longitudinal del testículo de *C. riojai*. Se observan espermatídes (Ed) y espermatozoides (Ez) PAS-H 1000x

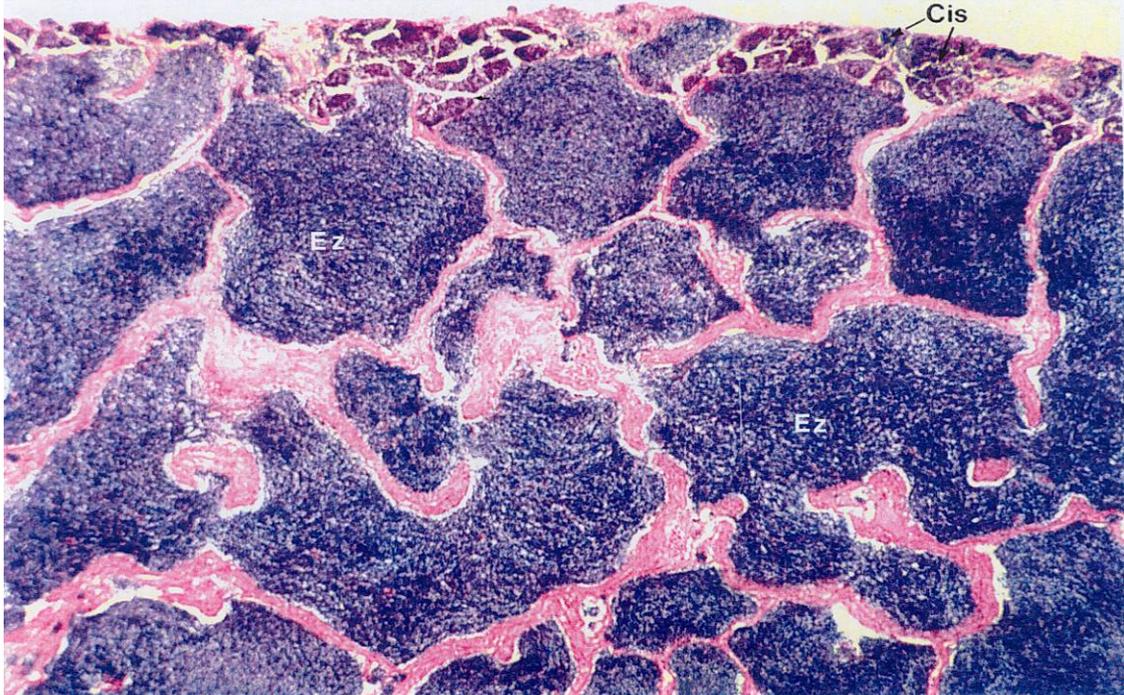


Figura 38. Corte longitudinal del testículo de *C. riojai* En donde se observa los conductos llenos de espermatozoides (Ez) y cistos de diferentes tipos celulares (Cis). H-E 125x

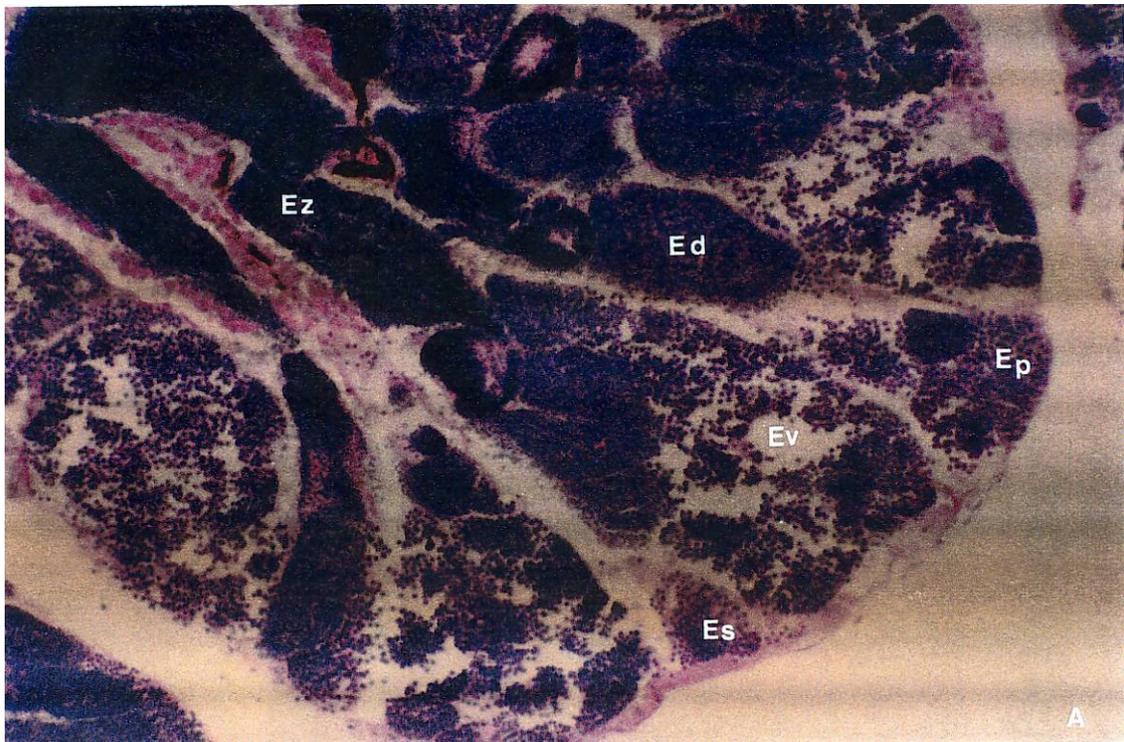


Figura 39 a. Corte longitudinal del testículo de *C. riojai*. Se observan espacios vacíos ocasionados por la eyaculación (EV), conductos con espermatozoides (Ez), espermátides H-E 125x.

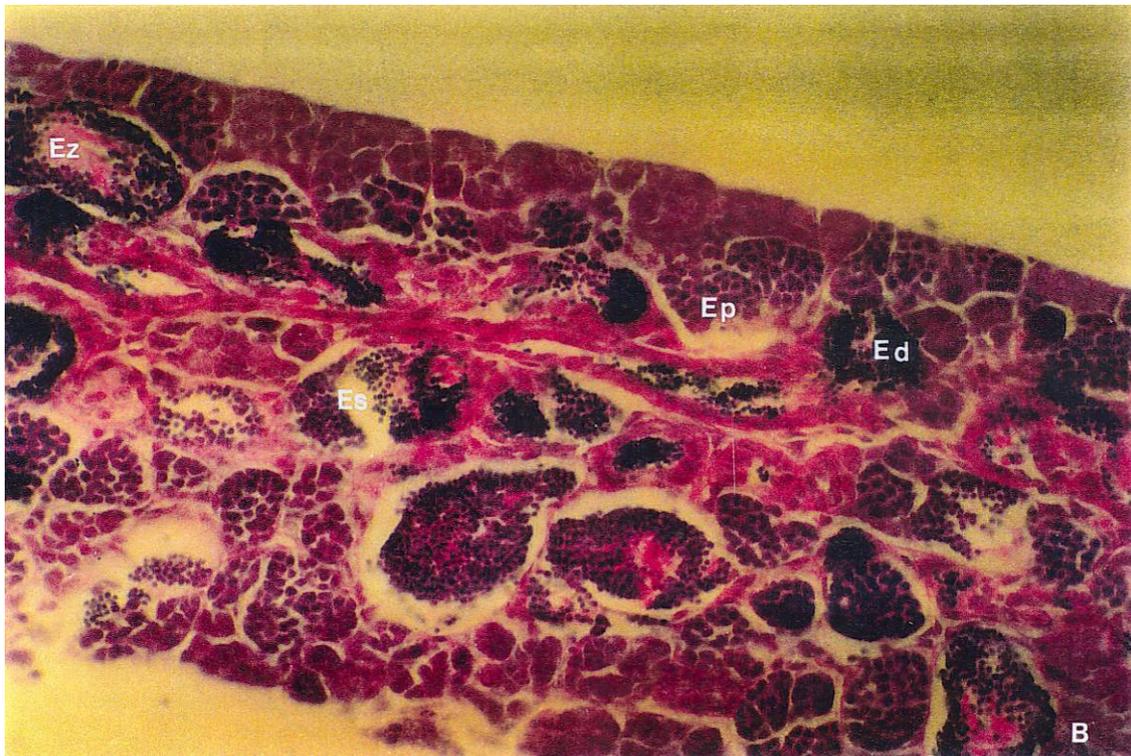


Figura 39b Corte longitudinal del testículo de *C. riojai*. Se observan espacios vacíos originados por la eyaculación del organismo (Ev), conductos con espermatozoides (Ez), espermátides (Ed), espermátocitos de primer orden (Ep). A) H-E 150x B) H-E 100x

Frecuencia de los tipos celulares en el testículo de *C. riojai*

Durante todo el año, a excepción del mes de julio, los testículos presentaron cistos de espermatogonias tipo A₁ y A₂ distribuidas homogéneamente en la parte cortical de la gónada, mientras que en la parte medular se observaron pequeños grupos de espermátocitos de primero y segundo orden: entre los espermátocitos de primer orden se encontraron las espermatogonias tipo B. Dichos tipos celulares caracterizaron a las gónadas durante la mayor parte del ciclo y representaron un 25.63% del total de las muestras observadas.

Durante los meses de octubre a febrero, los túmulos presentaron pequeños cistos de espermatogonias tipo A₁ en la parte cortical de la gónada, y ocasionalmente tipo A₂,

Hacia la parte medular se observaron distribuidos heterogéneamente un mayor número de cistos de espermatocitos de primero y segundo orden, además de pequeños cistos de de espermátides y espermatozoides, la frecuencia de estos tipos celulares representó el 26.05%.

En el período de marzo a septiembre, los túbulos se observaron con mayor claridad y los cistos de espermatocitos y espermátides empezaron a disminuir, mientras que los cistos de espermatozoides fueron los más abundantes. Una característica importante de mencionar es que la orientación de las cabezas de los espermatozoides puede presentarse hacia las paredes del cisto o bien a los conductos secundarios que se abren a los túmulos. La frecuencia de estos tipos celulares representó el 19.74% del total observado.

Las gónadas presentaron durante los meses de mayo, julio, agosto y septiembre predominantemente los conductos testiculares llenos de espermatozoides en la parte medular. Los cistos de espermatogonias, espermatocitos y espermátides fueron escasos y se encontraron localizados en la parte cortical de la gónada. Esta distribución de los tipos celulares correspondió al 13.44% del total de la muestra observada.

En los meses de mayo a septiembre, se observaron espacios vacíos en la mayor parte del tejido testicular y aunque algunos conductos todavía contenían espermatozoides, los cistos con espermátides fueron escasos a diferencia de un incremento de los cistos de espermatocitos de primero y segundo orden. En su conjunto representaron el 15.12% del total de la muestra.

Índice Gonadosomático.

Este índice refleja el porcentaje en peso representado por las gónadas de las hembras respecto al peso eviscerado del organismo. Los valores promedio del IGS se encuentran representados en la figura 40. La línea roja y la azul representan la variación del IGS y la temperatura respectivamente. Se observa la presencia de dos picos máximos reproductivos, que indican las épocas de mayor intensidad reproductiva. El primero se inicia en marzo y termina en mayo, el segundo se inicia en julio después de un periodo de descanso en junio y disminuye en octubre; en el eje de las abscisas, se representa el número de estadios foliculares y su frecuencia en cada mes. Los máximos reproductivos se presentan con desfases a los incrementos de la temperatura; asimismo los valores máximos del IGS, coinciden con la mayor frecuencia de los últimos estadios foliculares; lo cual permite establecer que el IGS es un indicador del estado de madurez de la población (Fig. 40).

En la Fig. 41 se muestran los valores medios ajustados del peso de la gónada y del peso eviscerado de las hembras, donde se comprueba la linealidad entre ambas variables y en la Fig. 42 se muestran las medias ajustadas por peso de la gónada y del peso eviscerado de la hembra con respecto al tiempo, de acuerdo a Salgado-Ugarte (1995). La respuesta lineal de los valores ajustados corrobora la simetría y elimina la probable falta de relación entre ambas variables producidas por la talla de los organismos.

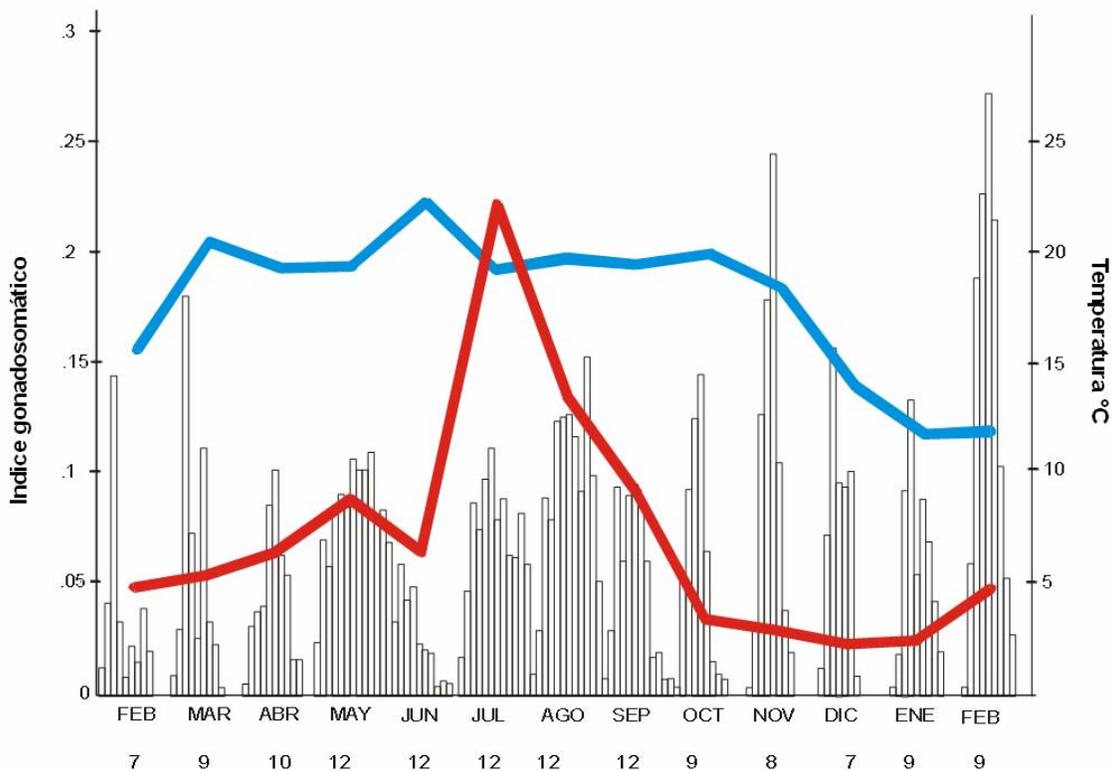


Figura. 40. Relación del IGS de las hembras, con relación a la temperatura y los estadios foliculares durante un ciclo anual de *C. riojai* en la presa Ignacio Ramírez. Cada barra representa un estadio.

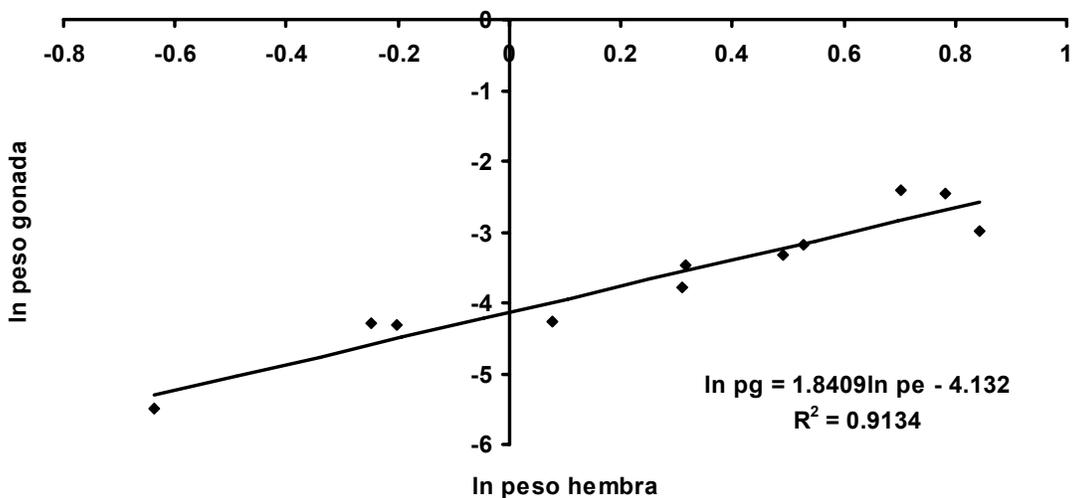


Figura 41. Valores medios ajustados del peso de la gónada y del peso eviscerado de la hembra.

a)

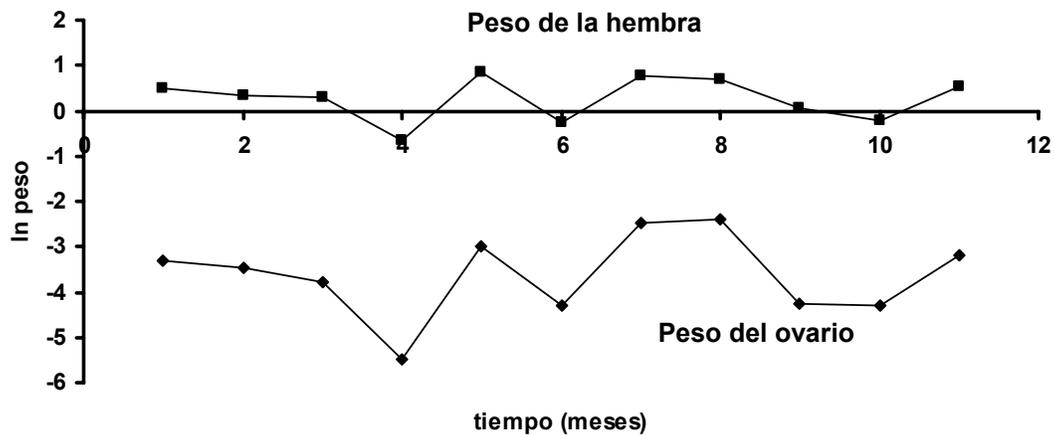


Figura 42(a). Medias ajustadas por peso del ovario y el peso eviscerado de la hembra por fecha de muestreo.

b)

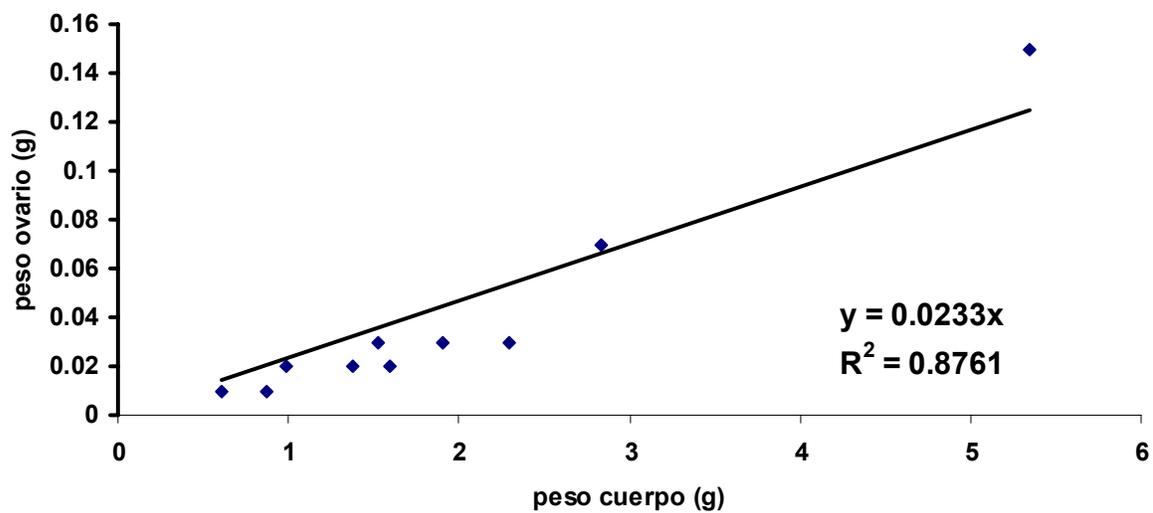


Figura 42(b). Puntos de la ecuación de regresión del peso del ovario y el peso eviscerado de *C. riojai*.

Desarrollo embrionario

El desarrollo embrionario tiene una duración de 168 h a 21 °C, los huevos son telolécitos, adherentes por la presencia de un solo zarcillo, transparentes sin ornamentaciones en el corion, su diámetro es de 1.0 a 1.2 mm. La fertilización tiene una duración de 50 minutos y se caracteriza por la migración cortical de los glóbulos de vitelo hacía la región que da origen al polo animal y conformar el disco germinal, en este paso se forma el espacio perivitelino y el corion se endurece; Así mismo interiormente se observan en el huevo una serie de glóbulos de aceite que se fusionan para formar uno solo. La segmentación es meroblástica. Las divisiones celulares, se presentan en las primeras 24 h hasta alcanzar la fase de blástula, la gastrulación ocurre entre las 24 y 30 h; de las 24:30 a las 26 h se conforma el primordio de placa embrionaria. A las 48 h, se observa el primordio de embrión con las cápsulas ópticas formadas; la pigmentación de los ojos se inicia a las 72 h, con el corazón funcional y circulación perivitelina. En el día cinco, el embrión está completamente formado, los ojos terminan de pigmentarse al sexto día y los embriones presentan movimientos musculares; la eclosión se presenta en el día ocho cuando los eleuteroembriones rompen el corion.

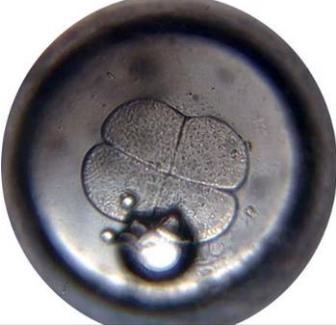
De acuerdo a las características morfológicas de *C. riojai* durante el desarrollo temprano, es un organismo con desarrollo indirecto, ya que presenta un período embrionario, en el cual se presenta el pliegue de la aleta y alimentación endógena derivada del saco vitelino quien provee los nutrientes necesarios para el

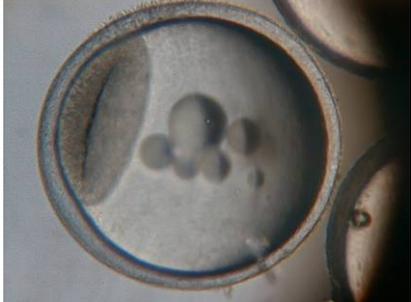
mantenimiento y desarrollo; Posteriormente al término del consumo del saco vitelino se inicia la alimentación exógena, que da origen al período larval y al final de este la transformación a juvenil. Este último período del desarrollo temprano, se caracteriza por presentar todas las estructuras morfológicas del adulto.

En la tabla 2, se resumen los principales cambios epigénicos desde la fecundación hasta la eclosión y se describen las características diferenciales de cada fase así como su duración.

Tabla 2. Resumen del desarrollo embrionario hasta la eclosión, en *C. riojai* a 21° C.

Paso	Tiempo (horas)	Descripción	
Fertilización	00:00	Formación del espacio perivitelino	 <p>Huevo</p>
Disco germinal	00:05-00:50	Separación del polo animal	

<p>División 2 células</p>	<p>00:50-01:50</p>	<p>División meridional</p>	
<p>4 células</p>	<p>1:50-2.15</p>	<p>División perpendicular</p>	
<p>8 células</p>	<p>3.00</p>	<p>Paralelas al primer plano de división</p>	
<p>16 células</p>	<p>4:00</p>	<p>Perpendiculares al primer plano</p>	

32 células	4:30	Segundo plano de división	
Mórula	6:00	Distribución equivalente del vitelo entre todos y cada uno de los blastómeros	
Blástula	24:00	Formación de las tres capas blastodérmicas	
Blástula tardía	30:00	Formación escudo embrionario y anillo germinal	

Gástrula	30-36	Tubo neural y cefalización	
Embrión Organogénesis	48	Formación de capsulas ópticas y miotomos	
	72	Capsulas ópticas, Vesículas ópticas, fusión de gotas de aceite en una	
	96	Aorta ventral con tres ramas y circulación perivitelina, saco vitelino, inicia la pigmentación de los ojos, dos tipos de melanóforos, gota de aceite posición ventral	

	110	<p>Corazón bicavitario e irrigación muscular, formación de hemoglobina</p>	
	136	<p>Continúa pigmentación de los ojos, embrión con movimientos, incremento del latido cardiaco e incremento de hemoglobina.</p>	
Eclosión	168	<p>Eleuteroembrión, alimentación endógena, tubo digestivo no funcional, llenado de la vejiga gaseosa.</p>	

Efecto de la temperatura sobre el tiempo de eclosión

El tiempo de eclosión disminuye con el incremento en temperatura, de 490 h a 15 °C, hasta 167 h a 24 y 26 °C, que marca el límite de tolerancia de los embriones, ya que a temperaturas superiores e inferiores a este intervalo la viabilidad disminuye, como consecuencia de alteraciones en la tasa metabólica en el consumo del vitelo, que modifica la velocidad del desarrollo de los embriones en la misma tendencia. El efecto de la temperatura es más evidente a partir del inicio de la fase de embrión, ya que a 15 y 17 °C, el retraso en el tiempo de eclosión es más prolongado en comparación con el tiempo a los 21, 24 y 26 °C. En la figura 43, se muestra el comportamiento en el tiempo de desarrollo y la eclosión de los embriones.

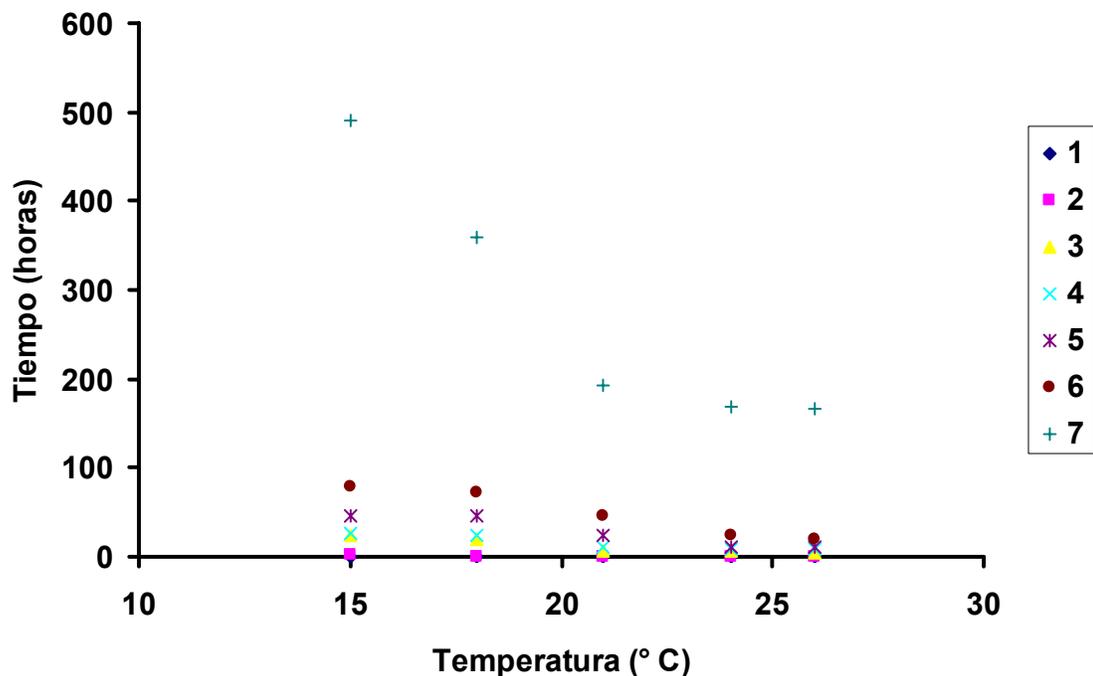


Figura 43. Tiempo de desarrollo y de eclosión de embriones de *C. riojai*, en un intervalo de 15 a 26° C (cada número corresponde a un paso en el desarrollo: 1 fertilización, 2 división, 3 mórula, 4 blástula, 5 gástrula, 6 embrión y 7 eclosión).

Efecto de la temperatura sobre el desarrollo embrionario y la tasa de eclosión

La temperatura ejerció un efecto diferencial sobre el porcentaje de eclosión de los eleuteroembriones (ANDEVA, $p < 0.05$) Las proporciones de eleuteroembriones obtenidas en los valores extremos de temperatura, 15 y 27 °C, son diferentes entre sí y menores de las obtenidas en las demás temperaturas (GT2, $p < 0.05$) en ese sentido los valores promedio del porcentaje de eclosión a través del gradiente probado se ajustan a una curva de respuesta tipo óptima, en donde los mayores valores promedio de eclosión se presentaron en el intervalo de 18 a 25 °C cuyo valor máximo se presentó en 25 °C con el 99% de eficiencia. Esta respuesta aunque se encuentra dentro de los límites térmicos en los que la reproducción se lleva a cabo en condiciones naturales, 25 °C es una temperatura extrema para los límites de distribución de la especie, este efecto se corrobora al analizar el porcentaje de eclosión en 27 °C, ya que si bien la eclosión se lleva a cabo, su eficiencia es baja (43%), por el contrario la temperatura de 15 °C aunque se encuentra dentro de los límites de sobrevivencia de la especie, este resultado solo se ha observado bajo condiciones de laboratorio, ya que en condiciones naturales la reproducción se inicia a los 18 °C . Estos resultados permiten inferir que los límites de viabilidad de la especie pueden incrementarse más allá de los que se observan en condiciones naturales (Fig. 44).

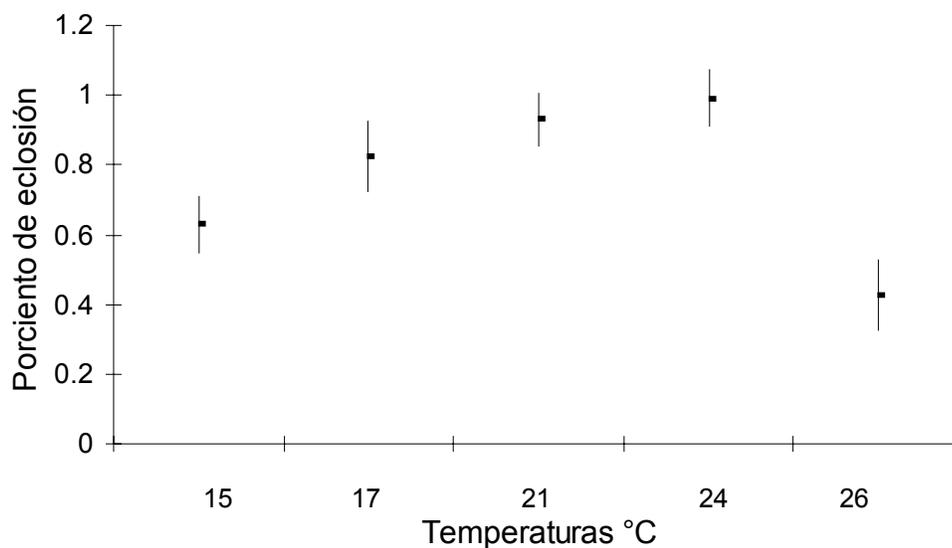


Fig. 44. Porcentaje de eclosión de embriones de *C. riojai* sometidos a diferentes temperaturas (GT2, $P < 0.05$)

Efecto de la temperatura sobre la talla de metamorfosis a juvenil.

Así mismo, la temperatura también afecta la talla de los individuos y el tiempo para la transformación a juveniles. En el límite inferior analizado, *C. riojai* (15 °C) presenta las tallas menores, y en un período de 90 días, no lograron la metamorfosis aún cuando se suministro el mismo tipo y cantidad de alimento que al resto de los tratamientos. Entre 18 y 26 °C, el número de individuos que se transforman a juveniles es semejante, pero las tallas difieren entre los que se mantuvieron a 21 y 24 °C (GT2, $p < 0.05$) (Fig. 45).

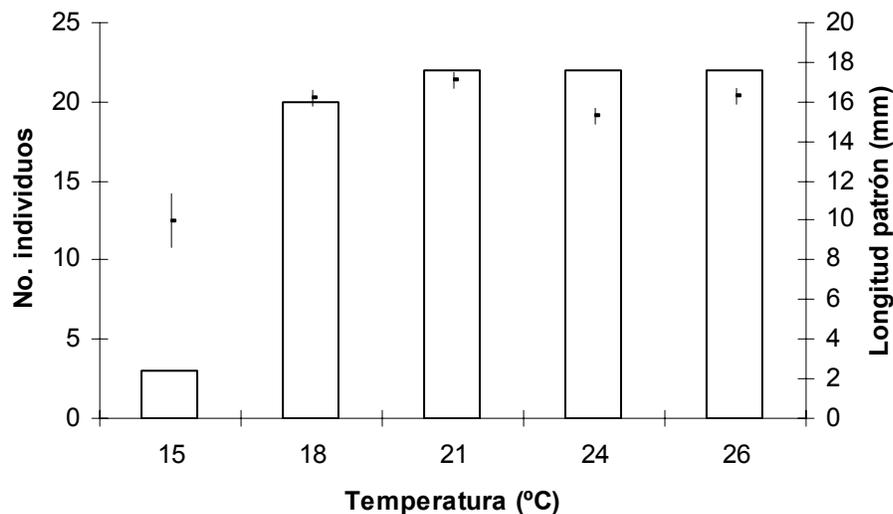


Fig. 45. Número y talla de juveniles de *C. riojai* obtenidos en un intervalo de 15 a 26 °C (GT2, $p < 0.05$)

Crecimiento y edad de primera reproducción de acuerdo a la época de nacimiento

Crecimiento en longitud patrón.

Los valores obtenidos en las dos épocas de análisis (abril y noviembre), se muestran en la tabla 3, en donde se observa que las magnitudes finales, después de 360 días, son similares respecto a la longitud patrón. El crecimiento en longitud patrón se ajustó a la ecuación logística

$$L_p = K / (1 + \exp^{-a-bt})$$

Donde:

[b = pendiente, K = punto de inflexión de la curva, a = cte., t = edad (días)]

Las ecuaciones para ambas cohortes:

Noviembre $L_p = 71/1 + \exp^{(1.8462 - 0.0141t)}$ $R^2 = 0.98$ (■)

Abril $L_p = 79/1 + \exp^{(1.77 - 0.0144t)}$ $R^2 = 0.99$ (◆)

En donde se observa que la velocidad de incremento para la cohorte de abril es más alta que la de noviembre, durante el período de juvenil y adultos hasta los 200 días de edad (Fig. 46).

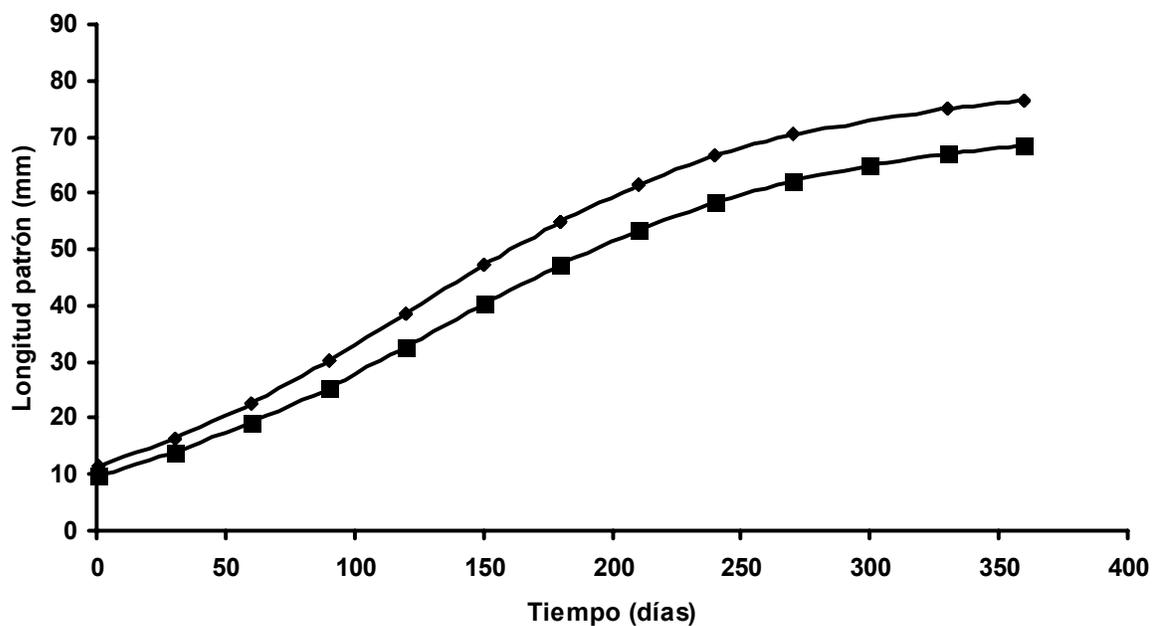


Figura 46. Crecimiento en longitud patrón (mm), en ambas cohortes, desde la eclosión hasta 360 días, en *C. riojai* (■ abril, ◆ noviembre)

Crecimiento en peso

El modelo de crecimiento en peso refleja que, independientemente de la época de nacimiento, los pesos y las tasas de incremento después de un período de 360 días, son semejantes y asintóticos, aunque la dispersión de los valores del peso es mayor en abril. Esto permite suponer que los peces al parecer logran su tamaño máximo al año de edad. El ajuste de regresión se ajusta al modelo logístico en ambas cohortes (ANOVA $p < 0.05$) (tabla 3) y las ecuaciones correspondientes a cada cohorte son:

$$\text{Noviembre} \quad \text{peso} = 1.99 / 1 + \exp^{(5.521 - 0.0245t)} \quad R^2 = 0.95$$

$$\text{Abril} \quad \text{peso} = 3.72 / 1 + \exp^{(5.518 - 0.0229t)} \quad R^2 = 0.93$$

Sin embargo, la velocidad de crecimiento y el peso final de los individuos de la cohorte de noviembre son menores como consecuencia de las condiciones ambientales prevalecientes. Durante los primeros cuatro meses de vida enfrentan temperaturas bajas que reducen su tasa metabólica, aunque no haya restricción en el aporte de alimento (Figs. 47 y 48).

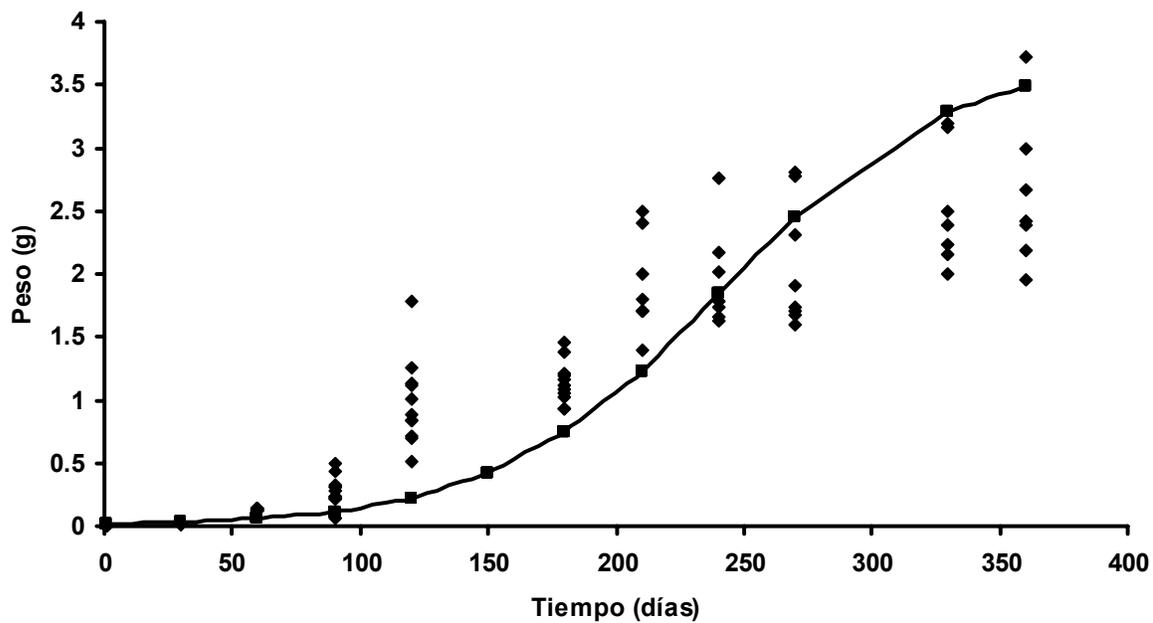


Figura 47. Crecimiento en peso durante 360 días de la cohorte de *C. riojai* nacida en abril.

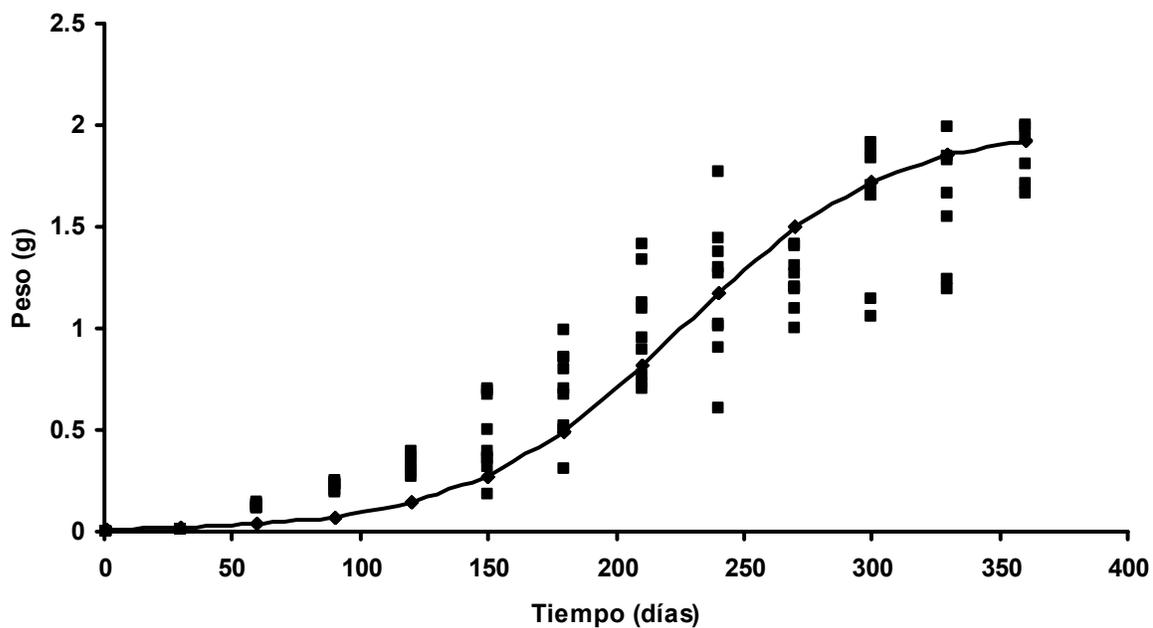


Figura 48 Crecimiento en peso durante 360 días de la cohorte de *C. riojai* nacida en noviembre

Peso-longitud

La relación para ambas cohortes se presenta en la Fig. 47, lo mismo que sus ecuaciones correspondientes. Las ecuaciones que describen esta relación para cada temporada son las siguientes:

Noviembre $\text{Peso} = 5\text{E-}06 L^{3.03}$ $R^2 = 0.96$

Abril $\text{Peso} = 5\text{E-}06 L^{3.04}$ $R^2 = 0.97$

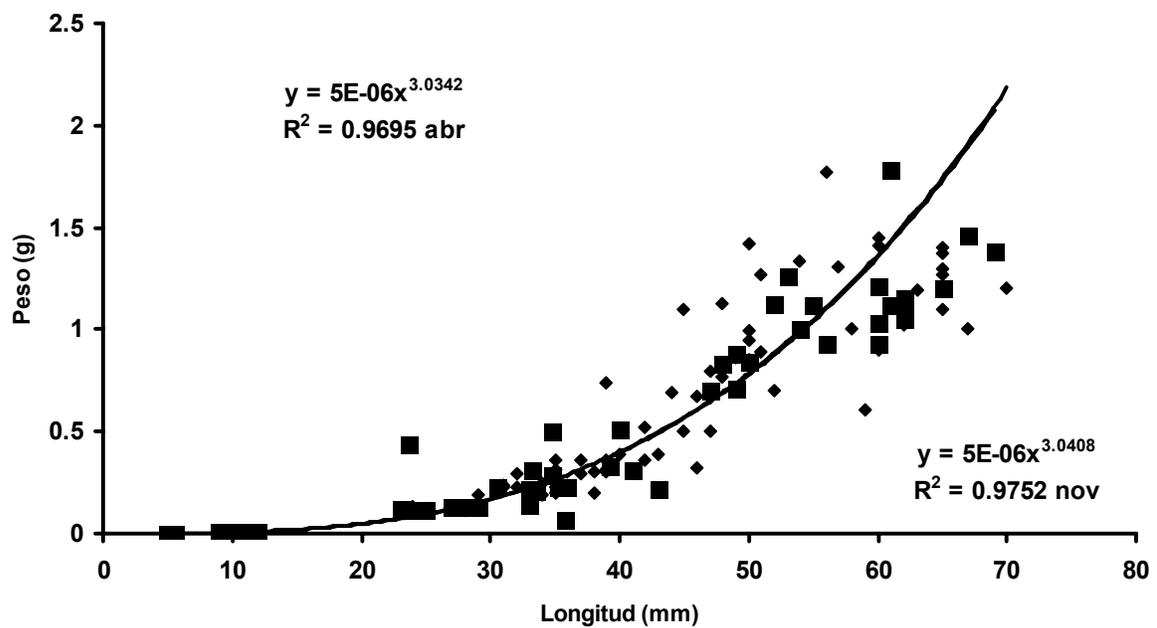


Figura 49. Crecimiento en peso y longitud de dos cohortes nacidas en diferente época del año, de *C. riojai* en 360 días. (■: abril, ◆: noviembre.)

Como puede observarse en la figura anterior, el crecimiento relativo del peso con respecto a la longitud es semejante e isométrico para ambas cohortes ($b=3$), lo que indica que el patrón de crecimiento es específico y la variación de estos dos parámetros se ve enmascarada por la variación intrínseca dentro de la población, lo cual indica que el período de análisis hace evidente que la tasa de variación es una consecuencia de la plasticidad fenotípica de la especie. A diferencia de cuando se analiza el crecimiento absoluto, en donde la influencia de los parámetros ambientales se hace evidente, en este caso al menos para la longitud.

Efecto de la temporada de nacimiento sobre el crecimiento y la edad de primera reproducción.

El análisis manifiesta diferencias significativas. Cuando se analiza el período desde el nacimiento hasta la primera reproducción, las diferencias en las tasas de incremento en peso son mayores ($p<0.05$). El mayor incremento se presentó en los individuos nacidos en abril, lo que refleja que la condición ambiental prevaleciente durante la época de nacimiento y la temporada venidera, condicionan el desarrollo, el crecimiento y la edad de primera reproducción.

Este comportamiento se ejemplifica en la figura 50, donde es evidente que los individuos que componen la cohorte de abril crecen más rápido y alcanzan la madurez sexual en 180 días posteriores a la eclosión, a diferencia de la cohorte de

noviembre, que es capaz de reproducirse hasta los 270 días de edad (Tabla 3). Lo cual implica que retracen su incorporación a la población adulta hasta el segundo pico de reproducción, como consecuencia de las condiciones imperantes en esa temporada, que se caracteriza por una gran disminución de la temperatura, que da lugar a una estratificación térmica, característica de la presa.

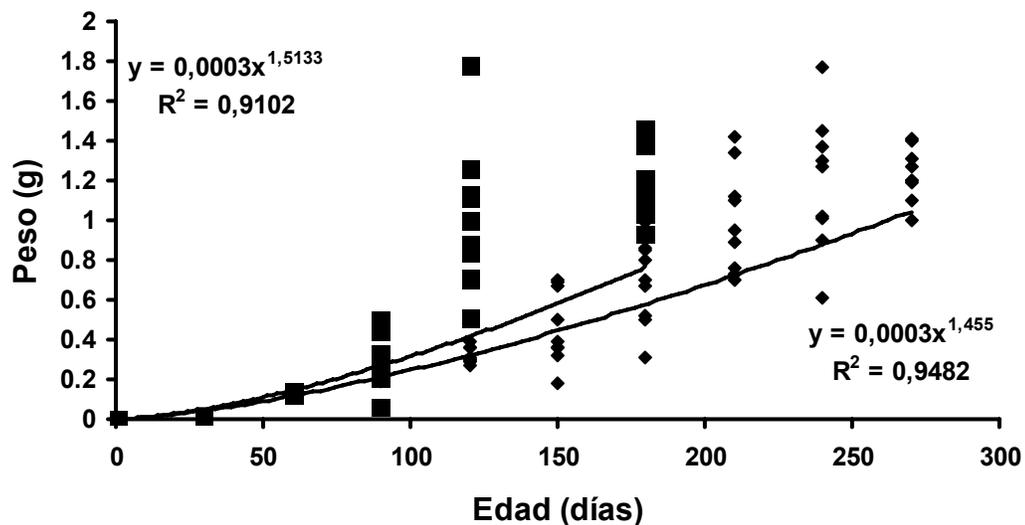


Figura 50. Crecimiento en peso de *C. riojai* hasta la edad de primera reproducción (rojo: abril; azul: noviembre).

Este mismo efecto también se presenta en el crecimiento en longitud, y puede inferirse que las tasas de incorporación de biomasa son reguladas por la temperatura, pero sobre todo, por las reacciones bioquímicas que inducen la maduración, ya que, como se observa en la figura 46, aunque los individuos nacidos en noviembre, a los 180 días de edad presentan la misma longitud, su condición de madurez es más retrasada.

En la Figura 51 se muestra el comportamiento del promedio mensual de la temperatura para cada uno de los periodos de experimentación, en donde al compararse con las curvas de crecimiento, se observa que las temperaturas bajas influyen de manera directa sobre la velocidad de crecimiento y la madurez gonádica

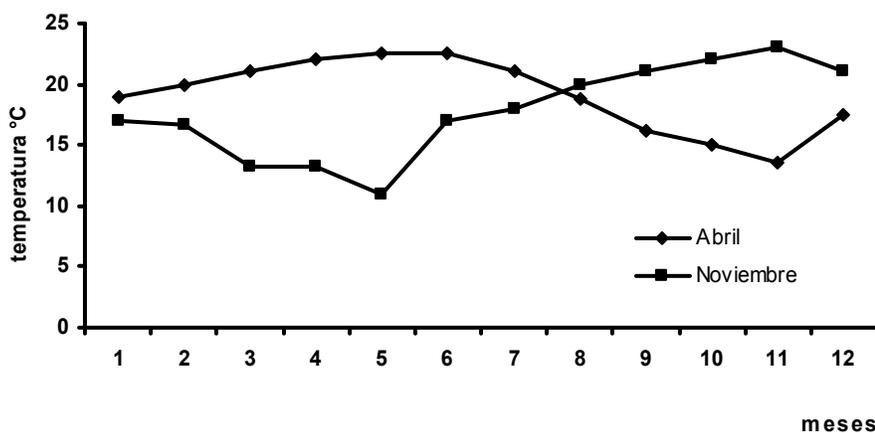


Figura 51. Temperatura promedio mensual para cada una de las cortes, donde el mes 1 corresponde al mes de nacimiento respectivamente (abril y noviembre).

Tabla 3. Valores promedio de Lp, peso y edad de primera reproducción en dos cohortes de *C. riojai*.

Cohorte	Abril	Noviembre
Edad de primera reproducción	180 días	270 días
Peso (g) en la primera reproducción	1.14 g	1.23 g
Peso (g) final (360 días)	2.61 g	1.85 g
Longitud (mm) en la primera reproducción	62.18 mm	63.5 mm
Longitud patrón (mm) final	74.14 mm.	67.16 mm.

Efecto de la temperatura y el fotoperíodo sobre el proceso reproductivo.

Al contrastar el efecto de la temperatura y el fotoperíodo sobre el proceso reproductivo, se observó que la temperatura es el factor principal que regula el

proceso de maduración gonádica de las hembras, independientemente del fotoperíodo, en el intervalo probado. A temperaturas inferiores a 17 °C, la reproducción no se lleva a cabo y cuando las hembras ocasionalmente desovan, la mayor parte de los huevos no son viables (NR), como se ilustra en la Figura 52, mientras que, temperaturas superiores, favorecen la maduración ovárica con respuestas similares en ambos fotoperíodos. El análisis del número de huevos producidos demuestra que no existen diferencias en la fertilidad en el intervalo de 17 a 21 °C, ni entre los dos fotoperíodos probados; ni tampoco existe una interacción entre estos dos factores sobre la edad de primera reproducción, por lo que bajo esta condición experimental la temperatura es el factor regulador principal (ANOVA, $p < 0.01$) (Fig. 47, Tabla 4). La ecuación de regresión obtenida es:

$$\text{No. de huevos} = -218.772 + 15.24 (\text{°C}) + 0.875 (\text{Fotoperíodo})$$

Tabla 4. Cuadro de ANOVA del efecto de la temperatura y el fotoperíodo sobre la inducción a la maduración ovárica

Fuente de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad α	Valor crítico de F
Fotoperíodo	3.0625	1	3.0625	0.00270	0.9597	5.3176
Temperatura	20220.68	3	6740.229	5.96183*	0.01946	4.0661
Interacción	178.1875	3	59.3958	0.05253	0.98298	4.0661
Error	9044.5	8	1130.5625			
Total	29446.43	15				

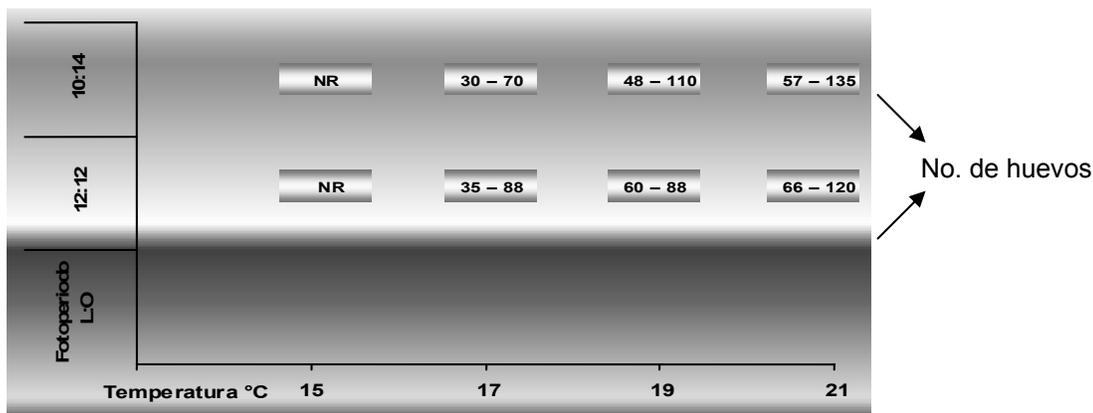


Figura 52. Efecto de la temperatura y el fotoperíodo sobre la inducción a la maduración gonádica y el número de huevos producidos en *C. riojai*

Por otro lado, el efecto de la temperatura sobre el tiempo de desove se manifiesta diferencialmente. A temperatura de 17 °C el desove se retrasa dos semanas con respecto al resto de las temperaturas analizadas. Aunque los desoves a 19 y 21 °C no fueron sincrónicos, éstos no presentan diferencias entre sí (ANOVA $p < 0.05$). A 17 °C, la inducción a la maduración tomó de 45 a 52 días; mientras que a 19 y 21 °C los desoves se presentaron en el intervalo de 32 a 39 días y 29 a 36 días respectivamente. Considerando que todos los tratamientos iniciaron a 15 °C, la temperatura acumulada es determinante en este proceso.

Efecto de la temperatura en la proporción sexual.

La determinación y la diferenciación sexual en *C. riojai* se inicia con el período juvenil entre los 30 y los 50 días después de la eclosión, dependiendo de la temperatura. La

proporción sexual muestra una tendencia correspondiente con la temperatura de incubación, ya que a 18 °C los machos son dominantes, mientras que a 24° C la proporción de hembras es mayor que la de los machos. A 20 °C la proporción sexual es 1:1. Sin embargo, temperaturas superiores al límite térmico natural de distribución, de manera preliminar, revelan una tendencia a la diferenciación hacia las hembras (26° C) y a 15° C la transformación a juvenil no se presentó en un período de 90 días y la mortalidad fue mayor que en las temperaturas superiores Figura 53.

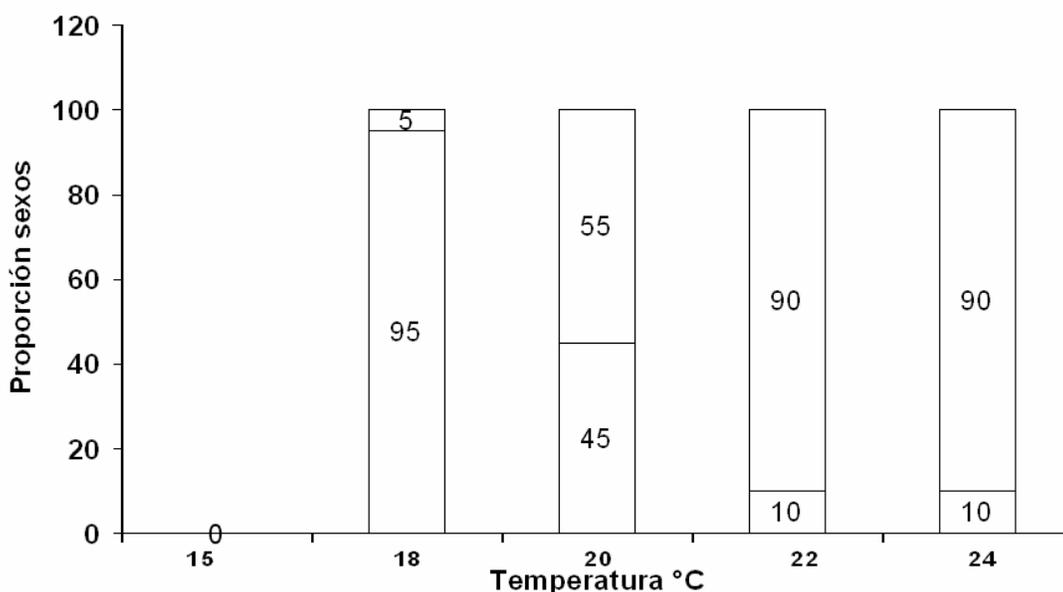


Figura 53. Proporción sexual de *C. riojai* a diferentes temperaturas. La parte inferior de las barras corresponde a la proporción de machos.

Fecundidad.

La fecundidad relativa en relación al peso y a la longitud se ajustó al modelo potencial. En la figura 54 a, se presenta la relación entre la fecundidad y el peso

eviscerado de la hembra, donde el valor de la pendiente no difiere significativamente de la unidad, esto implica que el número de óvulos se incrementa proporcionalmente al incremento del peso del organismo.

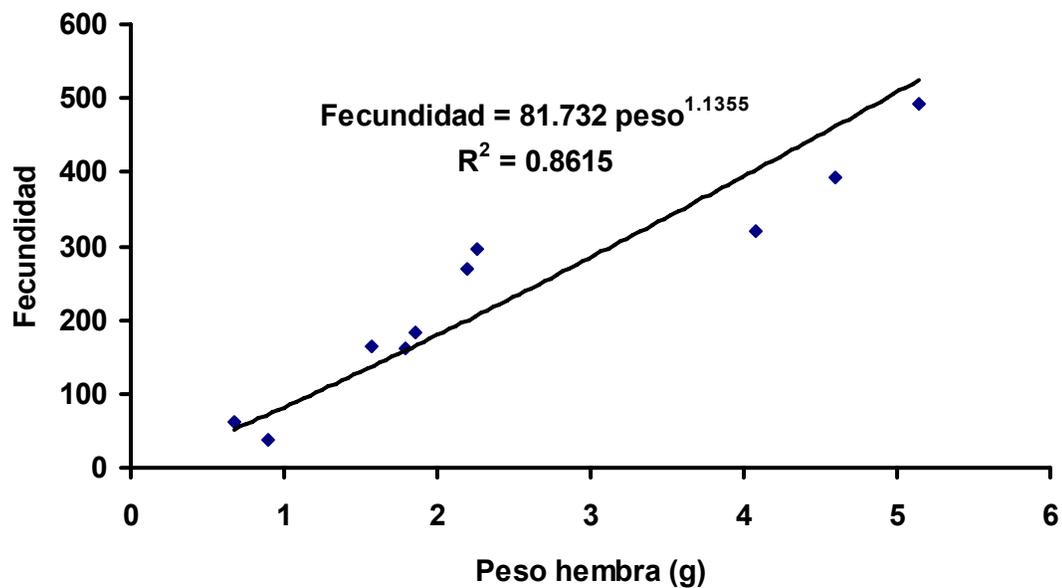


Fig. 54 a. Ajuste de la ecuación de regresión entre la fecundidad y el peso eviscerado, en hembras de *C. riojai*.

Esta misma relación se observa entre la fecundidad y la longitud patrón de los organismos (Fig. 54 b). El valor de la pendiente, en este caso, es cercano a 3, lo cual coincide con el valor esperado, que varía entre 2.3 y 5.3 (Salgado-Ugarte, 2005).

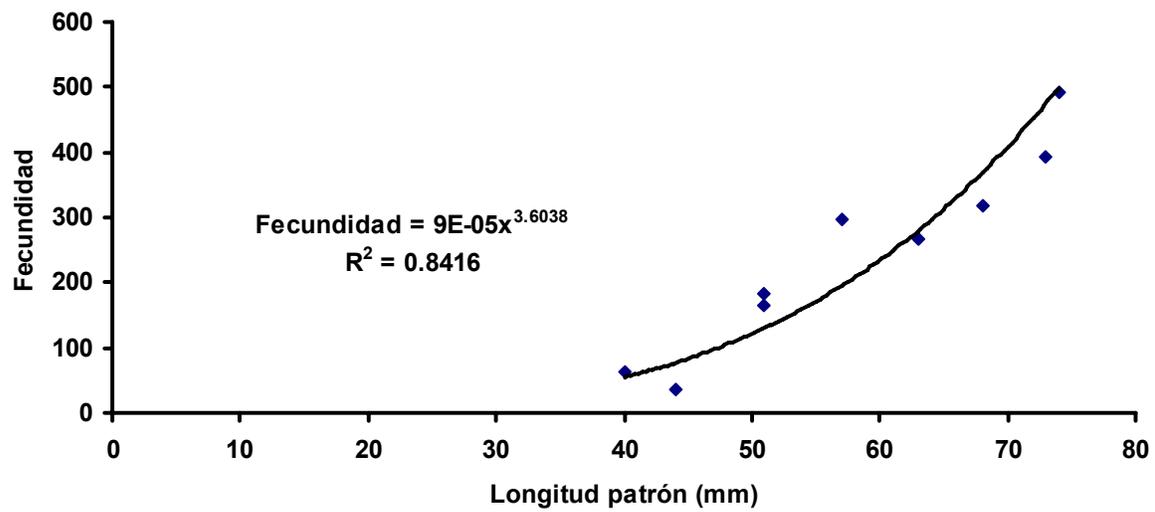


Fig. 54b. Ajuste de la ecuación de regresión entre la fecundidad y la longitud patrón, en hembras de *C. riojai*.

DISCUSION

Desde el punto de vista ecológico, el conjunto de rasgos que se suceden en la ontogenia, son la respuesta biológica en el momento que se analizan. En ese sentido, los resultados que se discuten reflejan el estado actual de la historia de vida reproductiva de *C. riojai* en la Presa Ignacio Ramírez, Edo. de México y dan lugar, por lo menos, a una disertación breve para abordar las tácticas desarrolladas dentro de su estrategia reproductiva.

Índice gonadosomático

Una de las formas de analizar la madurez gonádica, es a través de estudios macroscópicos y de la caracterización histológica y del estado fisiológico y hormonal de las gónadas (deVlaming, 1983; West, 1990; Cussac y Ortubay, 2002; Jobling, 1995; Pankhurst, 1998; Zanuy *et al.*, 2001; Parenti y Grier, 2004); a la vez, el análisis del IGS, es un buen elemento para abordar la historia de vida reproductiva de los peces, ya que se ha demostrado que, además de ser un factor imprescindible para la determinación del estado de madurez a través del peso del ovario (Henderson y Morgan, 2002; Narimatsu, *et al.* 2005) es un indicador adecuado de la temporada de reproducción de la población, aunque de acuerdo a Jons y Miranda (2004), no refleja con precisión la fecundidad y el estado de la madurez de los huevos. Esto hace necesario el examen histológico de los ovarios y los tejidos de los testículos para

precisar el ciclo reproductivo de los peces teleósteos (Grier y Taylor, 1998; Brown-Peterson et al., 2002; Lo Nostro et al., 2003)

El índice gonadosomático (IGS) ha sido ampliamente utilizado, en la Ciencia Pesquera y en estudios de la biología de las especies, como un indicador del estado de la madurez gonádica. Sin embargo, de acuerdo a deVlaming et al. (1982), se requiere evaluar la validez de éste como un índice del tamaño y de la actividad de las gónadas. Así mismo, menciona que este índice no es apropiado en los estados de desarrollo gonádico, donde los pesos de los ovarios o los testículos, no están correlacionados con el tamaño del cuerpo.

Del mismo modo, en los estados del desarrollo de las gónadas donde el tamaño del cuerpo y el peso del cuerpo están correlacionados, si la regresión del peso de los ovarios con el peso del cuerpo tiene un intercepto diferente de cero, el IGS no es válido a menos que se introduzca un factor de corrección.

Aunque para *C. riojai* el análisis del peso del ovario con respecto al peso del cuerpo, no se realizó para cada uno de los estados de madurez ovárica debido a la presencia de ovocitos en diferente estado de desarrollo en una misma gónada, el ajuste fue adecuado ya que cumple con la premisa de linealidad, lo mismo que los valores de las medias ajustadas del peso de la gónada y el peso eviscerado a través del tiempo y manifiestan una tendencia similar al comportamiento del IGS, por lo que, de manera prospectiva las transformaciones logarítmicas disminuyen la heteroscedasticidad y dan validez al uso del IGS como indicador de la madurez gonádica (Salgado-Ugarte, et al., 2005)

En estudios bajo condiciones experimentales sobre la reproducción, las condiciones ambientales prevalecientes en las temporadas reproductivas, no han sido utilizadas como punto de partida para estudios de la historia de vida reproductiva de una especie en particular.

Tomando como modelo a *C. riojai*, , el análisis del IGS desde este punto de vista, permite hacer inferencias no solo sobre los períodos de reproducción, sino de la energía invertida sobre el crecimiento y las tácticas desarrolladas en el proceso reproductivo, como respuesta a la influencia de los factores ambientales.

Por otro el IGS, también denota el esfuerzo reproductivo primario en los peces, y la influencia de factores tanto extrínsecos como intrínsecos. Dentro de una especie, el número de desoves en una estación y la duración de ésta, puede variar principalmente, por la temperatura, el alimento y el cautiverio (Miller, citado en Potts y Wootton, 1985).

Particularmente en *C. riojai* durante el período de estudio, las variaciones encontradas en el IGS, a lo largo del ciclo, señalan dos picos máximos de desarrollo de las gónadas, que corresponden a los meses de marzo a mayo y de julio a octubre; con una marcada disminución en el mes de junio. Del análisis de la fluctuación de la temperatura ambiente, en relación con el IGS, es posible inferir que los máximos reproductivos de *C. riojai* en la Presa Ignacio Ramírez se presentan con retraso en el tiempo, respecto de los incrementos máximos de temperatura en cada uno de los

picos reproductivos en su ambiente, esto indica que la temperatura en esta región, ejerce fuerte impacto sobre el proceso de maduración gonádica. Esta respuesta coincide con las observaciones histológicas del ovario y del testículo, en los que es notable la presencia de ovocitos en estadio XII y conductos testiculares llenos de espermatozoides, lo que demuestra que, aún cuando existan dos máximos reproductivos, la maduración gonádica es continua, a excepción del mes de reposo (junio) y la temporada fría, donde los valores del IGS son bajos, como consecuencia de la temperatura baja en el agua, la cual disminuye el metabolismo y como consecuencia, las reservas energéticas se destinan al mantenimiento. Esta situación afecta no solo a los peces, sino también a las poblaciones de sus presas. Esto es, que el proceso reproductivo se basa en una retroalimentación positiva con respecto a la disponibilidad de alimento, condicionada por la temperatura.

En estos casos, los ciclos reproductivos están sincronizados por variaciones estacionales de la disponibilidad de alimento o con las épocas de lluvias. En los peces, el factor último principal de la reproducción es la abundancia de alimento, que debe ser suficiente para sostener el crecimiento de las larvas y juveniles y para cubrir los costos energéticos adicionales de los reproductores.

Un caso similar ha sido observado en poblaciones del pez *Menidia menidia*, especie emparentada muy cercanamente con el género *Chirostoma*, en que las variaciones en las tasas de crecimiento somático presentan gradientes latitudinales contrarios por efecto de la temperatura. Las larvas y los juveniles de las poblaciones norteñas

exhiben las tasas más altas de consumo de energía y crecimiento que los genotipos de las poblaciones sureñas (Conover, 1990; Lankford *et al.*, 2001).

Las diferencias en magnitud del IGS, determinadas entre los dos picos reproductivos de *C. riojai*, en la presa Ignacio Ramírez, reflejan que el segundo es más amplio y más alto, y se puede interpretar como una táctica reproductiva derivada de la condición ambiental prevaleciente, ya que la temperatura acumulada durante el año, además de favorecer el proceso reproductivo; afecta tanto la productividad primaria como secundaria; y en consecuencia durante los meses de febrero a mayo da lugar a un rápido crecimiento de los individuos que nacen durante el primer período reproductivo y alcanzan la madurez sexual precozmente en el segundo período, lo que provoca que los valores del IGS se incrementen. Mientras que los que nacen a finales del segundo período, se enfrentan a condiciones adversas, como consecuencia de la disminución de la temperatura, que inhibe la productividad primaria y secundaria, trayendo como consecuencia además de la disminución en la velocidad del crecimiento, cambios en el comportamiento alimentario, que se manifiesta por la depredación sobre los organismos más jóvenes y directamente retrasa el crecimiento y el desarrollo, efecto que se suma a las causas de mortalidad. De tal modo que, los que sobreviven durante los meses más fríos, se reproducen hasta finales del primer período o inicios del segundo período reproductivo del siguiente año, cuando la temperatura es más favorable, pero invariablemente, su incorporación a la población reproductiva se refleja en la magnitud del IGS en el segundo período. A ese respecto, Sogar y Olla. (2003) manifiestan que, la tasa de

crecimiento en juveniles del pez sable *Anoploma fimbria*, se modifica potencialmente por efecto de la temperatura y de una respuesta bioenergética, que se refleja como incrementos en el crecimiento, limitados por temperaturas intolerables. El comportamiento depredador de *C. riojai* sobre sus congéneres, parece llevarse a cabo sobre las larvas y aunque podría parecer que esta acción afecta el reclutamiento reproductivo, las probabilidades de sobrevivir de las larvas por efectos ajenos a la depredación, son bajas, debido a los efectos ambientales adversos. Por lo tanto, es posible inferir que el canibalismo sea un mecanismo de compensación de la población, incluido en una estrategia que incrementa la probabilidad de sobrevivir y reproducirse en el siguiente período reproductivo.

C. riojai es un pez iteróparo abreviado, con una larga temporada de reproducción con varios desoves por hembra, pero con un ciclo de vida corto (2+) con pocas temporadas de reproducción (4-5). La energía invertida en la reproducción se reparte a lo largo del año, con desoves sincrónicos. Esto se refleja en los valores bajos de IGS, ya que el máximo es del 25%, comparado con *Menidia menidia* y *M. berillyna*, que tienen un IGS máximo del 40%, pero una temporada de reproducción más corta (Hubert y Bengston, 1999). Las hembras de *C. riojai* se reproducen hasta que mueren a la edad de 2+ años. La presencia de desoves repetidos dentro de una temporada, es reflejo de una distribución característica de frecuencias de talla de los ovocitos dentro del ovario maduro, en diferentes estados de madurez, que le da el carácter sincrónico por grupos y que algunos autores denominan sincrónicos con desoves por grupos múltiples aunque es una característica considerada por otros

como implícita en la asincronía , y que a su vez, se relaciona con la disponibilidad de plancton, que es la base alimentaria de la especie en todo el desarrollo ontogénico y que cubre los requerimientos nutricionales para el crecimiento de la progenie y las necesidades alimentarias de los adultos para las gametogénesis repetidas y las actividades reproductivas secundarias. Esto implica un gasto energético alto, ya que no se interrumpe la actividad reproductiva, sino que solo disminuye, como se observa en los meses de junio, diciembre, enero y febrero, debido a la disminución de la temperatura y del alimento (Rideout et al. 2005).

Madurez gonádica.

La terminología y características utilizadas para diferenciar los estados sucesivos de la formación y maduración del ovocito varía de acuerdo al autor y en ocasiones son específicas para una especie en particular (Abascal y Medina, 2005). En este estudio el desarrollo folicular de *C. riojai* fue dividido en 12 diferentes estadios sobre la base de la observación histológica y al diámetro medido. Esta clasificación refleja eventos morfológicos también como cambios fisiológicos y bioquímicos y es compatible con otras clasificaciones comúnmente usadas en los peces teleósteos (deVlaming, 1983; Selman y Wallace, 1989; Wallace y Selman, 1981; Tyler y Sumpster, 1996; Narimatsu, et al., 2005) con el fin de describir más acuciosamente este fenómeno; Aunque como menciona Grier (2000) las observaciones realizadas por microscopía de luz presentan limitaciones, las que pueden mejorarse con la microscopía electrónica que provee una mayor resolución y detalle.

Las gónadas femeninas de *C. riojai* corresponden histológicamente, al tipo gonocórico, donde los individuos desarrollan gónadas masculinas o femeninas a partir de un tejido indiferenciado; organismos con estas características se les denomina especies gonocóricas diferenciadas primariamente (Devlin y Nagahama, 2002).

El análisis histológico de las gónadas de las hembras, confirma el precedente observado en el IGS, en que una temporada reproductiva prolongada se relaciona con una producción continua de óvulos maduros a lo largo del año y que es consecuencia de un desarrollo sincrónico por grupos múltiples, que se demuestra por la existencia de ovocitos en diferente estado de desarrollo durante la mayor parte del año. Estas características corresponden al tipo de reproducción iterópara, que aunadas a una reproducción precoz, disminuyen la longevidad, pero incrementan la fecundidad y la fertilidad, como mecanismo compensatorio de la mortalidad. Bajo condiciones de laboratorio, una hembra puede reproducirse hasta tres veces por año y cada evento reproductivo está compuesto de dos a cinco desoves, con 50 huevos en promedio y con un máximo de 120, donde además de que la fecundidad y la fertilidad aumentan con la talla, son fértiles durante el resto de su vida (Figueroa, *et al.* en preparación). Retomando la expresión de las “especies perfectas” de Stearns y Hoekstra (2000) *C. riojai* vive y muere reproduciéndose, que al igual que MacArthur y Wilson (1967, fide: Wootton, 1990) proponen que las especies precoces, o estrategias r, tienen fecundidades altas para compensar la alta mortalidad en los estados tempranos de desarrollo, y reducir el tiempo de generación, lo cual constituye un rasgo adaptativo (Potts y Wootton, 1985; Stearns y Hoekstra, 2000) o bien, de

acuerdo a Balon (1985), es una especie altricial. Esta táctica en el alto esfuerzo reproductivo, explica la longevidad máxima de 2+ años, determinada tanto en organismos colectados en el campo, como en los mantenidos en el laboratorio.

Para enmarcar a una población dentro de un tipo de estrategia de acuerdo al conjunto de rasgos exhibidos, MacArthur y Wilson (1967) mencionan que los patrones de la historia de vida de una población se basan en relaciones densodependientes y los clasifican en r y K, en donde el ambiente, es el factor regulador de los estrategias r, ya que su tamaño poblacional es densoindependiente y esta selección, lo llevaría a tener una reproducción temprana, una fecundidad alta y una esperanza de vida baja y es característico de ambientes desfavorables, variables e impredecibles para la especie (Murphy, 1967, 1968, in Wootton, 1990). En lo general, estas características coinciden con el ambiente lacustre y la variación ambiental en la que se circunscribe *C. riojai*. Sin embargo, las tácticas desarrolladas en *C. riojai* no lo encuadran estrictamente en este patrón, ya que la tasa de crecimiento de los individuos es densodependiente, el crecimiento disminuye con la densidad haciendo que la edad de primera reproducción se retrase y el carácter iteróparo lo aleja de la descripción anterior.

Por otro lado, la proporción de hembras y machos determinada en *C. riojai* durante el período de colecta, utilizando un arte de pesca selectivo para capturar todas las clases de talla superiores a 1 mm, aplicado en todas las colectas con el mismo

esfuerzo, es muy cercana a 1:1, lo que difiere de las especies del Lago de Pátzcuaro (Rojas y Morales, com. pers.) donde los análisis revelan una proporción 3:1, machos y hembras, respectivamente, por lo menos para *C. estor estor* y *C. grandocule* y en el Estado de México para *C. humboldtianum*, (Fuentes-López, 2000); por lo que esta relación, muy presumiblemente sea una condición del sitio de colecta y no una condición de la población, ya que en el laboratorio, la proporción sexual obtenida de cohortes en condiciones de temperatura ambiente, presenta esta misma relación 3:1 para machos y hembras respectivamente, observándose además que la mortalidad por efectos de reproducción afecta más a los machos, después de la primera reproducción durante el primer año de vida. Esta proporción sexual es característica de desovadores pelágicos, en donde se requieren grandes cantidades de espermatozoides en el ambiente para garantizar la fertilización de la mayoría de los óvulos liberados.

La talla de primera reproducción determinada durante el ciclo anual, tomando como base la presencia de los últimos estadios de desarrollo folicular en hembras y los tipos celulares en machos, revela que los machos alcanzan la madurez sexual antes que las hembras, lo que constituye un rasgo reproductivo para la especie, que garantiza que cuando las hembras alcanzan la madurez sexual, los machos estén dispuestos para iniciar el cortejo y la consecuente fertilización.

Inducción al proceso reproductivo.

En los teleósteos se acepta de manera general, que el fotoperíodo ejerce efectos diferenciales sobre la vitelogénesis temprana y la recrudescencia ovárica. En la trucha, estos eventos son favorecidos por fotoperíodos largos o crecientes y la sincronización de los últimos estados de la reproducción, como la maduración y ovulación, es favorecida por fotoperíodos cortos; en la lobina se han demostrado efectos similares (Zanuy y Carrillo, 1986). En conjunto se les denomina factores próximos, y son aquellos que controlan los ciclos anuales de las especies afectando sus procesos fisiológicos. Los factores próximos difieren de los llamados últimos, en que éstos ejercen sus efectos a lo largo de la evolución, cambiando las frecuencias génicas y por lo tanto, están controlados por factores endocrinos y conforman los relojes biológicos regulados por variables predecibles (Follet y Follet, 1981).

Estudios más recientes han demostrado que el desarrollo, el crecimiento y la reproducción están influidos por la variación diaria y estacional del fotoperíodo y la temperatura y que la glándula pineal regula el efecto de esos factores externos a través del ritmo de producción de melatonina a través de la regulación del ritmo de producción de GH y prolactina sobre las células de la glándula pituitaria en la trucha arcoiris (Falcon *et al.*, 2003). Los estudios de los efectos de la melatonina se han incrementado notablemente en los últimos cinco años, destacando que existe una relación directa entre la intensidad luminosa y la concentración de melatonina. La concentración en plasma es mayor a menor intensidad y la respuesta de síntesis es

más marcada en juveniles que en adultos (Guerrero-Tortolero, *et al.*, 2003). Así mismo, se ha observado que la modificación del fotoperíodo acelera la transformación en juveniles y la maduración precoz en organismos expuestos a bajas condiciones de iluminación o fotoperíodos cortos (Berril, *et al.*, 2005) Además, se ha visto que el régimen de fotoperíodo ejerce efectos directos sobre el tiempo de maduración, independientemente de la temperatura del agua; sin embargo, la temperatura del agua ocasiona un efecto modulador sobre el tiempo de maduración y ovulación, por lo que presentan efectos sinérgicos una vez determinada la acción primaria, que es la maduración de las gónadas (Davies y Louder, 1969). El control artificial del fotoperíodo permite obtener reproducciones fuera de periodo e incluso, aumentar el periodo y la frecuencia de los desoves y su efecto es iniciado por espermiaciones seguidos del desove de las hembras sin afectar la fecundidad (Carrillo, *et al.*, 2001; Blancas-Arroyo, *et al.*, 2004)

Bajo esa perspectiva ecológica, el fotoperíodo es el factor último que regula el proceso de maduración gonádica en las especies que habitan latitudes altas, donde los cambios de iluminación y temperatura son marcadamente contrastantes. Surge la interrogante de, si ¿estos factores ejercen un efecto similar sobre las especies que habitan el altiplano mexicano, con un gradiente latitudinal diferente y con una distribución altitudinal característica (alturas superiores a los 2200 msnm) que es donde se localizan la mayoría de las especies del taxón *Chirotoma*?

En condiciones ambientales tropicales y subtropicales se sabe que, los ciclos de reproducción son constantes y generalmente, se presentan a lo largo del año,

originando largos períodos de desove. Incluso en las profundidades marinas, donde la oscuridad es continua y no existen marcados cambios estacionales de temperatura, solo modificada por la altitud sobre el nivel del mar, lo cual en muchas ocasiones es posible “analogarlo” a un comportamiento similar al de las regiones templadas por las variaciones en temperatura. Muchas especies de peces poseen ciclos de reproducción anuales, sincronizados por las variaciones estacionales del alimento, correlacionados con una sucesión zooplanctónica derivada o en estrecha conjunción con la productividad primaria y los ciclos de nutrientes (Bye, 1984). Otras especies tropicales sincronizan sus eventos reproductivos con la temporada de lluvias, presentando ciclos reproductivos claros.

Los resultados experimentales en *C. riojai*, respecto al efecto de la temperatura y el fotoperíodo sobre el proceso de inducción a la maduración gonádica, no coinciden totalmente con las respuestas anteriormente mencionadas a las latitudes norteñas y se relacionan más con características de las regiones tropicales, ya que los incrementos de temperatura funcionan como iniciadores de los procesos fisiológicos que inducen los procesos de maduración ovárica y testicular más que el fotoperíodo, como lo demuestra el análisis en donde se contrastan estos dos factores, y en donde la maduración y la reproducción se llevó a cabo en todos los tratamientos, debido a que en la latitud en que se localizan los sitios de distribución de *C. riojai*, así como el resto de las especies del género, los cambios en iluminación no son determinantes en este proceso, ya que la maduración gonádica se llevó a cabo independientemente del fotoperíodo.

Considerando que, la fluctuación de la temperatura en la presa Ignacio Ramírez, se incrementa gradualmente desde enero (8-11 °C) a septiembre (22-24 °C) y a que los eventos reproductivos solo se presentan cuando la temperatura del agua alcanza los 18 °C, como lo corroboran la presencia de ovocitos en proceso de maduración, se comprueba que este factor es el regulador del proceso reproductivo; ya que a temperaturas bajas, cuando la fertilización se lleva a cabo (15 °C), como se comprobó experimentalmente, el desarrollo embrionario se detiene antes de la primera división celular, lo que corrobora que el proceso reproductivo en condiciones naturales, se presenta cuando la temperatura alcanza niveles superiores favorables para la sobrevivencia de la prole, correlacionada con una productividad secundaria que garantiza el suministro de alimento; a este respecto, diversos autores acotan que es posible inferir que cuando las condiciones ambientales son propicias, la selección natural favorece los complejos genéticos de aquellos individuos portadores de una actividad estacional particular (Baker, 1939; Thomson, 1950, *ibid*: Zanuy y Carrillo, 1987; Scout, *et al.*, 1983, Wootton, 1985). Durante el curso de la evolución, aquellas variables ambientales que han ejercido una presión para restringir una actividad en un tiempo determinado del año son: las inundaciones, las temperaturas elevadas y la abundancia de alimento, restringidas a la primavera y el verano. Modifican incluso el comportamiento de las especies, en el que el ejemplo clásico se representa en la migración reproductiva de algunas especies de salmónidos hacia el mar, cuando las condiciones ambientales favorecen el crecimiento rápido de las crías, y la depredación y la competencia por alimento disminuye (Gordon 1979, citado en: Bye, 1984).

Para dilucidar en qué medida un organismo es capaz de seleccionar la influencia de los factores próximos de los últimos, es necesario tomar en cuenta sus requerimientos ecológicos, las propiedades del ambiente en que vive y las de la función que necesita sincronizar. En las áreas donde las condiciones ambientales varían de una manera irregular, o impredecible, los animales a menudo son forzados a sincronizar sus actividades por estímulos que están estrechamente relacionados con los factores últimos.

Con el fin de garantizar que la descendencia nazca en la estación óptima, las especies tropicales, aparentemente, han superado las respuestas fotoperiódicas. Las respuestas sobre el ciclo reproductivo parecen estar más relacionadas con una combinación del fotoperíodo y la temperatura, en donde la intensidad luminosa pudiera ser un factor determinante en este proceso (Lam, 1983).

No existen evidencias claras si los efectos del fotoperíodo son o no dependientes de la temperatura; sin embargo, la temperatura puede ejercer sus efectos ya sea por acción directa sobre la gametogénesis, sobre la secreción de gonadotropinas hipofisiarias, sobre el aclaramiento metabólico de las hormonas, la acción sobre la respuesta del hígado a los estrógenos y sobre la respuesta de las gónadas a la estimulación (Lam, op. cit.).

En estudios sobre la biología reproductiva de hembras de *Dexistes rikuzenius* (Narimatsu, et. al., 2005), *Parophrys vetulus* (Kruse y Tyler, 1983) y *Rhodeus*

ocellatus ocellatus (Asahina y Hanyu, 1983) se ha demostrado que la maduración gonádica y el tiempo del desove dependen de la temperatura del agua.

Por otro lado, la temperatura ejerce otras influencias sobre los rasgos de la historia de vida de *C. riojai* como el desarrollo embrionario, la tasa de crecimiento, la edad de primera reproducción y la proporción sexual como se muestra en los siguientes apartados.

Desarrollo embrionario

De acuerdo a Balon (1985) por el tipo de huevo y el comportamiento reproductivo de la especie, *C. riojai* pertenece a la sección etológica de peces no guardadores sin cuidados parentales y al grupo ecológico de desovadores en sustrato abierto, y por la presencia de un solo zarcillo, como ovipositor fitolítico, ya que los huevos pueden fijarse tanto a raíces como a rocas, la mayoría de los desoves se fijan a un sustrato en condiciones naturales (raíz de *Salix* sp) o bajo condiciones de laboratorio, a sustratos artificiales, como los monofilamentos de plástico y sobre la grava del fondo de los acuarios. Esto también ha sido observado por Rosas (1970) para *C. estor* en condiciones naturales en el lago de Pátzcuaro.

El huevo, al igual que el resto de los teleósteos, es telolécito con segmentación meroblástica (Gilbert, 2000) y dentro del taxón puede considerarse de tamaño intermedio, pues aunque es menor al de *C. humboldtianum*, quien posee el mayor

diámetro de las especies estudiadas, es mayor a los de *C. jordani* y *C. estor estor* (Hernández-Rubio, *et al.*, 2004), lo cual da lugar a una larva más grande, con una mayor eficiencia depredadora y en consecuencia, una mayor sobrevivencia durante las fases tempranas de desarrollo.

C. riojai, presenta un período de desarrollo embrionario largo y dependiente de la temperatura; este factor afecta las tasas metabólicas y en consecuencia, la velocidad de desarrollo; a temperaturas inferiores a 17 °C, el período se alarga y a valores cercanos al límite superior de tolerancia, el período se acorta; pero en ambos casos, se incrementa la mortalidad ya que se modifican los patrones de desarrollo como consecuencia de la alteración de las tasas metabólicas, que se reflejan de manera directa en el tiempo de consumo de las reservas vitelinas y de la gota de aceite. En términos de desarrollo, se ha determinado que, valores elevados de temperatura dentro del intervalo de tolerancia de las especies, pueden provocar anomalías, especialmente en el período embrionario y larval (Pavlov y Mokness, 1997; Sfakianakis, *et al.*, 2004). Particularmente, a 15 y 26 °C, experimentalmente, se ha comprobado en *C. riojai* (Figuroa en preparación), *C. jordani* (Ramírez-Barbán, 2004), y para *C. humboldtianum*, (Hernández-Rubio, *et al.*, 2001) que en el primer caso, el desarrollo embrionario puede extenderse hasta 17 días y los embriones mueren sin eclosionar y en caso de que se presente la eclosión, ésta es baja, pues las fases de división, gastrulación y embriogénesis se llevan a cabo a una velocidad muy baja, de tal manera que, el vitelo se consume antes de la conformación del eleuteroembrión; en el otro extremo, el período se acorta por reducción en los

tiempos de las fases, con un incremento en la tasa metabólica que agota las reservas del vitelo, modificando incluso el patrón normal de desarrollo. Kamler, *et al.*, (1998), manifiestan que la temperatura modifica la eficiencia con la cual el vitelo es utilizado por el embrión y que existe un patrón en el uso de la energía, relacionado con el incremento térmico presente en la época reproductiva. Este efecto térmico, también ha sido correlacionado con la eficiencia de obtención de energía derivada del alimento en juveniles y larvas (Hoffman y Fisher, 2003) y que de manera general y en cualquier etapa de la vida de los organismos, afecta la velocidad a la que ocurren sus reacciones bioquímicas, por lo que la temperatura modifica el metabolismo de rutina y en consecuencia el activo (Diana, 1995; Kamler, 1992).

Resultados similares se han reportado para *C. estor estor* (Segura-García, 1997) y para *C. estor estor* y *C. grandocule* (Estrada-Rodríguez, 1991) lo que permite inferir que las especies presentan patrones de desarrollo embrionario específicos en cuanto al tiempo de duración, y respuestas similares a la variación de la temperatura. Se ha demostrado que dentro de los factores ambientales, la temperatura ejerce efectos sobre el crecimiento y el desarrollo dentro de la ontogenia de las especies (Mommsen, 1998; Ojanguren y Braña, 2003; Robinson y Wardrop, 2002).

Por otro lado, la eficiencia de eclosión con respecto a la temperatura, en *C. riojai* corresponde a una curva de respuesta óptima, la cual explica, que aunque el desarrollo se lleve a cabo en el intervalo de temperaturas correspondiente a los límites de viabilidad de la especie, la eficiencia de eclosión es mayor en las

temperaturas intermedias, donde los procesos fisiológicos no sufren alteraciones y el desarrollo se lleva a cabo de manera normal. A este respecto, es común suponer que de acuerdo a las especies existen temperaturas óptimas de desarrollo (Diana, 1995). La misma manifestación se ha observado para el crecimiento cuya manifestación suele observarse como una parábola truncada, en la cual existe una temperatura óptima y una disminución contrastante en los límites de correspondientes a la temperatura letal superior (Kamler, 1992).

Por otro lado, la propiedad que presentan los huevos de *C. riojai* de ser transparentes, permite observar durante la fase embrionaria que la síntesis de hemoglobina es posterior a la formación de los eritrocitos y que el sistema circulatorio esta conformado por tres arterias que se fusionan en una, hacia la región oral, con lo cual se facilita la distribución de nutrientes a un organismo en constante cambio y que rápidamente incrementa su complejidad estructural. Cada una de estas ramas forma haces alrededor del saco vitelino, cuyos bordes se pigmentan originando un patrón específico, que permite diferenciar los huevos de las diferentes especies de *Chirostoma*, por lo que es posible atribuirle un carácter taxonómico y que, junto con la presencia de un solo zarcillo, son distintivos de esta especie, ya que en el resto de las especies mencionadas, los patrones de pigmentación de los melanóforos situados sobre las arterias son diferentes en número, al igual que el número de zarcillos en cada una de ellas (Figueroa-Lucero, *et al*, 2004c) y que el embrión presenta movimientos dentro del corion una vez iniciada la pigmentación de los ojos. Una característica adaptativa interesante de hacer notar es que, al igual que el resto

de las especies del género, el embrión, presenta ojos pigmentados y funcionales además de la boca abierta, y aletas pectorales funcionales, lo cual de acuerdo a Watson (1996), estas características le confieren a las especies ventajas para la captura de sus presas y para escapar de sus depredadores desde el momento de la eclosión.

Esta característica dentro de las especies dulceacuícolas, la comparten con los salmónidos, aunque ambas familias son ovíparas, estas últimas presentan desarrollo transitorio, a diferencia de los atherinópsidos, en que su desarrollo es indirecto.

Edad de primera reproducción

La edad de primera reproducción, es uno de los rasgos de la historia de vida que comparten, tanto la teoría saltatoria como la demográfica; esta última, la relaciona con otros parámetros poblacionales, como la tasa reproductiva neta (R_0) y la tasa intrínseca de crecimiento (r) para explicar el crecimiento poblacional, mientras que la teoría saltatoria, explica la adecuación de las especies por las estrategias altricial (generalista) y precocial (especialista), pero ambos modelos definen las estrategias reproductivas que les permiten permanecer como especies, en función de su historia de vida evolutiva, mediante la cual se explican los patrones de desarrollo, en una escala filogenética (Begon, 1986; Wootton, 1990; Balon, 1985). La edad de primera reproducción depende, además, de la condición ambiental prevaleciente en ese momento de la historia de vida del organismo y determina los procesos fisiológicos a

seguir y, en última instancia, le permite responder adaptativamente, a los cambios ambientales mediante cambios fisiológicos y comportamentales, como respuesta a esa condición ambiental. Dentro los parámetros ambientales con mayor influencia sobre la edad de primera reproducción y la tasa de crecimiento en los peces, es la temperatura, junto con el fotoperíodo (Feist, *et al.*, 2004) quien además afecta la temporada en que se lleva a cabo la gametogénesis y establece la estacionalidad del ciclo reproductor (Pankhurst, 1998). Por otro lado Gillooly, *et al.*, (2002) a este respecto plantean un modelo para predecir el tiempo de desarrollo ontogénico en función del tamaño del organismo y la temperatura como las variables más importantes que afectan las tasas y tiempos biológicos los cuales son invariables y comunes a todos los organismos o por lo menos a los ectotermos.

La madurez gonádica determina el inicio del período adulto, el cual está determinado, fisiológicamente, por el cambio en la producción de gonadotropinas (Barcelos, *et al.*, 2002; Devlin y Nakahama, 2002; Pankhurst, 1998). En donde se muestra que la GtH-I, promueve la producción de 17β -estradiol en las hembras y testosterona u 11-ketosterona en los machos, provocando la vitelogénesis y la espermiogénesis durante la fase de pubertad; bajo la influencia del ambiente, los ritmos internos y en algunos casos las interacciones sociales, inducen en conjunto en los organismos la producción de GtH-II, que provoca que la hormona sexual dominante en ambos sexos sea, la $17\alpha,20\beta$ -dihidroxi-4-pregnen-20-one ($17\alpha,20\beta$ -DPH); para ambos sexos es la hormona responsable de la maduración final de los gametos caracterizada por la ovulación y espermiación con lo que se inicia fisiológicamente el período adulto y

en consecuencia en organismos vírgenes la edad de primera reproducción. Morfológicamente, se relaciona con incrementos en los valores del IGS y cambios a nivel histológico (Modesto y Canario, 2002; Pankhurst y Peter, 2002; Van Aerle, *et al.*, 2004)

Con respecto a *C. riojai*, la temperatura acumulada determina la edad y talla en que se presenta la primera reproducción; ya que, como se observa en los experimentos relacionados a la época de nacimiento, los organismos que nacen en abril, presentan una tasa de crecimiento mayor y se reproducen a una edad y talla menores, como consecuencia de una mayor temperatura acumulada, a diferencia de los que nacen en noviembre, quienes al ser afectados por condiciones ambientales diferentes y desfavorables, como una baja temperatura y menor disponibilidad de alimento, sufren una mayor mortalidad y cambios en su conducta alimentaria, que los lleva al canibalismo y en consecuencia, a un retraso en su edad de primera reproducción, ocasionando diferencias en sus relaciones alométricas respecto al peso y longitud y al peso de la gónada con respecto al peso de la hembra, como se demuestra en los valores del IGS. En poblaciones de *Menidia menidia* procedentes de diferentes sitios en su distribución, se ha demostrado que la tasa de crecimiento aumenta si lo hace la temperatura y este efecto es más conspicuo en las poblaciones norteñas, las que son más reactivas a este evento (Connover y Present, 1990); Para el caso de *M. peninsulae* se han encontrado efectos sinérgicos entre la temperatura y la cantidad de alimento sobre el crecimiento larval, en donde como consecuencia a temperaturas altas la tasa de crecimiento se incrementa si al mismo tiempo lo hace la cantidad de

alimento para cubrir las necesidades fisiológicas (McMullen y Middaugh, 1985). Esta relación se cumple también para *M. beryllina*, afectando además otras variables del crecimiento como la conversión alimenticia, el crecimiento absoluto y la tasa de crecimiento (Letcher y Bengston, 1993).

En *C. riojai* estas diferencias en el crecimiento de acuerdo a la temperatura de la época de nacimiento condicionan un aislamiento reproductivo temporal por una diferenciación ecológica que modifica las estructuras poblacionales, lo cual conduciría a la formación de subpoblaciones reproductivas con tasas de crecimiento, estructuras por edades, temporadas de reproducción y curvas de crecimiento específicas, dentro de una población circunscrita a la presa Ignacio Ramírez.

Así, el ambiente puede causar una presión que retrasa la edad de primera reproducción y el crecimiento es más lento para mantener una adecuación tan alta como sea posible. Se ha observado en estudios experimentales, que cuando el aporte de alimento es adecuado, los peces crecen más rápido y la edad de primera reproducción disminuye. Pero también se ha determinado que los peces maduran más pronto, pero a tallas más pequeñas (Stearns y Crandall, in: Potts y Wootton, 1985). En el caso de *C. riojai*, sucede esto último; los peces que nacieron en primavera, crecieron más rápido y se reprodujeron más pronto, pero a una longitud ligeramente menor que los que nacieron en invierno. Estos autores proponen cuatro modelos de predicción de la tendencia en el crecimiento, en función del tamaño máximo que alcanzan y el tamaño al nacer. De estos modelos, el crecimiento en

longitud de *C. riojai* se ajusta al modelo de predicción en el que cuando el crecimiento es rápido, los cambios en el crecimiento producen cambios más grandes en la edad de primera reproducción pero cambios pequeños en el tamaño de primera reproducción, dando la impresión que los organismos siempre maduran a un tamaño fijo.

Efecto de la temperatura sobre la proporción sexual

La influencia del medio no solo se refleja en la determinación de las temporadas reproductivas, sino que los efectos de la temperatura y el fotoperíodo, como factores ambientales principales, también inciden sobre otros rasgos incluidos dentro de las tácticas reproductivas, que los peces manifiestan para mantener una población viable. Estudios relativamente recientes, han demostrado que en los peces, las respuestas a la variación del ambiente y en especial la temperatura influye no solo sobre los mecanismos de determinación sexual, sino sobre el proceso de diferenciación sexual primaria, fenómeno conocido como termolabilidad sexual.

Aunque poco es conocido acerca de las bases genéticas del ratio sexual en los vertebrados con determinación sexual lábil. Se han identificado dos modos generales (donde los factores ambientales son preponderantes para la diferenciación gonádica) uno: el hermafroditismo secuencial, o el cambio de sexo, referidos a una historia de vida particular donde los individuos se reproducen primero como un sexo y posteriormente como el otro (Shapiro, 1984, Nakayama, 2000). Por el otro lado se maneja la determinación sexual por efectos ambientales (ESD, por siglas en ingles)

la cual ocurre cuando los factores como la temperatura influyen irreversiblemente sobre la determinación sexual primaria, como en muchos reptiles y al menos un pez. Conover y Kynard, (1981), asimismo, manifiestan que la determinación sexual lábil es una respuesta adaptativa a medios cambiantes donde una característica ambiental favorece más la adecuación de las hembras que la de los machos mientras otro factor produce un efecto contrario.

Conover y Heins (1987) al analizar las proporciones sexuales entre familias del atherinópsido, *Menidia menidia*, mantenidas a diferentes temperaturas durante el desarrollo larvario, determinaron que la ESD está controlada genéticamente y la proporción sexual tiene un comportamiento curvilíneo inverso ya que la proporción de hembras disminuye con el incremento en la temperatura. Estos autores plantean que la ESD es un mecanismo de respuesta con implicaciones tanto ecológicas como evolutivas y que se refleja en los tiempos y edades de primera reproducción, así como en el esfuerzo reproductivo y en consecuencia, en los patrones de historia de vida, ya que dentro de un mismo periodo reproductivo, el tiempo disponible de crecimiento varía para los peces que nacen a principios de la estación con relación al de los que nacen al final de la misma y dado también que la talla afecta directamente la adecuación reproductiva de las hembras más que la de los machos, la selección natural favorece la formación de hembras a temperaturas bajas (a principios de la época reproductiva) y permite un periodo de crecimiento mayor para éstas, lo que produce un mayor tamaño y por consecuencia una mayor fecundidad. Este mismo fenómeno fue determinado por Middaugh y Hemmer (1987) para *Menidia peninsulae*.

Al coleccionar especímenes mensualmente durante un ciclo anual, en la isla Santa Rosa en Florida, observaron que la proporción sexual difiere de 1:1 en función de la época de colecta, y esta, está desviada a las hembras con 70-94% en las muestras correspondientes a la temporada fría, mientras que las colectadas en la temporada cálida fluctuaron entre el 30 y 60%; por lo que se demuestra que la historia térmica de los sitios de distribución influye sobre las proporciones sexuales como respuesta a una labilidad fenotípica y es una expresión termodependiente de la proporción sexual. De manera preliminar, estas observaciones coinciden con la respuesta obtenida en *C. riojai*, cuando huevos procedentes de una misma cohorte fueron sometidos a diferentes temperaturas hasta la transformación a juveniles; la tendencia observada en la proporción sexual muestra una tendencia al incremento en la proporción de machos conforme se incrementa la temperatura; sin embargo, en temperaturas superiores a los límites naturales de distribución (24 y 26 °C) se observa que el sexo de algunos de estos organismos corresponde al femenino, por lo que es posible inferir, a reserva de realizar un número mayor de pruebas, que estos regímenes térmicos modifican la proporción sexual hacia las hembras. .

La hipótesis ESD propuesta por Charnov y Bull (1977) sugiere la determinación ambiental del sexo cuando el ambiente afecta la adecuación de machos y hembras diferencialmente y cuando el tipo de ambiente presente durante la época de nacimiento no puede ser escogido. Por lo que la ESD es una estrategia superior a diferencia de la determinación sexual genotípica que podría producir muchos nacimientos de un género pobremente adaptado a las condiciones prevalecientes.

Strussmann y Patiño (1996) al exponer especímenes de *Odonthestes bonariensis* recién eclosionados hasta la transformación a juvenil, a un intervalo de temperaturas viables para la especie (13-29 °C), encontraron que la proporción de hembras disminuye conforme se incrementa la temperatura y que en el intervalo probado, se presenta una transición gradual de hembras a machos y denota la ausencia de cualquier umbral térmico entre la relación termolabilidad /control genotípico del sexo; lo cual sugiere una débil o ausencia de control genotípico en esta especie y que exposiciones prolongadas a 29 °C causan la desaparición de las células germinales (castración). Asimismo, menciona que el tiempo crítico de determinación sexual termolábil es determinante. En contraste, el sexo en otro aterínido, *Patagonina hatcheri* parece presentar un fuerte control genético porque la proporción sexual estuvo siempre balanceada (1:1) dentro del mismo intervalo de temperaturas con una proporción de hembras del 88.9 y 89.5 % a 13 y 15 °C, respectivamente, cerca del 50 % a temperaturas entre 17 y 23 °C y 30.8 % a 25 °C, esto revela un claro umbral para la relación termolabilidad /control genotípico del sexo entre 15-17 °C. Estos resultados confirman que las gónadas en esta especie están bajo control genotípico a temperaturas intermedias.

Strussman y Patiño, (1999); Conover y Fleisher, (1986), concluyen que los factores ambientales definen las estrategias reproductivas y la cantidad de peces en actividad reproductiva por la fijación del tiempo y la cantidad de energía destinada a la reproducción. y que bajo condiciones ambientales específicas, también influyen

sobre la contribución relativa de cada sexo a la reproducción por inducción funcional de cambio de sexo temporal o permanente hasta una virtual esterilización y que el efecto de la temperatura solo es efectivo si se aplica en un estado ontogénico específico (estado fenocrítico), el cual ha sido determinado en la transición de larvas a juveniles y que la exposición previa o posterior a este estado no modifica la proporción sexual. El período termolábil o sensible, se restringe a las primeras etapas de desarrollo, el cual puede coincidir con los periodos de diferenciación morfológica de las gónadas y de la inducción de reversión sexual por hormonas.

Los atherinópsidos parecen ser particularmente sensibles a la determinación sexual por temperatura, en la que las temperaturas altas determinan altas proporciones de machos y las bajas producen altas proporciones de hembras.

En síntesis, el efecto de la temperatura en *C. riojai* denota, no solo efectos sobre la época de nacimiento, que modifica las tasas de crecimiento y las relaciones alométricas de los individuos, sino que también está relacionada con la proporción sexual de la población, en donde el efecto de este factor a lo largo del año, tiende a ocasionar como respuesta una mayor proporción de machos para garantizar la fertilización del mayor número de óvulos; esto está relacionado con el carácter etológico de fertilizadores en cardumen, pues en el laboratorio se ha comprobado que la fertilización se sucede después de un cortejo, en el que intervienen más de un macho.

Finalmente, podemos decir que la determinación sexual por efecto de la temperatura, tiene importantes aplicaciones con fines acuaculturales, ya que no solo es posible modificar las tasas de crecimiento, sino que bajo condiciones controladas, es factible de acelerar la maduración gonádica, además de poder ejercer un control sobre la proporción sexual de la progenie.

La fecundidad difiere en diferentes poblaciones de una misma especie como consecuencia de la disponibilidad del alimento y la presencia de depredadores. Generalmente los individuos de las poblaciones más cercanas al ecuador crecen más rápido y maduran a una edad más temprana, pero su ciclo de vida es más corto, como es el caso de *C. riojai* (Salgado-Ugarte, et al., 2005).

Los valores de fecundidad relativa en *C. riojai* se incrementan potencialmente respecto a la longitud patrón y al peso del organismo eviscerado, dando lugar a ajustes adecuados de los mismos. La fecundidad relativa puede ser utilizada para comparar estrategias reproductivas en los peces. Una fecundidad relativa alta usualmente significará numerosos óvulos pequeños, cada uno con una probabilidad baja de producir un adulto maduro, por el contrario, la fecundidad relativa baja incrementa la probabilidad de sobrevivencia, ya que en el primer caso, la descendencia está expuesta a los factores ambientales y no hay cuidados parentales, en este caso la fecundidad alta actúa como mecanismo compensatorio de la mortalidad. De tal modo que los patrones de reproducción empleados dependen del balance entre los costos y beneficios. Cuando la curva de costos

contra esfuerzo reproductivo es cóncava, la mejor estrategia es reproducirse varias veces durante el tiempo de vida, patrón denominado iteroparidad. Cuando la curva de costos es convexa, la mejor estrategia es esperar y reproducirse una sola vez en la vida, dando lugar a un estilo de vida denominado semelparidad. Así, la ganancia del esfuerzo reproductivo es expresada en términos de descendientes nacidos y los costos son medidos como mortalidad causada y descendientes perdidos (Pitcher y Hart, 1982 citado en Salgado-Ugarte, et al., 2005).

La fecundidad relativa de *C. riojai* oscila alrededor de 400 óvulos y comparada con la de la mayoría de las especies del género, es la menor, aún con las especies de tallas y pesos similares, ya que para *C. jordani* se han determinado 648 óvulos (Cházaro, et al., 1989), lo mismo que para *C. attenuatum*, con 698 óvulos y para *C. chapalae*, *C. ocotlane*, *C. labarcae* y *C. diazi*, su fecundidad oscila entre 800 y 1100 óvulos (Arregui, 1979). Estos valores de fecundidad realmente contrastan con las especies de peces blancos, ya que para *C. estor estor* y *C. lucius*, se ha determinado un número de óvulos que oscila entre 5500 y 15 300.

Me parece apropiado mencionar la analogía propuesta por Slovodkin y Rapoport (1974) con respecto a la naturaleza de las respuestas de los organismos a los cambios ambientales, que es un problema central en biología y que los organismos pueden ser vistos como jugadores en un juego en contra de la naturaleza, en el cual el éxito no depende de qué tan grandes sean los ganadores, sino cuanto tiempo puede permanecer un jugador en el juego. Los organismos permanecen en el juego

si dejan descendencia y en cuanto contribuyen a la poza génica formada para la siguiente generación. Un individuo pierde si fracasa en dejar descendencia y una población pierde el juego cuando se extingue sin reproducirse.

C. riojai, por sus rasgos reproductivos, pertenece al guild de iteróparos sincrónicos por grupos múltiples, de desovadores de sustrato abierto no guardadores. Es decir, se reproduce varias veces en su vida con desoves incompletos; los huevos los deposita sobre rocas o plantas (fitolitófilo) y no los incuba. Sin embargo, presenta una fecundidad y una fertilidad bajas (300 óvulos en la gónada y 80 huevos, en promedio, por desove por hembra) lo que lo aleja de ser un altricial estricto.

Dentro de la teoría de la ontogenia por saltos, *C. riojai*, es una especie altricial o generalista, en virtud de tener descendientes relativamente pequeños y que nacen en una fase de desarrollo incompleta (eleuteroembriones). El término altricial, aunque no es un concepto de uso generalizado en el ámbito del conocimiento ecológico, define de una manera más apropiada la historia de vida reproductiva de *C. riojai*, que el de estrategia r. Esta teoría tiene la ventaja que no circunscribe a las especies en una serie de rasgos determinados, como los estrategias r y K, ya que bajo la teoría de la ontogenia por saltos, una especie puede, dadas las condiciones ambientales, inclinarse hacia un rasgo u otro (altricial o precocial) o una combinación de rasgos; un miembro de un grupo ecológico reproductivo o guild puede cambiar a otro en una manera saltatoria. Así, pueden tener rasgos de dos o más grupos (etológicos y morfológicos).

C. riojai se ajusta al rasgo altricial en que presenta una habilidad para sobrevivir en un ambiente perturbado e impredecible, tiene una maduración temprana y un largo período reproductivo, una diferenciación somática retrasada (desarrollo indirecto) y un bajo costo reproductivo (bajos valores de IGS). Debido a esta naturaleza generalista, presenta un genoma altamente heterogéneo que lo hace capaz de sobrevivir en ambientes variables e impredecibles.

Conclusiones

De acuerdo a la hipótesis planteada y los resultados obtenidos es posible concluir que:

La madurez gonádica evaluada a través del Índice Gonadosomático es un factor válido, después de probar la linealidad entre el peso de la gónada y el peso del cuerpo y una ordenada igual a cero, lo cual implica que la pendiente del peso de la gónada respecto al peso del cuerpo es constante a lo largo de la recta, y útil como punto de partida para explicar la historia de vida reproductiva de *C. riojai*: de lo cual se desprenden los siguientes aspectos.

La población de *Chirostoma riojai* en la Presa Ignacio Ramírez presenta un largo período reproductivo con dos máximos a lo largo del año: mayo y julio, respectivamente en el que el segundo es de mayor amplitud, como consecuencia de la incorporación de nuevos elementos a la población reproductiva y que la disminución de los valores del IGS, pone de manifiesto dos períodos de reposo, uno derivado de la actividad reproductiva y el segundo por disminución de la temperatura

Dentro de los límites de distribución de *C. riojai*, la temperatura es el factor próximo que afecta y regula los procesos biológicos que caracterizan los principales rasgos de la historia de vida reproductiva, como una condición de la latitud y cuya manifestación se refleja en el proceso de maduración gonádica.

Experimentalmente la temperatura:

Modifica las tasas de crecimiento de los individuos en función de la temporada de nacimiento probablemente como consecuencia de la disponibilidad del alimento.

Ejerce efectos diferenciales sobre la edad y talla de primera reproducción, esta última guarda relación con la época de nacimiento.

Durante el período embrionario es patente sobre el tiempo de duración de la fase de organogénesis y disminuye el tiempo de eclosión.

Incrementa la talla de los individuos en la transformación a juveniles.

Modifica la proporción sexual. Temperaturas bajas favorecen la presencia de machos y viceversa; De manera preliminar es posible establecer una relación termodependiente en la determinación sexual.

Con respecto a sus principales rasgos reproductivos:

Es un organismo iteróparo con desarrollo gonádico sincrónico con desoves por grupos múltiples.

Es un organismo desovador pelágico de sustrato abierto, con huevos transparentes fitolitófilos con un solo zarcillo.

Los embriones presentan los ojos pigmentados y la boca abierta y funcional dentro del corion, además de tres arterias que se fusionan en una en la región oral.

Presenta aislamiento reproductivo temporal como una táctica derivada de la época de nacimiento, que influye sobre la variabilidad fenotípica.

De acuerdo a la talla y edad de primera reproducción, es un organismo precoz en el que los machos maduran primero que las hembras, como una táctica que garantiza la fertilización cuando las hembras inician el período reproductivo.

Desde el punto de vista ecológico

Por su diferenciación somática retrasada, presenta desarrollo indirecto, un bajo costo reproductivo por el carácter iteróparo, con un período reproductivo largo y la falta de cuidados parentales lo sitúan como un organismo altricial.

La manipulación artificial de la temperatura, facilita la reproducción fuera del período natural, esta respuesta junto con los rasgos reproductivos permitirá desarrollar biotecnologías para la conservación aplicables al resto de las especies del género.

Recomendaciones.

Para corroborar la influencia ambiental sobre el proceso reproductivo y analizar más detalladamente el efecto de los factores próximos, temperatura y fotoperíodo, es conveniente realizar estudios hormonales.

Abordar el comportamiento sexual durante el proceso reproductivo, como otro aspecto de las historias de vida.

Una característica fundamental de los organismos altriciales es la de presentar un genoma altamente heterogéneo, que trae consigo una variación epigénica amplia que les permite sobrevivir exitosamente en ambientes perturbados e impredecibles, por lo que es necesario profundizar en el conocimiento de las historias de vida, desde el punto de vista genético.

BIBLIOGRAFIA

- Álvarez, J. 1949. El romántico Lago Michoacano a punto de desaparecer. Proyecto para alimentarlo con aguas del Alto Río de Morelia. Por Mauricio Ocampo Ramírez. Nosotros Abril: 20-22.
- Andrade-Tinoco, E., 1990. Desarrollo embrionario y larval de *Chirostoma patzcuaro* Meek 1902 y de los híbridos obtenidos por fecundación artificial con *Chirostoma grandocule* Steindachner 1894 (Pisces: Atherinidae) del lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. Tesis licenciatura UMNSH, pp.88
- Arregui, F. 1979. Plan piscícola Chapala. Tesis Licenciatura, Universidad Autónoma de Guadalajara. México 102 pp.
- Asahina, K., y Hanyu, I. 1983. Role of temperature and photoperiod in annual reproductive cycle of de rose bitterling *Rhodeus ocellatus ocellatus*. Nippon Suisan Gakkaishi 49:61-67.
- Balon, E.K. 1985. Early Life Histories of fishes. Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht. Netherlands. pp 275.
- Barbour, C. D., 1973a. A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): a species flock from the Mexican plateau. Copeia (3):533-556
- Barbour, C. D., 1973b. The systematics and evolution of the genus *Chirostoma* Swainson (Pisces: Atherinidae). Tulane Studies in Zoology and Botany 18(3):97-141.

- Barbour, C. D. and B. Chernoff. 1984. Comparative morphology and morphometrics of the pescados blancos (Genus: *Chirostoma*) from Lake Chapala, México. pp. 111-128. In: Echelle, A. A. And Kornfield (Eds). Evolution of the fish species flocks. University of Maine at Orono Press, USA.
- Barcelos, L. J. G., G. F. Wassermann, A. P. Scout, V. M. Woehl, R. M. Quevedo, I. Itzé, M. H. Krieger, F. Lulhier., 2002. Plasma steroid concentrations in relation to the reproductive cycle of cultured male *Rhamdia quelen*. J. Fish Biol., 61:751-763.
- Barriga-Sosa, I. de los A. 2002. Morphological and genetic variation in seven species of endangered *Chirostoma* “humboldtianum species group” (Atheriniformes: Atherinopsidae). Rev. Biol. Trop., 50 (1): 199-216.
- Begon, M., Harper, J. L. y Townsend, C. R. 1986. Ecology, Individuals, Populations and Communities. Blackwell, Oxford. pp: 501-538.
- Blancas-Arroyo, G., G. Figueroa-Lucero, J. L. Arredondo-Figueroa, I. de los A. Barriga-Sosa, 2004. Effects of an artificial photothermal cycle on the reproduction of the shortfin silverside *Chirostoma humboldtianum* (Valenciennes, 1835) (Pisces: Atherinopsidae). Aquaculture 241: 575-585.
- Berrill, I.K, Porter, M.J.R. , Smart, A. , Mitchell, D., Bromage, N.R. 2005. Photoperiodic effects on precocious maturation, growth and smoltification in Atlantic salmon, *Salmo salar*. Aquaculture 205(1-2):183-200.

- Billerbeck, J.M., Lankford T.E., Jr., Conover, D.O. 2004. Evolution of intrinsic growth and energy acquisition rates. I. Trade-offs with swimming performance in *Menidia menidia* Aquaculture 234(1-4):461-471.
- Brown-Petersen, N. J., Grier, H. J. y Overstreet, R. M. 2002. Annual changes in germinal epithelium determine male reproductive classes of the cobia. J. Fish. Biol. 60:178-202.
- Bye, V. J. 1984. The role of environmental factors in the timing of reproductive cycles. In: Fish reproduction: Strategies and tactics. Potts, G. W. and Wootton, R. J. (Eds) Academic Press UK. pp: 187-206.
- Carrillo, M., N. Bromage, S. Zanuy, R. Serrano, F. Prat. 2001. J. Fish Biol., 58(2):431-438.
- CETENAL. 1989. Carta topográfica, escala 1:50 000. San Miguel Zinacantepec E 14, A-37. 5a. reimpression. México, D. F.
- Chernoff B. 1986. Phylogenetic relationship and reclassification of Meniidinae silverside fishes with emphasis on the tribu membradini. Proceedings of the Academy of Natural Science, Philadelphia, 138 (1): 189-249.
- Chávez-Toledo, C. 1987. Ictiofauna del Alto Lerma; aspectos sistemáticos, zoogeográficos y ecológicos. Tesis de Licenciatura. Biólogo. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. México. 51 pp.
- Chazáro, S., Navarrete, S. y Sánchez, R. 1989. Reproducción y crecimiento del charal *Chirostoma jordani* (Woolman) del embalse Trinidad Fabela. Estado de México. Zoología. ENEPI, UNAM. México, D.F.

- Conover, D. O. and B. E. Kynard. 1981. Environmental sex determination: interaction of temperature and genotype in a fish. *Science* 213: 577-579.
- Conover, D. O. 1984. Adaptive significance of temperature-dependent sex determination in a fish. *The American Naturalist*. 123(3): 297-313.
- Conover, D. O. y M. H. Fleisher. 1986. Temperature-sensitive period of sex determination in the Atlantic silverside, *Menidia menidia*. *Can. J. Fish. Aquat Sci.* 43: 514-520.
- Conover, D. O. y S. W. Heins. 1987. The environmental and genetic components of sex ratio in *Menidia menidia* (Pisces: Atherinidae). *Copeia* 3: 732-743.
- Conover, D. O. y S. W. Heins. 1987a. Adaptive variation in environmental and genetic sex determination in a fish. *Nature*. 326: 496-498.
- Conover, D. O. 1990. The relation between capacity for growth and length of growing season: evidence for and implications of countergradient. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119:416-430.
- Conover, D. O. y T. M. C. Present. 1990. Countergradient variation in growth rate: compensation for length of the growing season among Atlantic silverside from different latitudes. *Oecologia* 83:316-324.
- Cussac, V. y S. Ortubay, 2002. Gametogenesis and development of *Gymnocharacinus bergi* (Pisces: Characidae): reproductive mode relative to environmental stability. *Env. Biol. Fish.* 63: 289-297.

- Davies, J. R. y D. E. Louder., 1969. Life history and Ecology of *Menidia extensa*. Trans. Amer. Fish. Soc., 98: 466-472.
- De Buen, F. 1941. El lago de Pátzcuaro: recientes estudios limnológicos. Revista Geográfica Instituto Panamericano Geografía historia, 1(1): 20-44.
- deVlaming, V., Grossman, G. y Chapman, F. 1982. On the use of the gonosomatic index. Comp. Biochem. Physiol. 73 a, 1: 34-39.
- deVlaming, V. 1983. Oocyte developmental patterns and hormonal involvements among teleosts. In: Rankin J. C., Pitcher, T. J., Duggan, R. T. eds. Control processes in fish physiology. London: Croomhelm. pp:176-199.
- Devlin, R. H. y Y. Nagahama., 2002. Sex determination and sex differentiation in fish: An overview of genetic physiological and environmental influences. Aquaculture 208,191-364
- Díaz-Pardo, E., A. Godínez-Rodríguez, E. López-López y E. Soto-Galera. 1993. Ecología de los peces de la cuenca del Río Lerma, México. An. Esc. nac. Cienc. biol., Méx. 39:103-127
- Diana, J. S., 1995. Biology and ecology of fishes. Carmel: Biological sciences Press. 441 pp.
- Echelle, A.A. y A. F. Echelle. 1984. Evolutionary genetics of a "species flock" Atherinid fishes on the Mesa Central de México. pp. 33-110. In: Echelle, A.A. y Kornfield (Eds.). Evolution of fish species flock. Univ. Maine Press at Orono.

- Espinoza-Pérez, H., M. T. Gaspar P. y P. Fuentes M., 1993. Listados faunísticos de México: Los peces dulceacuícolas mexicanos. Instituto de Biología, UNAM.
- Estrada Rodríguez, M. C., 1991. Verificación a nivel experimental de la existencia de híbridos entre las especies *Chirostoma estor estor* y *Chirostoma grandocule* (Pisces: Atherinidae) del lago de Patzcuaro, Michoacán, México. Tesis Licenciatura, UMNSH, pp. 113
- Falcón, J., L. Besseau, D. Fazzari, J. Attia. 2003. Melatonin modulates secretion of growth hormone and prolactine by trout pituitary glands and cells in culture.
- Feist, G., J. P. van Eenennaam, S.I. Doroshov, C. B. Schreck, R. P. Schnaider, M. S. Fitzpatrick., 2004. Early identification of sex in cultured white sturgeon, *Acipenser transmontanus*, using plasma steroid levels. *Aquaculture* 232:581-590.
- Figueroa-Lucero, G., C. Hernández-Rubio, G. Ríos B. y M. L. Sevilla H. 1999. Bioensayos de alimentación en alevines de *Chirostoma_humboldtianum* (Valenciennes) (Pisces: Atherinidae) bajo condiciones de laboratorio. *An. Esc. Nal. De Cienc. Biológicas, IPN. México.* 45: 17-23.
- Figueroa, L. G., C. Hernández R. y A. Flores M. 2000. Tolerancia a la salinidad de larvas de *Chirostoma humboldtianum* (Valenciennes) (Pisces: Atherinopsidae) bajo condiciones de laboratorio. VII Congreso Nacional de Ictiología. D. F., México.

- Figueroa-Lucero, G. C. Hernández-Rubio; A. Rodríguez Canto y J.L. Arredondo Figueroa. 2002. Desarrollo embrionario del Charal del Alto Lerma *Chirostoma riojai* Solórzano y López, 1965. VII Congreso Nacional de Ictiología, Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca.
- Figueroa- Lucero, G., O. Meza Gonzalez, M.C. Hernández Rubio, I. de los A. Barriga Sosa, A. Rodríguez Canto y J. L. Arredondo Figueroa., 2004a. Growth, survival and mandible development in the larvae of the shortfin silverside *Chirostoma humboldtianum* (Valenciennes) (Atheriniformes. Atherinopsidae) under laboratory conditions. *Aquaculture* 242:689-696.
- Figueroa-Lucero, G., M. C. Hernández Rubio, O. Meza González, J. L. Arredondo Figueroa, T. Castro Barreda, I. de los A. Barriga-Sosa and A. Rodríguez Canto., 2004b. Effect of food type on growth and survival of *Chirostoma riojai* Solórzano y López, 1965 (Atheriniformes: Atherinopsidae) during early development. *JBR*:93-99.
- Figueroa-Lucero, G., M. C. Hernández R., A. Rodríguez C., J. L. Arredondo Figueroa y G. Ontiveros L. 2004c. Caracterización del desarrollo embrionario de *Chirostoma humboldtianum*, *C. riojai* y *C. jordani* (Atheriniformes: Atherinopsidae) bajo condiciones controladas. Congreso Latinoamericano de Acuicultura ALA 2004 Tabasco, México.
- Fuentes-López, L. 2000. Espectro trófico durante un ciclo anual de *Chirostoma humboldtianum* (Pisces: Atherinidae) en la presa las tasas, municipio de Jocotitlán, Edo de Méx. Tesis Licenciatura UAEMÉX. 60 pp.

- Follet, B. K. y D. E. Follet., 1981. Biological clocks in seasonal reproductive cycles. Wright, Bristol. USA.
- Gaildrat, P., M. Beauchaud, G. Boeuf. 2003. Melatonin modulates secretion of growth hormone and prolactin by trout pituitary glands and cells in culture. *General and Comparative Endocrinology*. 131(1):77-84.
- García de León F. J. 1984. Ecología pesquera, Alimentación y Ciclo gonádico de *Chirostoma estor* Jordan y *M. salmoides* Lacepede en el Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. Tesis Profesional Fac. de Ciencias. Biól. UANL. 172 pp.
- Gillooly, J. F., Charnov, E. L., West, G. B., Savage, B. M. y Brown, J. H. 2002. Effects of size at temperature on developmental time. *Nature* 417, pp : 70-73.
- Gobierno del Estado de México. 1993. Atlas ecológico de la Cuenca hidrográfica del Río Lerma. Comisión Coordinadora para la recuperación ecológica de la cuenca del Río Lerma. Gob. Edo. Méx., México.
- Gosline, W. A. 1948. Speciation of the fishes of the genus *Menidia*. Depto. Zool. And Entomology, Univ. of Hawaii, Honolulu. *Evolution* (2): 306-313.
- Gilbert, S. F. 2000. *Developmental Biology*. Sinauer Associates, Inc., Pub. USA.
- Grier, H. J., y Tyler, R. G. 1998. Testicular maturation and regression in the common snook. *J. Fish. Biol.* 53:521-542.

- Grier, H. J. 2000. Ovarian germinal epithelium and folliculogenesis in the common snook, *Centropomus undecimalis* (Teleostei: Centropomidae). J. Morphol. 243 :265-281.
- Grim, J. P. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Ed. Limusa. 291 pp.
- Guerrero-Tortolero, B. A., Porter, M. J. R. y Bromage, N. R., 2003. The Effects of different day time intensities on the diel patterns of plasma melatonin in fingerling and broodstock rainbow trout (*Oncorhynchus mikiss*) Fish Physiology and Biochemistry 28 (1-4):415-416.
- Henderson, B. A., y G. E. Morgan., 2002. Maturation of walleye by age, size and surplus energy. J. Fish Biol. 61, 999-1011.
- Hernández-Hernández. M. A. 2000. Tácticas alimentarias del charal del Valle de Toluca *Chirostoma riojai* (Pisces: Atherinidae) Solórzano y López, 1965 en tres localidades del Alto Lerma. Tesis profesional. UAEMex., Edo. De México.
- Hernández-Rubio. M. C., G. Figueroa L., A. Rodríguez C. y J. L. Arredondo F. 2004. Descripción del desarrollo embrionario y larvario del pez blanco *Chirostoma humboldtianum* (Pisces: Atherinopsidae) en condiciones de laboratorio. I Simposio de anatomía de peces y XIV Reunión Nacional de Morfología. Veracruz, México.
- Hernández, R. M. C., G. Figueroa-Lucero, S. Del Río G., A. Rodríguez C., J. L. Arredondo-Figueroa y G. Ontiveros L. 2004. Fundamentos bioecológicos para la producción masiva de juveniles del pez blanco *Chirostoma humboldtianum*

(Valenciennes) (Atheriniformes: Atherinopsidae). Congreso Latinoamericano de Acuacultura ALA 2004 Tabasco, México.

- Hernández, A. M. y Valadéz, G. R. 1999. Estudio histológico de las gónadas de *Chirostoma riojai* Solórzano y López, 1965 (Pisces: Atherinidae) durante un ciclo anual. Tesis de Licenciatura. UAMex. 126 pp.
- Hofmann, N., P. Fischer., 2003. Impact of temperature on food intake and growth in juvenile burbot. J. Fish. Biol. 63, 1295-1305.
- Hubbs, C. L. 1955. Hybridization between fish species in nature. Systematic Zool. 4:1-20
- Hubbs, C. L. 1966. Isolating mechanisms in the speciation of fishes. In comparative isolating mechanisms reprint from vertebrate speciation. Univ. of Texas Symposium. 5-23 pp.
- Hubert, M. y Bengston, D. A. 1999. Interspecific differences in growth of somatic and reproductive tissues during the breeding season in *Menidia menidia* and *M. beryllina*. J. of Fish Biol. 55:274-287.
- Jobling, M., 1995. Environmental biology of fishes. London: Chapman and Hall.
- Jons, G.D., L. E. Miranda. 2004. Ovarian weight as an index of fecundity, maturity, and spawning periodicity. Marine Biology. 146(1):181-189.
- Jordan y Everman
- Jordan, D. S. & C. L. Hubbs. 1919. Studies in ichthyology. A monographic review of the family Atherinidae or silversides. Leland Stanford Junior Univ. Publications. Univ. Series 40:1-87.

- Kamler, E., 1992. Early life history of fish. An energetics approach. Chapman & Hall, London. 267 pp.
- Kamler, E., H. Keckeis, E. Bauer-Nemeschkal., 1998. Temperature-induced changes of survival, development and yolk partitioning in *Chondrostoma nasus*. J. Fish. Biol. 53, 658-682.
- Krebs, C. J. 1985. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. 3rd. Edn., Harper and Row. New York.
- Kruse, G. H. y Tyler, A. J. 1983. Simulation of temperature and upwelling effects on the English sole (*Parophrys vetulus*) spawning season. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40:230-237.
- Lamb, T. J. 1983. Environmental influences on gonadal activity. En: Fish Physiology. Hoar, W. S.; Randal, D. J. y Donaldson, M., eds. Vol. IX, part. A. Academia Press. New York. pp:65-116.
- Lankford T.E., Billerbeck J.M., Conover, D.O. 2001. Evolution of intrinsic growth and energy acquisition rates. II. Trade-offs with vulnerability to predation in *Menidia menidia*. Evolution.55(9):1863-1872.
- Lara, V. A. 1980. Aspectos del cultivo extensivo e intensivo del pescado blanco de Pátzcuaro, *Chirostoma estor* Jordan 1879. Simposio FAO/CARPAS sobre la acuicultura de América Latina, Montevideo, Uruguay. 5 pp.
- Ledesma, A. P. C. 1990. Análisis de fases ontogénicas primarias y reconocimiento del híbrido obtenido por fecundación artificial entre *Chirostoma*

attenuatum y *Chirostoma patzcuaro* (Pisces: Atherinidae) del lago de Pátzcuaro, Michoacán. México. Tesis profesional de Biólogo. UMSH. México.

- Letcher, B. H. y D. A. Bengston. 1993. Effects of food density and temperature on feeding and growth of young inland silversides (*Menidia beryllina*). J. Fish. Biol. 43:671-686.
- Lo Nostro, F., Grier, H., Andreone, L. y Guerrero, G. A. 2003. Involvement of the gonadal germinal epithelium during sex reversal and seasonal testicular cycling in the protogynous swamp eel, *Synbranchus marmoratus* Bloch, 1795 (Teleostei, Synbranchidae). J. Morphol. 257:107-126.
- Martínez Jerónimo, F., G. Figueroa Lucero y M. C. Hernández Rubio. 2003. Toxicidad aguda por metil –paratión sobre eleuteroembriones de *C. riojai* y *C. humboldtianum*. I Reunión Nacional de Aterinópsidos. 6-7 nov. 2003. UAM-I. México.
- MacArthur, R. H. y Wilson, E. O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. Princeton, New York.
- Mayr, E. 1968. Especies animales y evolución. Ed. Ariel, Eds. De la Univ. De Chile. 800 pp.
- McMullen, D. M. y D. P. Middaugh. 1985. The effect of temperature and food density on survival and growth of *Menidia peninsulae* larvae (Pisces: Atherinidae). Estuaries 8:39-47.
- Méndez-Sánchez, J. F. 1996. Contribución al conocimiento biológico de *Chirostoma riojai* Solórzano y López 1965 (Charal del alto Lerma) en el

embalse Ignacio Ramírez, Almoloya de Juárez, México. Tesis Licenciatura. Biólogo. Facultad de Ciencias, UAEM. México. pp.

- Migaud, H., R., Mandiki, J. Gardeur, P. Kestemont, N. Bromage. 2003. Influence of photoperiod regimes on the Eurasian perch gonadogenesis and spawning. *Aquaculture*. 222(1-4):239-252
- Miller, R. R. 1986. Composition and derivation of the fresh water fish fauna of México. *An. Esc. Nal. Cienc. Biol.* , IPN, México. (30):121-153.
- Middaugh, D. P. y M. J. Hemmer, 1987. Influence of environmental temperature on sex-ratios in the tidewater silverside, *Menidia peninsulae* (Pisces: Atherinidae). *Copeia* (4): 958-964.
- Modesto, T., Canario, A. V. M. 2002. $17\alpha,20\beta$, 21-trihydroxy-4-pregnen-3-one: the probable maturation-inducing steroid of the Lucitanian toadfish. *J. Fish. Biol.* 60. pp: 637-648.
- Mommsen, T. P., 1998. Growth and metabolism. In: *The physiology of fishes*. D. H. Evans (Ed.). Boca ratón: CRC Press., pp: 65-97.
- Murphy, G. I. 1967. Vital statistics of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*) and the population consequences. *Ecology* 48. pp: 731-736.
- Narimatsu, Y., Kitagawa, D. y Hattori, T. 2005. Reproductive biology of female Rikusen Sole (*Dexistes rikuzenius*). *Fish. Bull.* 103: 635-647.
- Nelson, J. S. 1966. Hybridization between two cyprinid fishes, *Hybopsis plumbea* and *Rhinichthys cataractea* in Alberta. *Canadian Journal of Zoology*. Univ. Alberta. 44: 963-968.

- Nelson, J. S., 1984. Fishes of the world. NY: John Wiley and Sons
- NOM-059-ECOL-1994. Diario Oficial de la Federación. Norma Oficial Mexicana. Mayo. 61 pp.
- Nikolsky, G. V. 1963. The ecology of fishes. New York, Academic Press. 352 pp.
- Ojanguren, A. F. y F. Braña., 2003. Thermal dependence of embryonic growth and development in brown trout. J. Fish Biol., 62: 580-590.
- Ordóñez-Mercado, E. 1999. Morfometría del aparato mandibular de *Chirostoma riojai* Solórzano y López (Pisces: Atherinidae) y la relación con sus hábitos alimentarios. Tesis Licenciatura. Biólogo. UAEM. México. 46 pp.
- Oseguera, F. L. 1987. Caracterización morfológica de los estados embrionarios y juveniles de *C. grandocule* Steindachner y verificación del híbrido con *C. attenuatum* Meek (1902) del lago de Pátzcuaro, Mich. Mex. Tesis profesional. UMSNH.
- Pankhurst, N. W., 1998. Reproduction. In: Biology of farmed fish. K. D. Black and A. B. Pickering (eds). Sheffield: Sheffield Academic Press, pp 1-26.
- Pankhurst, N. W. y R. E. Peter, 2002. Changes in plasma levels of gonadal steroids and putative gonadotropin in association with spawning and brooding behaviour of male demoiselles. J. Fish Biol. 61, 394-404.
- Paulo Maya, J. 2005. Evolución intragenérica: Ecomorfología alimentaria del género *Chirostoma* (Swainson). Tesis doctoral. ENCB-IPN. México.

- Parenti, L. R. y Grier, H. J. 2004. Evolution and Phylogeny of gonad morphology in bony fishes. *Integr. Comp. Biol.* 44: 333-348
- Pavlov, D. A. y E. Moksness., 1997. Development of the axial skeleton in wolfish, *Anarhichas lupus* (Pisces: Anarhichadidae) at different temperatures. *Env. Biol. Fish.* 49:401-416
- Pianka, E. R. 1976. Natural selection of optimal reproductive tactics. *Am. Zool.* 16, 775-84.
- Potts G. W. y R.J. Wootton. 1985. *Fish Reproduction: Strategies & tactics.* Academic Press. London. Pp. 405.
- Ramírez-Barbán, E., 2004. Desarrollo embrionario de *Chirostoma jordani* Woolman, 1894 bajo condiciones experimentales. Tesis Licenciatura. ENCB, IPN. México.
- Robinson, B. W. y S. L. Wardrop., 2002. Experimentally manipulated growth rate in three spine stickleback: assessing trade-offs with developing stability. *Env. Biol. Fish.* 63:67-78.
- Roff, D. A. 1981. Reproductive uncertainty and the evolution of iteroparity: why don't flat fish put all their eggs in one basket? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 968-977
- Rosas, M. 1970. Pescado blanco *Chirostoma estor*. Su fomento y su cultivo en México. Serie de divulgación del INIBP. Com. Nal. Consultora de Pesca. México.

- Rossenblum, M. Pudney, J. y Callard, I. 1987. Gonadal morphology enzyme histochemistry and plasma steroid levels during the annual reproductive cycle of male and female brown bullhead catfish *Ictalurus nebulosus*. Lesueur. J. Fish Biol.. 31:325-341.
- Salgado-Ugarte, I. H., Gómez-Márquez, J. L., Peña-Mendoza, B. 2005. Métodos actualizados para análisis biológicos-pesqueros. Fac. Estudios Superiores Zaragoza. UNAM. México. pp:135-168.
- Sfakianakis, D. G., G. Koumounourous, P. Divanachy M. Kentouri., 2004. Osteological development of the vertebral column and of the fins in *Pagellus erithrinus* (L.1758) temperature effect on the developmental plasticity and morpho-anatomical abnormalities. Aquaculture 232:407-424
- Scott, A. P., J. P. Sumpter y P. A. Hardiman., 1983. Hormone changes during ovulation in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*, Richardson). Gen. Comp. Endocrinology, 49: 128-134.
- Segura-García, V. 1997. Ecología reproductiva del pez blanco *Chirostoma estor estor* Jordan, 1879 (Pisces: Atherinidae) del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. Tesis Maestría en Biología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, México pp.
- Selman, K. y Wallace, R. A. 1989. Cellular aspects of oocyte growth in teleost. Zool. Sci. 6: 211-231.
- Shaffer, W. M. 1979. The theory of life-history evolution and its application Atlantic salmon. Symp. Sol. Soc. Lond., vol. 44. pp: 307-326.

- Shaphiro, Y. D., 1984. Sex reversal and sociodemographic processes in coral reef fishes. In: Fish reproduction: strategies and tactics. Potts, W. G. y R. J. Wootton (Eds.). Academic Press, pp: 103-118.
- Slovodkin, L. B. y A. Rapoport., 1974. An optimal strategy of evolution. Q. Rev. Biol., 49: 181-200.
- Smith, R. L. y Smith, T. M. 2001. Ecología. Ed. Addison Wesley. España. pp: 156-167
- Solórzano, A. 1961. Contribución al conocimiento de la biología del charal prieto del lago de Pátzcuaro *Chirostoma bartoni* Jordan y Everman 1896. Tesis profesional de biólogo. ENCB-IPN. México.
- Solórzano, A. y Y. López. 1965. Nuevas especies de *Chirostoma* capturadas en la laguna de Victoria o Santiago Tilapa, Edo. de Méx. Ciencias: México. 24 (3-4) 145-150.
- Sogar, S. M. y B. L. Olla. 2003. Growth and behavioral responses to elevated temperatures by juvenile sablefish *Anoplopoma fimbria* and the interactive role of food availability. Copeia. 1:155-159
- Sokal, R. y J. Rohlf . 1969. Biometry. W.H. Freeman and Co.USA.
- Soto-Galera, E., J. Barragán-Severo y E. López-López. 1991. Efectos del deterioro ambiental sobre la distribución de la ictiofauna Lermense. Universidad: Ciencia y Tecnología 1(4):61-68.
- Stearns, C. S. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press. New York.

- Stearns, C. S. y R. F. Hoekstra. 2000. Evolution. Oxford Univ. Press. 381 pp.
- Strüssmann, C. A. y R. Patiño. 1996. Temperature manipulation of sex differentiation in fish. In: Goetz, F and P. Thomas (Eds). Proceedings of the Fifth International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish. 1995. 11 p.
- Strüssmann, C. A. y R. Patiño. 1999. Sex determination, Environmental. In: Kneib, E. y J. D. Meill (eds.) Encyclopedia of Reproduction. 4: 402-409.
- Strüssmann, C. A., T. Saito, M. Usui, H. Yamada y F. Takashima. 1997. Thermal Thresholds and critical period of thermolabile sex determination in two atherinid fishes, *Odontesthes bonariensis* and *Patagonina hatcheri*. The J. of Exp. Zoo. 278: 167-177.
- Tyler, C. R. y Sumpter, J. P. 1996. Oocyte growth and development in teleosts. Rev. Fish Biol. Fish. 6: 287-381.
- Van Aerle, R., T. J. Runnalls y C. R. Tyler., 2004. Ontogeny of gonadal sex development relative to growth in fat head minnow. J. Fih Biol., 64: 355-369.
- Wallace, R. A. y Selman, K. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts, Amer. Zool. 21;325-343.
- Watson, W. 1996. Atheriniformes. In: the early stages of fishes in the California current region. H. G. Moser (Ed.) CALCOFI Atlas 33, 1505 pp. NMFS, SFSC, La Jolla California; Allen Press, Lawrence, Kansas; pp: 608-620.
- Wootton, R. J. 1990. Ecology of teleost Fishes. Chapman and Hall. London. pp. 396.

- Wootton, R. J. 1985. Introduction: Tactics and Strategies in fish reproduction. In: Fish Reproduction: Strategies and Tactics. Potts, G. W. and R. J. Wootton (eds). Academic Press UK. pp:1-12.
- Yamahira, K. y D.O. Conover, 2001. Interpopulation variability in temperature-dependent sex determination of the tidewater silverside *Menidia peninsulae* (Pisces: Atherinidae). *Evolution* 55(9): 1873-1881.
- Zanuy, S. y M. Carrillo. 1987 La reproducción de los teleósteos y su aplicación en acuicultura en Reproducción en acuicultura. J.Espinoza de los Monteros y U. Labarta eds. Madrid, España. Pp. 1-102.
- Zanuy, S., M. Carrillo, A. Felipe, L. Rodríguez, M. Blázquez, J. Ramos, F. Piferrer. 2001. Genetic, hormonal and environmental approaches for the control of reproduction in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Aquaculture* 202, 187-203.



Growth, survival and mandible development in the larvae of the shortfin silverside *Chirostoma humboldtianum* (Valenciennes) (Atheriniformes: Atherinopsidae) under laboratory conditions

Gerardo Figueroa-Lucero^{a,*}, Omar Meza-González^a,
M. Cecilia Hernández-Rubio^a, Irene de los A. Barriga-Sosa^b,
Antonio Rodríguez-Canto^b, José L. Arredondo-Figueroa^b

^aLaboratorio de Hidrobiología Experimental, Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Prolongación de Carpio y Plan de Ayala, Santo Tomás, México, D. F. C. P. 11340, Mexico

^bPlanta Experimental de Producción Acuicola, Departamento de Hidrobiología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco 186, Colonia Vicentina, Delegación Iztapalapa, México, D. F. C. P. 09340, Mexico

Received 30 December 2003; received in revised form 15 September 2004; accepted 16 September 2004

Abstract

Chirostoma humboldtianum is an endemic silverside fish of the central part of Mexico and is a key species of potential use for aquaculture. Since food is a determining factor for fish culture particularly during the first weeks of development when the highest mortality occurs due mainly to constraints in morphology and physiology. In this study, we evaluated growth, survival and mandible development in the larvae of the shortfin silverside fed with three species of rotifers, *Brachionus rubens* (T1), *B. calyciflorus* (T2) and *B. plicatilis* (T3) from the beginning of exogenous feeding up to the fourth week of development. In addition, mouth size was examined during the first 17 days of feeding and correlated to the size of food particles. The treatment with *B. rubens* (T1) showed the highest gain in weight and notochordal length. Significant differences were not observed in relation to the other two treatments (T2 and T3, ANOVA, $p < 0.05$). Survival was $>80\%$ in all treatments. The weight/length ratio was negative allometric throughout the study in all the cases. A linear

* Corresponding author. Tel.: +52 5729 6300 (62424); fax: +52 5396 3503.

E-mail address: gerardfig@yahoo.com.mx (G. Figueroa-Lucero).

relationship was observed between mouth size and notochordal length as well as between the width and length of the mandible. From the results, we conclude that the ingestion of the food depends on the structures associated to the buccal apparatus.

© 2004 Elsevier B.V. All rights reserved.

Keywords: *Chirostoma humboldtianum*; Mandible growth; Survival; Larvae

1. Introduction

Food is a determining factor for fish culture particularly during the first weeks of development. During these stages, the highest mortality is observed and may be due to constraints in morphology and physiology. The mouth size determines the type and number of prey (Dabrowski and Bardega, 1984; Mookerji and Rao, 1995) and the incipient development of the digestive glands does not allow adequate digestion and assimilation of artificial food (Watanabe and Kiron, 1994). These aspects have led to the promotion of the use of “live food” for larval rearing in aquaculture. Rotifers are the most successful “live food” used for larval aquaculture because of size and nutritional characteristics.

Chirostoma humboldtianum is an endemic silverside fish of the central part of Mexico, and considered as the most primitive of the atherinopsid “peces blancos”, and has been considered to be an endangered species (Barbour, 1973) because of the reduction of its number of populations, and its extirpation from natural habitats in the Valley of Mexico (Álvarez del Villar and Navarro, 1957). The species is of potential use for aquaculture. This species as well as other species of the genus have been the main animal protein source in these regions since prehispanic times. Overfishing, pollution and inadequate management procedures have diminished the populations so that they are currently classified as threatened (Chávez-Toledo, 1987; Soto-Galera et al., 1999). Although efforts have been directed towards the intensive culture of this and other species, these have not had the expected success (Chacón and Rosas, 1995), due to factors such as: (1) the high mortality during the first stages of development, caused, by the lack of an adequate food for the larval stages and (2) the lack of knowledge on the morphological and physiological aspects involved in the feeding process.

Here we present ecomorphological and physiological data on the larvae of *C. humboldtianum* during the first weeks of development under laboratory conditions with the aim to develop techniques for the intensive culture of the species and to promote optimal management and conservation.

2. Materials and methods

2.1. The effect of the diet on the growth of the larvae

We utilized 900 larvae of *C. humboldtianum*, obtained by collecting fertilized eggs from a natural population at “Las Tazas” Dam, Jocotitlan County, State of Mexico

(19°38'29" N and 99°42'27" W) in order to determine the effect of the diet in the growth of the larvae. Three different treatments (T1, T2 and T3) were carried out, each with 150 larvae and a replicate. The experiment was conducted during a 4-week period, starting at the time of the first exogenous feeding (4th day post-eclosion). Larvae were reared in 3 L capacity containers with the following controlled conditions: oxygen (5.7 ± 0.3 mg/l), temperature (21 ± 1 °C), pH (8.2 ± 0.2), a photoperiod of 12 h, and fed *ad libitum* twice a day at a minimum density of 20 rotifers/ml. The notochordal length (NL) of the larvae and initial weigh (IW), as well as initial size (IS) were recorded for 30 organisms at the beginning of the experiment and 20 larvae/treatment were sacrificed weekly in order to record the increase in size and weight. Daily mortality was also recorded in all treatments.

We estimated specific growth rate in order to evaluate the effect of the diet in growth,

$$\text{SGR} = 100 \times [\ln(\text{FW} - \text{IW})]/(T - t).$$

Where: FW=final weight, IW=initial weight, $T-t$ =time in days.

The relation weight–size relationship was evaluated by the following equation (Ricker, 1975):

$$W = aL^b$$

where: W =weight, L =notochordal length, a =condition factor, b =type of relative growth.

2.2. Food cultures

Freshwater rotifers *Brachionus rubens* (T1) and *B. calyciflorus* (T2) and the marine species *B. plicatilis* (T3) were cultivated in 120 L acrylic containers, providing constant oxygenation (5.8 ± 0.3 mg/l), light (24 h, with a 45-W fluorescence light) and temperature (21 ± 1 °C). Rotifers were fed with the algae *Chlorella vulgaris*.

The length and width of the rotifers provided to the fish larvae were measured by means of image digitalization, using a Carl Zeiss Axioplan microscope (München-Hallbergmoss, Germany) and the KS400 image software package.

2.3. Mandible development

During the study, a sample of 100 larvae were used to estimate the development of the mandible during the first 17 days of the exogenous feeding. During this period of growth, the larvae were fed *ad libitum* with a 1:1:1 mix of each of the species of rotifers. In order to measure accurately the mouth size (mandible length and width) as well as the degree of ossification, the fish were fixed in phosphate formalin (4% vol/vol) and stained in a 1% : 0.5% volume of toluidine blue/alizarin. The mandibles were then extracted, mounted, and measured with the aid of a digital caliper (accuracy 0.01 mm). The mouth size was determined by the following function:

$$c.o. = \tan(\alpha)(c.a.).$$

Where: c.o.=mouth size, $\alpha=45^\circ$ (opening angle), c.a.=length of inferior mandible (Dabrowski and Bardega, 1984).

3. Results

3.1. Growth of the larvae

Results showed that the highest gain in growth was observed when fish larvae were fed with the rotifer *B. rubens* (T1) (Fig. 1), reaching the highest growth (0.68 mg/day). Larvae fed with *B. calyciflorus* (T2) and *B. plicatilis* (T3) showed minimum differences through out the growing period (0.47 and 0.46 mg/day).

The weight–length relation showed a negative allometric growth for the larvae of *C. humboldtianum* at this stage and in all treatments. The highest condition factor value was observed in T3, followed by T2 and T1 (Table 1).

3.2. Mandible development

The analysis of the mouth size shows positive allometric growth with mandible width (Fig. 2) and negative with regard to notochordal length (Fig. 3). This explains the observed higher growth rates of the mouth size in relation to mandible width and lower ones for notochordal length. The initial values for mouth size were: length $148.8 \pm 21.2 \mu\text{m}$, and width $193 \pm 6.9 \mu\text{m}$, with a daily increase of 33.7–34.5% for width and length, respectively.

The mean length of the rotifers was higher than the mean of the mouth size registered for the larvae at the beginning of the exogenous feeding. Thus, intervals of confidence

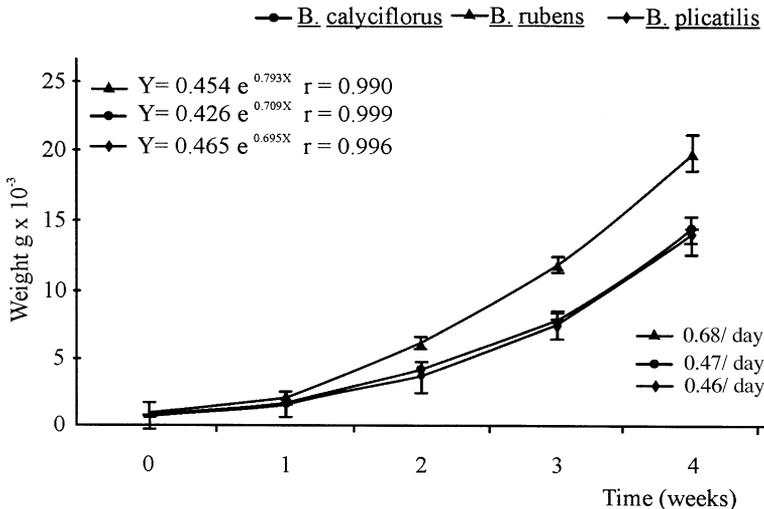


Fig. 1. Average growth (in weight) and intrinsic growth rate of *C. humboldtianum* larvae feed with three species of rotifers, *B. rubens* (T1), *B. calyciflorus* (T2) and *B. plicatilis* (T3).

Table 1

Type of growth and condition factor calculated for each treatment during the experiment

T1	T2	T3
$W=0.0023L^{2.831}$	$W=0.0019L^{2.896}$	$W=0.0020L^{2.975}$
$r=0.9915$	$r=0.9835$	$r=0.9854$
$n=80$	$n=80$	$n=80$

T1=*B. rubens*; T2=*B. calyciflorus* and T3=*B. plicatilis*.

were determined for the length and width of each of the populations of rotifers cultivated, which showed that at least a portion of each population of rotifers were accessible to the larvae of *C. humboldtianum* (Fig. 4).

The mortality recorded for the period of growth analyzed was lower than 20% in all treatments. The highest mortality was observed during the first week of feeding (Fig. 5) and in T2. The survival recorded for T1 was 88%, 86% for T3 and 84% for T2.

4. Discussion

The development of the mandible of *C. humboldtianum* larvae, as in other freshwater and marine fish species showed a higher relative increase in mouth size in relation to mandible width and a negative relationship to notochordal length (Dabrowski and Bardega, 1984; Ghan and Sprules, 1993). These morphometric relations have also been reported in larvae, juveniles and adults of other species of the genus (Ordoñez, 1999; Meza and Figueroa-Lucero, 2002).

For *C. humboldtianum*, the initial mouth size and width, suggest that larvae might be unable to ingest the provided food, considering that the mean length of the rotifers is

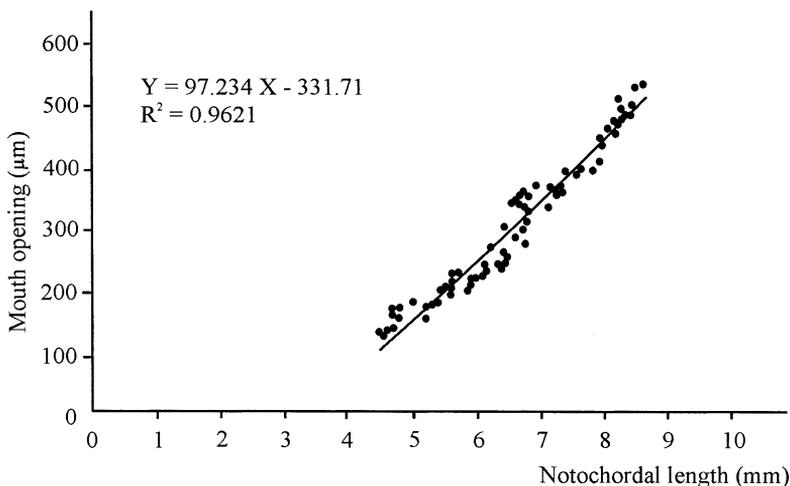


Fig. 2. Mouth opening and mandible width relationship in *C. humboldtianum* larvae during the 17 days of exogenous feeding.

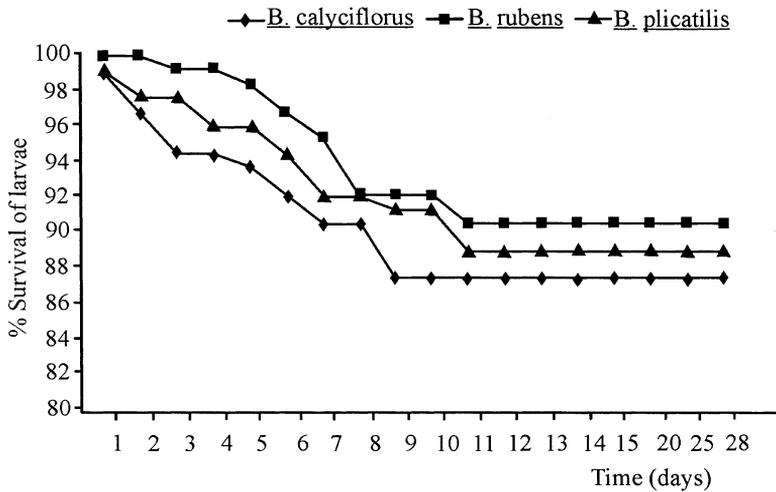


Fig. 5. Observed survival (percentage) of *C. humboldtianum* larvae during the feeding trial.

assimilation in *C. humboldtianum* larvae. This include the degree of ossification, reduced pharyngeal teeth, the presence of a suction pharynx (a morphological feature associated with the mandible apparatus) and morphological characteristics such as pigmented eyes during the early stages of development and a high natatorium capacity. Direct observations made on the larvae at the moment of prey ingestion suggest that suction is the main mechanism for prey capture, this was corroborated by the analysis of gut content conducted just after ingestion, which shows the presence of entire rotifers.

The presence of a protractile mouth, which in turn increases the opening angle, confirms our previous statement that the size of the ingested food is not entirely dependant of the mouth size, but also on structures associated with the buccal apparatus as well as to the feeding behavior.

Similar results have been found in other *Chirostoma* species when fed with rotifers and *Artemia* nauplii (Figueroa-Lucero et al., 1999; Gutiérrez-Hernández, 1999; Ramos, 2001; Martínez Palacios et al., 2001). In general, rotifers have adequate content of proteins and fatty acids in order to satisfy their energetic demands (Øie et al., 1997) and development of larvae, resulting an increased growth in length as shown by the condition factor of the larvae.

These results show that rotifers are excellent food for the culture of these larvae, because of their nutrient content and the ease of culture, which in turns favors the development of intensive culture techniques with the aim of management and conservation of this species.

Acknowledgements

We are grateful to the technical staff at the Tiacaque factory for assistance and donation of *C. humboldtianum* adults and fry, especially to Gerardo Ontiveros López and to two

anonymous reviewers for valuable comments on a previous version of the manuscript. Financial support was received from CGPI-IPN-20031427 and SEDAGRO-ICAMEX-2003-097. The first author had a CONACyT Ph.D. Scholarship 169804.

References

- Álvarez del Villar, J., Navarro, L., 1957. Los peces del Valle de México. Secretaría de Marina, Instituto Nacional de la Pesca, Dirección de Pesca e Industrias Conexas México, D. F. 62 pp.
- Barbour, C.D., 1973. The systematics and evolution of the genus *Chirostoma* Swainson. Tulane Studies in Zoology and Botany 19 (3), 97–141.
- Chacón, T.A., Rosas, M.C., 1995. A restoration plan for pez blanco in lake Patzcuaro, Mexico. Uses and effects of culture fishes in aquatic ecosystems. American Fisheries Society 15, 122–126.
- Chávez-Toledo, C., 1987. Ictiofauna del alto Lerma: Aspectos sistemáticos, zoogeográficos y ecológicos. Tesis Licenciatura de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México D. F. 51 pp.
- Dabrowski, K., Bardega, R., 1984. Mouth size and predicted food size preferences of larvae of three cyprinid fish species. Aquaculture 171, 41–46.
- Emerson, S.B., Green, H.W., Charnov, E.L., 1994. Allometric aspects of predator–prey interactions. In: Wainwright, P.C., Reilly, S.M. (Eds.), Ecological Morphology. Integrative Organismal Biology. University of Chicago Press, pp. 123–139.
- Figueroa-Lucero, G., Hernández, R.M.C., Ríos, B.G., Sevilla, H.M.L., 1999. Bioensayos de alimentación en alevines de *Chirostoma humboldtianum* (Valenciennes) (Pisces: Atherinidae), bajo condiciones de laboratorio. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 45, 17–23.
- Ghan, D., Sprules, W.G., 1993. Diet, prey selection, and growth of larvae and juvenile turbot *Lota lota* (L.). Journal of Fish Biology 42, 47–64.
- Gutiérrez-Hernández, A., 1999. Peces dulceacuícolas mexicanos: XIII. *Chirostoma attenuatum* (Atheriniformes: Atherinopsidae). Zoología Informa 41, 39–52.
- Hyatt, K.D., 1979. Feeding strategy. In: Hoar, W.S., Randall, D.J., Brett, J.R. Fish Physiology, vol. VIII. Academic Press, pp. 71–113.
- Martínez Palacios, C.A., Barriga Tovar, E., Taylor, J.F., Ríos Durán, G., Ross, L.G., 2001. Effect of temperature on growth and survival of *Chirostoma estor estor*, Jordan 1879, monitored using a simple video technique for remote measurement of length and mass of larval and juvenile fishes. Aquaculture 209, 369–377.
- Meza, G., Figueroa-Lucero, R., 2002. Crecimiento y sobrevivencia de larvas de *Chirostoma riojai* alimentadas con tres especies de rotíferos. V International Meeting of the Mexican Society of Planktology, 6–9 de mayo de 2002, Jalapa, Mexico, pp. 34–36.
- Mookerji, N., Rao, R.T., 1995. Prey capture success, feeding frequency and daily food intake rates in rohu, *Labeo rohita* and singhi *Heteropneustes fossilis* larvae. Journal of Applied Ichthyology 11, 37–49.
- Ordoñez, M.E., 1999. Morfometría del aparato mandibular de *Chirostoma riojai* (Solórzano y López, 1965) (Pisces: Atherinidae) en la presa “Las Tazas” municipio de Jocotitlán, Estado de México. Tesis Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de México. 46 pp.
- Øie, G., Makridis, P., Reitan, K.I., Ollsen, Y., 1997. Protein and carbon utilization of rotifers (*Brachionus plicatilis*) in first feeding of turbot larvae (*Scophthalmus maximus* L.). Aquaculture 153, 103–122.
- Ramos, O.C., 2001. Bioensayos de alimentación y crecimiento en larvas de *Chirostoma riojai* (Solórzano y López, 1965), “Pisces: Atherinidae” bajo condiciones de laboratorio. Tesis de Licenciatura, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México, D. F. 54 pp.
- Ricker, W.E., 1975. Computation and interpretation biological statistics of fish populations. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada 191, 207–211.
- Soto-Galera, E., Paulo-Maya, J., López-López, E., Serna-Hernández, J.A., 1999. Environmental auditing: changes in fish fauna as indicator of aquatic ecosystem condition in Rio Grande de Morelia-Lago Cuitzeo Basin Mexico. Environmental Management 24, 133–140.
- Watanabe, T., Kiron, V., 1994. Prospects in larval fish dietetics. Aquaculture 124, 223–251.
- Wootton, R.J., 1990. Ecology of Teleost Fishes. Chapman and Hall, London, pp. 32–72.



Erratum

Erratum to “Growth, survival and mandible development in the larvae of the shortfin silverside *Chirostoma humboldtianum* (Valenciennes) (Atheriniformes: Atherinopsidae) under laboratory conditions” [Aquaculture 242 (2004) 689–696]

Gerardo Figueroa-Lucero^{a,*}, Omar Meza-González^a,
M. Cecilia Hernández-Rubio^a, Irene de los A. Barriga-Sosa^b,
Antonio Rodríguez-Canto^b, José L. Arredondo-Figueroa^b

^aLaboratorio de Hidrobiología Experimental, Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Prolongación de Carpio y Plan de Ayala, Santo Tomás, México D.F., C.P. 11340, Mexico

^bPlanta Experimental de Producción Acuicola, Departamento de Hidrobiología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco 186, Colonia Vicentina, Delegación Iztapalapa, México D.F., C.P. 09340, Mexico

The publisher regrets that in the above article the captions to Figs. 2–4 inclusive were printed incor-

rectly. These captions and their corresponding figures are now reproduced correctly as follows.

DOI of original article [10.1016/j.aquaculture.2004.09.020](https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.09.020).

* Corresponding author. Tel.: +52 5729 6300 (62424); fax: +52 5396 3503.

E-mail address: gerardfig@yahoo.com.mx (G. Figueroa-Lucero).

0044-8486/\$ - see front matter © 2004 Elsevier B.V. All rights reserved.

doi:[10.1016/j.aquaculture.2004.12.012](https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.12.012)

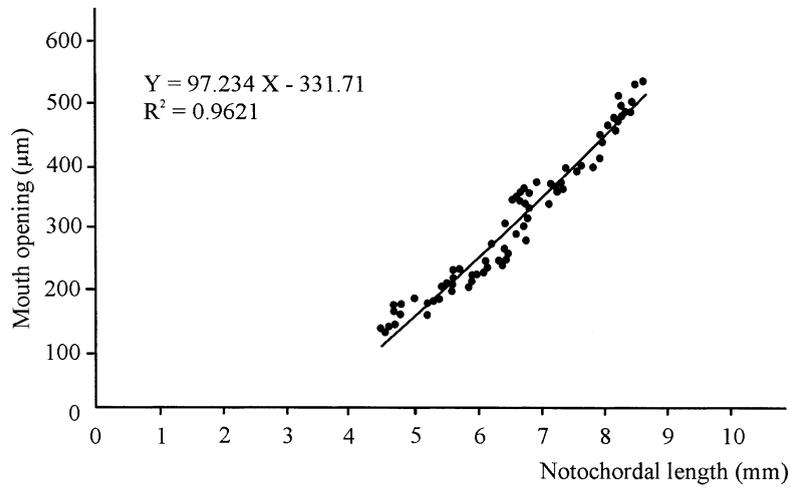


Fig. 2. Mouth opening and notochordal length relationship in *C. humboldtianum* larvae during the 17 days of exogenous feeding.

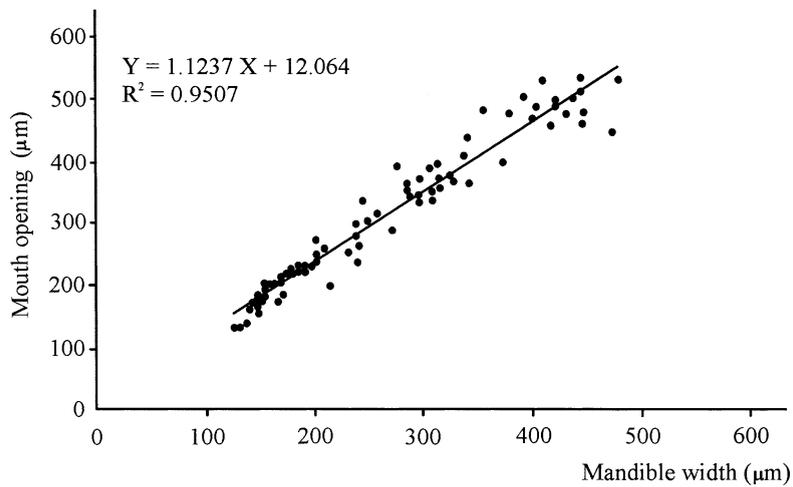


Fig. 3. Mouth opening and mandible length relationship in *C. humboldtianum* larvae during the 17 days of exogenous feeding.

