



**Centro de Investigación y de Estudios
Avanzados del Instituto Politécnico Nacional
Unidad Mérida
Departamento de Recursos del Mar**

**Biología de la reproducción del pargo prieto (*Lutjanus
griseus*), una especie comercial asociada a la pesquería
artesanal de mero en Yucatán**

Tesis que presenta:

Karina del Carmen Macal López

Para obtener el grado de:

Doctora en Ciencias

En la especialidad de:

Ciencias Marinas

Directores de la Tesis:

Dr. Thierry Brulé

Dr. Julián René Torres Villegas

Mérida, Yucatán

Marzo de 2024.

Esta tesis se desarrolló en el Laboratorio de Ictiología del Departamento de Recursos del Mar del Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional, Unidad Mérida, (CINVESTAV-IPN).

Comité Sinodal:

Dr. Thierry Brulé

Dr. Julián René Torres Villegas

Dra. Ma. Eugenia Vega Cendejas

Dra. Silvia Salas Márquez

Dr. Miguel Ángel Olvera Novoa

Dra. Carmen Monroy García (Externo)

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Thierry Brulé por su íntegra asesoría en el desarrollo de la tesis y al Dr. Julián René Torres Villegas por sus valiosas aportaciones a este trabajo de investigación.

A mis sinodales de tesis: Dra. Ma. Eugenia Vega Cendejas, Dra. Silvia Salas Márquez, Dr. Miguel Ángel Olvera Novoa y Dra. Carmen Monroy García, por sus observaciones y sugerencias a mi trabajo de tesis.

A la Ing. Quim. Teresa Colás Marrufo, la Dra. Ximena Renán Galindo, la Dra. Virginia Elena Noh Quiñones y el Ing. Bioq. Andy Manuel Escalante Domínguez, por su apoyo técnico para la obtención de los organismos y el procesamiento de las muestras en el laboratorio de ictiología.

Al Dr. Miguel Ángel Olvera Novoa por las facilidades brindadas para realizar los análisis bromatológicos, y al personal a su cargo, el Ing. Quim. Puerto Castillo Cesar Augusto por su apoyo técnico para el procesamiento de las muestras en el Laboratorio de Nutrición Acuícola.

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCyT), por la beca otorgada para realizar estudios de postgrado. Asimismo al CONAHCyT, por el financiamiento otorgado al proyecto “Perfil biológico de tres especies de peces de importancia comercial asociadas a la pesca artesanal de mero en Yucatán” (No. 254556; Convocatoria CB-2015-01) mediante el cual se realizó este trabajo de tesis.

Agradezco al financiamiento dado por los programas PNPC RM 2018 y FOMIX YUC 2015-2018 y a la autorización para la colecta de ejemplares mediante los permisos de pesca PPF/DGOPA-004/19 y PPF/DGOPA-030/20 de la Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural (SADER)/Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca (CONAPESCA).

De manera especial, agradezco a los pescadores P.H. Ortega-Tun, C.A. Jiménez-Flores, C.C. Uc-Mena y E. García-May por su continua participación en la colecta de ejemplares; y al M. en C. J.E. Mendoza-Martínez por el diseño del mapa de estudio.

Resumen

Lutjanus griseus es uno de los pargos (Lutjanidae) de mayor interés económico en el Atlántico central occidental, Aunque tiene gran importancia ecológica en los ecosistemas tropicales, es una de las especies menos estudiadas en esta región. Este trabajo analiza la biología reproductiva de la población de *L. griseus* de la plataforma continental de la Península de Yucatán, México. Durante un periodo anual, se capturaron 1,236 especímenes mediante un programa de recolección mensual en tres áreas de operación de la flota pesquera artesanal de Yucatán. El sexo y el estado de maduración se identificaron mediante la histología de las gónadas. La talla media de las hembras (33.2 cm LF) y de los machos (33.3 cm LF) fueron similares y la proporción sexual fue equilibrada (F: M= 0.98:1.00; $\chi^2 = 0.16$, df = 1, p = 0.69). La talla de madurez fue de 24.2 cm LF para las hembras (38% de la talla máxima) y de 22.8 cm LF para los machos (36% de la talla máxima). La temporada de reproducción fue de mayo a septiembre. Estos resultados indicaron que la población presenta el patrón de reproducción típico de los pargos distribuidos en plataformas continentales o en zonas de agua somera. Durante el periodo reproductivo el uso de la grasa visceral es esencial en los especímenes de *L. griseus*, como fuente de lípidos, un componente crítico para el gasto energético reproductivo. Este pargo presenta un desarrollo homogéneo de la ovogénesis, una organización ovárica de tipo asincrónico y desova por lote. La escasez de hembras maduras activas en los muestreos impidió definir de manera confiable el patrón de fecundidad y estimar la fecundidad de la especie. Este estudio ofrece información crucial que apoya el desarrollo y la aplicación de medidas de manejo de la población de *L. griseus* del sur del Golfo de México.

Abstract

Lutjanus griseus is among the most economically significant snapper (Lutjanidae) species in the Western Central Atlantic. Although it is of ecological importance in tropical ecosystems, it is one of the least studied species in the region. Data on the reproductive biology of the *L. griseus* population were collected on the continental shelf of the Yucatan Peninsula, Mexico. Over an annual period, 1,236 specimens were captured using a monthly collection program visiting three communities in Yucatan, where the artisanal fishing fleet operates. Individual sex and maturation stages were identified by gonad histology. The median size of the individuals did not differ between females (33.2 cm FL) and males (33.3 cm FL), and the sex ratio was balanced (F: M = 0.98:1.00; $\chi^2 = 0.16$, $df = 1$, $p = 0.69$). The maturity size was 24.2 cm FL for females (38% of maximum size) and 22.8 cm FL for males (36% of maximum size). The reproductive period lasts from May to September. The results indicated that the population exhibits the typical reproductive pattern of snappers distributed on continental shelves or in shallow waters. During the reproductive period, visceral fat utilization is essential in *L. griseus* as a source of lipids, a critical component for reproductive energy expenditure. This snapper presents a homogeneous development of oogenesis, an asynchronous ovarian organization, and spawns in batches. The paucity of mature active females observed in the samples did not allow the definition of the fecundity pattern and estimate of the fecundity of the species with reliability. This study offers crucial information supporting the development and implementing of management tools for the *L. griseus* population in the southern Gulf of Mexico.

Índice

I.	INTRODUCCIÓN	1
II.	ESTADO DEL ARTE SOBRE <i>Lutjanus griseus</i>	4
2.1	Clasificación taxonómica	4
2.2	Nombres comunes	4
2.3	Morfología y coloración	5
2.4	Distribución y hábitat	6
2.4.1	Hábitat preferencial de los juveniles	7
2.4.2	Hábitat preferencial de los adultos	7
2.5	Reproducción.....	7
2.6	Hábitos alimenticios	8
2.7	Parásitos.....	8
2.8	Crecimiento	9
2.9	Acuacultura.....	11
2.10	Pesca comercial y recreativa.....	11
2.11	Conservación y manejo	12
III.	ANTECEDENTES.....	14
IV.	JUSTIFICACIÓN.....	18
V.	HIPOTESIS	20
VI.	OBJETIVOS.....	21
6.1	Objetivo general	21
6.2	Objetivos específicos	21
VII.	METODOLOGÍA	22
7.1	Área de estudio	22
7.1.1	Características generales de la plataforma continental de Yucatán	22
7.1.2	Características generales de la zona costera de Yucatán.....	23
7.2	Estrategia de muestreo.....	23
7.2.1	Elección de las zonas de colecta	23
7.2.2	Características generales de las zonas de colecta.....	24
7.2.3	Captura de los individuos.....	26
7.3	Trabajo de laboratorio	27
7.3.1	Análisis de los individuos	27

7.3.2	Histología de las gónadas	27
7.3.3	Preservación de las gónadas maduras	28
7.3.4	Bioquímica de las gónadas, del hígado y del musculo.....	31
7.4	Trabajo de gabinete	33
7.4.1	Análisis de las capturas	33
7.4.2	Ovogénesis	34
7.4.3	Ciclo sexual	37
7.4.4	Madurez sexual	39
7.4.5	Áreas de desove.....	40
7.4.6	Fecundidad	40
VIII.	RESULTADOS	43
8.1	Análisis de las capturas.....	43
8.1.1	Talla y peso de los organismos	43
8.1.2	Capturas por tipo de arte de pesca.....	47
8.1.3	Proporción sexual	47
8.2	Modalidad y desarrollo de la ovogénesis	50
8.2.1	Modalidad.....	50
8.3	Ciclo sexual	54
8.3.1	Análisis de los índices morfofisiológicos.....	54
8.3.2	Análisis de las fases y sub-fases de reproducción.....	59
8.3.3	Análisis de los índices bioquímicos	62
8.4	Madurez sexual.....	69
8.5	Áreas de desove	70
8.6	Fecundidad.....	70
8.6.1	Patrón de fecundidad	70
8.6.2	Estimación de la fecundidad por lote	72
IX.	DISCUSIÓN.....	73
X.	CONCLUSIÓN	92
XI.	BIBLIOGRAFÍA.....	95

Lista de Figuras

- Figura 1. El pargo prieto *Lutjanus griseus* (Linnaeus, 1758) (Imagen obtenida de Claro y Lindeman, 2004).5
- Figura 2. Rango de distribución geográfica de *Lutjanus griseus* (en color naranja) (Lindeman *et al.* 2016; Versión 2022-2).6
- Figura 3. Sitios de muestreo de *Lutjanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019. Los puntos de color gris representan los sitios de muestreo y los puntos amarillos son sitios donde se capturaron hembras clasificadas en sub-fases de desove activo y de post-desove.24
- Figura 4. Distribución de la frecuencia de talla de las hembras (H) y de los machos (M) de *Lutjanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019.45
- Figura 5. Relaciones peso-longitud de las hembras, de los machos y de los individuos de ambos sexos de *Lutjanus griseus* colectados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero de 2018 y septiembre de 2019. A) regresiones peso-longitud con rectas de mejor ajuste (color naranja): hembras ($R^2=0.988$; $n=610$), machos ($R^2=0.985$; $n=626$) y hembras y machos ($R^2=0.985$; $n=1,236$); B) curvas peso-longitud de mejor ajuste (color naranja) e intervalos de confianza del 95% (color azul).46
- Figura 6. Proporción de los individuos de *Lutjanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, en relación con el arte de pesca utilizado. A) totalidad de los muestreos realizados entre enero 2018 y septiembre 2019; B) muestreos realizados durante la temporada de reproducción de la especie (mayo-septiembre). *Anzuelo: línea/cordel y palangre.48
- Figura 7. Fotomicrografía de cortes histológicos de ovarios de hembras de *Lutjanus griseus* colectadas durante su temporada de reproducción (mayo a septiembre de 2018 y 2019). A) Hembra de 25.8 cm LF en sub-fase de desarrollo temprano colectada en junio de 2018. B) Hembra de 53.2 cm LF en fase de aptitud para el desove colectada en junio de 2019. C) Hembra de 35.6 cm LF en sub-fase de desove activo colectada en agosto de 2019. D) Hembra de 35.6 cm LF en sub-fase de post-desove colectada en julio de 2019. CP: ovocito en crecimiento primario; CA: ovocito cortico alveolar; Vtg1: ovocito en vitelogénesis primaria; Vtg2: ovocito en vitelogénesis secundaria; Vtg3: ovocito en vitelogénesis terciaria; VGM: ovocito en maduración con la vesícula germinal en migración; H: ovocito maduro hidratado; FPO: folículo post-ovulatorio.51
- Figura 8. Variación mensual del índice gonadosomático (IGS; media \pm error estándar) de las hembras y de los machos maduros de *Lutjanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán. Los números indican las cantidades de individuos colectados entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo de un año civil.55
- Figura 9. Variación mensual del valor promedio (\pm error estándar) del índice gonadosomático (IGS%), del índice de grasa visceral (IGV%), del índice hepatosomático (IHS%) y del

factor de condición relativo (Kn%) de las hembras maduras de *Lujanus griseus* capturadas en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán. Los números indican las cantidades de individuos colectados entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo de un año civil. Las áreas de color azul corresponden a los meses del año durante los cuales los valores promedio del IGS son significativamente más elevados.57

Figura 10. Variación mensual del valor promedio (\pm error estándar) del índice gonadosomático (IGS%), del índice de grasa visceral (IGV%), del índice hepatosomático (IHS%) y del factor de condición relativo (Kn%) de los machos maduros de *Lujanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán. Los números indican las cantidades de individuos colectados entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo de un año civil. Las áreas de color azul corresponden a los meses del año durante los cuales los valores promedio del IGS son significativamente más elevados.58

Figura 11. Distribución de las frecuencias de talla de las hembras de *Lutjanus griseus*, clasificadas histológicamente como inmaduras (I) o en regeneración (RGE), capturadas en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019.59

Figura 12. Variación mensual del porcentaje de hembras (A) y machos (B) maduros de *Lutjanus griseus* en diferentes fases o sub-fases de reproducción, capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán. Los números indican las cantidades de individuos colectados entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo un año civil.61

Figura 13. Variación mensual del porcentaje promedio (\pm error estándar; n = 5) del contenido de agua en las gónadas, el hígado y el tejido muscular de las hembras y de los machos maduros de *Lujanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo de un año civil. Las áreas de color azul corresponden a la temporada de reproducción de la especie, considerando el ciclo sexual de las hembras.63

Figura 14. Variación mensual del porcentaje promedio (\pm error estándar; n = 5) del contenido de proteína cruda en las gónadas, el hígado y el tejido muscular de las hembras y de los machos maduros de *Lujanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo un año civil. Las áreas de color azul corresponden a la temporada de reproducción de la especie, considerando el ciclo sexual de las hembras.65

Figura 15. Variación del porcentaje promedio (\pm error estándar; n = 5) del contenido de lípidos crudos en las gónadas, el hígado y el tejido muscular de las hembras y de los machos maduros de *Lujanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo de un año civil. Las áreas de color azul corresponden a la temporada de reproducción de la especie, considerando el ciclo sexual de las hembras.68

Figura 16. Talla de madurez sexual (L_{50}) de las hembras y los machos de *Lutjanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero de 2018 y septiembre de 2019. La proporción de peces sexualmente maduros en cada clase de talla fue calculada mediante una regresión logística binaria. Las líneas verticales indican la longitud a la cual el 50% de los especímenes son maduros. Los números indican la cantidad de individuos analizados por cada clase de talla.69

Figura 17. Distribuciones de las frecuencias de diámetro de los ovocitos en diferentes estadios y sub-estadios de desarrollo, en los ovarios de hembras de *Lutjanus griseus* en diferentes fase y sub-fases de reproducción, capturadas sobre el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero de 2018 y septiembre de 2019. CP= ovocito en crecimiento primario ($\bar{X} \pm EE = 47.03 \pm 0.07 \mu\text{m}$, $n = 46,730$); CA = ovocito cortico alveolar ($\bar{X} \pm EE = 128.27 \pm 0.52 \mu\text{m}$, $n = 3,148$); Vtg1 = ovocito en vitelogénesis primaria ($\bar{X} \pm EE = 190.33 \pm 1.06 \mu\text{m}$, $n = 709$); Vtg2 = ovocito en vitelogénesis secundaria ($\bar{X} \pm EE = 258.32 \pm 1.15 \mu\text{m}$, $n = 631$) y Vtg3 = ovocito en vitelogénesis terciaria ($\bar{X} \pm EE = 298.58 \pm 0.92 \mu\text{m}$, $n = 935$); OM (VGM) = ovocito en maduración con la vesícula germinal en migración ($\bar{X} \pm EE = 274.47 \pm 8.67 \mu\text{m}$, $n = 6$). Unos folículos post-ovulatorios fueron observados en los ovarios de las hembras en post-desove (ver Figura 7D).71

Lista de Tablas

Tabla 1. Nombres comunes de <i>Lutjanus griseus</i> (Allen, 1985; Froese y Pauly, 2022).	4
Tabla 2. Algunos parámetros poblacionales de <i>Lutjanus griseus</i> , obtenidos en diferentes regiones de su distribución geográfica.....	10
Tabla 3. Características microscópicas de los estadios y subestadios de los ovocitos observados durante el desarrollo de la ovogénesis en peces teleósteos (Wallace y Selman, 1981; Lowerre-Barbieri <i>et al.</i> , 2011a, b).....	29
Tabla 4. Criterios histológicos usados para la identificación de las fases reproductivas en peces teleósteos (Brown-Peterson <i>et al.</i> 2011).	30
Tabla 5. Número de organismos, media (\pm error estándar) e intervalo de longitud furcal y de peso total de las hembras y de los machos de <i>Lutjanus griseus</i> colectados entre enero de 2018 y septiembre de 2019 en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán y agrupados por cada mes de un año civil.....	44
Tabla 6. Frecuencia de los individuos maduros de <i>Lutjanus griseus</i> capturados en el Banco de Campeche durante la temporada de reproducción (mayo-septiembre), en relación con el arte de pesca utilizado y con el estado de actividad sexual de los organismos.	49
Tabla 7. Proporción sexual por clases de tallas (longitud furcal, LF) de los individuos de <i>Lutjanus griseus</i> capturados sobre el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019.	49
Tabla 8. Frecuencia de densidad (número por unidad de área) de los estadios y sub-estadios de los ovocitos observados en las zonas anterior (A), media (M) y posterior (P) de los ovarios izquierdo y derecho de las hembras de <i>Lutjanus griseus</i> en diferentes fases y su-fases de reproducción.....	52
Tabla 9. Prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrada (χ^2) para el análisis de las frecuencias de densidad (número por unidad de área) de los estadios y sub-estadios de los ovocitos entre los ovarios izquierdo y derecho, y prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrada (χ^2) y corrección de Bonferroni para las frecuencias de densidad de los estadios y sub-estadios de ovocitos entre cada zona ovárica (anterior, media y posterior) de cada ovario izquierdo y derecho, de las hembras de <i>Lutjanus griseus</i> , en diferentes fases y sub-fases de reproducción.....	53
Tabla 10. Fecundidad por lote (Fpl) y fecundidad relativa por lote (Fplr) y diámetro medio de los ovocitos hidratados de dos hembras de <i>Lutjanus griseus</i> capturadas en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán.	72
Tabla 11. Talla de madurez (longitud furcal; LF), proporción de sexos (número de hembras por cada macho) y temporada de reproducción observadas para diversas poblaciones de <i>Lutjanus griseus</i> del Golfo de México y Mar Caribe.	75
Tabla 12. Fecundidad individual (Fi) y relativa (Fr) de <i>Lutjanus griseus</i> para las poblaciones del Golfo de México y del Mar Caribe.	87

I. INTRODUCCIÓN

A nivel mundial la familia Lutjanidae (pargos) cuenta con 17 géneros y 112 especies, de las cuales 65 pertenecen al género *Lutjanus* (Allen, 1985). Conforme a la sistemática de esta familia, actualmente se reconoce en el Atlántico Occidental 19 especies agrupadas en tres subfamilias: Etelinae, Apsilinae y Lutjaninae y seis géneros (Anderson, 1987). En el Atlántico Central Oeste habitan 12 especies del género *Lutjanus*, en un rango geográfico de distribución que se extiende desde Massachussets en los Estados Unidos de Norte América, hasta el sur de Brasil, incluyendo el Golfo de México, el área de las Bermudas y el Gran Caribe (Thompson y Munro, 1974).

Los pargos son considerados una familia típica de los Perciformes, son de gran abundancia y tienen un amplio rango de distribución en las regiones tropicales y subtropicales. Son particularmente importantes dentro de los recursos pesqueros en estas regiones, debido a su excelente calidad de carne y a su alto valor comercial. Además, su distribución circuntropical coincide estrechamente con la de los arrecifes (Allen, 1985; Claro y Lindeman, 2003; Claro y Lindeman, 2004; Burton *et al.*, 2005). Por lo tanto, los pargos juegan un papel importante en el equilibrio ecológico de los ecosistemas arrecifales, así como con otros hábitats aledaños a la costa; la mayoría de las especies de esta familia usan durante su desarrollo ontogénico praderas marinas, manglares, plataformas insulares y continentales (Claro y Lindeman, 2004; Flaherty *et al.*, 2014).

Al igual que para la mayoría de los peces tropicales, los pargos se caracterizan por presentar capacidades adaptativas particulares a las condiciones del medio en el cual se desarrollan. En particular, las estrategias reproductivas adoptadas por estas especies constituyen unas características biológicas esenciales para asegurar la supervivencia y la competencia de sus individuos en el complejo ambiente de los ecosistemas tropicales (García-Cagide y Claro, 1983; Grimes 1987; Sadovy, 1994; Sadovy, 1996; Murua y Saborido-Rey, 2003). Según el postulado de Grimes (1987), la temporada de reproducción y el tamaño a la madurez de los pargos pueden ser diferentes según el tipo de hábitat en el cual se desarrollan. Así, las especies o poblaciones que habitan en plataformas continentales o aguas con una profundidad menor a los 91 m tienen una época de desove restringida, centrada en el verano y una madurez sexual que se alcanza el 41% (plataformas continentales) o el 43% (aguas poco profundas) de la talla máxima de la especie. Por lo contrario, las especies o poblaciones de regiones insulares o zonas de arrecifes profundos

superior a los 91 m se reproducen durante todo el año con pulsos de desove en primavera y otoño, y experimentan la madurez sexual al 51% (regiones insulares) o al 49% (zonas de arrecifes profundos) del tamaño máximo de la especie. Sin embargo, Grimes (1987) reporta también que, en diferentes regiones del mundo, la madurez sexual y/o la temporada de reproducción de algunas especies y/o poblaciones de pargos no están sistemáticamente condicionadas por el tipo de áreas de distribución.

Muchos peces de arrecife, como los del complejo mero-pargo, son fuertemente explotados en sus áreas de distribución (Ault *et al.*, 2006). Los conocimientos sobre el período y lugar de reproducción, el tipo de desove, la talla y edad de madurez sexual y la fecundidad, entre otros aspectos, son por consecuencia de gran importancia para el manejo de sus pesquerías. En particular, las especies de la familia Lutjanidae, sostienen importantes pesquerías recreativas y comerciales en el Atlántico oeste, incluyendo el Golfo de México. En el sur del Golfo de México, sobre el Banco de Campeche, los pargos son especies asociadas a la pesquería artesanal de mero (Epinephelidae: Epinephelinae). Como muchas otras pesquerías artesanales en el mundo, la del mero en Yucatán se caracteriza por su aspecto multiespecífico. Además de la captura de las especies objetivos de mero (cerca de 18), se explotan también otras especies de interés comercial (alrededor de 16) de las familias: Lutjanidae, Malacanthidae, Carangidae, Haemulidae, Sparidae y Labridae (DOF, 2015), de las cuales, las de mayor valor económico son el grupo de los pargos (Allen, 1985; Claro y Lindeman, 2003; Burton *et al.*, 2005).

La información disponible sobre la biología y ecología de los representantes de esta familia es muy variable según la especie considerada. En general, las especies de mayor importancia pesquera han sido más ampliamente estudiadas que las de menor interés económico. Pero, incluso para los pargos de mayor valor comercial, existen todavía vacíos de informaciones sobre importantes aspectos de su biología, tal como las potenciales variaciones espaciales que ocurren en sus estrategias reproductivas (Claro y Lindeman, 2004).

Lutjanus griseus (Linnaeus, 1758) de nombre común: pargo prieto (FAO, 1998; Allen, 1985) y de nombre local en Yucatán: pargo mulato, es clasificado como una especie de preocupación menor en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (Lindeman *et al.*, 2016). Sin embargo, las poblaciones de esta especie pueden ser particularmente afectadas por una mortalidad por pesca elevada y por el problema del

descarte de individuos de tallas pequeñas considerados como fauna de acompañamiento en las pesquerías de camarón (Claro y Lindeman, 2004).

La importancia pesquera creciente de los pargos en Yucatán es el resultado de las caídas de las capturas del mero americano *Epinephelus morio* (Valenciennes, 1828) y del pargo del Golfo *Lutjanus campechanus* (Poey, 1860), ocurridas en el Banco de Campeche. En la actualidad, ambas caídas han provocadas que *L. griseus* sea uno de los pargos más explotado por parte de la flota mexicana artesanal en esta región (Monroy-García *et al.*, 2019). Una explotación sostenible de este recurso, a través del manejo pesquero de su población silvestre o de la acuicultura de la especie, necesita disponer de información científica fidedigna sobre su estrategia reproductiva, la cual no ha sido estudiada en esta parte del Golfo de México. Debido a que los parámetros reproductivos de los pargos presentan una fuerte plasticidad con relación a su hábitat de distribución (Grimes, 1987), los datos biológicos disponibles en la literatura sobre *L. griseus* no pueden ser considerados como sistemáticamente válidos para la población del Banco de Campeche. Por lo anterior, el presente estudio analiza las principales características reproductivas (distribución por talla y sexo, proporción por sexo, talla de madurez, temporada de reproducción y fecundidad) de la población de *L. griseus* de la región norte de la Península de Yucatán. En particular, un objetivo importante del trabajo ha sido de determinar si esta población presenta el patrón de madurez sexual y de temporada reproductiva característico de las poblaciones distribuidas en plataforma continental según el postulado de Grimes (1987).

II. ESTADO DEL ARTE SOBRE *Lutjanus griseus*

2.1 Clasificación taxonómica

Según Fricke *et al.* (2023) y Froese y Pauly (2022), la clasificación taxonómica actualmente válida para este pargo es:

Reino: Animalia

Filo: Chordata

Clase: Actinopterygii

Orden: Perciformes

Familia: Lutjanidae

Género: *Lutjanus*

Especie: *Lutjanus griseus*

2.2 Nombres comunes

De acuerdo con el Global Information System on Fishes (FishBase, www.fishbase.org), existen 43 nombres comunes en 20 idiomas para *L. griseus* (Froese y Pauly, 2022). En la Tabla 1, se muestran algunos de los nombres comunes más concurrentes utilizados para esta especie.

Tabla 1. Nombres comunes de *Lutjanus griseus* (Allen, 1985; Froese y Pauly, 2022).

Nombre común	País	Idioma
Grey snapper y mangrove snapper	USA, América Latina	Inglés
Pargo mulato, pargo prieto, pargo mangle o manglero	México	Español
Caballerote, pargo prieto	Cuba	Español
Pargo dientón	Venezuela	Español
Vivaneau sarde grise	Francia	Francés

2.3 Morfología y coloración

Cuerpo alargado, poco alto, 2.6 a 3.2 veces de la longitud estándar (LE); ojo moderado, 4.6 veces en la longitud de la cabeza; perfil del cabeza ligeramente cóncavo, hocico largo y puntiagudo. En la mandíbula superior los caninos se encuentran bien desarrollados, mientras que en la inferior son poco notables; la placa de dientes vomerinos tiene forma de ancla o flecha (Figura 1). La aleta dorsal cuenta con 10 espinas y 14 radios blandos (raramente 13). Preopérculo con una muesca pronunciada y hueso interopercular con una protuberancia que encaja en la muesca del preopérculo. La aleta anal redondeada, con tres espinas y ocho radios blandos, ocasionalmente siete. Las aletas pectorales cortas, sin llegar al nivel del ano, con 16 o 17 (raramente 15) radios blandos; la aleta caudal emarginada. Las líneas de escamas en los costados se encuentran paralelas a la línea lateral anteriormente. Las membranas de las aletas dorsal y anal con escamas. El dorso de los individuos es de color grisáceo con tintes rojizos, o verde grisáceo en la región anterior y abdominal; a veces con tonos pardos o pardo-anaranjados sobre las escamas, formando líneas oblicuas poco definidas. La aleta dorsal espinosa frecuentemente con bandas rojas en su borde y su base. Usualmente con bandas oscuras en el rostro a través del ojo, hasta la dorsal (Allen, 1985; Claro y Lindeman, 2004; Froese y Pauly, 2022).

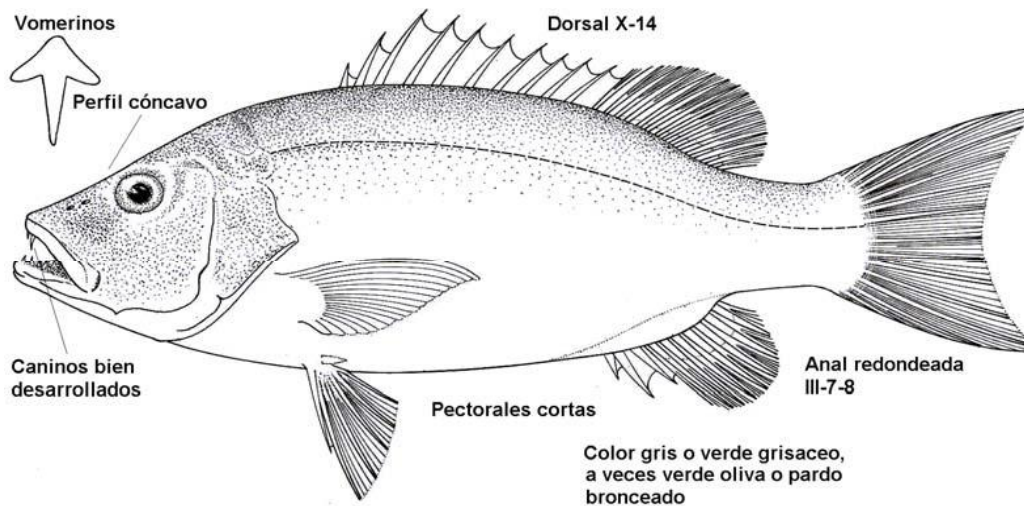


Figura 1. El pargo prieto *Lutjanus griseus* (Linnaeus, 1758) (Imagen obtenida de Claro y Lindeman, 2004).

2.4 Distribución y hábitat

El rango de distribución de *L. griseus* se limita a la parte media del Atlántico occidental, desde el sur de Massachusetts continuando a lo largo de la costa de los Estados Unidos hasta Venezuela, incluyendo las Bermudas, las Bahamas, el Golfo de México y el Mar Caribe (Figura 2). *Lutjanus griseus* es considerada una especie eurihalina y euritópica, es decir, que se le encuentra en casi todos los hábitats marinos y salobres de la zona costera (Rivas, 1970; Starck, 1970). El rango de la profundidad donde se distribuye esta especie se encuentra entre 1 y 180 m. Sin embargo, es más abundante en aguas poco profundas, menores a los 50 m (Claro y Lindeman, 2004; Lindeman *et al.*, 2016; Froese y Pauly, 2022).

Esta especie no presenta una distribución batimétrica relacionada con la talla y el desarrollo ontogénico de los individuos. El uso del hábitat por parte de los individuos depende de la temporada del año, y de la etapa del ciclo de vida en la cual se encuentren (Faunce y Seafy, 2007). En consecuencia, esta especie tolera amplios rangos de temperatura (18 a 33 °C) y salinidad (5 a 45 ppt.) (Bath y Wuenschel, 2006). En los estuarios costeros del noreste del Golfo de México, la distribución de *L. griseus* está relacionada principalmente por la cobertura del fondo, mientras que su abundancia está más vinculada con la estación del año (Claro y Lindeman, 2004).



Figura 2. Rango de distribución geográfica de *Lutjanus griseus* (en color naranja) (Lindeman *et al.* 2016; Versión 2022-2).

2.4.1 Hábitat preferencial de los juveniles

Los juveniles de *L. griseus* (tallas entre 1.4 y 2.6 cm de longitud furcal; LF) se encuentran generalmente entre las raíces de los mangles, en estuarios y sobre fondos fangosos con algas o praderas marinas, principalmente del género *Thalassia sp.* Los juveniles en desarrollo temprano pueden habitar en aguas de baja salinidad y sobrevivir a pulsos de agua dulce. Sin embargo, pueden pasar todo su ciclo de vida en salinidades altas. Algunos estudios indican que los manglares y los pastos marinos son los principales hábitats que funcionan como guarderías de las crías de esta especie (Starck, 1970; Guerra-Campos y Bashirullah, 1975; Claro y Lindeman, 2004; Faunce y Seafy, 2007).

2.4.2 Hábitat preferencial de los adultos

El hábitat de los adultos es altamente variable e incluye sustratos irregulares de las regiones exteriores e interior de las plataformas continentales, tales como los canales profundos, los arrecifes coralinos, las rocas, las raíces de los mangles y hasta los alrededores de los naufragios. Son menos frecuentes en áreas insulares oceánicas. Se ha observado que los adultos habitan principalmente los fondos rocosos o coralinos a profundidades de 3 a 7 m (Guerra-Campos y Bashirullah, 1975; Claro y Lindeman, 2004; Faunce y Seafy, 2007). Aunado a esto, Starck (1970) observó que los machos adultos prefieren las zonas de arrecifes alejadas de la costa, mientras que las hembras penetran en aguas interiores y migran hacia los arrecifes durante el período de reproducción.

A pesar de su plasticidad en relación con el uso del hábitat, los adultos se capturan comúnmente en aguas con un rango de 24 a 28°C de temperatura y de 25 a 36 ppt de salinidad (Starck, 1970; Claro y Lindeman, 2004). En aguas del noreste del Golfo de México las capturas de los adultos se realizan hasta 20 millas mar afuera, a unos 20 m de profundidad (Claro y Lindeman, 2004).

2.5 Reproducción

De acuerdo con diversos estudios se sabe que *Lutjanus griseus* es una especie iterópara (*i.e.* los individuos se reproducen varias veces en su vida) y gonocórica (*i.e.* los individuos son machos o hembras toda su vida); sin dimorfismo sexual; con fertilización externa y sin cuidado

parental de las crías Allen (1985). Los estudios realizados en Florida (Grimes, 1987) y en Cuba (Claro y Lindeman, 2004), indican que el desove de este pargo ocurre esencialmente en verano (entre mayo y septiembre), durante un periodo muy cercano a la fase de luna nueva. La formación de agrupaciones de desove por parte de *L. griseus* no ha sido todavía confirmada (Domeier y Colin, 1997; Domeier *et al.*, 1996; Claro y Lindeman, 2003). Conforme a lo mencionado por Claro y Lindeman (2004) la eclosión de las larvas en aguas exteriores ocurre entre 17 y 20 horas después de la fecundación, a una temperatura entre 27 y 30°C. Bajo condiciones de laboratorio se observó que el tamaño de las larvas al nacer es de 2.3 mm. El asentamiento de las post-larvas ocurre durante el verano, en las praderas marinas, bahías y estuarios, entre 30 y 40 días después de la eclosión cuando alcanzan entre 1.5 a 2.6 cm de longitud furcal (Starck, 1970; Tzeng *et al.*, 2003;). Según Allen (1985) los individuos alcanzan su madurez a partir de los 2 años de vida.

2.6 Hábitos alimenticios

Lutjanus griseus es una especie carnívora altamente oportunista, con hábitos alimenticios que difieren entre los juveniles y los adultos, los primeros se alimentan durante el día, mientras que los segundos durante la noche (Claro y Lindeman, 2004).

Las postlarvas y los juveniles (10-20 mm de longitud estándar) de *L. griseus* se alimentan fundamentalmente de crustáceos, como anfípodos y camarones carídeos (85% de su dieta) y, en menor cantidad, de copépodos, isópodos y postlarvas de peces (Starck, 1970; Claro y Lindeman, 2004). Durante toda la etapa juvenil los individuos consumen principalmente crustáceos (>55%) y peces (35%) (Arceo-Carranza y Chiappa-Carrara, 2015). En relación con el desarrollo ontogénico de la especie, la composición de su dieta va modificándose, puesto que, en la etapa adulta, básicamente se conforma de peces (hasta un 90% de su dieta) de las familias Cyprinodontidae, Batrachoididae, Sparidae, Clupeidae, Ophichthidae, Gobiidae y Scaridae, según el tipo de hábitat que ocupen los individuos (Starck, 1970; Thompson y Munro, 1974; Claro y Lindeman, 2004).

2.7 Parásitos

Schroeder (1970) identificó nueve especies de trematodos presentes en el intestino y los sacos pilóricos de especímenes de *L. griseus* capturados en los Cayos de Florida, y concluyó que el

hábitat ocupado por los individuos representa el factor de mayor importancia en determinar el/los tipos(s) de trematodos que les infestan (Thompson y Munro, 1974). En Yucatán, en la laguna costera de Celestún y en la zona marina frente a las localidades de Chelem y Progreso, se han identificado hasta 20 especies de helmintos en especímenes de esta especie (Argáez-García *et al.*, 2010).

2.8 Crecimiento

Los estudios de edad y crecimiento realizados por Barrera-Lara (2013), a partir del análisis de los otolitos, indican que la especie presenta un crecimiento lento y una talla mínima de madurez alrededor de los 22 y 25 cm de longitud total (LT). La edad máxima y la talla de madurez sexual, así como el crecimiento de los individuos cambian en una misma región, lo cual se ha atribuido a las diferencias del esfuerzo pesquero ejercido en las diferentes áreas o zonas de pesca (Tabla 2). Por ejemplo, en Florida, debido a la sobrepesca se ha sugerido que la talla mínima de captura debería de ser por arriba de los 35 cm de LT (Faunce *et al.*, 2002). Por otra parte, la poca movilidad de los individuos y a las cortas migraciones que realizan durante el periodo de reproducción, se considera que *L. griseus* es una especie vulnerable a la pesca (Rutherford *et al.*, 1989; Burton, 2001).

Los resultados de los modelos de crecimiento de *L. griseus*, obtenidos en diferentes regiones de su distribución, presentan notables diferencias (Tabla 2), al igual que los parámetros de mortalidad que pueden variar dentro de una misma región de distribución, como sucede en Florida (Tabla 2). Los valores de la tasa de mortalidad natural son en general bajos, debido a los pocos depredadores que amenazan a la especie y a que las temperaturas de las aguas tropicales no representan un factor que perjudique a la especie (Barrera-Lara, 2013).

Tabla 2. Algunos parámetros poblacionales de *Lutjanus griseus*, obtenidos en diferentes regiones de su distribución geográfica.

Referencia	Rango de talla (cm)	Edad máxima (años)	Modelo de crecimiento de von Bertalanffy (cm)	M	F	Z
Florida						
Croker 1962	8.8-47.0 LF	7	-	-	-	-
Burton, 2001	18.1-76.0 LT ^a	21 ^a	$L_{\infty}=71.60$; $K=0.17^a$	0.43 ^a	0.16 ^a	0.34 ^a
	16.7-50.4 LT ^b	24 ^b	$L_{\infty}= 62.50$; $K=0.13^b$	0.29-0.38 ^b	0.66 ^b	0.95 ^b
Allman y Goetz, 2009	25.4-72.4 LT	26 ^c	$L_{\infty}= 50.90$; $K= 0.31^c$	0.17-	0.05	0.14-0.55 ^c
		22 ^d	$L_{\infty}= 59.00$; $K= 0.08^d$	0.36		0.08-0.14 ^d
Estados Unidos						
Fischer <i>et al.</i> , 2005.	22.2-75.6 LT	28	$L_{\infty}= 65.54$; $K= 0.08$	0.15-0.50	-	0.17
México						
Barrera-Lara, 2013.	15-134 LT	10	$L_{\infty}=182.46$; $K= 0.05$	0.34	0.52	-
Guatemala						
Andrade y Santos 2019	19-55 LT	10	$L_{\infty}=35.00$; $K= 0.56$	0.60	0.1	0.70

LF= longitud furcal; LT= longitud total; L_{∞} = largo asintótico; K= coeficiente de crecimiento; M= mortalidad natural; F= mortalidad por pesca; Z= mortalidad total; ^a= Norte; ^b= Sur; ^c= Pesca recreativa; ^d= Pesca comercial.

2.9 Acuicultura

A pesar de ser una especie carnívora, *L. griseus* ha tenido un buen desempeño en cuanto a ganancia en peso y longitud durante su cultivo. Al igual que otros pargos, se considera que *L. griseus* presenta potencial para el cultivo comercial. Durante los experimentos realizados, los individuos han mostrado una gran resistencia a las condiciones de cultivo en cautiverio y a la manipulación (González *et al.*, 1979; Rosas *et al.*, 1996, 1998a, 1998b; Riley *et al.*, 2008).

Se ha inducido el desove de esta especie mediante la inyección de hormona gonadotropina coriónica humana (GCH) utilizando niveles de 1.0 a 6.3 UI/h, obteniendo una fecundidad relativa entre 937 y 2,198 ovocitos/g, y entre 36 y 91% de ovocitos fértiles. La tasa de eclosión obtenida fue del 68%, produciendo 80, 846 larvas, con el 86% de supervivencia (Rosas *et al.*, 1998a).

En otro trabajo, la dosis de GCH usada fue de 0.5 a 1.5 UI/h obteniendo un tiempo de respuesta de 28 a 36 minutos para el desove después de la inyección. El número de ovocitos producidos fue de 58, 000 a 175,000, con una tasa de fertilización de 45 a 87% y de 59 a 90% eclosión (Rosas *et al.*, 1996).

También se ha comparado el efecto de la GCH con el de la hormona LH-RH en dosis de 30 ng/kg por pez para las hembras y 15 ng/kg por pez para los machos. Con la hormona LH-RH se observó, después de 38-46 h de la aplicación del tratamiento, con tasas de fertilización entre 96 y 98% y entre 78 y 90% de eclosión. A diferencia del tratamiento con la GCH con el cual las larvas murieron a los 25 días después de la eclosión, las larvas obtenidas a través del tratamiento con LH-RH y alimentadas con zooplancton salvaje alcanzaron la etapa juvenil (Rosas *et al.*, 1998a).

2.10 Pesca comercial y recreativa

Aunque *L. griseus* tiene un amplio rango de distribución, se han identificado algunas principales regiones de pesca al sur de Florida, en la plataforma cubana, en la Laguna Madre de Tamaulipas (México) y en la plataforma de Venezuela. En estas regiones de distribución la especie se captura a través del uso de una gran diversidad de artes de pesca: chinchorros playeros y de arrastre, red agallera o de enmalle, cordel-anzuelo y nasas; empleados según la zona de pesca, aunque generalmente son utilizados en aguas someras, donde la profundidad es inferior a

los 30 m. Además, el mayor esfuerzo pesquero se ha reportado durante el periodo de reproducción de la especie (Claro y Lindeman, 2004).

En Yucatán la captura de las especies del género *Lutjanus* se reportan como “guachinango” (i.e. *Lutjanus campechanus*; Poey, 1860) o como “rubia y canané” (i.e. *L. griseus* y otros pargos) (Ramos-Miranda *et al.*, 2021; DOF, 2022), por lo que no se cuenta con el volumen de las capturas específicas de *L. griseus*. Las capturas de los pargos se registran en ocho puertos pesqueros, a lo largo de la costa norte de Yucatán. En el 2004 el puerto de Progreso fue donde se obtuvo una mayor captura de pargos (120 toneladas peso vivo). El volumen de captura en los meses de abril y mayo representaron aproximadamente el 30% de la captura anual (Mexicano-Cíntora *et al.*, 2007). Entre 2011 y 2020, las capturas anuales en peso vivo de “rubia y canané” en Yucatán aumentaron de 1,538 a 3,234 toneladas. En relación con la participación de las principales especies en la producción de la entidad, los pargos categorizados como “rubia y canané” (9%) alcanzan el tercer lugar, después del pulpo (38%) y del mero (16%) (DOF, 2022).

2.11 Conservación y manejo

En los Estados Unidos, en el Parque Nacional Everglades de Florida, la mayor parte de la producción total anual de 1973 a 1985 fue capturada por la pesca deportiva (99%) y el 1% restante registrada por pescadores comerciales con línea y anzuelo, y pescadores de red. En 1980 debido a la caída de las capturas y de los rendimientos de *L. griseus* y otras especies importantes en esta región, se estableció un límite de captura para la pesca deportiva de *L. griseus*, de 10 especímenes por viaje y por persona, y no más de 20 peces en total de especies combinadas por persona y día. Actualmente el límite de captura por día es de cinco *L. griseus* por persona y no más de 10 pargos en total. En 1985 la pesca comercial de cualquier tipo fue eliminada del Parque Nacional Everglades (Rutherford *et al.*, 1989). La talla mínima es de 25.4 cm de LT (\approx 250 g) (Claro y Lindeman, 2004).

En Cuba se ha establecido una veda para *L. griseus* y otras especies de pargos durante el mes de julio, aunque no es una regulación permanente porque se permite su pesca fuera de los meses de reproducción de la especie. Desde 1982 se estableció un peso mínimo de captura de 170 g (\approx 22.0 cm de LF) (Claro y Lindeman, 2004). Además de esta reglamentación, se sugiere fuertemente prohibir el uso de chinchorros y redes de sitio (tranques o corrales; Claro *et al.*, 1994, 2001) para la pesca de esta especie. Asimismo, recomienda prohibir su captura durante los meses

de desove pico (julio y agosto) y/o establecer reservas marinas, considerando, entre otros aspectos, tomar en cuenta el conocimiento disponible sobre las rutas de migración y los sitios de agrupación de desove. Además, en Cuba se propone aplicar una talla mínima de captura para la pesca comercial de al menos 25.0 cm LF (Claro y Lindeman, 2004).

En México, no existen medidas de regulación específica para la especie *L. griseus*. En Yucatán, este pargo es considerado como una especie asociada a la captura de las especies objetivo de mero: el mero americano *E. morio* y la cuna bonací *Mycteroperca bonaci* (DOF, 2022). La pesquería de meros cuenta desde el 2007 con una Norma Oficial Mexicana NOM-065-PESC-2007 (DOF, 2009), a partir de la cual se establece la regulación para el mejor aprovechamiento de los recursos pesqueros de las especies de meros y especies asociadas como son el tipo y las características técnicas de las embarcaciones y de los artes de pesca autorizados y en el caso del mero americano la talla mínima de captura.

III. ANTECEDENTES

A la fecha, la biología reproductiva de *L. griseus* ha sido estudiada en diversas regiones de su área de distribución como en Florida (Starck, 1970; Croker, 1962; Domeier *et al.*, 1996; Allman y Grimes, 2002; Allman y Goetz, 2009; SEDAR, 2018), Cuba (Báez *et al.*, 1982; Claro, 1983; García-Cagide y Claro, 1983), Guatemala (Andrade y Santos, 2019) y en Venezuela (Guerra-Campos y Bashirullah, 1975; Rosas *et al.*, 1996).

Uno de los puntos que abordan estos estudios previos corresponde al análisis de la proporción sexual, puesto que en los teleósteos puede variar durante las distintas etapas de desarrollo ontogénico (Vazzoler, 1996). Incluso se ha observado que el equilibrio por sexos puede presentar variaciones interanuales en ambientes inestables (Granado-Lorencio, 1996). La relación entre sexos que se ha reportado para *L. griseus* está, en general, ligeramente sesgada en favor de las hembras (Croker, 1962; Guerra-Campos y Bashirullah, 1975; Báez *et al.*, 1982; Claro, 1983; Domeier *et al.*, 1996).

La temporada y los picos de desove de este pargo pueden ocurrir entre mayo y septiembre según la región de distribución (Grimes, 1987; Claro y Lindeman, 2004). Domeier *et al.* (1996) y Tzeng *et al.* (2003) observaron que el desove de este pargo podría ser sincronizado, entre junio y agosto, con las fases de luna nueva o llena. Contrariamente a lo sugerido, Grimes (1987) señala que la temporada de reproducción de la población de Cuba no estaba condicionada por el carácter insular de esta región al presentar una época de desove restringida propia de una población distribuida en plataforma continental.

La información disponible sobre la formación de agrupaciones de desove por *L. griseus* es contradictoria. Si bien Claro y Lindeman (2004) consideran que esta especie se agrega con fines de reproducción en Cuba, estos mismos autores en un trabajo anterior realizado en la misma región (Claro y Lindeman, 2003), así como Domeier *et al.* (1996) y Domeier y Colin (1997) para la población de Florida, concluyeron que esta especie no parece formar tales agrupaciones, si no únicamente una migración de reproducción desde zonas de agua somera hasta zonas de agua más profunda.

En otro contexto, los cambios ocurridos en los procesos metabólicos relacionados con el ciclo reproductivo de los peces pueden provocar variaciones en el peso de ciertos órganos y tejidos como las gónadas, el hígado, el mesenterio y los músculos, que permiten establecer diversos

índices morfofisiológicos, que muestran una buena información sobre la actividad funcional del organismo, como por ejemplo el índice gonadosomático (Bustamante *et al.*, 1994). Además, el estudio de la dinámica estacional de los índices bioquímicos (e.g. contenido de lípidos y proteínas en órganos y tejidos) permite también analizar los ritmos fisiológicos de los peces como los relacionados con su ciclo reproductivo, el cual es el proceso biológico que mayor influencia ejerce sobre el estado fisiológico de los peces adultos (Bustamante *et al.*, 1994). Por ejemplo, en algunas especies de pargos, se ha observado que los cambios bioquímicos en proteínas, lípidos y agua de diversos tejidos y órganos hacen variar el peso del hígado, de las gónadas, del tejido adiposo del mesenterio y de la masa muscular del pez. También, se ha observado que durante el invierno ocurre un incremento en el contenido de grasa en órganos y tejidos del cuerpo, que se prolonga hasta marzo-mayo, que es cuando en algunas especies comienza o se intensifica su periodo reproductivo (Bustamante *et al.*, 1994). En particular, Claro (1985) observó que en *L. griseus* al inicio de la maduración, se consume parte de la grasa acumulada en los músculos y en el hígado, y posteriormente la parte contenida en la cavidad del cuerpo, mientras que durante el invierno se elevan los valores del factor de condición, la adiposidad en órganos y tejidos, así como el contenido de proteína en el musculo.

Por otra parte, las hembras de *L. griseus* presentan la tendencia a madurar a un tamaño más grande que los machos. Por ejemplo, Claro (1983) menciona que en Cuba las tallas mínimas de ejemplares maduros se han observado desde los 18 cm de LF para los machos y 21 cm de LF para las hembras.

Otro aspecto bastante importante sobre la reproducción de *L. griseus* que no ha sido abordado en los trabajos publicados hasta la fecha (Croker, 1962; Starck, 1970; Báez *et al.*, 1982; Claro, 1983; García-Cagide y Claro, 1983; Domeier *et al.*, 1996; Rosas *et al.*, 1996; Allman y Grimes, 2002; Allman y Goetz, 2009; SEDAR, 2018; Andrade y Santos, 2019), es el desarrollo de la ovogénesis. La ovogénesis en los teleósteos no se desarrolla siempre de manera homogénea en los dos ovarios y entre diferentes regiones de un mismo ovario. Por ejemplo, las hembras de otras especies como el lenguado común *Solea solea* (Linnaeus, 1758), la limanda japonesa *Limanda aspera* (Pallas, 1814), la solla europea o platija *Pleuronectes platessa* (Linnaeus, 1758) y el sábal rayado *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1837), presentan un desarrollo y una distribución heterogéneo de los ovocitos en sus ovarios durante su temporada de reproducción (Witthames y Greer Walker, 1995; Nichol y Acuna, 2001; Kennedy *et al.*, 2007; Hainfellner *et al.*, 2011). Por

lo tanto, es recomendable determinar el grado de homogeneidad en el desarrollo de la ovogénesis, previamente al estudio del ciclo sexual y de la fecundidad de la especie, con el fin de eliminar cualquier sesgo en la interpretación de los datos obtenidos a partir de la zona ovárica seleccionada para el estudio histológico y el conteo de ovocitos (Murua *et al.*, 2003). Asimismo, determinar la modalidad de ovogénesis que corresponde a la especie estudiada es fundamental para definir su patrón de fecundidad. Si el número de ovocitos destinados a la puesta es definido antes del inicio de la época de desove, la fecundidad es determinada. Al contrario, si el número de ovocitos destinados a la puesta no es definido antes del inicio de la época de desove (i.e. las hembras son capaces de generar más de estos ovocitos durante toda su época de desove), la fecundidad es indeterminada.

En los peces teleósteos, la ovogénesis puede ser sincrónica, sincrónica por grupo o asincrónica. Las especies que exhiben una ovogénesis sincrónica o sincrónica por grupo presentan siempre una fecundidad determinada, mientras que las que exhiben una ovogénesis asincrónica pueden presentar una fecundidad determinada o indeterminada (Wallace y Selman, 1981; West 1990; Tyler y Sumpter, 1996, Pankhurst, 1998; Murua y Saborido-Rey, 2003; Murua *et al.*, 2003). Cuando la fecundidad es determinada, una clara discontinuidad o “hiato” aparece entre la distribución de frecuencia de los diámetros de los ovocitos en crecimiento primario (CP) y la de los diámetros de los ovocitos en crecimiento secundario (CS), cuando estos se encuentran en estadios de desarrollo avanzados (i.e vitelogénesis [Vtg] y maduración [M]). Cuando la fecundidad es indeterminada, no se observa este “hiato” entre estas distribuciones de frecuencias de los diámetros de los ovocitos (Wallace y Selman, 1981; Hunter *et al.* 1992; Greer Walker *et al.* 1994; Murua y Saborido-Rey, 2003; Murua *et al.*, 2003). Además, según West (1990), Hunter *et al.* (1992) y Greer-Walker *et al.* (1994): “*los peces con fecundidad indeterminada presentan una prevalencia generalizada de atresias y de reabsorción de ovocitos maduros al final de la temporada de desove, mientras que, para los peces con fecundidad determinada, la atresia es raramente generalizada al final de la temporada de desove y, si está presente, está distribuida de manera dispersa a lo largo de toda la época de reproducción* (Hunter *et al.*, 1992).” Hasta la fecha, ningún trabajo que incorpore datos de fecundidad para *L. griseus* ha presentado un estudio que confirme el patrón de fecundidad de esta especie (Starck, 1970; Guerrero-Campos y Bashirullah, 1975; González *et al.*, 1979).

Dependiendo de la modalidad de ovogénesis presente, el desove en las hembras puede ser total o por lote (Wallace y Selman, 1981; Murua y Saborido-Rey, 2003). Así pues, determinar el tipo de desove que corresponde a la especie estudiada es también primordial para precisar el tipo de fecundidad que se podrá estimar (fecundidad anual o fecundidad por lote) y, por consecuencia, para definir el protocolo de estudio adecuado que se deberá de seguir para realizar el conteo de los ovocitos (Murua *et al.*, 2003).

Para Claro (1983) y Claro y Lindeman (2004) *L. griseus* presenta una ovogénesis sincrónica con un desove porcional (por lotes). Según estos autores, sería durante la fase final de la maduración de los ovocitos que ocurriera un asincronismo en su desarrollo, el cual determinaría que la liberación de los gametos se produzca de manera intermitente, por intervalos cortos, a través de la liberación de un número limitado de lotes (i.e. cuatro a cinco lotes de ovocitos). Por lo tanto, Claro y Lindeman (2004) concluyen que, debido al desarrollo sincrónico de los ovocitos hasta la fase final de maduración, el conteo de todos los ovocitos vitelógenos presentes en los ovarios antes del inicio de los desoves puede brindar una estimación aceptable de la fecundidad anual. Sin embargo, a partir del estudio de la población de Florida, Domeier *et al.* (1996) observaron que, si este pargo presenta efectivamente un desove por lote, su ovogénesis es más bien de tipo asincrónico. Sobre la base de esta última información, es probable que el protocolo a aplicar para el conteo de ovocitos y el tipo de fecundidad a estimar sea diferente para el estudio de la fecundidad de esta especie.

IV. JUSTIFICACIÓN

Las especies de la familia Lutjanidae, constituyen una parte importante de los recursos pesqueros presentes en las regiones tropicales y subtropicales (Allen, 1985; Claro y Lindeman, 2003; Burton *et al.*, 2005). Además, los pargos juegan un papel ecológico importante como carnívoros de alto nivel en la cadena alimenticia de los ecosistemas de arrecifes de coral. La mayoría de estas especies forman agrupaciones de desove en tiempos y lugares predecibles, por lo cual pueden ser muy vulnerables a la pesca. Como consecuencia de una reducción importante de la biomasa de estas especies provocada por una fuerte mortalidad por pesca, grandes cambios en la red trófica del ecosistema pueden ocurrir, los cuales conducirían a un desequilibrio ecológico y a un fuerte impacto en la biodiversidad (PRS, 2002).

El incremento de su demanda en los mercados nacionales y extranjeros, y su alto valor económico, también han ocasionado una fuerte disminución de las poblaciones de este pargo en ciertas regiones de su área de distribución. Los pargos son peces longevos que presentan un crecimiento lento y bajas tasas de mortalidad natural y que alcanzan tallas asintóticas elevadas (Coleman *et al.*, 1999). Estas características de crecimiento y mortalidad cercanas a las de una estrategia demográfica de tipo K, permiten deducir que los pargos presentan un fuerte riesgo potencial de alcanzar el nivel de sobreexplotación, como ya ha sucedido en Florida, Venezuela y Cuba (Rutherford *et al.*, 1989; Burton, 2001; Faunce *et al.*, 2002).

En Yucatán, el incremento reciente de los desembarques de pargos, incluyendo a *L. griseus*, debido a la caída de las capturas de mero como principal recurso de peces de escamas para esta entidad, puede generar a futuro más problemas a futuro para la sustentabilidad de esta actividad productiva. La captura de pargos en Yucatán está parcialmente regulada a través de la NOM-065-SAG/PESC-2014, en la cual son consideradas como especies asociadas a la captura de mero (DOF, 2015). Sin embargo, no se aplica regulaciones pesqueras específicas para los pargos de esta región como son, por ejemplo, talla mínima de captura, veda o cuota de captura. En el caso de que estas especies asociadas se convirtieran en especies objetivos, sería necesario definir e implementar las medidas de gestión pesqueras pertinentes para regular la captura de cada una de ellas. Con esta finalidad sería entonces indispensable disponer de los conocimientos científicos fidedignos sobre la biología básica de estos pargos. Hasta hace pocos años, la biología de las especies de pargos no era bien conocida para las poblaciones del Banco de Campeche.

Recientemente, estudios sobre la reproducción y la alimentación de *L. campechanus*, de la rabilrubia (canané) *Ocyurus chrysurus* (Bloch, 1790) y del pargo bíaiba (rubia) *Lutjanus synagris* (Linnaeus, 1758), fueron realizados para las poblaciones de esta región del Golfo de México o Banco de Campeche (Pérez-Díaz *et al.*, 2007; Brulé *et al.*, 2010; Rincón-Sandoval *et al.*, 2010; Trejo-Martínez *et al.*, 2011, 2021; González-González, 2013). Sin embargo, nueve especies más de pargos están presentes en las aguas del Banco de Campeche. El perfil biológico de estas especies, que incluyen a *L. griseus*, no ha sido caracterizado a pesar de la importancia comercial que representa y del nivel de explotación pesquera creciente que presentan estas poblaciones en la actualidad. Además, diversos aspectos de la biología de la reproducción de esta especie no han sido todavía bien caracterizados en la zona (e.g. grado de homogeneidad en el desarrollo de la ovogénesis; modalidad de ovogénesis, patrón de fecundidad, o formación de agrupaciones de desove).

La información científica generada en el presente estudio permitirá establecer medidas de manejo pesquero para esta especie de mayor importancia comercial en Yucatán. Por ejemplo, estas medidas que podrían estar dirigidas a mitigar la sobrepesca de los adultos en época de reproducción (e.g. vedas) y de los juveniles hasta que alcancen su talla/edad de madurez sexual (e.g. talla mínima de captura). Además, la información sobre proporción sexual, talla de madurez sexual y fecundidad, podrán ser utilizados como parámetros de entrada en los modelos pesqueros que permiten evaluar la condición del stock de peces y establecer su nivel de aprovechamiento sostenible. Finalmente, estos conocimientos obtenidos sobre la reproducción podrán favorecer el desarrollo de la acuicultura de esta especie, cuyo potencial para su cultivo ha sido reconocido (González *et al.*, 1979; Rosas *et al.*, 1996, 1998a, 1998b; Watanabe *et al.*, 2001; Riley *et al.*, 2008).

V. HIPOTESIS

Los pargos presentan variaciones en ciertos parámetros reproductivos relacionados con la distribución geográfica de sus poblaciones. De acuerdo con Grimes (1987) las diferencias observadas en la temporada de reproducción y/o en la talla de madurez de estas especies son generalmente condicionadas por el tipo ecosistemas que habitan, ya sean insulares o continentales. Por lo tanto, se espera que la población de *L. griseus* del Banco de Campeche presente parámetros reproductivos característicos de las especies asociadas a plataformas continentales, presentando un periodo de desove restringido al verano y una talla de madurez sexual correspondiente al 43% de la talla máxima registrada.

VI. OBJETIVOS

6.1 Objetivo general

Caracterizar la estrategia reproductiva de la población de *Lutjanus griseus* en la zona de operación de la flota artesanal del estado de Yucatán.

6.2 Objetivos específicos

1. Analizar la estructura poblacional por talla y sexo de la especie.
2. Calcular la proporción sexual global y por talla de la especie.
3. Caracterizar el periodo reproductivo de la especie.
4. Analizar la variación temporal de índices bioquímicos y su relación con la reproducción de la especie.
5. Calcular la talla de madurez de la especie.
6. Localizar las áreas de desove de la especie.
7. Caracterizar las modalidades de ovogénesis y de desove de la especie.
8. Estimar la fecundidad de la especie.

VII.METODOLOGÍA

7.1 Área de estudio

7.1.1 Características generales de la plataforma continental de Yucatán

En el sur del Golfo de México, se encuentra una de las plataformas carbonatadas más extensa de esta región que corresponde al Banco de Campeche, el cual está ubicado al norte de la Península de Yucatán. La dinámica de la circulación de las masas de agua en el Banco de Campeche se ve afectada principalmente por la “Corriente de Lazo”, que es una rama del sistema de corrientes del límite occidental del Océano Atlántico Norte que entra en el Golfo de México a través del Estrecho de Yucatán, hace un giro anticiclónico y sale por el Estrecho de Florida (Morey *et al.* 2020). Mientras tanto, la circulación de las aguas superficiales es afectada por la presencia de masas de aire polar y rachas violentas de origen boreal conocida en la región como “Nortes” y por los vientos alisios que soplan en latitudes tropicales del noreste al suroeste en el hemisferio norte. Durante el verano, la temperatura superficial del agua de la plataforma de Yucatán alcanza los 29.7°C disminuyendo a los 27°C durante el invierno, con valores de salinidad que oscilan entre 36 y 36.7 ppt (Ocampo y Soto, 2014).

Además, en la zona noreste del Banco de Campeche, ocurre en primavera y verano la mayor actividad de una surgencia temporal de agua fría profunda (22.5°C) rica en nutrientes, que proviene del Mar Caribe (Merino, 1997). Esta surgencia es generada por la interacción de la Corriente de Yucatán con el talud y la topografía de la plataforma continental, provocando que las masas de agua se desplacen a lo largo del talud continental del banco con dirección al suroeste, siguiendo el contorno de la Península de Yucatán hasta las costas de Tabasco, debido al efecto de los vientos alisios (Zavala *et al.*, 2006). Estas masas de agua no se ven afectadas por la descarga de ríos, pero si ocurren descargas submarinas puntuales de aguas continentales que ocurren a lo largo de la costa de Yucatán (Aranda-Cirerol *et al.*, 2006). Las corrientes estacionales no cambian de dirección, pero se ven fuertemente afectadas por los Nortes, durante el otoño e invierno; por vientos del sur y sureste durante el verano y por ciclones ocasionales que se forman durante el verano y el inicio del otoño (Kornicker y Boyd, 1962; Logan, 1969).

Los fondos están esencialmente compuestos de sustratos arenosos, coralinos y de roca caliza y en un menor grado de fango (García y Gómez, 1974). Las estimaciones de las biomásas de macrobentos presentes permiten considerar al Banco de Campeche como una región con gran

abundancia de zoobentos susceptible de constituir la base del régimen alimenticio de diversas especies de peces demersales como los pargos (Spichak y Formoso, 1974).

7.1.2 Características generales de la zona costera de Yucatán

A lo largo de la costa de Yucatán, las descargas de aguas continentales solo son de origen subterráneo. La zona costera está constituida en su mayoría de planicies de playas bajas acumulativas. Las playas de arena pueden disminuir o crecer en anchura debido a la acción del viento. Además, se observan marismas, esteros, lagunas, parches de blanquizales, manglares y arrecifes de coral. Cinco lagunas costeras están presentes, de las cuales destacan Celestún y Río Lagartos, así como tres esteros más, siendo el más importante Yucaltepén (Herrera-Silveira y Comín, 2000; Troccoli *et al.*, 2004; Aranda-Cirerol *et al.*, 2006; de la Lanza *et al.*, 2013; Herrera-Silveira y Morales-Ojeda, 2014).

En Yucatán la línea de costa alcanza hasta los 245 km, y se caracteriza por una plataforma continental relativamente somera (50 m de profundidad en promedio) (Pech *et al.*, 2010) y por la presencia de sustratos esencialmente arenosos, con algunas áreas de roca caliza, parches de macroalgas y pastos marinos. En esta zona se observa cambios estacionales de temperatura y de transparencia (Herrera-Silveira y Comín, 2000; Aranda-Cirerol *et al.*, 2006; Herrera-Silveira y Morales-Ojeda, 2014).

7.2 Estrategia de muestreo

7.2.1 Elección de las zonas de colecta

La distribución y la abundancia de *L. griseus* así como sus volúmenes de captura anual, en las diferentes regiones de la costa de Yucatán no son conocidos. Por lo anterior, se consideraron tres localidades pesqueras donde se ha comprobado el desembarque de la especie por parte de la flota artesanal (Mexicano-Cíntora *et al.*, 2007; Monroy-García *et al.*, 2019): Celestún en la zona poniente, Dzilam de Bravo en la zona centro y Río Lagartos en la zona oriente (Figura 3). Además, la ubicación de estas localidades a lo largo de la costa norte de Yucatán debía asegurar una mayor probabilidad de obtención de un tamaño de muestra representativo para el estudio propuesto.

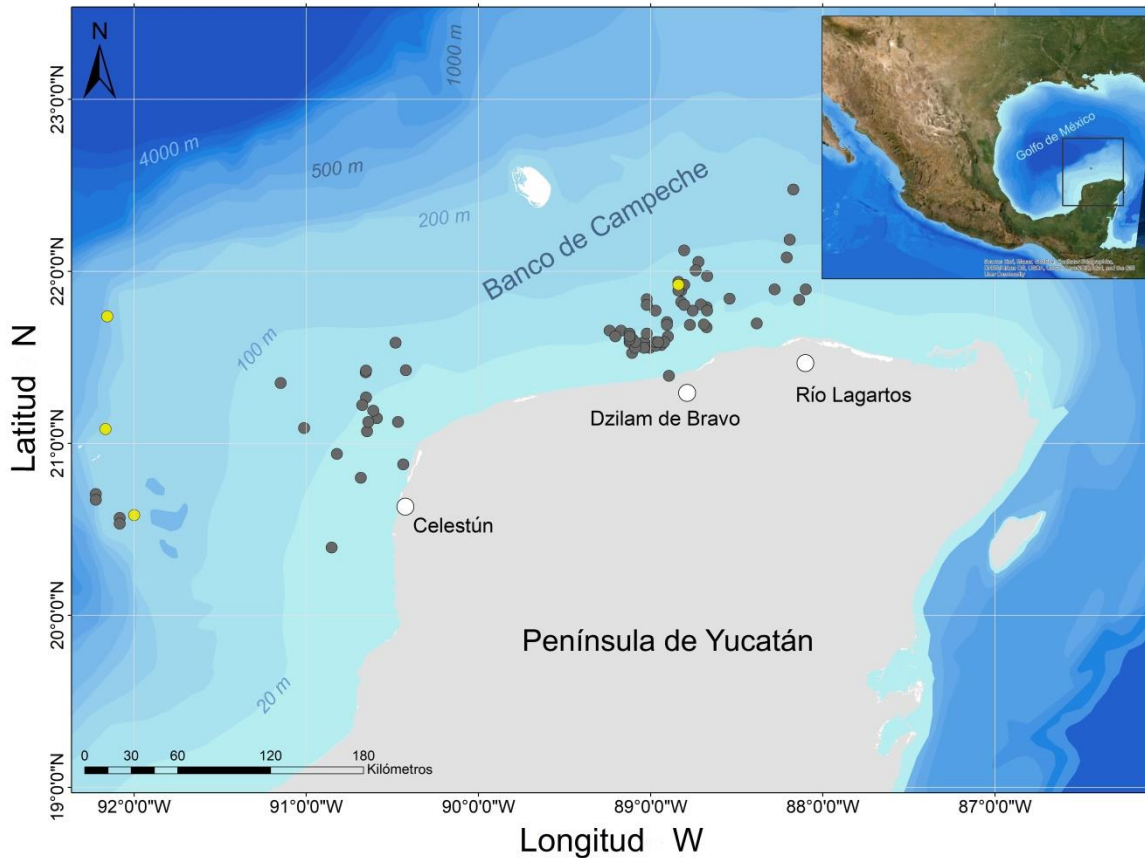


Figura 3. Sitios de muestreo de *Lutjanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019. Los puntos de color gris representan los sitios de muestreo y los puntos amarillos son sitios donde se capturaron hembras clasificadas en sub-fases de desove activo y de post-desove.

7.2.2 Características generales de las zonas de colecta

7.2.2.1 Celestún (zona poniente)

Celestún se localiza en la zona costera noroeste de la Península de Yucatán ($20^{\circ}52'N$, $88^{\circ}45'O$), entre la reserva natural estatal “El Palmar” al norte y la de “El Remate” en el sur, en los límites con el estado de Campeche (Gómez-Pompa y Dirzo, 1995; Rincón-Sandoval *et al.*, 2010). En esta zona se observa la desembocadura de aguas subterráneas provenientes del “anillo de cenotes”, la cual corresponde a la vertiente más importante de la cuenca noroccidental de la Península de Yucatán (Vázquez-Lule *et al.*, 2009a). Este sistema hidrológico concentra y conduce las descargas de agua subterránea vía manantiales hacia el litoral costero (Vázquez-Lule *et al.*, 2009b). Las descargas importantes de estas aguas subterráneas provocan que la variación

de temperatura y salinidad sea mayor en Celestún que en las demás zonas de la costa yucateca (Herrera-Silveira *et al.*, 2004). El agua de esta zona marítima presenta una buena calidad en nutrientes a pesar de que, en la laguna adyacente, es acompañada de un vertido de residuos antropogénicos relacionado con las actividades turísticas y domésticas (Herrera-Silveira *et al.*, 2004; Aranda-Cirerol *et al.*, 2006; Morales-Ojeda, 2007).

Los fondos marinos de la zona costera de Celestún son de tipo arenoso, cubiertos principalmente por pastos marinos (*Thalassia testudinum* y *Halodule wrightii*), o bien de tipo rocoso (Aranda-Cirerol *et al.*, 2006; Rincón-Sandoval *et al.*, 2010).

7.2.2.2 Dzilam de Bravo (zona centro)

En Dzilam de Bravo (21°30'N, 88°45'O), ubicado en la zona centro de la costa yucateca, desembocan también aguas subterráneas provenientes del “anillo de cenotes” (Rincón-Sandoval *et al.*, 2010). Esta zona es la que presenta la mayor cobertura de pastos marinos de toda la costa norte de Yucatán. Sin embargo, los cambios secundarios debido a la eutrofización en la zona costera, asociada a las descargas de aguas residuales, ésta ha experimentado pérdida de cobertura vegetal sumergida, la cual ha sido sustituida por macroalgas (Herrera-Silveira *et al.*, 2004; Rincón-Sandoval *et al.*, 2010; Álvarez-Góngora *et al.*, 2012). Esta zona se considera una región perturbada por factores antropogénicos, principalmente por el aporte de agua subterráneas de origen continental asociadas a las descargas de las aguas residuales urbanas generadas en el área (Morales-Ojeda, 2007; Herrera-Silveira y Morales-Ojeda, 2014). En esta zona se ven intensificados estacionalmente los “pulsos de fertilización”, que se deben a una modificación temporal y espacial del patrón hidrológico, de la dinámica de nutrimentos y del estado trófico de la zona costera, generado por el efecto de la surgencia de Cabo Catoche y los eventos naturales como los huracanes (Merino, 1997; Álvarez-Góngora *et al.*, 2012; Hernández-Almeida *et al.*, 2013).

7.2.2.3 Río Lagartos (zona oriente)

Río Lagartos está situado en la costa noreste de la Península de Yucatán (21°40'N, 88°10'O) (Contreras, 1993; Rincón-Sandoval *et al.*, 2010). Esta zona se caracteriza por ser acumulativa con cordones litorales (bermas y líneas de playa antiguas). La costa rocosa de tipo erosiva presenta una superficie de nivelación, plataformas de abrasión y terrazas (Graniel *et al.*, 2004). El fondo

de esta región costera presenta praderas de pastos marinos (Rincón-Sandoval *et al.*, 2010). Las formas cársticas más importantes son los manantiales costeros y cenotes, que corresponden a zonas de descarga del acuífero continental subterráneo.

Río Lagartos está en una región caracterizada por aguas poco contaminadas, lo que se atribuye a las limitaciones en el desarrollo urbano, en la agricultura y ganadería de la región aledaña y a la puesta en marcha de su plan de manejo como una reserva de la biosfera (Herrera-Silveira y Morales-Ojeda, 2014; Morales-Ojeda, 2007). La región de Río Lagartos es fuertemente influenciada por la surgencia de aguas profundas del Mar Caribe que ocurre de manera estacional en la zona de Cabo Catoche. Este proceso causado por la acción conjunta de las características hidrográficas de la plataforma oriental de la Península de Yucatán, la Corriente de Yucatán y el efecto de Ekman, probablemente influye en las concentraciones de clorofila de la región (Merino, 1997).

7.2.3 Captura de los individuos

Para cada zona de estudio seleccionada, los individuos fueron capturados mensualmente en sitios establecidos por los pescadores de la flota comercial artesanal yucateca, a partir de enero de 2018 y hasta septiembre de 2019, entre 1 y 44 m de profundidad. La posición geográfica de cada sitio de muestreo fue obtenida mediante el uso de un GPS. Las colectas fueron realizadas por pescadores de esta flota mexicana artesanal a bordo de sus embarcaciones de fibra de vidrio, que según Monroy-García *et al.* (2019) miden entre 22 y 26 pies de eslora, son equipadas con motor fuera de borda de 40 hasta 150 HP. Diferentes artes de pesca fueron utilizados por los pescadores para la captura de los individuos adultos (arpón mediante buceo tipo libre o hookah, línea de mano o cordel, palangre y distintas redes: corvinera, caritera, camaronera y de fondo) y juveniles (atarraya y el chinchorro).

Los peces capturados fueron inmediatamente colocados enteros en hielo en un recipiente homeotermo para su conservación hasta llegar al puerto de desembarque. Después del desembarque, los peces fueron conservados en las mismas condiciones y transportados hasta el laboratorio.

7.3 Trabajo de laboratorio

7.3.1 Análisis de los individuos

En el laboratorio, para cada individuo se registró la longitud total (LT; precisión 0.1 cm), la longitud furcal (LF; precisión 0.1 cm) y la longitud estándar (LE; precisión 0.1 cm) y se obtuvo el peso total (PT; precisión 1 g) y el peso eviscerado (PE; precisión 1 g) del pez, así como el peso en fresco de las gónadas (PG; precisión 0.01 g), el peso del hígado (PH; precisión 0.01 g) y el peso de la grasa visceral o mesentérica (PGM; precisión 0.01 g).

7.3.2 Histología de las gónadas

El estudio histológico de las gónadas de todos los individuos colectados fue con el objetivo de determinar el sexo; la caracterización de la ovogénesis, del ciclo reproductivo y de la talla de madurez y la estimación de la fecundidad de la especie.

En los machos las muestras para la histología de los testículos fueron tomadas en la parte media de una de sus gónadas. En el caso de las hembras que no presentaron signo macroscópico de madurez gonadal (i.e. ovarios con aspecto interno homogéneo), las muestras histológicas fueron sistemáticamente tomadas en la parte media de uno de los ovarios. Cuando las hembras presentaban signos macroscópicos de maduración gonadal (i.e. presencia de ovocitos opacos o hialinos visibles a simple vista en los ovarios), se tomaron muestras de tres zonas (anterior, media y posterior) de cada ovario (izquierdo y derecho) con el fin de determinar si el desarrollo de la ovogénesis se realizaba de manera homogénea en ambos ovarios de esta especie.

Las muestras de las gónadas fueron fijadas en Bouin (Gabe 1968) durante cuatro días en promedio. Después de la fijación, estas muestras fueron enjugadas en etanol al 70% para quitar el exceso de fijador y seguidamente fueron deshidratadas en baños de etanol de concentración creciente (96% y 100%), tratadas con CitriSolv como líquido intermedio alternativo al xileno o benceno, para ser respectivamente impregnadas e incluidas en baños y bloques de Paraplast (punto de fusión: 56°C), siguiendo una técnica histológica estándar (Gabe, 1968). Los bloques con las muestras incluidas fueron seccionados en un micrótopo a un espesor de 6 μm y las secciones obtenidas fueron teñidas con hematoxilina/eosina (Martoja y Martoja-Pierson, 1967). Finalmente, todos los cortes obtenidos fueron analizados por medio del uso de un microscopio compuesto de luz transmitida.

A partir del examen de los cortes histológicos, cada hembra y cada macho fueron clasificados según su grado de desarrollo gonadal. Para la identificación del grado de desarrollo de los ovocitos se emplearon los criterios de Wallace y Selman (1981) y Lowerre-Barbieri *et al.* (2011a, b), los cuales son presentados en la Tabla 3. Para la clasificación de los estadios de desarrollo de la espermatogénesis, se utilizó los criterios de Moe (1969): espermatogonia (SP), espermatocito (SC), espermatida (ST) y espermatozoide (SZ). Cada organismo fue clasificado en una de las fases o sub-fases de reproducción definidas por Brown-Peterson *et al.* (2011): inmaduro, en desarrollo (incluyendo la sub-fase de desarrollo temprano), en aptitud para el desove (incluyendo las sub-fases de desove activo para ambos sexos y la de post-desove para las hembras), en regresión y regeneración (Tabla 4).

Con la excepción de los individuos identificados como inmaduros, todos los otros clasificados en cualquiera de las demás fases o sub-fases fueron considerados como especímenes maduros. Todos los individuos clasificados en la fase de aptitud para desovar, incluyendo las sub-fases de desove activo y de post-desove, fueron considerados especímenes maduros reproductivamente activos y, por lo tanto, representativos de la población sexualmente activa (Lowerre-Barbieri *et al.* 2009).

7.3.3 Preservación de las gónadas maduras

Después de la toma de las muestras histológicas, el tejido ovárico remanente de las hembras maduras con ovocitos hialinos visibles macroscópicamente en sus gónadas fue fijado en una solución de formol tamponado al 2% (formol diluido al 2% con Tetraborato de sodio [solución reguladora] pH 7-8), con el objetivo de realizar la preservación de los ovocitos maduros destinados al estudio de fecundidad. Esta solución ayuda a que los ovocitos hidratados se conserven sin provocar daños a su estructura y a su tamaño, con una eficacia por arriba del 95%. Las propiedades de esta solución permiten obtener mejores resultados de conservación que los métodos anteriormente empleados como la solución de Gilson o de formalina al 4-10% (Lowerre-Barbieri y Barbieri, 1993).

Tabla 3. Características microscópicas de los estadios y subestadios de los ovocitos observados durante el desarrollo de la ovogénesis en peces teleósteos (Wallace y Selman, 1981; Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011a, b).

Etapa	Estadio	Sub-estadio	Características microscópicas
Crecimiento primario (CP)	Cromatina nucleolar (CN)	-	Ovocitos con un citoplasma escaso y un núcleo localizado en el centro que contiene un único nucléolo basófilo grande. Membrana folicular delgada.
	Perinuclear (P)	-	El núcleo (vesícula germinal, VG) de los ovocitos aumenta de tamaño y aparecen múltiples nucléolos, que generalmente están dispuestos en la periferia de la VG.
Crecimiento secundario (CS)	Cortico-alveolar (CA)	-	Ovocitos con alveolos corticales, y gotitas de aceite que aumentan de tamaño y número a medida que migran periféricamente dentro del citoplasma. Aparición de las membranas del ovocito: teca, granulosa y zona radiata.
	Vitelogénesis (Vtg)	Primaria (Vtg1)	Los ovocitos presentan pequeños gránulos de vitelo que aparecen primero al exterior del núcleo. Pueden tener pequeñas gotas de aceite intercaladas en el citoplasma. Desarrollo progresivo de las membranas.
		Secundaria (Vtg2)	Ovocitos con gotitas de aceite más grandes y gránulos de vitelo de diferentes tamaños distribuidos en todo el citoplasma. Membranas bien desarrolladas.
		Terciaria (Vtg3)	Ovocito en el que la acumulación de vitelo se termina; numerosos gránulos de vitelo de mayor tamaño ocupan el citoplasma y las gotas de aceite, si están presentes, comienzan a rodear el núcleo. La zona radiata aparece como una amplia banda estriada.
Maduración (M)	-	La maduración de los ovocitos incluye dos eventos nucleares. La primera es la migración de la vesícula germinal (MVG) con la formación de grandes gotas de aceite y el inicio de la coalescencia de los gránulos de vitelo. La segunda es la ruptura de la vesícula germinal (RVG), la coalescencia de los gránulos de vitelo y la hidratación final (H). La maduración termina con la liberación de los ovocitos en la cavidad ovárica. La teca y la granulosa forman el folículo postovulatorio (FPO) el cual permanece en el ovario hasta que se reabsorbe.	

Tabla 4. Criterios histológicos usados para la identificación de las fases reproductivas en peces teleósteos (Brown-Peterson *et al.* 2011).

Fase reproductiva	Características histológicas	
	Hembras	Machos
Inmaduro (virgen, nunca ha desovado)	Ovarios pequeños, claros, vasos sanguíneos no distinguibles. Sólo ovogonias y ovocitos en crecimiento primario presentes. Sin atresias o masas musculares. Pared ovárica delgada y poco espacio entre los ovocitos.	Testículos pequeños, a menudo claros y filiformes. Solo espermatogonias presentes; sin lumen en el lóbulo.
En desarrollo (sexualmente maduro; pero no está todavía listo para reproducirse)	Crecimiento de los ovarios, se distinguen los vasos sanguíneos. Los ovocitos en crecimiento primario y secundario (cortical alveolar, vitelogénesis primaria y vitelogénesis secundaria) están presentes. No hay evidencia de folículo postovulatorio o de ovocitos en vitelogénesis terciaria. Alguna atresia puede estar presente. Sub-fase en desarrollo temprano: solamente ovocitos en crecimiento primario y cortical alveolar presentes.	Testículos pequeños, pero fácilmente identificables. Espermatocistos evidentes a lo largo de los lóbulos con espermatogonia, espermatocito, espermátidas y espermatozoides. Los espermatozoides libres no están presentes en el lumen de los lóbulos ni en los conductos espermáticos. El epitelio germinal continuo en todo el lóbulo. Subfase de desarrollo temprano: solamente espermatogonia y espermatocitos presentes.
En aptitud para desovar (sexualmente maduro y activo; fisiológicamente listo para reproducirse)	Ovarios grandes, vasos sanguíneos prominentes. Ovocitos individuales visibles macroscópicamente. Ovocitos en vitelogénesis terciaria o folículo postovulatorio presentes. Puede haber atresia de ovocitos en vitelogénesis y/u ovocitos hidratados. Las primeras etapas de ovocitos en maduración pueden estar presentes. Sub-fase de desove activo: ovocitos en el final de la migración de la vesícula germinal, o con ruptura de la vesícula germinal, en ovocitos hidratados u ovulados. Sub-fase de postdesove: Ovocitos en vitelogénesis primaria, vitelogénesis secundaria y vitelogénesis terciaria, folículos postovulatorios. Ovocitos en el inicio de la migración de la vesícula germinal (etapa temprana de la maduración de los ovocitos) puede estar presente.	Testículos grandes y firmes. Espermatozoides libres en el lumen de los lóbulos y/o los conductos espermáticos. Todas las etapas de la espermatogénesis (espermatogonia, espermatocito, espermátidas y espermatozoides) pueden estar presentes. Espermatogénesis activa. El epitelio germinal puede ser continuo o discontinuo. Sub-fase de desove activo (macroscópica): se libera semen con una presión suave sobre el abdomen del macho.
Regresión (sexualmente maduro pero inactivo; cese del desove;)	Ovarios flácidos, vasos sanguíneos prominentes. Atresia de ovocitos en cualquier etapa de desarrollo y folículos postovulatorios presentes. Algunos ovocitos corticales alveolares y/o en vitelogénesis primaria y/o vitelogénesis secundaria presentes.	Testículos pequeños y flácidos, sin liberación de semen con presión. Espermatozoides residuales presentes en el lumen de los lóbulos y en los conductos espermáticos. Espermatocistos muy dispersos a lo largo de los lóbulos que contienen espermatocitos, espermátidas y espermatozoides. Poca o ninguna espermatogénesis activa. Proliferación de espermatogonias y regeneración del epitelio germinal.
Regeneración (sexualmente maduro pero inactivo; reposo)	Ovarios pequeños, vasos sanguíneos reducidos pero presentes. Pared ovárica gruesa. Solo ovogonias y ovocitos en crecimiento primario presentes. Puede haber masas musculares, vasos sanguíneos prominentes, atresia gamma/delta y folículos postovulatorios en degeneración.	Testículos pequeños, a menudo filiformes. Sin espermatocistos. Lumen de lóbulo a menudo inexistente. Proliferación de epitelio germinal a lo largo de los lóbulos. Epitelio germinal continuo en todo el lóbulo. Pequeña cantidad de espermatozoides residuales ocasionalmente presente en el lumen de los lóbulos y en el conducto espermático.

7.3.4 Bioquímica de las gónadas, del hígado y del musculo

Los análisis bioquímicos se aplicaron en 60 hembras y 60 machos capturados entre mayo de 2018 y abril de 2019 (cinco organismos/sexos/mes). Para este estudio se extrajeron por triplicado muestras de las gónadas, después de haber tomado la muestra destinada al estudio histológico, así como del hígado. Además, por cada individuo se extrajo un total de 60 g de tejido muscular obtenido detrás de las aletas pectorales. Esta muestra de tejido muscular fue posteriormente dividida en tres submuestras, cada una de las cuales fue pesada en fresco con una balanza analítica (precisión 0.1 mg) y secada en un horno a una temperatura de entre 90-110°C por 24 horas hasta obtener un peso constante. Para el registro del peso de las muestras secas, éstas fueron previamente colocadas en un desecador hasta enfriar (durante un tiempo aproximado de 40 a 60 minutos) para evitar que su exposición al medio ambiente.

En el presente estudio, se analizó el contenido de humedad, proteína cruda (nitrógeno total) y lípidos crudos (extracto etéreo) presentes en las gónadas, en el hígado y en el tejido muscular a través de la aplicación de los análisis proximales de Weende (Olvera-Novoa *et al.*, 1993):

Agua - El contenido de agua presente en los órganos y el tejido fue obtenido por diferencia de peso entre el material seco y húmedo, calculándolo de la siguiente manera (Olvera-Novoa *et al.*, 1993):

$$Agua (\%) = \left(\frac{(B - A) - (C - A)}{B - A} \right) \times 100$$

Donde:

A = Peso de la charolilla seca y limpia (g)

B = Peso de la charolilla + muestra húmeda (g)

C = Peso de la charolilla + muestra seca (g)

Proteína cruda - El nivel de proteína se obtuvo con base en el contenido de nitrógeno total, para lo cual se empleó un analizador elemental CN Thermo Flash 2000. Las muestras fueron previamente deshidratadas en un horno a 90-100°C por 24 horas y, en el caso de las muestras de las gónadas, desengrasadas con el fin de conservar muestra para el análisis de proteína. El cálculo de la proteína cruda se realizó de la siguiente manera (Olvera-Novoa *et al.*, 1993):

$$\text{Proteína cruda (\%)} = \text{nitrógeno en la muestra} \times 6.25$$

Donde:

6.25 = Factor empírico de conversión de nitrógeno a proteína, que supone que el contenido de nitrógeno de las proteínas es del 16% (Merrill y Watt, 1973).

Lípidos crudos (extracto etéreo) - La extracción de los lípidos crudos fue mediante la aplicación del método de Folch modificado por Bligh y Dyer (1959), el cual consiste en la obtención del contenido lipídico a través de la diferencia del peso de 1 g del órgano o tejido (gónadas, hígado y músculo por separado) previamente triturado y deshidratado en horno a 90-110°C por 24 horas. La muestra molida fue homogeneizada mediante una agitación continua por 2 minutos en 6 ml de una mezcla de cloroformo-metanol (1:2 v/v). Posteriormente se filtró la solución por gravedad a través de dedales Whatman No.1 previamente pesados. Utilizando el mismo procedimiento, el residuo fue nuevamente mezclado y filtrado dos veces seguidas, con 5 ml de la solución de Folch, para garantizar una extracción eficaz de los lípidos. Por último, se recuperó el residuo final, dejándolo en reposo y secándolo a 70°C durante 12 h. El contenido de lípidos crudos presente en la muestra fue entonces calculado por la diferencia entre 1g de peso seco inicial del órgano o tejido y el peso del residuo final obtenido.

En los cálculos de proteína y lípidos crudos, fue necesario aplicar un factor de corrección, para reflejar el contenido de los macronutrientes en las condiciones reales del material usado. Es decir, como los análisis se efectuaron en base seca (BS) (material deshidratado), fue necesario corregir el resultado para expresarlo en base húmeda (BH), tal como se obtuvieron las muestras en el pez; mediante la siguiente expresión (Olvera-Novoa *et al.*, 1993):

$$\text{Contenido de nutriente (\%BH)} = Ax \left(\frac{100 - B}{100} \right)$$

Donde:

A = Contenido de nutriente (%/BS)

B = Contenido de humedad del material (%)

7.4 Trabajo de gabinete

7.4.1 Análisis de las capturas

7.4.1.1 Talla y peso de los individuos

El número y el intervalo de las clases de tallas utilizados para el establecimiento de las distribuciones de frecuencias de talla de los individuos de cada sexo fueron definidos aplicando la regla de Sturge (Scherrer, 1984). Las medianas de las tallas y de los pesos de las hembras y de los machos fueron comparadas por medio de un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis. Además, se compararon las distribuciones de frecuencia de las tallas entre sexos a través de la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Sokal y Rohlf, 1997). Para estos análisis estadísticos se consideró un nivel de tasa de error tipo I ($\alpha = 0.05$).

La relación peso-longitud (PT/LF) de los individuos de la población del Banco de Campeche, se estimó de manera global y por sexo, utilizando la siguiente ecuación (Le Cren, 1951):

$$PT_i = aLF_i^b$$

Donde:

PT= peso total del i-esimo pez

LF = longitud total del i-esimo pez

a= intercepto

b= pendiente

En los peces generalmente el volumen o masa total del cuerpo es directamente proporcional al cubo de su longitud (i.e. peso y longitud crecen en la misma proporción con el tiempo), por lo que generalmente se considera que el crecimiento es de tipo isométrico (i.e. $b = 3$). Esta proporción se mantiene constante en peces con una condición fisiológica similar. Sin embargo, en muchas especies la variación del peso en relación con la longitud no mantiene la misma proporción a medida que los individuos crecen. Además, el sexo, la madurez gonádica de los individuos y las condiciones ambientales pueden ser factores que afectan el valor de esta proporción (Le Cren, 1951). Así, si $b < 3$, el crecimiento será alométrico negativo y si $b > 3$ el crecimiento será alométrico positivo.

En la mayoría de las especies la relación peso-longitud es de tipo potencial, debido a que la relación entre estas dos variables no es lineal a causa de que la variabilidad en el peso de los

peces se incrementa con la longitud (De La Hoz, 2018). Para calcular, los parámetros de esta relación, los datos de longitud y peso fueron transformación a logaritmo (Log) y con la adición del error aditivo que estabiliza las variaciones del modelo de regresión lineal por mínimos cuadrados con la siguiente formula (De La Hoz, 2018):

$$\log(PT_i) = \log(\alpha) + \beta \log(LT_i) + \epsilon_i$$

Donde:

PT= peso total del i-esimo pez

LF = longitud furcal del i-esimo pez

a= intercepto

b= pendiente

ϵ_i = error multiplicativo del i-esimo pez.

Todos los análisis se efectuaron con el software R (R Core Team, 2020), utilizando la librería FSA (Ogle *et al.*, 2021).

7.4.1.2 Proporción sexual

En el presente estudio, se calculó la proporción sexual global y por clases de talla, expresando este parámetro como el número de hembras por cada macho (H:M). Se aplicó la prueba estadística de bondad de ajuste de Chi-cuadrada de Pearson (X^2) para determinar si los valores calculados correspondieron a una proporción sexual equilibrada (1:1) (software InfoStat, Di Rienzo *et al.*, 2014). Para este análisis estadístico se consideró un nivel de tasa de error tipo I ($\alpha = 0.05$).

7.4.2 Ovogénesis

7.4.2.1 Modalidad

La modalidad de ovogénesis fue analizada a partir de la identificación de los diversos estadios de los ovocitos presentes en los cortes histológicos de ovarios de hembras maduras activas en diferentes fases y sub-fases de reproducción. Según Wallace y Selman (1981) y Marza (1938; citados por Murua y Saborido-Rey, 2003), el aspecto histológico de los ovarios característico de las diferentes modalidades de ovogénesis en los teleósteos son las siguientes:

- La ovogénesis es sincrónica cuando todos los ovocitos se desarrollan y son ovulados al mismo tiempo. La distribución de frecuencia del diámetro de los ovocitos se representa mediante una sola curva en forma de campana.
- La ovogénesis es sincrónica por grupo cuando al menos dos grupos de ovocitos pueden ser reconocidos al mismo tiempo en los ovarios: uno corresponde a un grupo de ovocitos de mayor tamaño en crecimiento secundario y el otro a ovocitos más pequeños en crecimiento primario. El primer grupo corresponde a los ovocitos que van a ser desovado durante la temporada de reproducción analizada, mientras que el segundo corresponde a los ovocitos de reserva que se van a desarrollar en las siguientes temporadas de reproducción de la especie. Esta modalidad de ovogénesis puede observarse en especies iteróparas con un periodo de desove relativamente corto y con un patrón de desove que puede ser total o por lotes.
- La ovogénesis es asincrónica cuando todos los estadios de desarrollo de los ovocitos están presentes en los ovarios. La apariencia del ovario es el de una mezcla aleatoria de los diferentes estadios de los ovocitos. Es únicamente durante la hidratación que se puede observar una clara separación en la frecuencia de los diámetros de los ovocitos entre los ovocitos vitelógenos y los ovocitos hidratados. Las especies iteróparas que presentan esta modalidad de ovogénesis siempre desovan por lotes.

7.4.2.2 Desarrollo

Un total de 20 hembras maduras activas con un intervalo: 27.5-53.2 cm LF y 400-2,897 g PE, fueron seleccionadas y clasificadas en diferentes fases o sub-fases de reproducción, fueron seleccionadas para este análisis. Tres fotomicrografías de 3.8 mm² de campo visual fueron tomadas de manera aleatoria a partir de cada una de las tres zonas ováricas muestreadas en cada uno de sus ovarios (ver 7.3.2, p. 27). Las imágenes fueron obtenidas usando un microscopio óptico Leica DM 2700M (5 aumentos), equipado con una cámara digital Leica MC170 HD y a través del uso del programa de captura de imágenes LAS EZ (Leica Application Suite; Versión 3.4.0). Las imágenes digitales fueron procesadas mediante un análisis espectral usando el programa Image-Pro-Plus 6.0 (Media Cybernetics, Inc.), con el cual se realizó una segmentación binaria de las imágenes para efectuar el conteo y la medición de los ovocitos presentes en diferentes estadios de desarrollo, en las tres zonas de los dos ovarios. Los ovocitos que

aparecieron seccionados en los bordes de los campos de las fotomicrográficas fueron eliminados del análisis para evitar cualquier error de identificación y medición. Cuando el núcleo no estaba visible pero el estadio de desarrollo de los ovocitos pudo ser claramente identificado (es decir, estadios de ruptura de la vesícula germinal [GVBD] y de ovocito hidratado [OH]), estos fueron incluidos en el conteo. Únicamente los ovocitos que presentaron el núcleo visible fueron considerados para la medición de su diámetro. El diámetro teórico de los ovocitos en diferentes estadios y sub-estadios se obtuvo a partir de la medición de su superficie utilizando el programa informático Image-pro-Plus 6.0 (Media Cybernetics, Inc.).

La densidad de los ovocitos en cada estadio (número de células por unidad de área) fue entonces calculada para un área estandarizada de tejido ovárico igual a 11.4 mm^2 en el caso del análisis de una zona del ovario (tres campos microscópicos de 3.8 mm^2) y a un área de 34.2 mm^2 en el caso del análisis de un ovario (tres campos de 3.8 mm^2 x tres zonas ováricas). Las frecuencias de los estadios de desarrollo de los ovocitos observados en cada zona ovárica y en cada ovario, fueron analizadas a través de tablas de contingencia (filas x columnas) para cada grupo de hembras clasificadas por fase o sub-fase de reproducción. Las distribuciones de las frecuencias de los estadios del ovocito (columna) se analizaron a dos niveles (i.e. filas): 1) entre el ovario izquierdo y el derecho y 2) entre las zonas anterior, media y posterior de cada ovario. Se aplicó la prueba de bondad de ajuste Chi-cuadrado de Pearson para determinar si las frecuencias de los estadios del ovocito presentaban una distribución uniforme entre los ovarios y entre zonas de cada ovario (programa InfoStat; Di Rienzo *et al.*, 2014). Al observar una heterogeneidad en las distribuciones, se aplicó a posteriori el análisis post-hoc de Bonferroni para controlar la tasa de error de tipo I en las comparaciones múltiples y así confirmar o rectificar el resultado obtenido con el Chi-cuadrado de Pearson. Finalmente, la prueba de bondad de ajuste G replicada de Sokal y Rohlf (1997) fue utilizada para determinar en qué zona ovárico y/o en qué ovario ocurría la heterogeneidad. Estos dos últimos análisis estadístico fueron realizados con el software R (R Core Team, 2020) utilizando la librería FSA (Ogle *et al.*, 2021) y DescTools (Mangiafico, 2016), respectivamente. Para estos análisis estadísticos se consideró un nivel de tasa de error tipo I ($\alpha=0.05$).

7.4.3 Ciclo sexual

7.4.3.1 Análisis de los índices morfofisiológicos

Para caracterizar la temporada de reproducción de la especie, se analizaron cuatro índices morfofisiológicos comúnmente utilizados en los peces teleósteos y en particular en los pargos (Bustamante *et al.*, 1994; Claro *et al.*, 2001): el índice gonadosomático (IGS), el índice de grasa visceral (IGV), el índice hepatosomático (IHS) y el factor de condición (K):

El índice gonadosomático, expresado en porcentaje, fue calculado mediante la expresión:

$$IGS(\%) = 100x(PG/PE)$$

Dónde:

PG= peso de las gónadas

PE = peso del pez eviscerado

El índice de grasa visceral, expresado en porcentaje, fue calculado como:

$$IGV(\%) = 100x(PGM/PE)$$

Dónde:

PGM= peso de la grasa mesentérica

PE= peso del pez eviscerado

El índice hepatosomático, expresado en porcentaje, fue calculado de la siguiente manera:

$$IHS(\%) = 100x(PH/PE)$$

Dónde:

PH= peso del hígado

PE = peso del pez eviscerado

Para el cálculo del factor de condición, en el presente estudio se utilizó el factor de condición relativa (Kn) definido por Le Cren (1951) y expresado en porcentaje:

$$Kn (\%) = 100x(PE/aLF^b)$$

Dónde:

PE= peso del pez eviscerado

LF = longitud furcal del pez

a= intercepto de la relación peso (PE)-longitud (LF)

b= pendiente de la relación peso (PE)-longitud (LF)

La variación porcentual de los valores promedios mensuales [$X \pm$ error estándar (EE)] de los índices morfofisiológicos fueron analizados para los individuos maduros de cada sexo, agrupando los valores obtenidos entre enero 2018 y septiembre 2019 en un único año civil (i.e. de enero hasta diciembre). Con el objetivo de determinar la variación durante un año civil, fueron calculados los intervalos de confianza (IC: con un 95% de confianza) mediante el método Bootstrap ajustado por la constante de aceleración (BCa), con el fin de brindar a través del uso de la simulación, un intervalo con la estimación precisa del parámetro y la significancia estadística sin el supuesto de normalidad. Este método se caracteriza por corregir el sesgo de la estimación del parámetro de arranque, mediante la incorporación de un factor de corrección de sesgo, un factor de aceleración (Jung *et al.*, 2019; Carpenter y Bithell, 2000) y un estimador no paramétricos de varianza (Chernick y LaBudde, 2011). Los BCa se calcularon utilizando la función `groupwiseMean` (Mangiafico, 2016) en el software R (R Core Team, 2020), con un total de 10000 iteraciones.

7.4.3.2 Análisis de las fases y sub-fases de reproducción

Una vez que los individuos maduros fueron clasificados por sexo, en sus diferentes fases y sub-fases de reproducción (ver 7.3.2, p. 27), se analizó la evolución mensual de la frecuencia de aparición de cada una de éstas, agrupando los datos obtenidos entre enero 2018 y septiembre 2019 en un único año civil (i.e. de enero a diciembre). El seguimiento de esta evolución mensual a través del año permite definir con mayor precisión la temporada de reproducción de la especie por ser un método basado directamente en la observación de la evolución temporal de la gametogénesis.

7.4.3.3 Análisis de los índices bioquímicos

En el presente estudio se analizó la evolución de los valores promedio mensuales de estos índices para los individuos de cada sexo, agrupando los valores obtenidos entre enero 2018 y

septiembre 2019 en un único año civil (i.e. de enero a diciembre). La evolución de los valores de estos índices fue cotejada con la temporada de reproducción de la especie establecida a partir del análisis de la evolución mensual del IGS de las hembras. Los intervalos de confianza (IC) de los valores promedio mensuales ($X \pm$ error estándar; EE) obtenidos para cada uno de los índices bioquímicos fueron analizados con el fin de determinar si estos valores podrían ser considerados como estadísticamente diferentes a lo largo de un año civil. El método de cálculo de los IC fue similar al utilizado en el análisis de los índices morfofisiológicos (ver 7.4.3.1, p. 37).

7.4.4 Madurez sexual

En los pargos, la talla de madurez sexual es proporcional a la talla máxima alcanzada por la especie considerada (Grimes, 1987). Entonces, se calculó la proporción de la talla a la cual las hembras y los machos alcanzaron su madurez sexual en relación con la talla máxima ($L_{\min}/L_{\max} \times 100$), considerando a L_{\min} (talla mínima de madurez) como la talla que corresponde al individuo maduro hembra y macho más pequeño observado en el muestreo y a L_{\max} (talla máxima de madurez) como el individuo hembra o macho más grande observado en el muestreo.

Como el proceso de la maduración sexual de los individuos es progresivo en el seno de una población de peces (no todos los individuos alcanzan la madurez a la misma talla), la talla a la cual el 50% de los individuos analizados son maduros (L_{50}), fue estimada para ambos sexos usando un modelo de regresión logística ($L_{50} = e^z \times [1 + e^z]^{-1}$, donde $z = a + b \times \log_{10} LF$) ajustado por el método de máxima verosimilitud (SYTAT 13.1; SYSTAT Software, Inc., San Jose, California). Este modelo de regresión es utilizado para conocer la relación entre una variable dependiente cualitativa dicotómica o *dummy*, que toma el valor 0 ó 1, y una o más variables independientes o explicativas que pueden ser cualitativas y/o cuantitativas. Para la determinación de la L_{50} en los peces, la variable dependiente (binaria) corresponde al estado de madurez de los individuos, es decir: 0 para los individuos clasificados como inmaduros y 1 para los individuos clasificados como maduros (ver 7.3.2, p.27) y la variable independiente corresponde a la longitud de los individuos.

En el caso particular de las hembras, los ejemplares en regeneración fueron distinguidos histológicamente de los inmaduros por la presencia en sus ovarios de estructuras morfológicas (masas musculares, tejido conectivo y vasos sanguíneos circundantes) indicativas de una actividad reproductiva previa (Shapiro *et al.*, 1993; Rhodes y Sadovy, 2002). Sin embargo, esta

distinción entre las dos fases puede volverse incierta cuando dichas estructuras ya no están presentes en el tejido ovárico (Brown-Peterson *et al.*, 2011, Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011a). Considerando esta posibilidad, con el software R (R Core Team, 2020), se corroboró la fiabilidad de la clasificación histológica de las hembras en estas dos fases, comparando: 1) las medianas de las tallas de las hembras inmaduras y en regeneración a través de la prueba de Kruskal-Wallis (Mangiafico, 2016) y 2) sus distribuciones de frecuencia de talla con la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Ogle *et al.*, 2021). Para estos análisis estadísticos se consideró un nivel de tasa de error tipo I ($\alpha=0.05$).

7.4.5 Áreas de desove

Los sitios de muestreo georreferenciados donde se capturaron hembras clasificadas en las sub-fases de desove activo y post-desove fueron considerados como potenciales áreas de desove de la especie en el Banco de Campeche. En efecto, la sub-fase de desove activo indica que las hembras se encuentran en una etapa de desove inminente, mientras que la sub-fase de post-desove indica que las hembras han desovado recientemente (Brown-Peterson *et al.* 2011).

7.4.6 Fecundidad

7.4.6.1 Patrón de fecundidad

La caracterización del patrón de fecundidad se basó en los análisis de las distribuciones de frecuencia del diámetro de los ovocitos en diferentes estadios de desarrollo en los ovarios de hembras maduras. Estas distribuciones de frecuencia del diámetro de los ovocitos fueron establecidas a partir de los mismos perfiles fotográficos tomados de los cortes histológicos de las zonas anterior, media y posterior de los ovarios derecho e izquierdo, correspondientes a las 20 hembras que fueron seleccionadas para la caracterización de la modalidad de ovogénesis de la especie (ver 7.4.2.2, p. 35).

El diámetro teórico de todos los ovocitos que presentaron un núcleo visible en las imágenes digitalizadas fue obtenido a partir de la medición de su área, utilizando el programa Image-pro-Plus 6.0 (Media Cybernetics, Inc.). Este análisis incluyó la medición de los diámetros de los ovocitos en crecimiento primario (CP), i.e. los ovocitos con cromatina nucleolar [CN] y perinuclear [P]) y los ovocitos en crecimiento secundario (CS) en los estadios o sub-estadio siguientes: ovocitos cortico-alveolar (CA), ovocitos en vitelogénesis primaria (Vtg1), secundaria (Vtg2) y terciaria (Vtg3), así como los ovocitos maduros (M) en la fase de migración de la

vesícula germinal (MVG). Los ovocitos maduros en fase de ruptura de la vesícula germinal (RVG) y de hidratación (H) no fueron medidos por no tener su núcleo visible, el cual cuando está presente en el corte histológico indica que la célula fue seccionada en su plano ecuatorial. Las distribuciones de frecuencias de diámetro de los ovocitos en cada estadio de desarrollo fueron analizadas por separado para cada una de la fase o sub-fase de reproducción en la cual fueron clasificadas las hembras. El propósito de este análisis fue determinar si las distribuciones de frecuencias de diámetros presentaban o no una discontinuidad (“hiato”) entre el lote de ovocitos en CP y el lote de ovocitos en CS.

7.4.6.2 Estimación de la fecundidad

La fecundidad de *L. griseus* fue estimada aplicando el método del ovocito hialino propuesto por Hunter *et al.* (1985) por medio de la técnica gravimétrica, asistido por el procesamiento digital de imágenes. A partir de las gónadas previamente preservadas en formol tamponado al 2% (ver 7.3.3, p. 28), los ovocitos fueron cuidadosamente separados entre sí y del estroma ovárico, con una aguja de disección recta con punta fina. Posteriormente, con una cucharilla de laboratorio fueron tomadas siete alícuotas de ovocitos por hembra que fueron colocadas en una caja Petri de 100 mm para la obtención de su peso en una balanza analítica de 0.1 mg de precisión. Una vez pesada cada alícuota, se agregó encima una gota de solución agua-glicerina (1:1 en volumen) para disgregar y mantener hidratados a los ovocitos durante la captura de la imagen, la cual fue tomada mediante el uso de un microscopio estereoscópico equipado con cámara digital controlado por computadora. Las imágenes obtenidas fueron procesadas en el software Image-pro Plus 6.0 (Media Cybernetics, Inc.) para contabilizar y medir a los ovocitos hidratados.

La estimación de la fecundidad (número de ovocitos) se hizo de la siguiente manera:

$$Fpl = \frac{(PG)x(Nov)}{Pa}$$

Dónde:

Fpl= fecundidad por lote

PG= peso de las gónadas (g)

Nov= promedio del número de ovocitos hialinos presente en las siete alícuota analizadas

Pa= peso promedio de las siete alícuotas analizadas (g)

La fecundidad relativa (Fr ; número de ovocitos por g de pez) fue calculada mediante el uso del siguiente cociente:

$$Fr = Fpl/PT$$

Fr = fecundidad relativa

Fpl = fecundidad por lote

PT = peso total de la hembra (g)

VIII. RESULTADOS

8.1 Análisis de las capturas

8.1.1 Talla y peso de los organismos

Durante el presente estudio fueron capturados 1,236 individuos de *L. griseus*, de los cuales 610 fueron hembras y 626 fueron machos (Tabla 5). Las medianas de la talla de las hembras (33.2 cm LF) y de los machos (33.3 cm LF) no presentaron diferencias significativas (Kruskal-Wallis test $H = 0.17539$, $df = 1$, $p = 0.6754$). Sin embargo, a pesar de que los intervalos de talla de las hembras (14.7-63.9 cm LF) y de los machos (15.5 y 63.2 cm LF) fueron similares (Tabla 5), las distribuciones de frecuencia de talla de los individuos de ambos sexos fueron estadísticamente diferentes (Kolmogorov-Smirnov test $KS = 0.069297$, $p = 1.398e-05$). Es probable que la diferencia observada en las distribuciones de frecuencia de talla entre sexos se debiera al hecho de que se capturaron más hembras que machos en las clases de tallas más pequeñas, inferiores a los 20 cm LF (Figura 4).

Los intervalos del peso de las hembras (57 y 4,248 g PT) y de los machos (64 y 3,876g PT) capturados se traslaparon y las medianas del peso de las hembras (575g PT) y de los machos (568g PT) no fueron estadísticamente diferentes (Kruskal-Wallis test $H = 0.051895$, $df = 1$, $p = 0.8198$) (Tabla 5).

El diseño del muestreo permitió obtener una muestra homogénea en cuanto al número de organismos por sexo, el intervalo entre las tallas mínimas y máximas, así como en el peso de los organismos de cada sexo.

Las relaciones peso-longitud de las hembras, de los machos y de los individuos de ambos sexos, establecidas a partir de la transformación logarítmica de los datos (i.e. $\log(\text{PT}) = \log(a) + b \log(\text{LF})$), presentaron un buen ajuste al modelo lineal ($R^2 = 0.986$) (Figura 5A). Todas las regresiones fueron altamente significativas ($F_{608} = 5.346e^4$, $p = 2.2e^{-16}$ para las hembras; $F_{623} = 4.152e^4$, $p = 2.2e^{-16}$ para los machos y $F_{1,1232} = 8.183e^4$, $p = 2.2e^{-16}$ para ambos sexos). Los interceptos y las pendientes fueron estadísticamente diferentes de cero tanto para: a) las hembras ($a = -3.950$, $t = -88.4$, $p = 2.2e^{-16}$; $b = 2.943$, $t = 231.2$, $p = 2.2e^{-16}$); b) los machos ($a = -3.905$, $t = -77.1$, $p = 2.2e^{-16}$; $b = 2.930$, $t = 203.8$, $p = 2.2e^{-16}$) y c) para ambos sexos ($a = -3.923$, $t = -108.7$, $p = 2e^{-16}$; $b = 2.935$, $t = 286.1$, $p = 2e^{-16}$).

Tabla 5. Número de organismos, media (\pm error estándar) e intervalo de longitud furcal y de peso total de las hembras y de los machos de *Lutjanus griseus* colectados entre enero de 2018 y septiembre de 2019 en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán y agrupados por cada mes de un año civil.

Mes	Hembras					Machos				
	n	Longitud furcal (cm)		Peso total (g)		n	Longitud furcal (cm)		Peso total (g)	
		Media	Intervalo	Media	Intervalo		Media	Intervalo	Media	Intervalo
Enero	36	38.7 \pm 0.9	27.4-50.6	948 \pm 68	348-2100	46	40.9 \pm 1.0	27.2-56.6	1115 \pm 87	116-2701
Febrero	41	39.4 \pm 1.8	20.1-63.9	1182 \pm 146	132-4248	53	41.6 \pm 1.4	17.4-59.3	1311 \pm 110	85-3081
Marzo	55	29.7 \pm 1.1	16.9-46.6	500 \pm 51	80-1562	44	29.7 \pm 1.3	16.5-46.4	504 \pm 61	76-1703
Abril	41	32.6 \pm 1.8	14.7-56.7	746 \pm 105	57-3146	46	33.6 \pm 1.2	15.5-51.0	701 \pm 59	64-1931
Mayo	51	36.0 \pm 0.9	19.7-53.2	875 \pm 85	123-2906	52	34.7 \pm 0.7	24.8-45.5	693 \pm 45	260-1727
Junio	74	32.4 \pm 0.6	21.9-45.4	584 \pm 35	167-1537	66	32.0 \pm 0.7	21.2-45.6	567 \pm 41	154-1799
Julio	61	34.2 \pm 0.8	22.5-51.2	681 \pm 51	205-2118	71	34.7 \pm 0.7	22.8-52.5	718 \pm 50	194-2145
Agosto	46	34.4 \pm 0.6	27.5-46.9	670 \pm 38	323-1644	36	35.5 \pm 0.9	26.5-49.7	747 \pm 61	282-1888
Septiembre	66	33.7 \pm 0.7	25.5-52.0	677 \pm 46	240-2042	75	33.1 \pm 0.6	23.6-47.1	618 \pm 34	113-1666
Octubre	58	31.9 \pm 0.6	19.0-43.6	541 \pm 35	116-1428	56	32.0 \pm 0.6	26.0-48.4	545 \pm 39	291-1778
Noviembre	44	40.7 \pm 1.3	29.1-61.0	1246 \pm 126	391-3489	34	40.3 \pm 1.3	29.0-63.2	1191 \pm 124	402-3876
Diciembre	37	28.4 \pm 0.4	23.0-36.4	375 \pm 16	235-765	47	28.1 \pm 0.5	23.5-37.7	375 \pm 22	210-936
Total	610	34.1 \pm 0.3	14.7-63.9	730 \pm 22	57-4248	626	34.4 \pm 0.3	15.5-63.2	737 \pm 21	64-3876

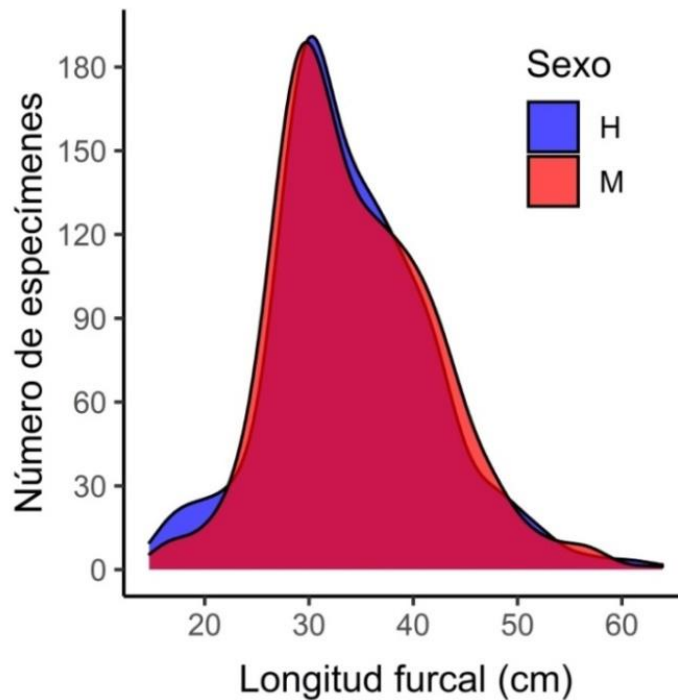


Figura 4. Distribución de la frecuencia de talla de las hembras (H) y de los machos (M) de *Lutjanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019.

Las curvas de las relaciones peso-longitud (i.e. $PT = aLF^b$) para hembras, machos y ambos sexos son presentadas en la Figura 5B. De acuerdo con los resultados de la prueba de hipótesis, los valores del exponente b o coeficiente alométrico fueron estadísticamente inferior a 3, tanto para las hembras ($b=2.943$; intervalo de confianza del 95% = 2.918-2.968; $t=-4.466$, $df=608$, $p=9.495e-06$) y los machos ($b=2.930$; intervalo de confianza del 95% = 2.902-2.959; $t=-4.799$, $df=623$, $p=1.992e-06$) como para ambos sexos (2.935 ; intervalo de confianza del 95% = 2.915-2.955; $t=-6.256$, $df=1232$, $p=5.405e-10$). Esto indica que los individuos de ambos sexos de la población de *L. griseus* del Banco de Campeche presentan un crecimiento de tipo alométrico negativo.

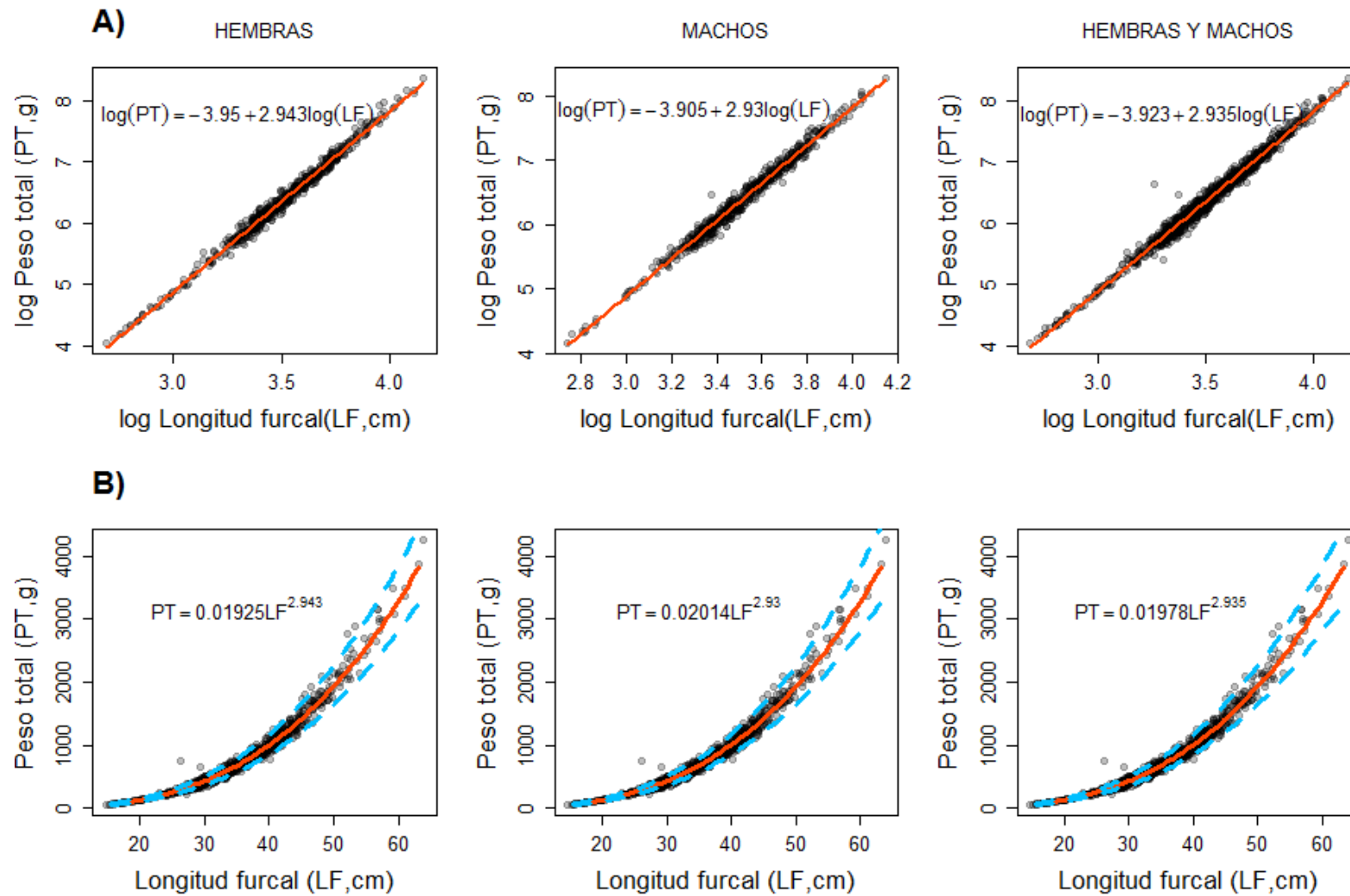


Figura 5. Relaciones peso-longitud de las hembras, de los machos y de los individuos de ambos sexos de *Lutjanus griseus* colectados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero de 2018 y septiembre de 2019. A) regresiones peso-longitud con rectas de mejor ajuste (color naranja): hembras ($R^2=0.988$; $n=610$), machos ($R^2=0.985$; $n=626$) y hembras y machos ($R^2=0.985$; $n=1,236$); B) curvas peso-longitud de mejor ajuste (color naranja) e intervalos de confianza del 95% (color azul).

8.1.2 Capturas por tipo de arte de pesca

Las artes de pesca más utilizados para la captura de los individuos de *L. griseus* fueron: a) el arpón (en 45% de los muestreos); b) el anzuelo (i.e. cordel y palangre; 29%) y c) la red de enmalle (23%). La atarraya y el chinchorro fueron ocasionalmente utilizados (1-2%) (Figura 6A). El número de hembras y de machos colectados por cada arte de pesca fue en gran medida proporcional a las frecuencias de uso de cada una de ellas. Pero, se capturó más hembras (49%) que machos (42%) con el arpón y más machos (33%) que hembras (24%) con el anzuelo (Figura 6A).

Durante la temporada de reproducción de la especie, las artes de pesca más usados fueron también el arpón (69%) y el anzuelo (29%) (Figura 6B). De manera similar a lo observado para las capturas globales, más hembras (73%) que machos (64%) fueron colectados con arpón y más machos (33%) que hembras (26%) fueron colectados con el anzuelo (Figura 6B). Al analizar la frecuencia de los individuos capturados por cada arte de pesca en relación con su estado de actividad sexual, se observó una vez más que se capturó más hembras maduras activas (66.2%) que machos maduros activos (59.8%) con el arpón y más machos maduros activos (37.2%) que hembras maduras activas (33.8%) con el anzuelo (Tabla 6).

8.1.3 Proporción sexual

La proporción de sexos (H:M) global observada (0.98:1.00) no fue significativamente diferente de una proporción de sexos equilibrada (1:1) ($\chi^2 = 0.16$, $df = 1$, $p = 0.69$) (Tabla 7). Además, la proporción de sexos fue equilibrada cualquier sea la clase de talla analizada, con la única excepción de la clase de 15-20 cm LF por la cual la proporción de sexos fue sesgada en favor de las hembras (2.30:1.00; $\chi^2 = 5.12$, $df = 1$, $p = 0.02$).

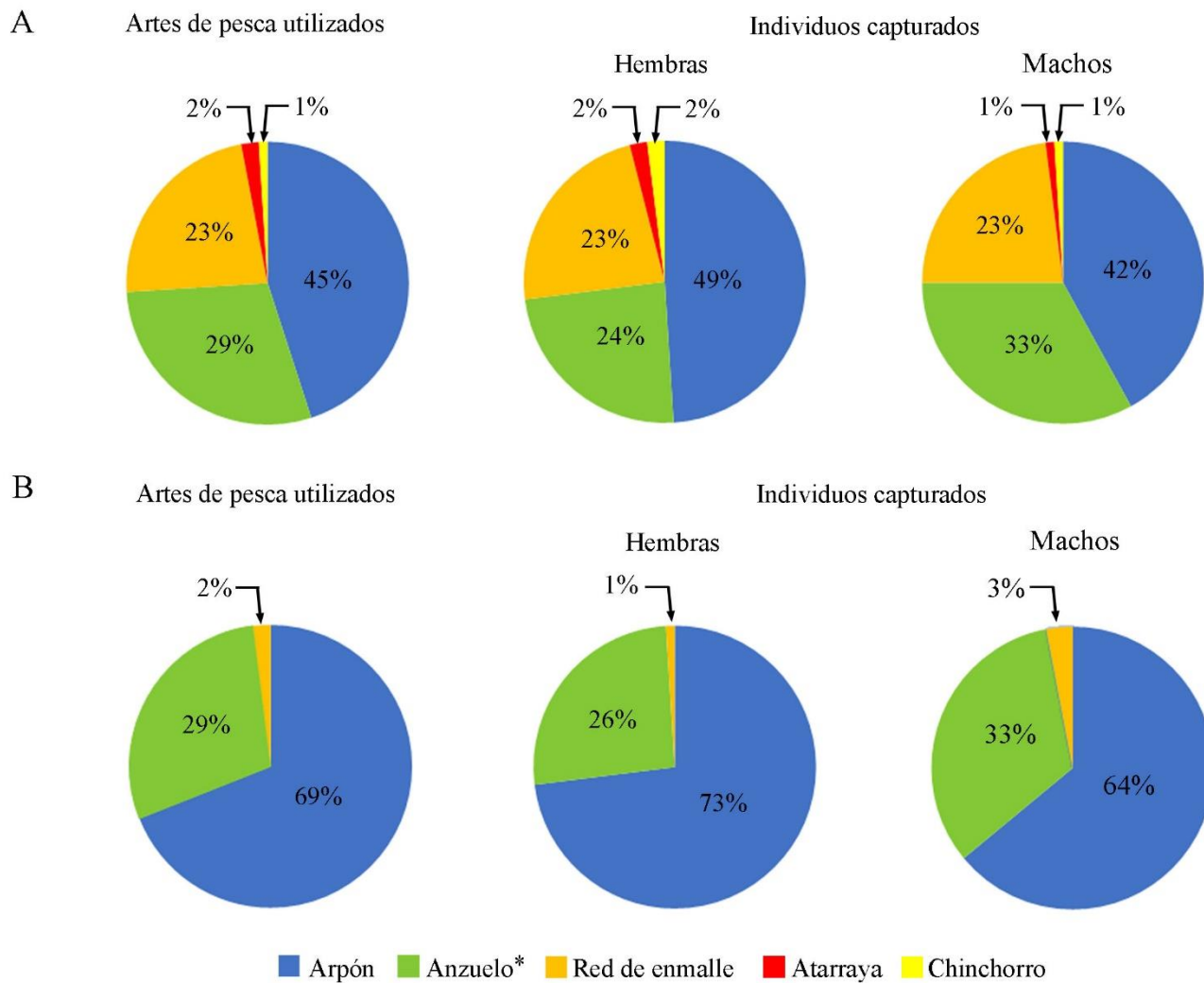


Figura 6. Proporción de los individuos de *Lutjanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, en relación con el arte de pesca utilizado. A) totalidad de los muestreos realizados entre enero 2018 y septiembre 2019; B) muestreos realizados durante la temporada de reproducción de la especie (mayo-septiembre). *Anzuelo: línea/cordel y palangre.

Tabla 6. Frecuencia de los individuos maduros de *Lutjanus griseus* capturados en el Banco de Campeche durante la temporada de reproducción (mayo-septiembre), en relación con el arte de pesca utilizado y con el estado de actividad sexual de los organismos.

Arte de pesca	Hembras maduras (%)		Machos maduros (%)	
	Activas	Inactivas	Activos	Inactivos
Arpón	66.2	72.2	59.8	72.5
Anzuelo*	33.8	26.8	37.2	25.7
Red	0	1.0	3.0	1.8

Maduros activos = individuos clasificados en la fase de aptitud para desovar, incluyendo las sub-fases de desove activo y de post-desove. Maduros inactivos = individuos clasificados en las fases de regresión y regeneración *Anzuelo: línea/cordel y palangre

Tabla 7. Proporción sexual por clases de tallas (longitud furcal, LF) de los individuos de *Lutjanus griseus* capturados sobre el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019.

Clase LF (cm)	Número		Proporción de Sexo (H:M)	X^2	p
	Hembras	Machos			
10.1 – 15.0	1	0	-	-	-
15.1 – 20.0	23	10	2.30:1.00	5.120	0.0236*
20.1 – 25.0	29	34	0.85: 1.00	0.400	0.5287
25.1 – 30.0	144	162	0.89: 1.00	1.060	0.3035
30.1 – 35.0	163	154	1.06: 1.00	0.260	0.6132
35.1 – 40.0	125	124	1.01: 1.00	0.004	0.9405
40.1 – 45.0	74	92	0.80: 1.00	1.950	0.1624
45.1 – 50.0	31	31	1.00: 1.00	0.000	0.9999
50.1 – 55.0	12	11	1.09: 1.00	0.040	0.8348
55.1 – 60.0	5	7	0.71: 1.00	0.330	0.5637
60.1 – 65.0	3	1	3.00: 1.00	1.000	0.3173
Total	610	626	0.97: 1.00	0.210	0.6490

H:M= número de hembras por cada macho; X^2 = prueba de chi-cuadrada de Pearson; p= valor de probabilidad *: Valor diferente de una proporción sexual equilibrada (1:1).

8.2 Modalidad y desarrollo de la ovogénesis

8.2.1 Modalidad

Al inicio de su proceso de maduración, los ovarios en fase de desarrollo temprano contienen ovocitos en CP y únicamente el estadio CA de los ovocitos en CS (Figura 7A). Cuando las hembras se encuentran en la fase de aptitud para desovar (Figura 7B) y en las sub-fases de desove activo (Figura 7C) y de post-desove (Figura 7D), los ovarios contienen ovocitos en diferentes estadios o sub-estadios de desarrollo. En particular, las hembras en desove activo exhiben ovarios con ovocitos en proceso de maduración (e.g. ovocitos con VGM e H, que evidencian un desove inminente), junto con ovocitos menos desarrollados (ovocitos CA y en Vtg1-3; Figura 7C). Mientras tanto, las hembras en post-desove presentan en sus ovarios unos ovocitos CA y en Vtg1-3 junto con FPOs que evidencian que un desove reciente ha ocurrido (Figura 7D). Lo anterior, indica que *L. griseus* produce varias cohortes de ovocitos que se desarrollan de forma asincrónica a lo largo de la temporada de reproducción de las hembras, y que la maduración final de los ovocitos y la ovulación ocurren de manera escalonada en el tiempo, implicando que esta especie presenta un desove por lotes.

Desarrollo

Para cada fase o sub-fase de reproducción analizada, los diferentes estadios y sub-estadios de los ovocitos característicos de una especie a ovogénesis asincrónica fueron observados en cada zona de ambos ovarios (Tabla 8). Pero al comparar la frecuencia absoluta de los ovocitos en diferentes estadios o sub-estadios, se observó la presencia de una heterogeneidad en el desarrollo de la ovogénesis entre ambos ovarios para las hembras en las sub-fases de desarrollo temprano ($\chi^2 = 5.22$, df 1, p = 0.0223) y de desove activo ($\chi^2 = 17.24$, df 5, p = 0.1919) (Tabla 9).

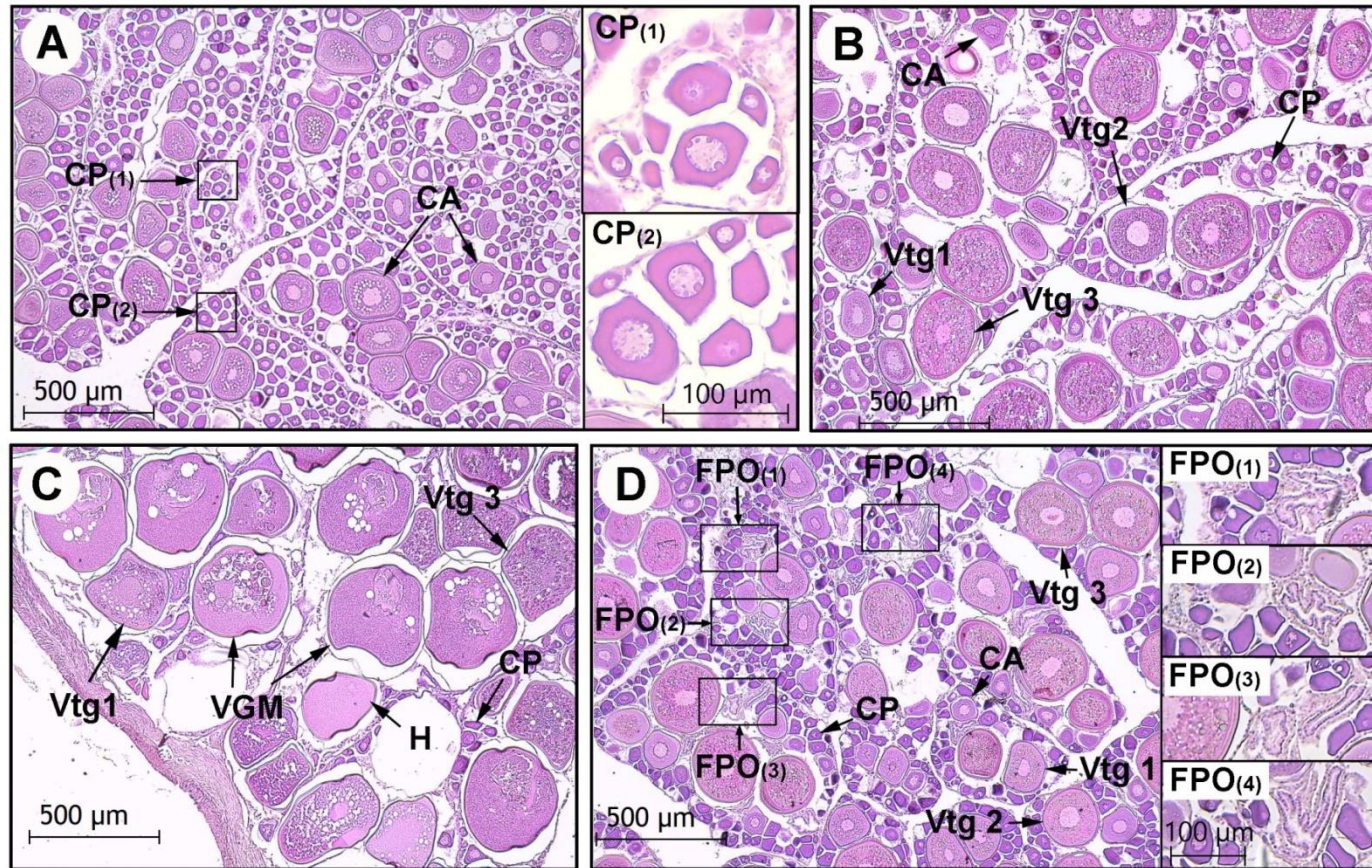


Figura 7. Fotomicrografía de cortes histológicos de ovarios de hembras de *Lutjanus griseus* colectadas durante su temporada de reproducción (mayo a septiembre de 2018 y 2019). A) Hembra de 25.8 cm LF en sub-fase de desarrollo temprano colectada en junio de 2018. B) Hembra de 53.2 cm LF en fase de aptitud para el desove colectada en junio de 2019. C) Hembra de 35.6 cm LF en sub-fase de desove activo colectada en agosto de 2019. D) Hembra de 35.6 cm LF en sub-fase de post-desove colectada en julio de 2019. CP: ovocito en crecimiento primario; CA: ovocito cortical alveolar; Vtg1: ovocito en vitelogénesis primaria; Vtg2: ovocito en vitelogénesis secundaria; Vtg3: ovocito en vitelogénesis terciaria; VGM: ovocito en maduración con la vesícula germinal en migración; H: ovocito maduro hidratado; FPO: folículo post-ovulatorio.

Tabla 8. Frecuencia de densidad (número por unidad de área) de los estadios y sub-estadios de los ovocitos observados en las zonas anterior (A), media (M) y posterior (P) de los ovarios izquierdo y derecho de las hembras de *Lutjanus griseus* en diferentes fases y su-fases de reproducción.

Fase o sub-fase de reproducción	Ovario			Total de ovocitos contados				
	Lóbulo	Zona ^c	CP ^d	CA ^d	Vtg1 ^e	Vtg2 ^e	Vtg3 ^e	M ^d
Desarrollo temprano ^b (n=5)	Izquierdo	A	3,752	230	-	-	-	-
		M	4,015	247	-	-	-	-
		P	4,522	233	-	-	-	-
	Derecho	A	3,542	200	-	-	-	-
		M	3,488	268	-	-	-	-
		P	4,179	265	-	-	-	-
Aptitud para desovar ^a (n=5)	Izquierdo	A	1,166	95	35	36	101	-
		M	1,055	79	39	38	127	-
		P	1,104	87	39	34	97	-
	Derecho	A	1,050	81	32	30	106	-
		M	1,033	89	45	27	123	-
		P	953	81	35	33	118	-
Desove activo ^b (n=5)	Izquierdo	A	694	64	23	23	28	89
		M	704	53	23	23	27	91
		P	658	59	38	23	38	89
	Derecho	A	659	59	23	7	43	129
		M	726	72	25	23	40	101
		P	533	54	21	23	29	108
Post-desove ^b (n=5)	Izquierdo	A	2,131	125	51	59	17	12
		M	2,087	138	48	48	8	14
		P	2,190	160	46	52	3	10
	Derecho	A	2,118	124	53	47	11	12
		M	2,315	133	57	50	12	8
		P	2,056	152	76	55	7	5

a: fase de reproducción; b: sub-fase de reproducción; c: área total analizada por cada zona del ovario = 57 mm² (tres campos microscópicos de 3.8 mm² x cinco hembras); d: estadio; e: sub-estadio; CP: ovocito en crecimiento primario; CA: ovocito cortico alveolar; Vtg1: ovocito en vitelogénesis primaria; Vtg2: ovocito en vitelogénesis secundaria; Vtg3: ovocito en vitelogénesis secundaria; M: ovocito en maduración.

Tabla 9. Prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrada (χ^2) para el análisis de las frecuencias de densidad (número por unidad de área) de los estadios y sub-estadios de los ovocitos entre los ovarios izquierdo y derecho, y prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrada (χ^2) y corrección de Bonferroni para las frecuencias de densidad de los estadios y sub-estadios de ovocitos entre cada zona ovárica (anterior, media y posterior) de cada ovario izquierdo y derecho, de las hembras de *Lutjanus griseus*, en diferentes fases y sub-fases de reproducción.

Fase y sub-fase de reproducción	Número de hembras	Total de ovocitos contados ^c	Entre ovarios ^c			Entre zonas ováricas							
						Ovario izquierdo ^d				Ovario derecho ^d			
			χ^2	g.l.	P	χ^2	g.l.	P	Bonferroni P	χ^2	g.l.	P	Bonferroni P
Desarrollo temprano ^b	5	24941	5.22	1	0.0223*	4.59	2	0.1010	0.8080	10.81	2	0.0045*	0.0360*
Aptitud para el desove ^a	5	7967	4.60	4	0.3308	9.08	8	0.3355	1.0000	6.01	8	0.6457	1.0000
Desove activo ^b	5	5422	17.24	5	0.0041*	10.38	10	0.4080	1.0000	21.22	10	0.0196*	0.1568
Post-desove ^b	5	14491	7.41	5	0.1919	18.05	10	0.0541	0.4328	17.10	10	0.0721	0.5768

^a: fase de reproducción; ^b: sub-fase de reproducción; ^c: área total analizada por cada fase y sub-fase de reproducción = 342 mm² (tres campos microscópicos de 3.8 mm² x tres zonas ováricas x los dos ovarios x cinco hembras); ^d: Área total analizada por cada ovario izquierdo y derecho = 171 mm² (tres campos microscópicos de 3.8 mm² x tres zonas ováricas x cinco hembras); g.l. = grados de libertad (f - 1) (c - 1), donde f = 2 para comparación “Entre ovarios” (ovarios izquierdo + derecho) o f = 3 para comparación “Entre zonas ováricas” (zonas ováricas anterior + media + posterior) y e = número de estadios o sub-estadios de los ovocitos observados en cada fase o sub-fase de reproducción (ver Tabla 8); p= valor de probabilidad. * = diferencia significativa.

La aplicación de la prueba de Chi-cuadrada para cada uno de los ovarios muestra que la heterogeneidad en el desarrollo de la ovogénesis sólo se presentó entre las zonas del ovario derecho (Tabla 9). Sin embargo, las correcciones en los niveles de significancia obtenidas mediante la aplicación de la prueba de Bonferroni determinaron que solamente las hembras clasificadas en desarrollo temprano presentaban esta heterogeneidad (Tabla 9).

De acuerdo con el resultado de la prueba G, esta heterogeneidad en la ovogénesis ocurrió entre las tres zonas del ovario derecho, siendo la zona posterior ($G = 4152.4$, d.f. = 1; $P = 0.0001$) la que presentó el mayor grado de heterogeneidad comparado con la zona anterior ($G = 3626.8$, d.f. = 1; $P = 0.0001$) y la zona media ($G = 3275.4$, d.f. = 1; $P = 0.0001$).

Estos resultados permitieron determinar que el desarrollo de los ovocitos ocurre de forma homogénea en los ovarios de esta especie, salvo únicamente en su ovario derecho y durante la etapa más temprana de su maduración gonadal.

8.3 Ciclo sexual

8.3.1 Análisis de los índices morfofisiológicos

8.3.1.1 Evolución temporal del índice gonadosomático (IGS)

El seguimiento de la variación mensual del IGS promedio de las hembras y de los machos a lo largo de un año civil permite definir que la actividad reproductora de *L. griseus* es estacional e inicia en mayo y termina en septiembre (machos) u octubre (hembras) (Figura 8). Los valores máximos del IGS promedio fueron observados en agosto para las hembras ($\bar{X} \pm$ error estándar [EE] = $1.38\% \pm 0.34\%$) y en junio para los machos ($\bar{X} \pm$ EE = $1.01\% \pm 0.14\%$).

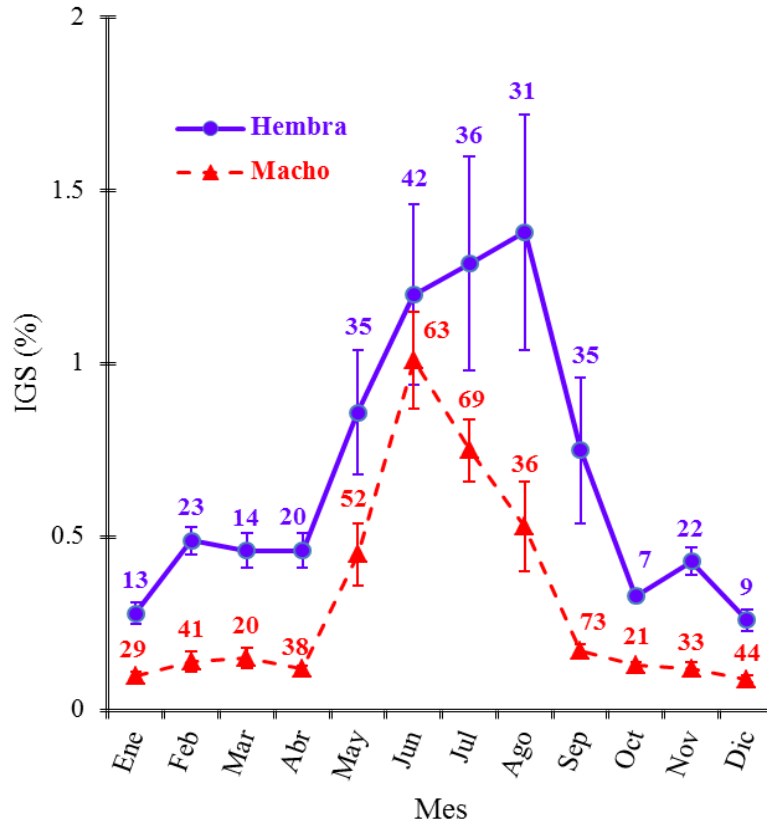


Figura 8. Variación mensual del índice gonadosomático (IGS; media \pm error estándar) de las hembras y de los machos maduros de *Lutjanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán. Los números indican las cantidades de individuos colectados entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo de un año civil.

Entre octubre y abril, los bajos valores promedio del IGS observados tanto para las hembras ($\bar{X} \pm EE = 0.33\% \pm 0.02\%$ y $0.46\% \pm 0.05\%$, respectivamente) como para los machos ($\bar{X} \pm EE = 0.13\% \pm 0.01\%$ y $0.12\% \pm 0.01\%$; respectivamente) indican que durante este periodo del año los individuos permanecieron sexualmente inactivos. Los valores promedio del IGS de las hembras obtenidos entre mayo y septiembre fueron significativamente más elevados (intervalo de confianza [IC] del 95%) que durante los demás meses del año (Anexo I). En el caso de los machos, los valores promedio del IGS obtenidos entre mayo y agosto fueron también significativamente más elevados (IC 95%) que durante los demás meses del año (Anexo II). El seguimiento de la evolución temporal de los valores de IGS en ambos sexos permitió entonces

deducir de manera preliminar que la temporada de reproducción de *L. griseus* del Banco de Campeche inicia al final de la primavera y se prolonga durante todo el verano.

8.3.1.2 Evolución temporal de los otros índices morfofisiológicos

Para ambos sexos, los demás índices morfofisiológicos analizados que pudieran presentar una relación con la maduración sexual de la especie, presentaron menor fluctuación mensual que el IGS (Figuras 9 y 10), por lo que no se identificaron patrones muy claros de variación de estos índices a lo largo del año.

Sin embargo, de manera inversa a la evolución del IGS promedio, se observó que los valores promedios del IGV en individuos de ambos sexos fueron los más bajos en: marzo ($\bar{X} \pm EE = 0.69 \pm 0.31\%$ y $0.75 \pm 0.22\%$); mayo ($\bar{X} \pm EE = 0.55 \pm 0.14\%$ y $0.93 \pm 0.17\%$); julio ($\bar{X} \pm EE = 0.82 \pm 0.18\%$ y $0.81 \pm 0.15\%$) y agosto ($\bar{X} \pm EE = 0.97 \pm 0.20\%$ y $0.64 \pm 0.12\%$) (Figuras 9 y 10; Anexos I y II). La disminución en peso de este tejido durante la temporada de reproducción podría estar asociada a la utilización de las reservas nutritivas contenidas en él, para asegurar la producción y el desarrollo de los ovocitos y la realización del desove.

Los valores promedio del IHS y de Kn tanto en las hembras como en los machos fueron más elevados al final del año, cuando se observó la disminución de los valores promedio del IGS para ambos sexos: en noviembre para las hembras (IHS = $1.49 \pm 0.08\%$ y Kn = $0.45 \pm 4e-3$) y en noviembre (IHS = $1.43 \pm 0.05\%$) y en octubre (Kn = $0.47 \pm 0.02\%$) para los machos (Figuras 9 y 10; Anexos I y II). El incremento de los valores de estos dos índices ocurrió a finalizar la temporada de reproducción de la especie, debido probablemente a una activación de la síntesis y acumulación de lípidos en el organismo, y en particular en el hígado.

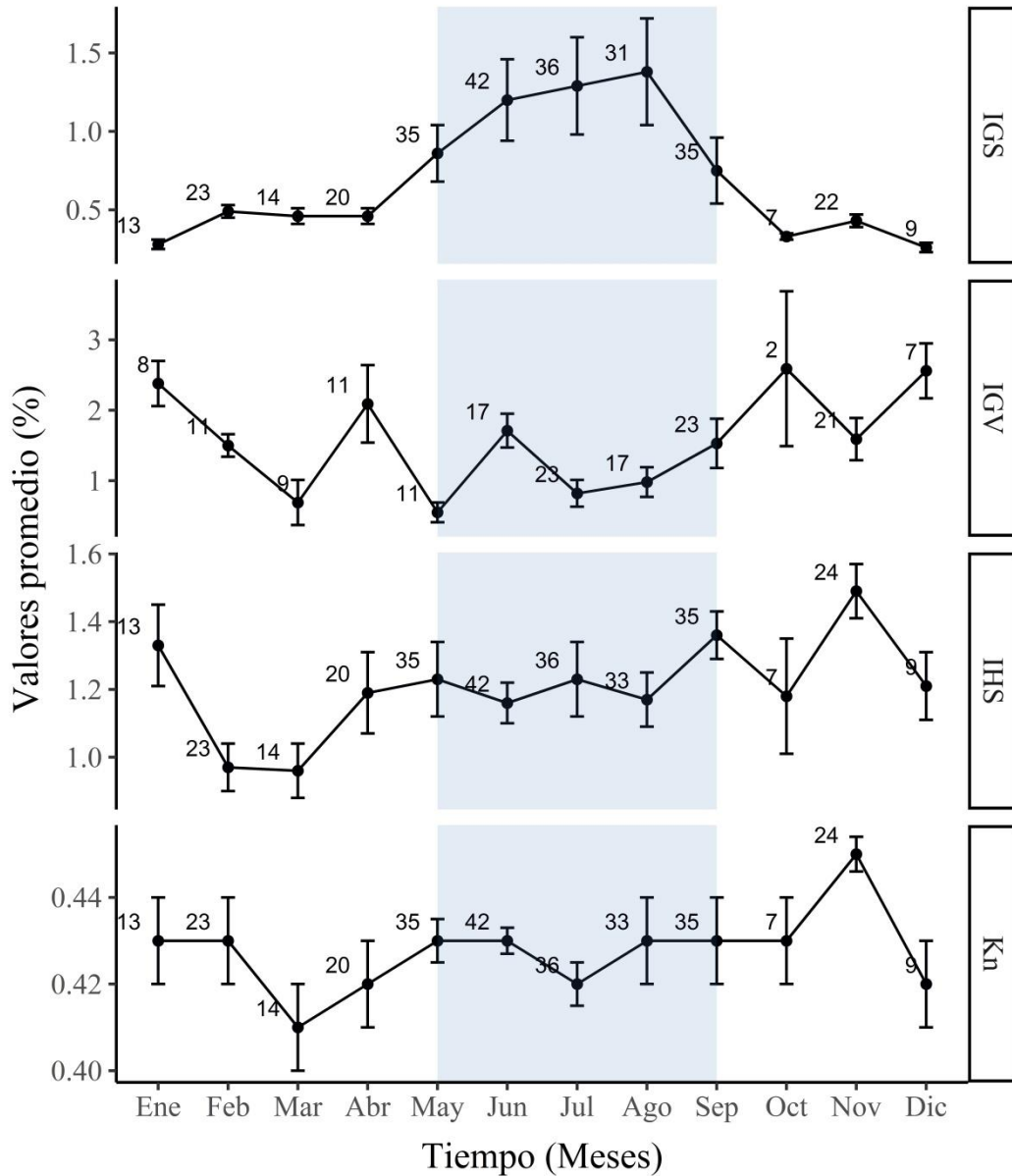


Figura 9. Variación mensual del valor promedio (\pm error estándar) del índice gonadosomático (IGS%), del índice de grasa visceral (IGV%), del índice hepatosomático (IHS%) y del factor de condición relativo (Kn%) de las hembras maduras de *Lujanus griseus* capturadas en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán. Los números indican las cantidades de individuos colectados entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo de un año civil. Las áreas de color azul corresponden a los meses del año durante los cuales los valores promedio del IGS son significativamente más elevados.

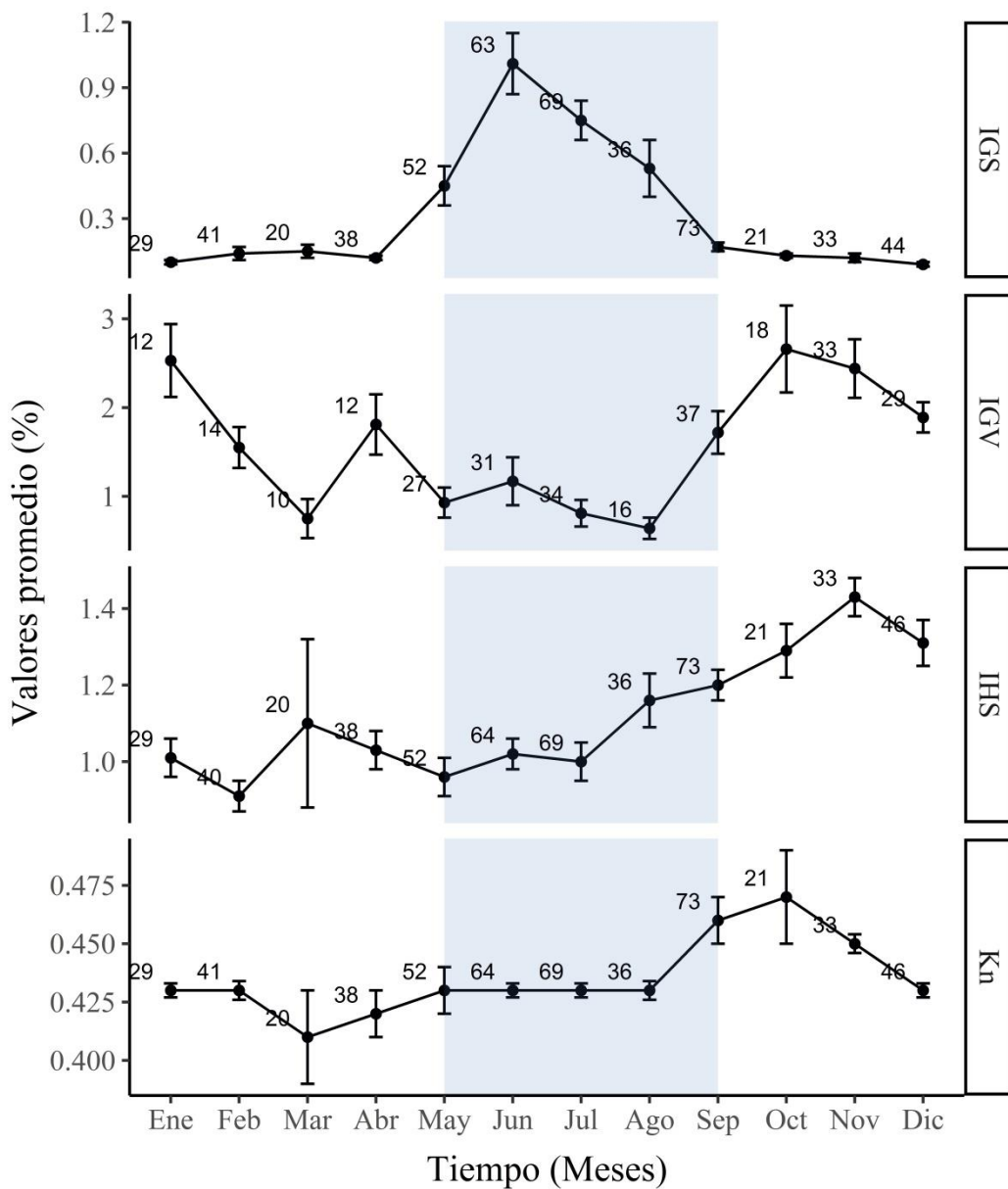


Figura 10. Variación mensual del valor promedio (\pm error estándar) del índice gonadosomático (IGS%), del índice de grasa visceral (IGV%), del índice hepatosomático (IHS%) y del factor de condición relativo (Kn%) de los machos maduros de *Lujanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán. Los números indican las cantidades de individuos colectados entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo de un año civil. Las áreas de color azul corresponden a los meses del año durante los cuales los valores promedio del IGS son significativamente más elevados.

8.3.2 Análisis de las fases y sub-fases de reproducción

8.3.2.1 Distinción entre hembras inmaduras y en regeneración

La mediana y el intervalo de tallas de las hembras clasificadas como inmaduras ($n = 288$; $\bar{X} \pm EE = 30.6 \pm 0.4$ cm LF; 14.7-46.0 cm LF), fueron respectivamente diferentes de los valores registrados para las hembras clasificadas como en regeneración ($n = 241$; $\bar{X} \pm EE = 37.7 \pm 0.5$ cm LF; 24.2-63.9 cm LF) (Figura 11). La mediana de las tallas de las hembras inmaduras fue significativamente inferior a la mediana de las tallas de las hembras en regeneración (Kruskal-Wallis test $H = 94.91$, $df = 1$, $p < 2.2e^{-16}$). Además, la distribución de frecuencia de talla de las hembras inmaduras fue también estadísticamente diferente a la distribución de frecuencia de talla de las hembras en regeneración (Kolmogorov-Smirnov test $KS = 0.0617$, $p = 0.0355$). Estos resultados confirmaron que la discriminación entre hembras inmaduras y en regeneración, hecha en base al examen histológico de los ovarios, fue generalmente correcta.

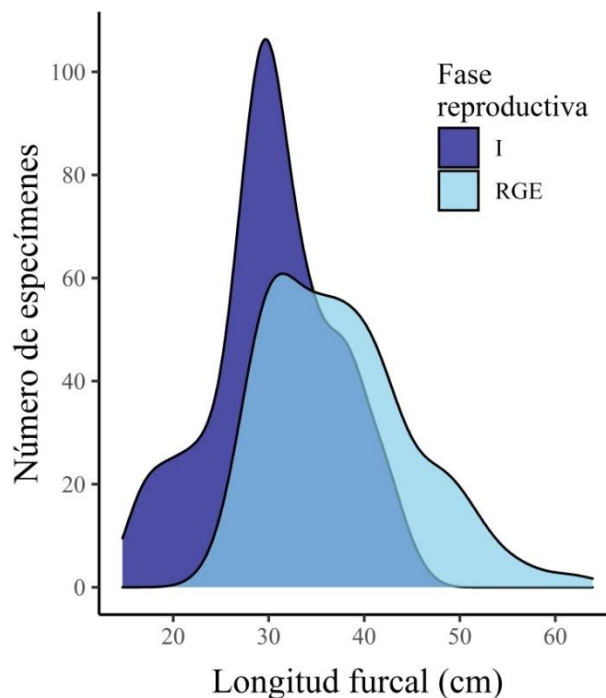


Figura 11. Distribución de las frecuencias de talla de las hembras de *Lutjanus griseus*, clasificadas histológicamente como inmaduras (I) o en regeneración (RGE), capturadas en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019.

8.3.2.2 Evolución de las fases y sub-fases de reproducción

El análisis de la variación mensual de la frecuencia de individuos en diferentes fases y sub-fases de reproducción a lo largo de un año civil, confirmó las observaciones preliminares realizadas a partir del análisis de la variación temporal del IGS promedio.

Las hembras maduras activas ($n = 47$; 15% del total de las hembras capturadas) fueron colectadas entre mayo y septiembre, con una mayor frecuencia en junio (Figura 12A). La proporción más elevada de hembras en aptitud para desovar fue observada en junio (26%; $n = 11$); la de las hembras en desove activo en agosto (6%; $n = 2$) y la de las hembras en post-desove en julio (14%; $n = 5$). Las hembras en regresión fueron observadas en las capturas entre junio y noviembre (entre 2 y 9%; $n = 1-3$). Entre octubre y abril la totalidad o la mayoría (96% en noviembre) de las hembras capturadas mensualmente fueron en regeneración. También se observaron unos porcentajes elevados de hembras en regeneración (24-77%) entre mayo y septiembre, temporada durante la cual se colectaron todas las hembras maduras activas (Figura 12A).

A lo largo del año, los machos maduros fueron sexualmente activos más tiempo que las hembras. Así, los machos maduros activos ($n = 186$; 34% del total de los machos capturados) fueron colectados entre abril y octubre con una mayor frecuencia en junio y julio (Figura 12B). Las proporciones más elevadas de machos en aptitud para desovar fueron observadas en mayo (62%, $n = 32$) y junio (55%; $n = 36$) y la de los machos en desove activo en junio (34%; $n = 22$) y julio (38%; $n = 26$). Los machos en regresión fueron colectados todo el año, con una mayor frecuencia entre septiembre y noviembre (56 y 79%; $n = 40$ y 26; respectivamente). Los machos en regeneración fueron también observados a lo largo de todo el año (excepto en junio), con una mayor frecuencia entre enero y febrero (90 y 93%; $n = 38$ para ambos meses) (Figura 12B).

Tomando en consideración los resultados obtenidos a partir de ambos sexos, se observó que la temporada de reproducción de la población de *L. griseus* del Banco de Campeche ocurre esencialmente entre mayo y septiembre, con unos picos de desove máximo ubicados entre mayo y agosto y eventualmente hasta septiembre.

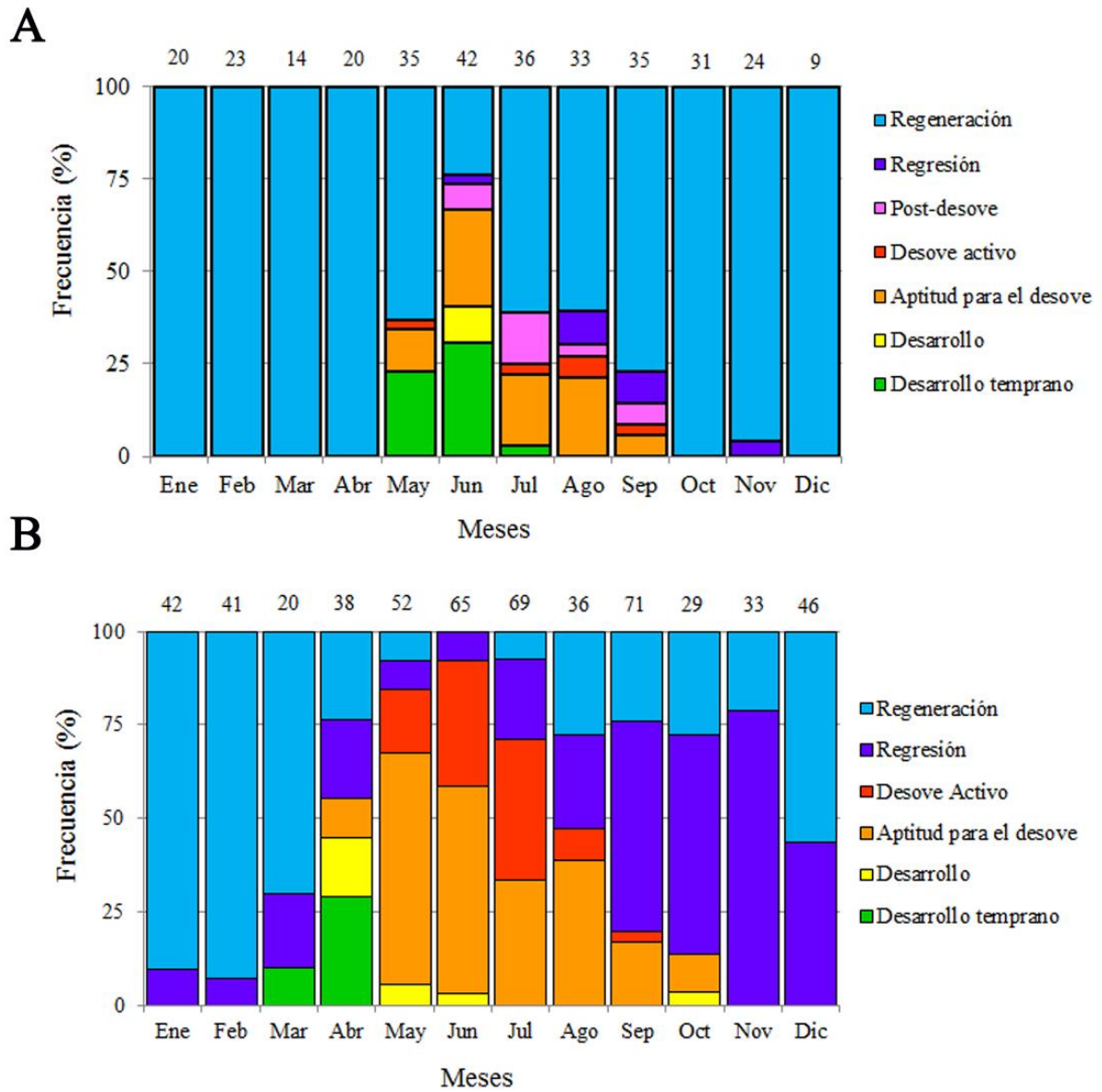


Figura 12. Variación mensual del porcentaje de hembras (A) y machos (B) maduros de *Lutjanus griseus* en diferentes fases o sub-fases de reproducción, capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán. Los números indican las cantidades de individuos colectados entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo un año civil.

8.3.3 Análisis de los índices bioquímicos

8.3.3.1 Agua

La proporción promedio del contenido de agua observado en los ovarios ($\bar{X} \pm EE= 74.54 \pm 0.62\%$; BCa=73.28-75.71%; n=177) fue mayor al observado en los testículos ($\bar{X} \pm EE= 66.46 \pm 1.45\%$; BCa= 63.64-69.15%; n=167) (Figura 13; Anexo III). Para las hembras, los porcentajes promedio de contenido de agua registrados en enero ($\bar{X} \pm EE= 64.19 \pm 2.02\%$; BCa=59.74-67.61%; n=18) y junio ($\bar{X} \pm EE=67.11 \pm 1.04\%$; BCa=65.51-69.48%; n=13) fueron inferiores a los obtenidos durante los demás meses del año. En cambio, para los machos los valores de los porcentajes promedio más bajos fueron registrados en enero ($\bar{X} \pm EE=42.33 \pm 2.52\%$; BCa=37.80-47.32%; n=14) y diciembre ($\bar{X} \pm EE=29.19 \pm 1.97\%$; BCa=25.85-33.40%; n=11) (Anexo III). La variación mensual de los porcentajes promedio del contenido de agua fue más importante en los testículos que en los ovarios. Los bajos valores porcentuales del contenido de agua observados fuera de la temporada de reproducción (mayo-septiembre) no fueron estadísticamente diferentes a los obtenidos durante los demás meses del año (Figura 13; Anexo III).

El valor promedio del contenido de agua en el hígado fue similar en las hembras ($\bar{X} \pm EE = 68.89 \pm 0.51\%$; BCa=67.91-69.86%; n=183) y en los machos ($\bar{X} \pm EE = 69.94 \pm 0.52\%$; BCa=68.91-70.93%; n=177) (Figura 13; Anexo III). En el caso de las hembras ocurrió una visible disminución del porcentaje promedio del contenido de agua en el hígado durante los meses de abril ($\bar{X} \pm EE= 63.15 \pm 1.79\%$; BCa=59.85-66.64%; n=15) y junio ($\bar{X} \pm EE= 58.48 \pm 1.11\%$; BCa= 56.08 \pm 60.37%; n=15); mientras que los machos presentaron un porcentaje mayor durante el mes de septiembre ($\bar{X} \pm EE =79.81 \pm 1.60\%$; BCa=76.59-82.60%; n=15) y posteriormente una disminución en el mes de octubre ($\bar{X} \pm EE = 60.84 \pm 1.47\%$; BCa=57.93-63.51%; n=15) (Figura 13; Anexo III). En resumen, fue posible observar que los porcentajes promedio del contenido de agua en el hígado de las hembras y de los machos fueron un poco más elevados al final de la temporada de reproducción.

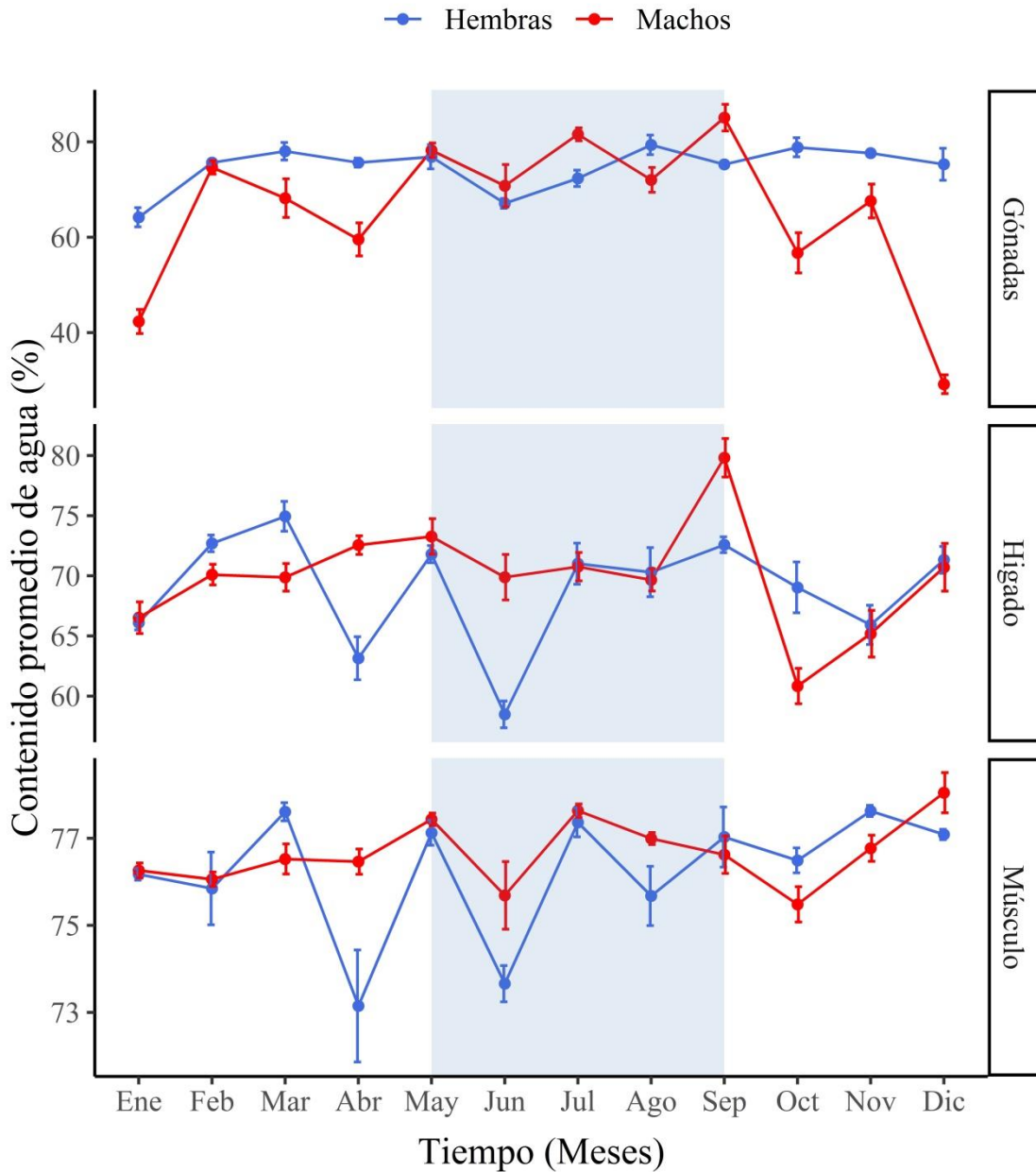


Figura 13. Variación mensual del porcentaje promedio (\pm error estándar; $n = 5$) del contenido de agua en las gónadas, el hígado y el tejido muscular de las hembras y de los machos maduros de *Lujanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo de un año civil. Las áreas de color azul corresponden a la temporada de reproducción de la especie, considerando el ciclo sexual de las hembras.

El contenido promedio de agua en el tejido muscular fue similar en las hembras ($\bar{X} \pm EE = 76.24 \pm 0.19\%$; BCa= 75.80-76.55%; n= 181) y en los machos ($\bar{X} \pm EE = 76.67 \pm 0.11\%$; BCa=76.43-76.88%; n=179). Los menores porcentajes fueron registrados durante los meses de abril ($\bar{X} \pm EE = 73.15 \pm 1.29\%$; BCa=69.39-74.87%; n=15) y junio ($\bar{X} \pm EE = 73.66 \pm 0.42\%$; BCa=72.74-74.35%; n=14) para las hembras y en junio ($\bar{X} \pm EE = 75.69 \pm 0.78\%$; BCa=73.76-76.83%; n=14) y octubre ($\bar{X} \pm EE = 75.48 \pm 0.41\%$; BCa=74.50-76.10%; n=15) para los machos (Figura 13; Anexo III). Las variaciones mensuales de los valores porcentuales promedio del contenido de agua en los músculos fueron semejantes para ambos sexos a lo largo del año, con la excepción de los meses de abril y junio, durante los cuales las hembras presentaron un valor promedio inferior al de los machos (Figura 13; Anexo III). En el caso del hígado y del tejido muscular de los individuos de ambos sexos, los porcentajes del contenido de agua más elevados se presentaron al final de la temporada de reproducción (Figura 13).

8.3.3.2 Proteína cruda

El contenido promedio de proteína cruda en las gónadas fue más elevado en las hembras ($\bar{X} \pm EE = 21.34 \pm 0.41\%$; BCa=20.51-22.12%; n=174) que en los machos ($\bar{X} \pm EE = 18.67 \pm 0.45\%$; BCa=17.79-19.57%; n=159) (Figura 14; Anexo IV). Para las hembras los porcentajes incrementaron al inicio de la temporada de reproducción en los meses de junio ($\bar{X} \pm EE = 26.64 \pm 1.20\%$; BCa=23.96-28.59%; n=14) y julio ($\bar{X} \pm EE = 24.39 \pm 1.45\%$; BCa=21.19-26.70%; n=15) para disminuir posteriormente a partir del mes de agosto y hasta el mes de diciembre (Figura 14; Anexo IV). Para los machos la variabilidad fue menor a que en el caso de las hembras, observando una disminución del porcentaje promedio únicamente en el mes de septiembre, al final del periodo reproductivo, ($\bar{X} \pm EE = 11.36 \pm 1.28\%$; BCa=9.21-14.12%; n=15). La disminución del porcentaje promedio del contenido en proteína cruda, observada tanto en las hembras como en los machos al final de la temporada de reproducción, podría indicar una utilización activa de este macronutriente durante el proceso de maduración gonadal.

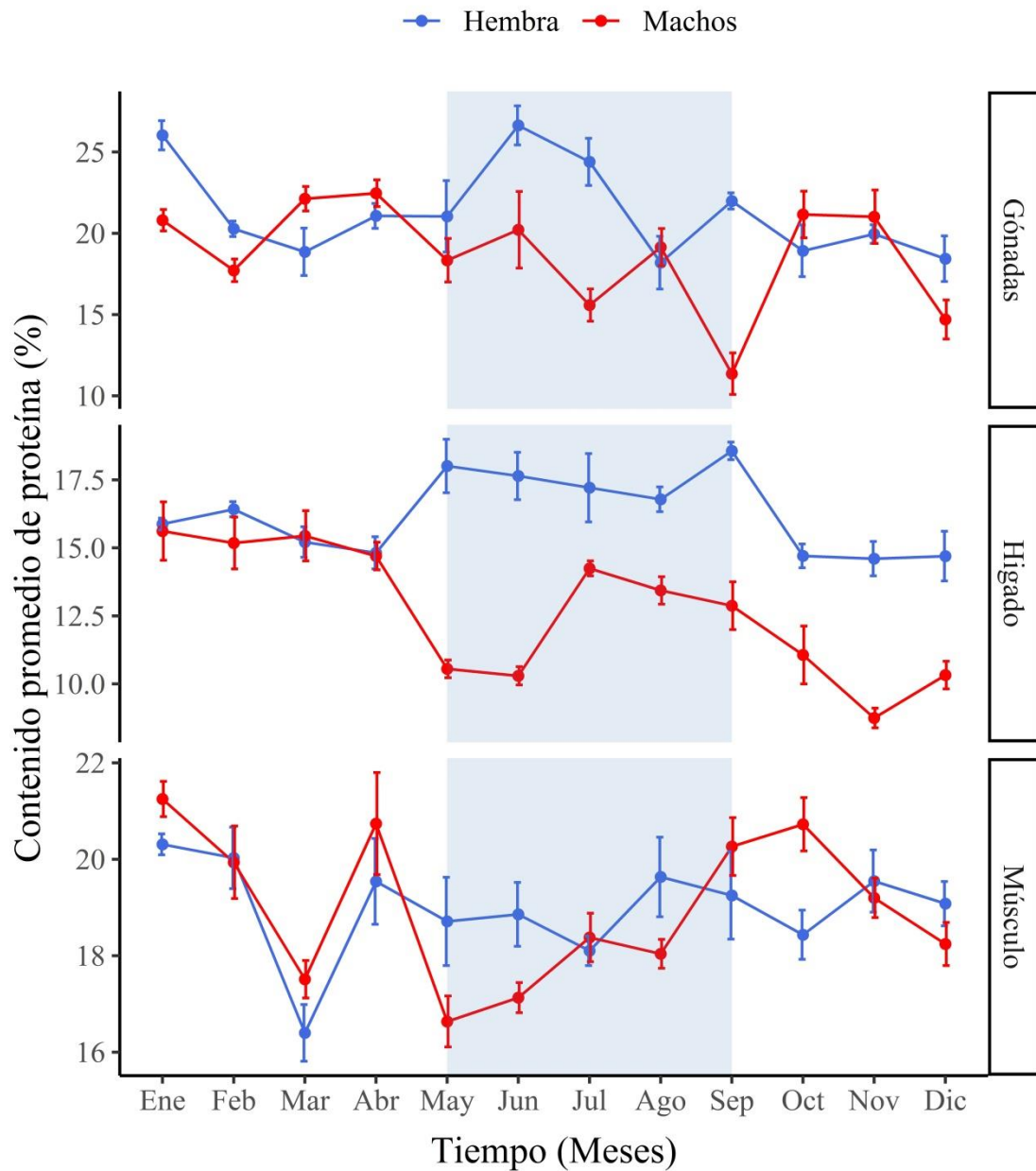


Figura 14. Variación mensual del porcentaje promedio (\pm error estándar; $n = 5$) del contenido de proteína cruda en las gónadas, el hígado y el tejido muscular de las hembras y de los machos maduros de *Lujanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo un año civil. Las áreas de color azul corresponden a la temporada de reproducción de la especie, considerando el ciclo sexual de las hembras.

El promedio de contenido de proteína cruda observado en el hígado de las hembras ($\bar{X} \pm EE = 16.1 \pm 0.21\%$; BCa=15.68-16.52%; n=173) fue más elevado que en el caso de los machos ($\bar{X} \pm EE = 12.66 \pm 0.27\%$; BCa=12.14-13.20%; n=169) (Figura 14; Anexo IV). Para las hembras los porcentajes promedio permanecieron elevados durante todo el periodo de reproducción (entre mayo $\bar{X} \pm EE = 18.01 \pm 0.98\%$; BCa= 16.37-20.00%; n=12 y septiembre $\bar{X} \pm EE = 18.57 \pm 0.33\%$; n=14). En cambio, en los machos se observó una disminución del porcentaje del contenido de proteína cruda desde el inicio del periodo reproductivo en mayo ($\bar{X} \pm EE = 10.55 \pm 0.33$; BCa=9.93-11.20%; n=15) y en junio ($\bar{X} \pm EE = 14.25 \pm 0.28$; BCa=13.64-14.69%; n=15) (Anexo IV) y hasta el final del año en noviembre ($\bar{X} \pm EE = 8.74 \pm 0.36$; BCa=8.15-9.53%; n=14), antes de notar un incremento de los porcentajes promedio hasta el principio del año siguiente (enero-abril) (Figura 14).

En el tejido muscular, los porcentajes promedio del contenido de proteína cruda fueron similares en las hembras ($\bar{X} \pm EE = 19 \pm 0.20$; BCa=18.63-19.40%; n=170) y en los machos ($\bar{X} \pm EE = 19 \pm 0.19$; BCa=18.63-19.39%; n=179) (Figura 14; Anexo IV). Se observó una disminución de los porcentajes en el mes de marzo, tanto en las hembras ($\bar{X} \pm EE = 16.40 \pm 0.59$; BCa=15.34-17.55%; n=13) como en los machos ($\bar{X} \pm EE = 17.51 \pm 0.39$; BCa=16.89-18.38%; n=15). Sin embargo, es en el mes de mayo que se observó el valor mínimo del porcentaje promedio del contenido de proteína cruda en los músculos de los machos ($\bar{X} \pm EE = 16.64 \pm 0.53$; BCa=15.82-17.87%; n=15) (Figura 14; Anexo IV). Entonces, una utilización notable de las proteínas crudas contenida en el tejido muscular de los individuos de ambos sexos parece suceder al inicio de la temporada de reproducción, con una mayor incidencia en los machos que en las hembras (Figura 14).

8.3.3.3 Lípidos crudos

La variación de los porcentajes promedio del contenido de lípidos crudos en los tejidos y órganos de las hembras y de los machos, fue generalmente inversa a la variación observada para los porcentajes promedio del contenido de agua (Figura 15).

El promedio del contenido de lípidos crudos presentes en las gónadas fue menor en el caso de las hembras ($\bar{X} \pm EE = 10.22 \pm 0.49$; BCa=9.37-11.27%; n=175) que de los machos ($\bar{X} \pm EE = 28.69 \pm 1.63$; BCa=25.66-32.00%; n=161) (Figura 15; Anexo V). No se observó una variación

temporal importante del porcentaje promedio de lípidos en las gónadas de las hembras. Al contrario, fue durante toda la temporada de reproducción de la especie que se observaron los valores más bajos del porcentaje promedio de lípidos en las gónadas de los machos (Figura 15; Anexo V). Es entonces probable que los machos utilizan con mayor intensidad los lípidos crudos presentes en sus gónadas que las hembras y esto durante toda la temporada de reproducción.

El promedio del contenido de lípidos en el hígado fue ligeramente superior en las hembras ($\bar{X} \pm EE = 18.16 \pm 0.54$; BCa=17.18-19.28%; n=175) que en los machos ($\bar{X} \pm EE = 17.09 \pm 0.51$; BCa=16.12-18.15%; n=173) (Figura 15; Anexo V). Las hembras no presentaron un patrón de variación temporal claro en los porcentajes promedio de lípidos en su hígado (Figura 15; Anexo V). Mientras tanto, el porcentaje promedio de lípidos crudos en el hígado de los machos fue disminuyendo progresivamente desde enero hasta el final del periodo de reproducción de la especie, alcanzando un valor mínimo en septiembre ($\bar{X} \pm EE = 10.41 \pm 1.61$; BCa=7.50-13.47%; n=12) (Figura 15; Anexo V). Posiblemente, los machos comenzarían a utilizar gradualmente a los lípidos crudos presentes en su hígado desde varios meses antes del inicio de la temporada de reproducción de la especie y durante toda su duración. Mientras tanto, las hembras lo harían de manera más limitada al final de esta temporada.

La proporción del promedio de lípidos crudos en el tejido muscular, fueron similares en las hembras ($\bar{X} \pm EE = 9.80 \pm 0.20$; BCa=9.42-10.22%; n=171) y en los machos ($\bar{X} \pm EE = 10.00 \pm 0.18$; BCa=9.65-10.36%; n=172) (Figura 15; Anexo V). Para ambos sexos ocurrió una disminución en el porcentaje promedio desde el mes de julio y hasta el mes de septiembre (Figura 15; Anexo V). Es probable que tanto las hembras como los machos utilizarían los lípidos contenidos en su masa muscular durante su temporada de reproducción.

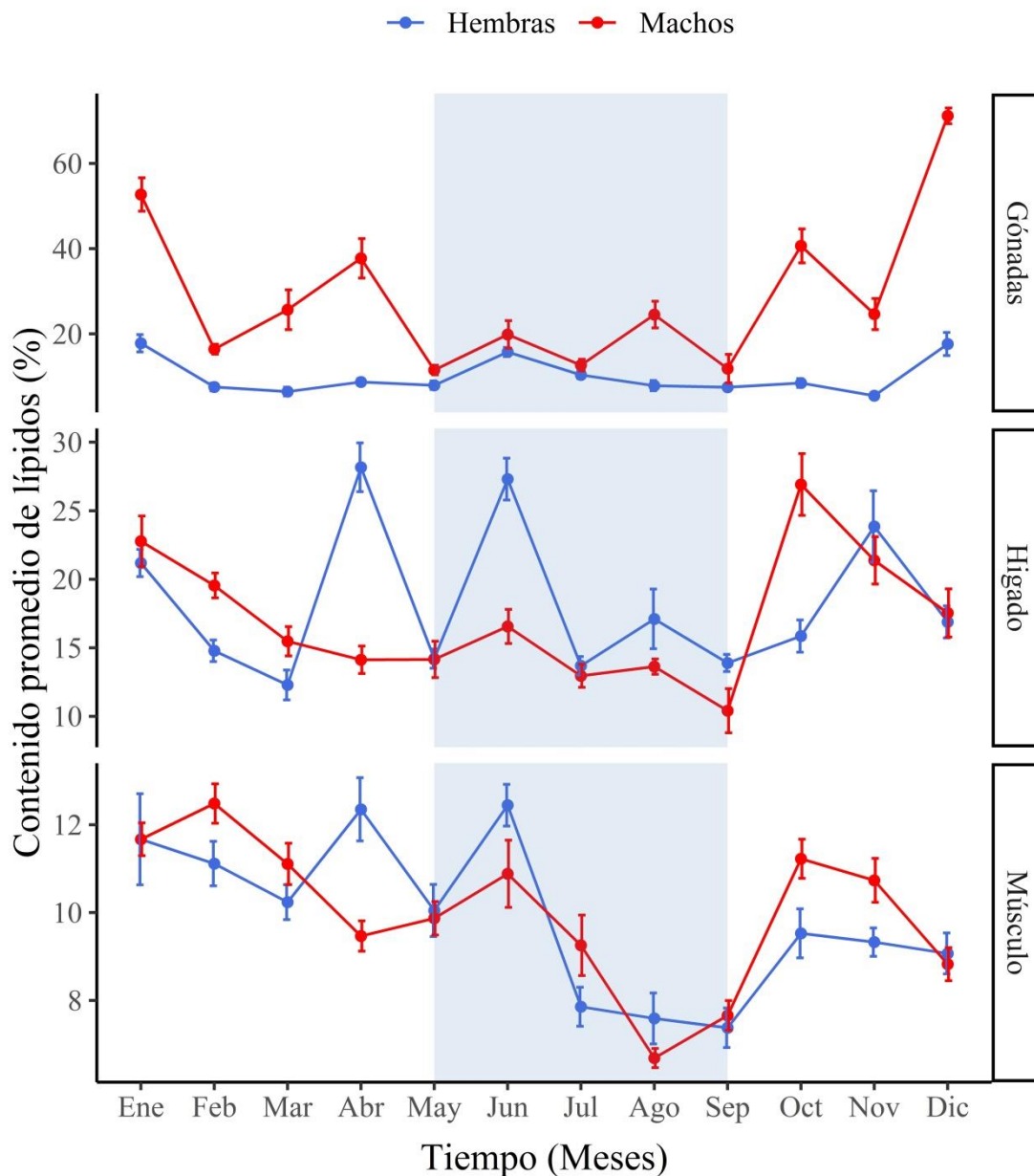


Figura 15. Variación del porcentaje promedio (\pm error estándar; $n = 5$) del contenido de lípidos crudos en las gónadas, el hígado y el tejido muscular de las hembras y de los machos maduros de *Lujanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo de un año civil. Las áreas de color azul corresponden a la temporada de reproducción de la especie, considerando el ciclo sexual de las hembras.

8.4 Madurez sexual

Las tallas mínimas de madurez (L_{min}) fueron de: 24.2 cm LF para una hembra madura en fase de regeneración y de 22.8 cm LF para un macho maduro en fase de regresión. La talla máxima (L_{max}) registrada para *L. griseus* del Banco de Campeche fue de 63.9 cm LF para las hembras y de 63.2 cm LF para los machos. Por lo tanto, la proporción de la talla máxima a la cual las hembras y los machos alcanzaron su madurez (L_{min}/L_{max}) fue de: 38% y 36%, respectivamente. La L_{50} fue de 32.2 cm LF (intervalo de confianza [IC]: 31.0-33.5 cm LF) para las hembras y de 22.0 cm LF (IC: 20.0-23.6 cm LF) para los machos (Figura 16).

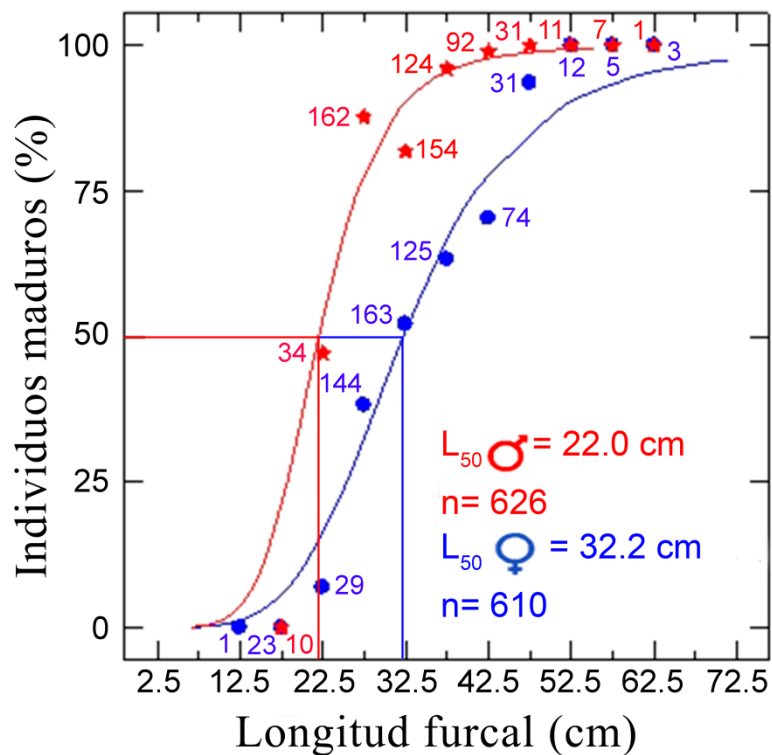


Figura 16. Talla de madurez sexual (L_{50}) de las hembras y los machos de *Lutjanus griseus* capturados en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero de 2018 y septiembre de 2019. La proporción de peces sexualmente maduros en cada clase de talla fue calculada mediante una regresión logística binaria. Las líneas verticales indican la longitud a la cual el 50% de los especímenes son maduros. Los números indican la cantidad de individuos analizados por cada clase de talla.

8.5 Áreas de desove

Del total de hembras clasificadas en desove activo (n=6) solo se obtuvo la ubicación georreferenciada de captura para dos de ellas: una fue colectada al oeste de Celestún, a una profundidad de 44 m y la otra al norte de Dzilam de Bravo, a 22 m de profundidad (Figura 3). Las demás hembras clasificadas en desove activo (n = 4) fueron todas desembarcadas en el puerto de Celestún, lo que deja suponer que fueron capturados en la región oeste de la costa de Yucatán. Todas las hembras en post-desove (n=10) fueron también capturadas en la región de Celestún. Siete de ellas fueron colectadas entre 14.6 y 44.0 m de profundidad, en sitios georreferenciados ubicados al oeste del puerto de Celestún, cerca de los arrecifes de Triángulos y Cayo Arenas (Figura 3).

Con base en estos resultados, es posible inferir que estos sitios ubicados entre 15.0 y 44.0 m de profundidad, podrían corresponder a unas áreas de desove para la población de *L. griseus* del Banco del Banco de Campeche. Tanto las hembras en desove activo como en post-desove fueron capturadas entre siete días antes y dos días después de la fase de luna llena. Solo una hembra en desove activo fue capturada cinco días después de la fase de luna nueva.

8.6 Fecundidad

8.6.1 Patrón de fecundidad

Debido a la cantidad reducida de hembras maduras activas obtenidas en las colectas (ver 8.3.2.2; p. 59), solamente cinco hembras en desarrollo temprano, aptitud para desovar, desove activo o post-desove, pudieron ser analizadas para el estudio del patrón de fecundidad.

Las distribuciones de las frecuencias de diámetro de los ovocitos presentes en los ovarios de estas hembras se presentan en la Figura 17. Cualquiera sea la fase o sub-fase de reproducción de las hembras, no se observó un hiato distintivo entre la distribución de frecuencia de los diámetros de los ovocitos en CP y la de los diámetros de los ovocitos en CS, en particular cuando estos se encontraban en estadios avanzados de desarrollo (i.e Vtg1-3 y M).

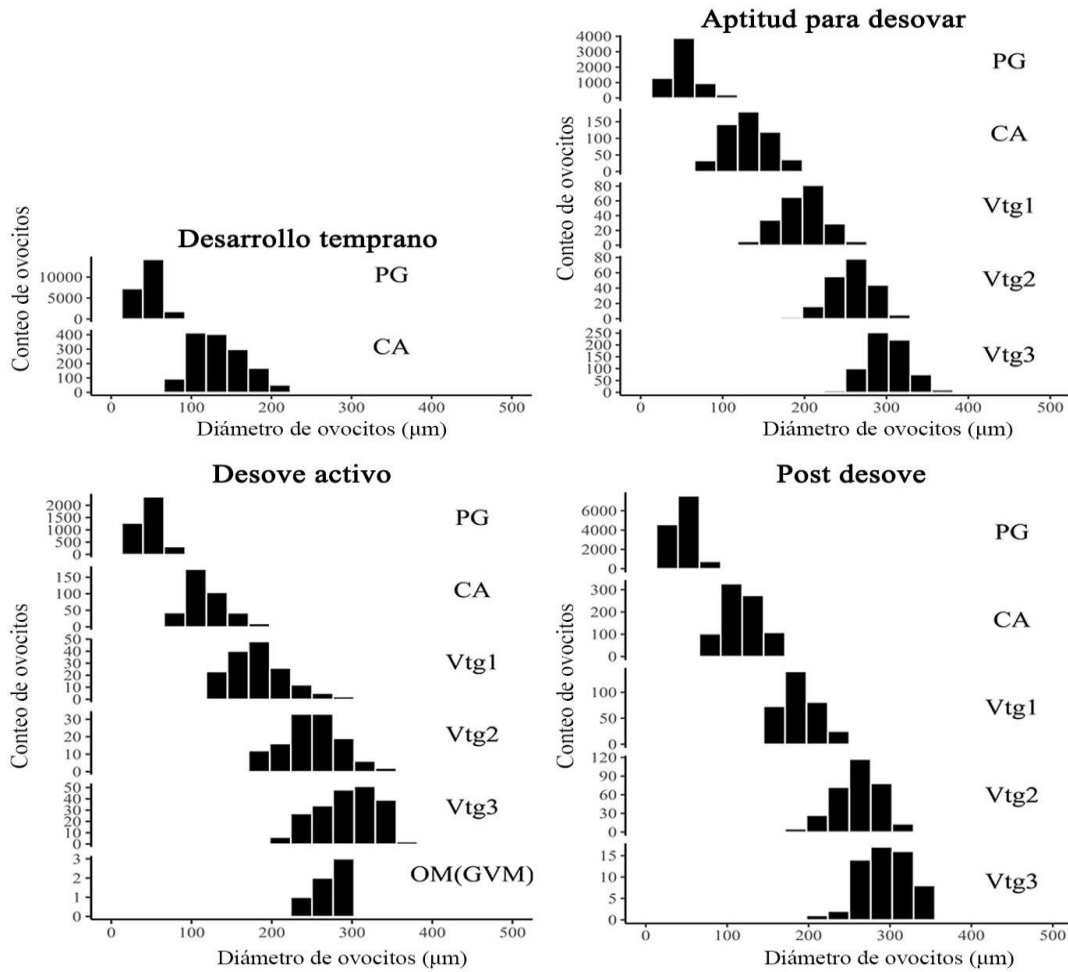


Figura 17. Distribuciones de las frecuencias de diámetro de los ovocitos en diferentes estadios y sub-estadios de desarrollo, en los ovarios de hembras de *Lutjanus griseus* en diferentes fase y sub-fases de reproducción, capturadas sobre el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero de 2018 y septiembre de 2019. CP= ovocito en crecimiento primario ($\bar{X} \pm EE = 47.03 \pm 0.07 \mu\text{m}$, $n = 46,730$); CA = ovocito cortico alveolar ($\bar{X} \pm EE = 128.27 \pm 0.52 \mu\text{m}$, $n = 3,148$); Vtg1 = ovocito en vitelogénesis primaria ($\bar{X} \pm EE = 190.33 \pm 1.06 \mu\text{m}$, $n = 709$); Vtg2 = ovocito en vitelogénesis secundaria ($\bar{X} \pm EE = 258.32 \pm 1.15 \mu\text{m}$, $n = 631$) y Vtg3 = ovocito en vitelogénesis terciaria ($\bar{X} \pm EE = 298.58 \pm 0.92 \mu\text{m}$, $n = 935$); OM (VGM) = ovocito en maduración con la vesícula germinal en migración ($\bar{X} \pm EE = 274.47 \pm 8.67 \mu\text{m}$, $n = 6$). Unos folículos post-ovulatorios fueron observados en los ovarios de las hembras en post-desove (ver Figura 7D).

Los ovocitos CA fueron siempre observados en los ovarios de todas las hembras, y en particular durante los periodos: a) de desove inminente cuando las hembras estuvieron en la sub-fase de desove activo y b) de desove reciente cuando las hembras estuvieron en la sub-fase de post-desove. Además de haber confirmado que la especie presenta una ovogénesis asincrónica (ver 8.2.1.; p. 50), la distribución de frecuencia de los diámetros de los ovocitos en diferentes estadios de desarrollo en ovarios de *L. griseus*, dejan suponer que la producción de los ovocitos destinados a la puesta anual es continua durante toda la temporada de reproducción de las hembras. Es entonces probable que esta especie presente un patrón de fecundidad indeterminada. Por lo anterior, se optó por realizar una estimación de fecundidad por lote.

8.6.2 Estimación de la fecundidad por lote

Para la estimación de la fecundidad de la especie, sólo fueron disponibles dos hembras maduras activas con la presencia de ovocitos en hidratación en sus ovarios. Los valores de fecundidad por lote y de la fecundidad relativa estimados fueron de: 46,766 y 330,264 ovocitos y de 107 y 157 ovocitos/g de pez, respectivamente (Tabla 10). La hembra más fecunda fue la de mayor longitud (51.4 cm LT) y peso (2,107 g PT). El diámetro promedio (\pm EE) de los ovocitos hidratados medidos en los ovarios de ambas hembras fue de $726.2 \pm 1.6 \mu\text{m}$, con un intervalo de diámetro entre 601.3 y 836.6 μm .

Tabla 10. Fecundidad por lote (Fpl) y fecundidad relativa por lote (Fplr) y diámetro medio de los ovocitos hidratados de dos hembras de *Lutjanus griseus* capturadas en el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán.

N ^o	Hembra		Peso de los ovarios (g)	Peso promedio de la muestra (g)	Diámetro de los ovocitos (μm)			Fecundidad	
	LT (cm)	PT (g)			Número	$\bar{X} \pm EE$	Intervalo	Fpl ¹	Fplr ²
1	51.40	2,107	109.4	0.0106	32	729 ± 2.7	649-836	330,264	157
2	32.70	438	13.9	0.0107	36	724 ± 1.8	601-798	46,766	107

La hembra No. 1 fue capturada en mayo de 2018, y la hembra No. 2 en julio de 2019. LT= longitud total; PT= peso total; \bar{X} = media; EE= error estándar; ¹: número de ovocitos hidratados por hembra; ²: = número de ovocitos hidratados por gramo de pez.

IX. DISCUSIÓN

Las diferentes artes de pesca utilizadas para la captura de *L. griseus* en el Banco de Campeche, permitieron obtener una muestra con un amplio intervalo de longitud (14.7-63.9 cm LF). La distribución de las tallas de los especímenes capturados durante este estudio corresponde a lo descrito en el catálogo FAO de las especies de Lutjanidos publicado por Allen (1985), quien indica que, si este pargo puede alcanzar una talla máxima de 89.0 cm LT (= 84.0 cm LF), las tallas más frecuentes observadas en las poblaciones son alrededor de 40 cm LT (= 38.0 cm LF). Sin embargo, en el presente estudio no se tuvo acceso a especímenes juveniles de talla menor a 14.0 cm LF, lo cual podría ser una consecuencia de la distribución de los juveniles en áreas geográficas específicas, relacionadas con su fase de desarrollo ontogenético. Al respecto, Starck (1970) en los Cayos de Florida, Faunce y Seafy (2007) en el sureste de Florida, Guerra-Campos y Bashirullah (1975) en la isla de Cubagua, Venezuela y Claro y Lindeman (2004) en Cuba, observaron que los juveniles de menor tamaño se distribuyen en zonas de crianza localizadas en estuarios y lagunas costeras, sobre fondos fangosos, praderas y entre raíces de mangle. Para el presente trabajo, estos tipos de hábitat no fueron explorados.

En los Cayos de Florida, Domeier *et al.* (1996) observaron que la distribución de frecuencia de tallas de los individuos de ambos sexos era similar, y explicaron que esta estructura poblacional correspondía a una característica particular de las especies que presentan una sexualidad de tipo gonocórico. Según Grimes (1987), el gonocórismo es una constante en los Lutjanidos y no se han registrado eventuales casos de hermafroditismo en esta familia. Sin embargo, el gonocorismo no implica siempre una superposición de las distribuciones de frecuencia de talla entre sexos al nivel poblacional. En efecto, Kartas y Quignard (1984) sugieren que en varias especies de peces gonocóricos es posible observar también distribuciones de frecuencia de tallas diferentes entre sexos y esto debido a un crecimiento más rápido de los individuos de un cierto sexo o bien a una mortalidad natural más precoz de los individuos de un sexo dado. En el caso de la población de *L. griseus* del Banco de Campeche, se observó una superposición entre las distribuciones de frecuencia de tallas de las hembras y de los machos, pero éstas fueron estadísticamente diferentes. Esta diferencia fue probablemente causada por la escasez de machos en las clases de tallas más

pequeñas analizadas. No se dispone de información sobre una posible distribución espacial diferente entre hembras y machos juveniles de esta especie en sus áreas de crianza. Es probable que esta diferencia entre el número de pequeños juveniles machos y hembras observada en el presente estudio sea más bien el resultado de un sesgo de muestreo.

Para la población de *L. griseus* del Banco de Campeche la proporción de sexos fue globalmente equilibrada, como se ha reportado previamente en las poblaciones de los Cayos Florida (Croker, 1962; Starck, 1970), de la costa oeste de Florida (Allman y Goetz, 2009) y de la costa de Guatemala (Andrade y Santos, 2019) (Tabla 11). Sin embargo, en algunas poblaciones de esta especie la proporción de sexos puede ser globalmente sesgada en favor de las hembras como es el caso de las de Florida (Domeier *et al.*, 1996), de Cuba (Báez *et al.*, 1982; Claro 1983) y de Venezuela (Guerra-Campos y Bashirullah, 1975). Vazzoler (1996), menciona que, si para muchas especies gonocóricas se observa una proporción de sexos global equilibrada al nivel poblacional, al analizar los datos por clases de talla puede ocurrir un predominio de uno de los sexos; como se observó en el presente estudio con una proporción de sexos sesgada a favor de las hembras en las clases de tallas más pequeñas.

Para la relación peso-longitud de *L. griseus* del Banco de Campeche, el valor de la pendiente de la regresión ($b = 2.912$) fue similar al valor reportado por Alfaro-Guevara y López-Yañez (1986) en un estudio previo realizado en esta misma región ($b = 2.853$). Además, ambos valores fueron también muy semejantes a los valores de la pendiente b estimados para otras poblaciones de esta especie como las de: Florida ($b_{\text{intervalo}} = 2.726-2.998$; Croker, 1992; Domeier *et al.*, 1996; Allman y Goetz, 2009); Venezuela ($b = 2.860$; Bashirullah; 1975) y Cuba ($b = 2.915$; Claro, 1983). Según Le Cren (1951), estos valores de la pendiente indican una tendencia hacia un crecimiento de tipo alométrico. También existen registros de crecimiento más bien de tipo isométrico para esta misma especie, como los presentados por Burton (2001) en Florida ($b = 3.11$) y por Barrera-Lara (2013) en Veracruz, México ($b = 3.1$).

Tabla 11. Talla de madurez (longitud furcal; LF), proporción de sexos (número de hembras por cada macho) y temporada de reproducción observadas para diversas poblaciones de *Lutjanus griseus* del Golfo de México y Mar Caribe.

Sexo	Talla de madurez				Proporción sexual (H:M)	Periodo de reproducción	Referencia
	L _{mín} (cm)	L _{max} (cm)	L _{mín} /L _{max} (%)	L ₅₀ (cm)			
Estados Unidos (Florida)							
-	-	-	-	-	1.10:1.00	-	Croker (1962)
H	23.4 ^a	-	40.9	-	0.87:1.00	Abr-Sept (Jun-Ago) ^e	Starck (1970)
M	22.3 ^a	57.2 ^a	40.0	-			
H	23.7 ^a	-	40.7	-	1.20:1.00	May-Sept (Jun-Ago) ^e	Domeier <i>et al.</i> (1996)
M	21.9 ^a	58.2 ^a	37.6	-			
-	-	--	-	-	-	May-Sept (Jul) ^e	Allman y Grimes (2002)
-	-	-	-	-	1:00:0.99	-	Allman y Goetz (2009)
-	-	-	-	23.9-28.8 30.0 ^d	1.00:1.00	-	SEDAR (2018)
México (Yucatán)							
H	24.2	63.9	37.9	32.2	0.97:1.00	May-Sep	Presente estudio
M	22.8	-	35.7	22.0	-	(Jun;Ago) ^e	
Cuba							
H	24.6	53.0	46.4	-	1.58:1.00	Jun-Sept (Jul-Ago) ^e	Báez <i>et al.</i> (1982)
M	22.9	-	43.2	-	-	-	-
H	21.0	51.0	41.2	-	1.30:1.00	Jun-Sept (Jul-Ago) ^e	Claro (1983)
M	18.0	-	35.3	-			
Guatemala							
H	26.1 ^b	52.0 ^b	50.2	29.4 ^{b,c}	1.00:1.00	Abr-Sept (Jun-Jul) ^e	Andrade y Santos (2019)
M	19.6 ^b	-	37.7	-	-	-	
Venezuela (Isla de Cubagua)							
-	-	62.4 ^b	-	-	1.96:1.00	Abr-Sept (Jun-Jul) ^e	Guerra-Campos y Bashirullah (1975)

H= hembras; M= machos; L_{mín} = talla mínima de madurez; L_{max} = talla máxima de la especie observada en la muestra; L_{mín}/L_{max} = talla de madurez expresada como un porcentaje de la talla máxima observada; L₅₀ = talla a la cual el 50% de los individuos son maduros; a: datos de longitud estándar (LE, cm) convertidos a LF (cm) usando la relación $FL=0.957+1.151 \times LE$ ($r^2=0.993$, $n=1226$) establecida a partir de los datos obtenidos en el presente estudio; b: datos de longitud total (LT, cm) convertidos a LF (cm) usando la relación $LF=0.157+0.943 \times LT$ ($r^2=0.984$, $n=1236$) estimada a partir de los datos obtenidos en el presente estudio; c: sexos agrupados. d: estimación considerada más precisa de la talla de madurez considerada más precisa de la talla de madurez; e: picos de desove.

En el caso del estudio de Barrera-Lara (2013), este autor reportó a un individuo con talla y peso (134.0 cm LT y 42.0 kg) muy superiores a los reportados por Allen (1985) para *L. griseus*. Generalmente las tallas máximas observadas para esta especie oscilan entre 76.0 y 90.0 cm LT (Starck, 1970; Bortone y Williams, 1986; Claro y Lindeman, 2004; Fischer et al., 2005). Por lo cual es posible que Barrera-Lara (2013) se hubiera confundido en la identificación de los ejemplares analizados en su trabajo, provocando un sesgo en la estimación del valor de la pendiente b de la relación peso-longitud. En efecto, es importante señalar que, de acuerdo con Starck (1970), los registros de longitud máxima para *L. griseus* pueden considerarse como inciertos si la distinción entre este pargo y el pargo cubera *Lutjanus cyanopterus* (Cuvier, 1828) no se realiza de manera cuidadosa. *Lutjanus cyanopterus* es una especie de mayor tamaño que *L. griseus* y que puede alcanzar los 160 cm LT y los 57 kg PT (Froese y Pauly, 2022). Morfológicamente las dos especies pueden confundirse fácilmente. La identificación acertada entre estos dos pargos está basada en el examen de la forma y de la proyección que presentan los dientes vomerinos, los cuales constituyen un parche de dientes de forma triangular sin extensión en el centro del paladar en el caso de *L. cyanopterus* (Froese y Pauly, 2022) y de forma de ancla o de flecha en *L. griseus* (Claro y Lindeman, 2004).

En sus respectivos estudios sobre la reproducción de *L. griseus* en Cuba, González *et al.* (1979) y Claro (1983) concluyeron que la organización ovárica de este pargo se caracteriza por un desarrollo sincrónico de los ovocitos vitelogénos durante la ovogénesis (i.e. desarrollo sincrónico por grupo según Wallace y Selman, 1981), pero con una maduración final y una ovulación asincrónicas. Al contrario, en el presente estudio se observó que los diversos estadios de los ovocitos en crecimiento secundario estaban siempre presentes simultáneamente en los ovarios de las hembras durante toda la temporada de reproducción, lo que indica un asincronismo en el desarrollo de los ovocitos, de acuerdo con los criterios de Wallace y Selman (1981). Este desarrollo asincrónico de los ovocitos había sido observado previamente por Domeier *et al.* (1996) para la población de Florida. Además, el aspecto de los ovarios de las hembras en post-desove de la población de *L. griseus* del Banco de Campeche confirma que su organización ovárica es de tipo asincrónica e indica que la especie es un desovador por lote, como previamente fue notado por Guerra-Campos y Bashirullah (1975) en Venezuela y Claro (1983) en Cuba. *Lutjanus griseus* del Banco de

Campeche presenta entonces una organización ovárica y un patrón de desove similares a los observados en otros pargos distribuidos en la misma región de estudio, como *L. campechanus* (Brulé *et al.*, 2010), *O. chrysurus* (Trejo-Martínez *et al.*, 2011) y *L. synagris* (Trejo-Martínez *et al.*, 2021).

El nivel de homogeneidad observada en el desarrollo de la ovogénesis en *L. griseus* permitió determinar que la muestra de ovario destinada a la realización del estudio del ciclo sexual y de la estimación de la fecundidad podía ser tomada en cualquier zona del ovario, sin un eventual sesgo en la interpretación de los resultados. El desarrollo heterogéneo de la ovogénesis observado en el ovario derecho de las hembras en la sub-fase de desarrollo temprano no afectó la correcta clasificación de estos individuos en esta sub-fase de reproducción para el estudio del ciclo sexual, ni tampoco la estimación de la fecundidad de la especie, puesto que el número de ovocitos destinados a la puesta es estimado tomando en consideración las hembras en fase de aptitud para desovar o en sub-fase de desove activo.

Con base en los resultados de los índices morfofisiológicos y al examen histológico de las gónadas, se determinó que la población de *L. griseus* del Banco de Campeche presenta una temporada de reproducción de cinco meses, que inicia desde la mitad de la primavera y termina al final del verano. A lo largo de un año, los cambios mensuales observados en los valores de los índices morfofisiológicos de los peces adultos son en gran medida vinculados a la dinámica de los procesos biológicos de la especie (e.g. reproducción) y, en un segundo plano, a la estacionalidad de las condiciones ambientales, en particular a las fluctuaciones de la temperatura del agua (Bustamante *et al.*, 2001; Claro y Lindeman, 2004). Para los estudios de ciclo sexual en los peces, Plaza *et al.* (2007) indican que, de todos los índices morfofisiológicos, el IGS es el más utilizado y el más recomendado por diversos autores, aunque para otros es un pobre indicador de la actividad de desove, en particular en el caso de las especies a ovogénesis asincrónica y con desove múltiple. Pero, a pesar de exhibir este tipo de ovogénesis y de desove, el IGS constituyó el índice morfofisiológico más preciso para caracterizar el ciclo sexual de *L. griseus* del Banco de Campeche.

Las variaciones mensuales del IGV a lo largo de un ciclo anual fueron menos marcadas que en el caso del IGS, aunque sus valores promedio más bajas fueron obtenidos durante la temporada de reproducción de la especie. En los peces el contenido en grasa corporal tiene

un papel metabólico primordial como fuente de energía y de material para la formación de los gametos y para el desove (Bustamante *et al.*, 2001). Adams (1999), indica que este recurso energético contribuye a la supervivencia parental y asegura una mayor producción de gametos. Claro (1985) notó que, durante la maduración gonadal, tanto la grasa contenida en los músculos, en el hígado y en el mesenterio, es utilizada como fuente de energía. La disminución de los valores del IGV observada para los individuos de ambos sexos de *L. griseus* de la población del Banco de Campeche, durante su temporada de reproducción, correspondería entonces a una mayor utilización de esta fuente de energía para la producción y emisión de sus gametos. En efecto, en los peces adultos, Bustamante *et al.* (2001) señalan que los procesos reproductivos necesitan de la acumulación previa de reservas de grasa para asegurar el metabolismo generativo y energético que implica esta actividad fisiológica. Sin embargo, los mismos autores indican que ciertos cambios ambientales pueden ser también responsables de la disminución de los valores de IGV. Así, el incremento de la temperatura del agua que ocurre durante el verano puede provocar una disminución del contenido de la grasa corporal en los peces tropicales (Claro *et al.*, 1994). En efecto, las altas temperaturas estimulan el aumento de la frecuencia respiratoria de los individuos, el cual induce una disminución de los procesos anabólicos y en particular una reducción de la síntesis de los lípidos. Es probable que esta depresión en la síntesis de lípidos podría ocurrir cuando la temperatura del agua alcanza los valores de 30-31°C (Bustamante *et al.*, 2001). A pesar de esto, el seguimiento de la evolución mensual de este índice, junto con el del IGS, puede ser recomendado para caracterizar el ciclo sexual de esta especie.

Aunque el peso del hígado se ve afectado por el metabolismo de lípidos y proteínas involucrados en la síntesis de vitelogenina durante el desarrollo de los ovocitos (Adams, 1999), el seguimiento mensual del IHS de *L. griseus* del Banco de Campeche no proporcionó información suplementaria para ubicar su temporada de reproducción en el tiempo. Únicamente se registró un incremento notable de los valores de este índice en individuos de ambos sexos después de la temporada de reproducción. No se observó, como Claro (1985) y Claro y Lindeman (2004) en Cuba, un incremento de los valores de este índice durante el verano, el cual según estos autores sería relacionado con un incremento en la intensidad de alimentación de esta especie, así como con una aceleración en la velocidad

de digestión de sus alimentos durante este periodo del año. Efectivamente, el hígado actúa como un reservorio de nutrientes procedentes del alimento, los cuales son utilizados cuando ocurre un desajuste temporal entre el suministro de alimentos y la demanda de energía. Los compuestos proteicos y lipídicos sintetizados a partir de los alimentos son transformados y trasladados a través del torrente sanguíneo hasta los tejidos somáticos y gonádicos (Adams, 1999; Bustamante *et al.*, 2001; Tocher, 2003). Respecto a lo anterior, en el caso de *L. griseus* del Banco de Campeche, el hígado parece desempeñar más bien la función de reservorio energético una vez terminado la temporada de desove de la especie al final del verano, cuando los individuos presentan una fuerte actividad alimenticia debido a una temperatura del agua todavía elevada. Esta acumulación de reservas en el hígado sería destinada a ser utilizada para asegurar el crecimiento y el metabolismo basal de los organismos durante el otoño y el invierno. Eventualmente, este índice podría ser utilizado como un indicador del final de la temporada de reproducción en los individuos de ambos sexos.

De manera similar al IHS, la variación de los valores mensuales de Kn de *L. griseus* del Banco de Campeche no proporcionó información útil sobre la caracterización de la temporada de reproducción de esta especie, como previamente fue observado por Claro (1985) para la población de Cuba. Claro *et al.* (1994) indican que los peces tropicales presentan una adiposidad menor que los peces de aguas templadas debido probablemente a una disponibilidad y abundancia constante de alimento durante todo el año. Las especies tropicales no necesitarían entonces realizar una intensa acumulación de grasa en su cuerpo, como ocurre generalmente en las especies de zonas templadas antes de que se presenten las condiciones ambientales desfavorables. Este hecho podría explicar la mínima variación mensual de los valores de Kn registrada en *L. griseus*. Sin embargo, como en el caso del IHS, se registró un leve incremento de los valores de Kn en *L. griseus* del Banco de Campeche durante el otoño. Este incremento podría ser un indicador de una mejoría de la condición física de los reproductores después del desove, debido a una acumulación de nutrientes energéticos en su organismo mediante una actividad alimenticia todavía elevada y a una menor demanda energética relacionada con la reproducción. En Cuba, Bustamante *et al.* (2001) observaron un aumento de los valores de Kn en los pargos, entre noviembre y diciembre. Estos autores sugirieron que este aumento podría deberse a una intensificación

de la síntesis y acumulación de lípidos en el cuerpo de los individuos en relación con la disminución de la temperatura del agua al final del otoño. Entonces, como el IHS, este índice podría ser indicativo del final de la temporada de reproducción de la especie y del inicio de su temporada de descanso sexual.

El seguimiento de la evolución mensual de las frecuencias de individuos clasificados en diferentes fases y sub-fases de reproducción permitió confirmar la buena sincronía, observada previamente con el IGS, entre las temporadas de actividad sexual de los machos y de las hembras, pero siendo la temporada de actividad sexual de los machos (abril-octubre) un poco más extendida que la de las hembras (mayo-septiembre). Además, este análisis permitió notar que los picos de desove de la población de *L. griseus* del Banco de Campeche ocurrieron principalmente en el verano. Estos rasgos reproductivos fueron conformes al patrón de reproducción característico de las especies y poblaciones de pargos distribuidas en plataformas continentales, según el concepto de Grimes (1987). Resultados similares fueron obtenidos para las poblaciones de *L. griseus* de otras regiones con plataformas continentales como las de Florida (Starck, 1970; Domeier *et al.*, 1996; Allman y Grimes, 2002) y de Guatemala (Andrade y Santos, 2019) (Tabla 11). Sin embargo, como previamente señalado por Grimes (1987), no todas las especies de pargos presentan siempre un patrón de reproducción relacionado con el hábitat donde se distribuyen sus poblaciones. Por ejemplo, las poblaciones de *L. griseus* de ciertas regiones insulares como las de Cuba (Báez *et al.*, 1982; Claro, 1983) y de la Isla de Cubagua en Venezuela (Guerra-Campos y Bashirullah, 1975) presentan el patrón de reproducción característico de las especies y poblaciones de plataformas continentales, con una temporada de reproducción restringida y centrada en el verano (Tabla 11). Al contrario, las poblaciones de *L. campechanus* y de *O. chysurus* del Banco de Campeche presentan unas temporadas de reproducción extensas, de febrero a noviembre y de enero a septiembre, respectivamente (Brulé *et al.*, 2010; Trejo-Martínez *et al.*, 2011), las cuales son características de las especies y poblaciones distribuidas en regiones insulares.

La variación mensual de los índices bioquímicos observada en los peces es considerada como un buen indicador de su actividad fisiológica (Bustamante *et al.*, 2001; Claro y Lindeman, 2004; Ahmed *et al.*, 2021). En particular, Sargent *et al.* (2002) y Bustamante *et al.* (2001), han señalado que el nivel de reservas lipídicas contenidas en los tejidos y

órganos de los peces adultos están fundamentalmente relacionado con la reproducción. Esto debido a que el proceso metabólico de la maduración gonadal y la dinámica del desove requieren de los recursos energéticos derivados de las reservas de grasa acumuladas previamente en el cuerpo. Muhamad y Che Man (2011), mencionan que los principales sitios de almacenamiento de lípidos varían entre especies, dependiendo de sus requerimientos energéticos, de su biología, de sus necesidades fisiológicas y de su hábitat de distribución (Taşbozan y Gökçe, 2017). Para los peces la grasa representa una fuente de energía que se deposita y moviliza fácilmente en su organismo (Bustamante *et al.*, 2001). En el espinoso *Gasterosteus aculeatus*, el incremento del contenido de agua en los tejidos corporales indica una utilización y movilización más intensa de los lípidos destinados probablemente a promover el desarrollo gonadal (Adams, 1999). Esta relación inversa entre contenidos en agua y en lípidos ha sido reportada en varios teleósteos marinos (Barua *et al.*, 2012). El contenido de agua es también un indicador del nivel relativo de energía disponible y de la importancia del contenido de proteína. Es decir, a menor proporción de contenido de agua mayor es el contenido de lípidos y de proteína, y por consecuencia mayor es la reserva energética de los peces (Breck, 2014; Ahmed *et al.*, 2021).

Los datos disponibles en la literatura sobre la variación temporal de los índices bioquímicos en los peces tropicales son escasos. En la región del Atlántico Centro-Occidental los estudios realizados sobre la ecofisiología de ciertas especies de interés comercial del Mar Caribe fueron esencialmente realizados por investigadores cubanos y rusos (Bustamante *et al.*, 2001). A la fecha, Claro (1985) es el único autor que llevó a cabo unos análisis proximales a partir de órganos y tejidos de *L. griseus*. Desafortunadamente, en su trabajo este autor consideró únicamente a las hembras y mezcló individuos inmaduros y maduros, lo cual limitó el alcance de una comparación objetiva de sus resultados con los obtenidos en el presente estudio. En el caso de *L. griseus* del Banco de Campeche, se observó en individuos de ambos sexos la, una relación inversa entre los contenidos de agua y de lípidos en sus órganos y tejido muscular.

Las variaciones mensuales del contenido de agua y de lípidos fue mínima en los ovarios, en comparación a las observadas en los testículos, lo que podría indicar que los ovarios no son los principales órganos de almacenamiento de reserva lipídica para llevar a cabo el desarrollo gonadal en las hembras. En la población de Cuba, Claro (1985) observó

también una relación inversa entre el contenido de agua y los lípidos en los ovarios. Según este autor, las hembras tendrían la capacidad de utilizar los lípidos de sus gónadas para la maduración, pero esencialmente al terminar su temporada de reproducción. Esto podría indicar que las hembras de esta región insular utilizarían los lípidos de sus gónadas sobre todo durante la fase del pico de desove. En los machos de *L. griseus* del Banco de Campeche se observó una variación temporal más marcadas de los contenidos de agua y de lípidos en los testículos, con el registro de valores máximas de agua y mínimas de lípidos durante la temporada de reproducción. Sin embargo, el desarrollo de los testículos no requiere de la utilización de una cantidad importante de nutrientes lipídicos, porque la espermatogénesis implica principalmente la multiplicación de células sexuales, sin la acumulación de reservas nutritivas (Bustamante *et al.*, 2001). La utilización de los lípidos contenidos en los testículos como fuente de energía podría entonces estar relacionada más bien con el comportamiento reproductivo de los machos durante el desove.

En los peces, el hígado representa el principal órgano de almacenamiento de lípidos procedentes de la ingesta de alimento, los cuales son transferidos hacia el tejido muscular o al adiposo cuando el organismo lo necesita (Sargent *et al.* 2002; Tocher, 2003). Para las hembras, el hígado es el lugar de producción de la vitelogenina que constituye el precursor del vitelo que se almacena en los ovocitos durante la maduración gonadal (Hara *et al.*, 2016). Los contenidos de agua más altos y de lípidos más bajos, registrados en el hígado de las hembras al final de la temporada de reproducción, podrían entonces estar relacionados con el proceso de síntesis de la vitelogenina a partir de la utilización de los lípidos como fuente de energía.

La disminución del contenido de lípidos en el músculo de las hembras y los machos durante la temporada de reproducción, indica que *L. griseus* del Banco de Campeche utilizaría a los lípidos de este tejido como fuente de energía para el desarrollo gonadal. El incremento del contenido de agua relacionado con una disminución de los lípidos en el hígado y en los músculos durante la temporada de reproducción de *L. griseus* ha sido también observado por Claro (1985) para la población de Cuba. Al finalizar la temporada de reproducción, este último autor notó un incremento en el contenido de lípidos en el hígado y los músculos, el cual, según Vassallo-Agius *et al.* (2001) podría corresponder a la

incorporación de nuevas reservas energéticas para el crecimiento somático de los individuos y para la preparación de la próxima temporada de reproducción de la especie.

En cambio, no se observó en las gónadas de los individuos de ambos sexos de *L. griseus* del Banco de Campeche una relación inversa del contenido de agua con el de la proteína. El alto nivel del contenido en proteína observado al inicio de la temporada de reproducción corresponde probablemente al proceso de producción y acumulación de los gametos en los individuos de ambos sexos. A partir de la segunda mitad de la temporada de reproducción, la disminución del contenido de proteína en estos órganos tendría como causas la expulsión de los gametos maduros durante el desove y una menor actividad de acumulación y síntesis de los macronutrientes en estos órganos.

El incremento del contenido de proteína en el hígado de las hembras de *L. griseus* del Banco de Campeche durante la temporada de reproducción, podría estar asociado a la síntesis de vitelogenina en este órgano antes de su posterior transferencia hacia los ovarios para la producción del vitelo en los ovocitos (Hará *et al.*, 2016). En cambio, los machos presentarían la tendencia a utilizar a la proteína hepática esencialmente al inicio de la temporada de reproducción. El mismo patrón de evolución temporal de los niveles de proteína en las gónadas y en el hígado fue también observado por Claro (1985), en las hembras de la población de Cuba.

Al inicio de la temporada de reproducción, los bajos valores de contenido de proteína observados en el músculo de los individuos de ambos sexos del Banco de Campeche, corresponde probablemente a una utilización importante en este tejido para la maduración gonadal. Sin embargo, según Ahmed *et al.* (2021), el contenido de proteína en órganos y tejidos puede verse afectado no solamente por la actividad reproductiva pero también por la actividad alimentaria. Cuando la alimentación es abundante o constante, el contenido de proteína aumenta en los músculos seguido por un aumento rápido del contenido de lípidos. Al contrario, durante un periodo de inanición debido a la falta de alimentos, se puede observar una disminución de los contenidos de lípidos y de proteína. El incremento del contenido de proteína observado al final de la temporada de reproducción en los músculos de los individuos de ambos sexos de *L. griseus* del Banco de Campeche, sería una característica de los peces clasificados como “magros” por Bustamante *et al.* (2001). Este

“tipo” de peces se diferencian de los peces “grasos” por el hecho de que no se debilitan fisiológicamente por el agotamiento de sus reservas de proteína contenida en su musculatura al finalizar el desove. Los peces “magros” presentarían la capacidad de intensificar su actividad alimentaria al finalizar el desove, lo cual aseguraría a los reproductores una buena condición física inmediatamente después de que terminaría su temporada de reproducción (FAO, 1998; Shulman y Love, 1999). *Lutjanus griseus* podría corresponder a un pez de tipo “magro” debido a los altos valores de K_n que fueron observados al inicio del otoño para los individuos hembras y machos de la población del Banco de Campeche.

En el Banco de Campeche los machos de *L. griseus* alcanzan su madurez sexual a una talla menor que las hembras, lo que aparece como una constante en todas las poblaciones estudiadas (Tabla 11). La proporción de la talla máxima a la cual las hembras ($L_{min}/L_{max} = 38\%$) y los machos ($L_{min}/L_{max} = 36\%$) alcanzaron su madurez, indicaron que la población del Banco de Campeche presenta el patrón de madurez característico de las especies y poblaciones de pargos distribuidas en plataformas continentales o en zonas de agua somera ($L_{min}/L_{max} = 41\%$ y 43% respectivamente, según Grimes, 1987). Estos resultados fueron similares a los obtenidos para las poblaciones de la plataforma continental de Florida: $L_{min}/L_{max} = 40\%$ para las hembras y $L_{min}/L_{max} = 37-38\%$ para los machos (Starck, 1970; Domeier *et al.*, 1996). Sin embargo, en el caso de la población de la costa de Guatemala, la proporción calculada fue más elevada en el caso de las hembras ($L_{min}/L_{max} = 50\%$) que de los machos ($L_{min}/L_{max} = 38\%$) (Tabla 11). La proporción calculada para las hembras de esta población fue similar al establecido por Grimes (1987) para las especies y poblaciones de pargos distribuidas en regiones insulares o de aguas profundas ($L_{min}/L_{max} = 51\%$ y 49% , respectivamente). Al contrario, en Cuba el valor de la proporción de la talla máxima de la especie a la cual las hembras ($L_{min}/L_{max} = 41-46\%$) y los machos ($L_{min}/L_{max} = 35-43\%$) de *L. griseus* alcanzaron su madurez (Tabla 11), corresponde más al patrón de madurez observado en las especies y poblaciones distribuidas en las plataformas continentales (Báez *et al.*, 1982; Claro, 1983). Estas discrepancias en relación con el postulado de Grimes (1987) sobre la talla a la cual los pargos alcanzan su madurez podrían explicarse por una incorrecta determinación de la L_{min} en las hembras y en los machos y/o de la L_{max} de la especie en las poblaciones estudiadas. Por ejemplo, Báez *et al.* (1982), Claro (1983) y

Andrade y Santos (2019) determinaron la L_{\min} para ambos sexos a partir del examen macroscópico de las gónadas, lo cual es considerado como la herramienta menos precisa para realizar este tipo de análisis (Murua *et al.*, 2003, Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011a). Las L_{\max} observadas por estos autores fueron inferiores (51.0-53.0 cm LF y 55.0 cm LT [= 52.0 cm LF]) a la L_{\max} reportada en el presente estudio (63.2 cm LF para los machos y 63.9 cm LF para las hembras). Sin embargo, es también posible que el postulado de Grimes (1987) en relación con la talla de madurez no se aplique sistemáticamente a todas las especies y poblaciones de pargos. Por ejemplo, las poblaciones de *L. synagris* de Cuba, Puerto Rico, Jamaica y Trinidad presentan un patrón atípico de madurez característico de zonas de plataforma continental, mientras que la población de Venezuela presenta un patrón atípico de madurez característico de regiones insulares (Trejo-Martínez *et al.*, 2021).

Los reportes previos sobre la evaluación de la L_{50} en *L. griseus* proceden de las poblaciones del norte del Golfo de México (SEDAR, 2018) y de la costa de Guatemala (Andrade y Santos, 2019) (Tabla 11). Para la población del norte del Golfo de México, la estimación más reciente de la L_{50} es entre los 23.9 y 28.8 cm LF, con el 90% de los individuos maduros a partir de los 36.2 cm LF. Sin embargo, al comparar estos datos con los valores de IGS, los autores estimaron que los individuos no contribuyen de manera significativa al esfuerzo reproductor de la población antes de alcanzar los 30.0 cm LF, por lo que esta última talla está considerada por ellos como una estimación más precisa de la L_{50} para *L. griseus* (SEDAR 2018). Combinando los datos de ambos sexos, Andrade y Santos (2019) estimaron una L_{50} de 31.1 cm LT (= 29.5 cm LF) para la población de Guatemala. Los resultados de ambos trabajos son bastante similares a los obtenidos para las hembras (32.2 cm LF) del Banco de Campeche. En contraste, Domeier *et al.* (1996) observaron para la población de *L. griseus* de Florida que el 90% de individuos (hembras y machos combinados) estaban maduros a los 20.0 cm LE (= 24.0 cm LF) y el 100% de los individuos a los 24.0 cm LE (= 29.0 cm LF). Comparados con los datos de L_{50} reportados para las poblaciones del norte del Golfo de México (SEDAR, 2018), de Guatemala (Andrade y Santos, 2019) y del Banco de Campeche, estos valores aparecen ser subestimados y son difíciles de interpretar. Probablemente el número de especímenes analizados por Domeier *et al.* (1996) mediante las preparaciones histológicas de las

gónadas fue muy reducido (n=122) y/o se cometieron errores en la identificación de las fases de reproducción a partir del examen microscópico de las gónadas.

Los individuos de *L. griseus* realizan migraciones reproductivas para agruparse en lugares ubicados en aguas profundas para desovar (SEDAR, 2018). Sin embargo, las agrupaciones de desove de *L. griseus* aún no han sido totalmente validadas (Domeier y Colin, 1997; Lindeman *et al.*, 2000; Binder *et al.*, 2021). Según Claro (1983) y Claro y Lindeman (2003), los individuos maduros de *L. griseus* en Cuba migran hacia aguas de 20 a 30 m de profundidad para reproducirse por la noche, en días cercanos a la luna llena. Los resultados obtenidos en el presente estudio son congruentes con las observaciones realizadas previamente por estos autores.

Los datos disponibles sobre la fecundidad de *L. griseus* son escasos y fueron obtenidos para las poblaciones de Florida (Starck, 1970), de Cuba (González *et al.*, 1979) y de Venezuela (Guerra-Campos y Bashirullah, 1975) (Tabla 12). Sin embargo, por su antigüedad, estos trabajos no pudieron tomar en consideración los conceptos más recientes establecidos sobre los aspectos de la fecundidad en los peces, por lo cual no pudieron hacer uso de los protocolos de estudio derivados de estos conceptos y que se aplican en la actualidad.

Tabla 12. Fecundidad individual (Fi) y relativa (Fr) de *Lutjanus griseus* para las poblaciones del Golfo de México y del Mar Caribe.

Número de hembras	Metodología utilizada	Diámetro de los ovocitos contabilizados	Fi	Fr	Relación Fi-talla/peso	Referencia
Florida						
1	Volumétrico dos alícuotas de 5 ml.	$\bar{X}=440 \mu\text{m}^+$	59×10^4	12500	----	Starck, 1970.
2	Gravimétrico asistido por el procesamiento de imágenes digitales. siete alícuotas de $\bar{X}=0.01$ mg.	$\bar{X}=0.73 \pm 1.8 e^{-03}$	43,383-324,094	99-154	----	Presente estudio.
Cuba						
30	Gravimétrico (Simpson 1959). cuatro alícuotas de 2 mg.	-----	16×10^3 - 80×10^3 $\bar{X}=603.2 \times 10^3$	-----	$y=a+bx$ $Fi= (-135.3+6.8 LT)10^4$ R= 0.82 $Fi= (-2.8+0.16 PT)10^4$ R=0.85	González <i>et al.</i> , 1979.
Venezuela						
16	Gravimétrico	400-600 μm	1.087- 5.9×10^6	435-1735* $\bar{X}=1260^*$	$F= ax^b$ $Fi= 0.00299 P^{3.26}$ $Fi= 1478.82 LT^{0.973}$	Guerra-Campos y Bashirullah, 1975.

Fi: número de ovocitos por hembra; Fr: número de ovocitos por gramo del peso total del pez; \bar{X} : promedio; +: conversión de unidades efectuadas en este estudio; *: valores calculados por Claro y Lindeman (2004).

Así, las estimaciones disponibles sobre la fecundidad de *L. griseus* fueron obtenidas sin determinar previamente la modalidad de ovogénesis de la especie (sincrónica, sincrónica por grupo o asincrónica; Wallace y Selman, 1981); sin analizar la distribución de los ovocitos en los ovarios de las hembras durante su proceso de maduración (homogéneo o heterogéneo; Murua *et al.*, 2003) y sin definir el patrón de fecundidad que caracteriza esta especie (determinada o indeterminada; Hunter *et al.*, 1992). En particular, este último aspecto es esencial a considerar para establecer qué tipo de fecundidad se está estimado, la cual puede ser una fecundidad anual, o bien una fecundidad potencial anual, o bien una fecundidad por lote (Murua *et al.*, 2003). Si bien el presente estudio permitió confirmar que la ovogénesis en *L. griseus* es asincrónica, el desove por lotes y el desarrollo de los ovocitos es homogéneo en los ovarios, no se dispone todavía de información precisa sobre la dinámica de reclutamiento de los ovocitos en crecimiento secundario en los ovarios de esta especie durante su temporada de reproducción. Por lo anterior el patrón de fecundidad de la especie no ha podido ser caracterizado.

En el caso de la población del Banco de Campeche, la falta de un hiato distintivo observado entre el stock de ovocitos vitelógenos (ovocitos en crecimiento secundario) y el de reserva (ovocitos en crecimiento primario), sugiere que el tipo de fecundidad de *L. griseus* podría ser indeterminado. Según Ganas (2018), el reclutamiento continuo de los ovocitos en crecimiento secundario hasta el final de la temporada de reproducción es característico del tipo de fecundidad indeterminada y si el intervalo de tiempo entre cada desove es corto, el número de lotes de ovocitos en distintos estadios de desarrollo en los ovarios es más importante. Sin embargo, la ausencia del hiato representa uno solo de los cuatro supuestos teóricos definidas por Hunter *et al.* (1992) y Greer Walker *et al.* (1994) para caracterizar el tipo de fecundidad en los peces. Por lo tanto, para tomar en consideración a los demás supuestos teóricos faltantes sería necesario analizar: a) la variación del número de ovocitos vitelógenos presentes en los ovarios durante la temporada de reproducción (generalmente un decremento del número de ovocitos vitelógenos constituye una evidencia para el tipo de fecundidad determinada); b) la variación del diámetro medio de los ovocitos vitelógenos presentes en los ovarios durante la temporada de reproducción (generalmente un incremento del diámetro medio de los ovocitos vitelógenos constituye una evidencia para el tipo de fecundidad determinada) y c) la

importancia de las atresias foliculares en los ovarios durante la temporada de reproducción (la presencia de numerosas atresias foliculares en los ovarios al final de esta temporada constituye una evidencia para el tipo de fecundidad indeterminada) (Murua y Saborido-Rey, 2003).

Es probable que para los estudios previos realizados sobre la fecundidad de *L. griseus*, Starck (1971), Guerra-Campos y Bashirullah (1975) y González *et al.* (1979) consideraron haber estimado el número total de ovocitos producidos por las hembras durante su ciclo anual de reproducción (i.e. fecundidad anual). Pero como esta especie presenta una ovogénesis asincrónica con desoves múltiples, los datos que obtuvieron resultan ser ambiguos y dificultan cualquier tipo de comparación que se podría realizar con los valores estimados en el presente estudio. Desafortunadamente el escaso número de hembras del Banco de Campeche que presentaron las características necesarias para la estimación de la fecundidad, limitaron el análisis de este parámetro reproductivo. De igual manera, el número insuficiente de hembras en desove activo en las capturas (con ovocitos hialinos en los ovarios), no permitió estimar la fracción desovante, ni tampoco el intervalo de desove o la frecuencia de desove para las hembras de *L. griseus* de la población del Banco de Campeche.

En el norte del Golfo de México se ha estimado que la temporada de desove de *L. griseus* dura 137 días y que las hembras realizan un promedio 37 desoves durante esta temporada (SEDAR, 2018). Estos datos permiten entonces estimar que las hembras de esta especie presentan un intervalo de desove de 3.7 días durante su temporada de reproducción.

Aun cuando solo se estimó la fecundidad por lote y la fecundidad relativa en sólo dos hembras de *L. griseus*, los resultados evidencian una probable relación lineal o exponencial entre el número de ovocitos y la talla y el peso de la hembra, puesto que la hembra más fecunda medía y pesaba respectivamente 1.5 y 4.8 veces más que la hembra menos fecunda. Generalmente se ha observado que en los peces teleósteos las hembras de mayor tamaño, pesos y edad presentan una fecundidad más elevada que las de menor talla, peso y edad (Saborido-Rey, 2008; Hixon *et al.*, 2014). En particular, esto ha sido confirmado para otras especies de pargo, como: *L. campechanus* de la región noreste del Golfo de México

(Collins *et al.*, 2001) y *O. chrysurus* y *L. synagris* del Banco de Campeche (Trejo-Martínez *et al.*, 2011, 2021).

El alcance de los resultados obtenidos en el presente estudio ha sido condicionado por el número limitado de hembras maduras activas capturadas. En particular, del total de las hembras maduras activas capturadas (n = 291) únicamente el 2% (n = 6) fueron encontradas en sub-fase de desove activo (desove inminente) y el 3% (n = 10) en sub-fase de post-desove (desove reciente). Sin embargo, a pesar de la baja frecuencia de hembras maduras activas observada, los presentes datos son suficientes para poder caracterizar la madurez sexual y la temporada de desove de *L. griseus* del Banco de Campeche, puesto que los resultados obtenidos se asemejan a los reportados para otras poblaciones distribuidas en diferentes plataformas continentales del Golfo de México y del Mar Caribe (Tabla 11).

En varios estudios previos realizados sobre la reproducción de este pargo, los autores experimentaron también dificultades para capturar individuos maduros de esta especie (Crocker, 1962; Starck, 1970; Rutherford *et al.*, 1989; Claro, 1983; Domeier *et al.*, 1996). En el presente estudio, la captura de los organismos por parte de los pescadores de la flota artesanal podría ser la causa responsable de la escasez de hembras en fin de maduración en las colectas. En efecto, estos pescadores utilizaron embarcaciones con una autonomía que les permiten realizar viajes cortos de ida y vuelta en el mismo día y únicamente en aguas someras (generalmente menor a los 40 m de profundidad) lo largo del litoral yucateco (Monroy-García *et al.*, 2019). Ahora bien, *L. griseus* realiza durante su temporada de reproducción, una migración desde las aguas someras costeras hasta zonas de arrecife más profundas, donde se ubican sus áreas de reproducción (Starck, 1970; Domeier *et al.*, 1996; Claro y Lindeman, 2004, SEDAR 2018). Este comportamiento migratorio podría haber sido un factor responsable de una reducción de la densidad de hembras maduras activas en las zonas someras costeras muestreadas y, por consecuencia, explicar la escasez de hembras maduras activas obtenida en las colectas.

La programación de colectas diurnas durante la realización del presente estudio podría también explicar las bajas frecuencias de hembras maduras activas obtenidas en las capturas, en particular las que son en desove inminente o reciente. En efecto, este pargo presenta la tendencia a desovar en el crepúsculo (Starck, 1970) o durante la noche

(Domeier *et al.*, 1996). Sin embargo, un alto porcentaje de machos maduros activos (de 19% a 89%/mes), incluyendo a varios en la sub-fase de desove activo (de 3% a 38%/mes), fueron capturados durante el presente estudio. De acuerdo con Claro (1983), la actividad alimentaria de los individuos adultos maduros de *L. griseus* disminuye durante la temporada de reproducción, debido probablemente a una redistribución preferencial de la energía disponible hacia la producción y emisión de los gametos. Las hembras maduras activas podrían haber sido más afectadas por este proceso que los machos maduros activos, volviéndoles menos vulnerables que los machos a las artes de pesca y especialmente a las artes de pesca pasivas provistas de cebo como el cordel y el palangre que usan anzuelos. Estos artes de pesca actúan mediante la difusión en el agua del olor que produce el cebo, el cual atrae, en una fase inicial, a los peces. Una vez llegado a proximidad del arte de pesca, los individuos se dirigen finalmente a la vista hasta el anzuelo para agarrar el cebo. Es el comportamiento de búsqueda activo de los peces que condiciona su encuentro con el arte de pesca y su eventual captura.

Por lo anterior, es posible que las hembras maduras activas de *L. griseus* pudiera presentar una menor actividad alimenticia que los machos maduros activos durante la temporada de reproducción. Los datos obtenidos en el presente estudio sobre la captura de menos hembras maduras activas que de machos maduros activos a través del uso del cordel con anzuelo o del palangre parece corroborar, en parte, esta interpretación. Otra posible suposición, que podría explicar la obtención de una menor cantidad de hembras maduras activas que de machos maduros activos en las capturas, sería que la mayoría de las hembras maduras activas comenzarían a migrar antes que los machos maduros activos hacia sus zonas de desove más profundas y/o que la mayoría de los machos maduros activos realizarían movimientos continuos durante la temporada de reproducción entre los sitios de desove profundos y los sitios de alimentación someros ubicados a lo largo de la costa.

X. CONCLUSIÓN

Las características de los parámetros reproductivos más relevantes de la población de *L. griseus* del Banco de Campeche, como el periodo de reproducción y la talla de madurez, fueron muy similares a las observadas para otras poblaciones de esta especie, siempre y cuando se tomaran en consideración a las poblaciones presentes en áreas de plataforma continental como las de Florida en el norte del Golfo de México y la de Guatemala en el Mar Caribe. Por lo tanto, se determinó que la población de *L. griseus* del Banco de Campeche presentó todos los rasgos reproductivos característicos de las especies y poblaciones de pargo que se distribuyen en plataformas continentales o en aguas pocas profundas.

El presente estudio generó información original sobre el desarrollo de la ovogénesis en *L. griseus*. Durante la temporada de reproducción de la especie, las hembras presentan un desarrollo homogéneo de los ovocitos en crecimiento secundario, una organización ovárica de tipo asincrónico y un desove por lote. Es probable que este pargo exhiba una fecundidad indeterminada. Pero, la escasez de hembras maduras activas obtenidas durante los muestreos impidió determinar de manera contundente el patrón de fecundidad y estimar la fecundidad de este pargo.

A futuro, para confirmar el patrón de fecundidad que presenta este pargo será necesario realizar estudios complementarios destinados a responder a todos los supuestos teóricos que son tomados en consideración para este fin. Además, la estimación de la fecundidad por lote que se utilizó a través del conteo de los ovocitos hialinos (i.e. método del ovocito hidratado), podría ser potencializada con la captura y el tratamiento de un mayor número de hembras en desove activo. Si esto fuera difícil en alcanzar, otra posibilidad sería de estimar la fecundidad por lote considerando el lote más avanzado de ovocitos en vitelogénesis presentes en hembras en fase de aptitud para desovar. Junto con la información derivada del presente estudio sobre la duración de la temporada de reproducción de *L. griseus*, la obtención de mejores datos sobre la fecundidad de la especie y la estimación de la fracción desovante, permitirían calcular la fecundidad anual (i.e. número total de ovocitos liberados por hembra en un año) de las hembras de la población del Banco de Campeche.

El análisis de los índices bioquímicos permitió poner en evidencia la relación inversa que presentan los contenidos de agua y de lípidos en las gónadas, el hígado y el tejido muscular de *L. griseus* del Banco de Campeche. Durante la temporada de reproducción, la principal fuente de energía utilizada para la producción de los gametos y/o la conducta reproductiva serían los lípidos almacenados en el hígado y en los testículos en el caso de los machos y en el hígado en el caso de las hembras. Los individuos de ambos sexos aprovechan con mayor intensidad a las proteínas contenidas en su músculo como fuente de nutrientes para la producción y la maduración de sus gametos.

La escasez de hembras maduras activas, comparada con la abundancia de machos maduros activos observada en los muestreos, no ha podido ser explicada de manera categórica. La especie es conocida por efectuar migraciones de reproducción hasta áreas de desove ubicadas en zonas profundas, sobre sustrato de tipo arrecifal. La prospección de aguas más profundas del Banco de Campeche, en particular en su zona occidental donde se ubican los arrecifes Triángulos y Cayo Arenas, podría generar informaciones inéditas sobre los desplazamientos de los reproductores y la formación de eventuales agrupaciones de desove de *L. griseus* en esta región del Golfo de México. No obstante, se observó que el número reducido de hembras maduras activas analizadas no representó un factor limitante tanto para la caracterización de la temporada de reproducción de la especie como de la talla de madurez de las hembras. El análisis histológico de las gónadas (fases y sub-fases de reproducción) asociadas al seguimiento de la evolución de los valores del IGS y eventualmente del IGV constituyeron las herramientas metodológicas más adecuadas para caracterizar el ciclo sexual de esta especie.

La información generada por el presente estudio constituye una aportación a las acciones definidas para cumplir con la ejecución del “Plan de Manejo Pesquero de Mero (*Epinephelus morio*) y especies asociadas en la Península de Yucatán”. En efecto, esta información constituye una base científica fundamental a partir de la cual se podría elaborar medidas de regulación pesquera y fomentar la acuicultura de *L. griseus*. Considerada como una especie asociada a la pesquería de mero, la captura de esta especie, así como la de todos los demás pargos explotados en Yucatán, no está controlada a través de la aplicación de normas pesqueras específicas. Los pargos presentan rasgos reproductivos diferentes de los observados para las especies de mero. Además, otras especies de pargo distribuidas en el Banco de Campeche, como *L. campechanus*, *L. synagris*, *O. chrysurus* no se reproducen durante las mismas temporadas del año y no maduran

a la misma talla que *L. griseus*. Entonces, la explotación comercial y recreativa de cada una de estas especies debe de ser regulada de manera independiente, proponiendo, por ejemplo, como medidas de manejo, vedas temporales y tallas de primera captura establecidas respectivamente a partir de la información generada sobre el ciclo sexual y la talla de madurez de cada especie de pargo. Esta misma información es además imprescindible para dominar la propagación artificial de las especies destinadas al cultivo experimental y comercial.

Aunque clasificado en la lista roja de la UICN como una especie no amenazada, una explotación pesquera incontrolada de este recurso en el Banco de Campeche podría llevarlo a futuro hasta un estado de sobreexplotación, agravando aún más la situación socioeconómica actual de la comunidad de pescadores de la costa de Yucatán.

XI. BIBLIOGRAFÍA

- Adams, S.M. 1999. Ecological Role of Lipids in the Health and Success of Fish Populations. In: Arts, M.T., Wainman, B.C. (eds) *Lipids in Freshwater Ecosystems*. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-0547-0_8
- Ahmed, I., Jan, K., Fatma, S. y Dawood, M.A.O. 2021. Muscle proximate composition of various food fish species and their nutritional significance: A review. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*. 106:690–719. DOI: 10.1111/jpn.13711
- Alfaro-Guevara, L.A. y López-Yañez, M. 1986. Contribución al estudio de la pesquería del pargo; pargo criollo (*Lutjanus analis*, Cuvier) y pargo mulato (*Lutjanus griseus*, Linnaeus) en el litoral del estado de Yucatán, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de México, Ciudad de México. 80 pp.
- Allen, G.R. 1985. FAO Species Catalogue. Vol. 6. Snappers of the world. An annotated and illustrated catalogue of lutjanid species known to date. *FAO Fisheries Synopsis* No. 125(6):208 p.
- Allman, R.J. y Goetz, L.A. 2009. Regional variation in the population structure of gray snapper, *Lutjanus griseus*, along the west Florida shelf. *Bulletin of Marine Science* 84(3):315-330.
- Allman, R.J. y Grimes, C.B. 2002. Temporal and spatial dynamics of spawning, settlement and growth of gray snapper (*Lutjanus griseus*) from the west Florida shelf as determined from otolith microstructures. *Fishery Bulletin* 100(3):391-403.
- Álvarez-Góngora, C.C., Liceaga-Correa, M.A., y Herrera-Silveira, J.A. 2012. Variaciones estacionales de la estructura comunitaria del fitoplancton en zonas de descarga de agua subterránea en la costa norte de la Península de Yucatán. *Revista de Biología Tropical* 60 (1): 157-172.
- Anderson, W.D. 1987. Systematics of the fishes of the family Lutjanidae (Perciformes:Percoidei), the snappers. Pp. 1-32. En: J.J. Polovina y S. Ralston (eds.) *Tropical Snappers and Groupers. Biology and Fisheries Management*. Westview Press, Boulder, CO.
- Andrade, H. y Santos, J. 2019. Life history of the gray snapper at the warm edge of its distribution range in the Caribbean. *Marine and Coastal Fisheries*. 11:315–327.
- Aranda-Cirerol, A., Herrera-Silveira, J.A., y Comín, F.A. 2006. Nutrient water quality in a tropical coastal zone with groundwater discharge, northwest Yucatán, Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 68: 445-454.

- Arceo-Carranza, D. y Chiappa-Carrara, X. 2015. Feeding ecology of juvenile marine fish in a shallow coastal lagoon of southeastern Mexico. *Latin american journal of aquatic research*, 43(4), 621-631. <https://dx.doi.org/10.3856/vol43-issue4-fulltext-1>
- Argáez-García, N., Guillen-Hernandez, S. y Aguirre-Macedo, M.L. 2010. Helmintos intestinales de *Lutjanus griseus* (Peciformes: Lutjanidae) recolectados en tres ambientes de Yucatán (México), con una lista de sus parásitos en las regiones del golfo de México y el Caribe. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81(3), 903-912.
- Ault, J.S., Smith, S.G., Bohnsack, J.A., Luo, J., Harper, D.E., y McClellan, D.B. 2006. Building sustainable fisheries in Florida's coral reef ecosystem: positive signs in the Dry Tortugas. *Bulletin of Marine Science* 78: 633–654.
- Báez, M.I., Alvarez-Lajonchere, L.S., y Ojeda-Serrano, E. 1982. Reproducción del caballerote, *Lutjanus griseus* (Linnaeus) en Tunas de Zaza, Cuba. *Revista de investigaciones marinas* 3(1):43-86.
- Barrera-Lara, M. 2013. Análisis poblacional del pargo *Lutjanus griseus* (Linnaeus, 1758), a través de la pesquería artesanal en la costa de Tamiahua, Ver. Tesis de Maestría. Universidad Veracruzana Facultad de ciencias biológicas y agropecuarias. Campus Tuxpan, Veracruz, México.
- Barua, P., Pervez, M.A, Sarkar, D. y Sarker, S. 2012. Proximate biochemical composition of some commercial marine fishes from Bay of Bengal, Bangladesh. *Mesopotamian Journal of Marine Science* 27 (1): 59 – 66.
- Bashirullah, A.K.M. 1975. Biology of *Lutjanus griseus* (L.) of the cubagua island, Venezuela. I. Length-weight, body length-gut length relationships and condition factor. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 14 (1): 101-107.
- Bath, M.G. y Wuenschel, M.J. 2006. Effect of temperature and salinity on otolith element incorporation in juvenile gray snapper *Lutjanus griseus*. *Marine Ecology Progress Series* Vol. 324: 229–239.
- Binder, B.M., Taylor, J.C., Gregg, K. y Boswell, K.M. 2021. Fish spawning aggregations in the southeast Florida Coral Reef Ecosystem Conservation Area: A case study synthesis of user reports, literature, and field validation efforts. *Frontiers in Marine Science* 8: 671477. doi: 10.3389/fmars.2021.671477.
- Bligh, E.G. y Dyer, W.J. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *The Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*. Vol. 37 (1959).

- Bortone, S.A., y Williams, J. L. 1986. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (South Florida) --gray, lane, mutton, and yellowtail snappers. *U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report*. 82 (11.52).
- Breck, J.E. 2014. Body Composition in Fishes: Body Size Matters, Aquaculture, Volume 433. Pages 40-49, ISSN 0044-8486. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.05.049>.
- Brown-Peaterson, N.J., Wyansky, D.M., Saborido-Rey, F., Macewicz, B.J. y Lowerre-Barbieri, S.K. 2011. A Standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries* 3:52-72.
- Brulé, T., Colás-Marrufo, T., Pérez-Díaz, E., y Sámano-Zapata, J.C. 2010. Red snapper reproductive biology in the southern Gulf of Mexico. *Transactions of the American Fisheries Society*, 139: 957-968.
- Burton, M.L. 2001. Age, growth, and mortality of gray snapper, *Lutjanus griseus*, from the east coast of Florida. *Fishery Bulletin* 99:254-265.
- Burton, M.L., Brennan, K.J., Muñoz, R.C., y Parker, R.O. 2005. Preliminary evidence of increased spawning aggregations of mutton snapper (*Lutjanus analis*) at Riley's Hump two years after establishment of the Tortugas South Ecological Reserve. *Fish Bull* 103: 404-410.
- Bustamante, G., Claro, R. y Shatunovsky, M.I. 1994. Ecofisiología. 403-430 pp. En Claro (Ed.) Ecología de los peces marinos de Cuba. México, D.F. Centro de Investigaciones de Quintana Roo.
- Bustamante, G., Claro, R. y Shatunovsky, M.I. 2001. Ecophysiology of Cuban Fishes. 179-193 pp. In: Claro, R., Lindeman, C., Parenti, L.R. (Ed.) Ecology of the Marine Fishes of Cuba. Smithsonian Institution Press, 253 p.
- Carpenter, J. y Bithell, J. 2000. Bootstrap confidence intervals: when, which, what? A practical guide for medical statisticians. *Statistics in Medicine* 19:1141-1164. doi: 10.1002/(sici)1097-0258(20000515)19:9<1141: aid-sim479>3.0.co;2-f.
- Chernick, M.R. y LaBudde, R.A. 2011. - An introduction to bootstrap methods with application to R. 216 pp. Inc. United States of America: John Wiley & Sons.
- Claro, R. 1983. Ecología y ciclo de vida del caballero, *Lutjanus griseus* (Linnaeus), en la plataforma cubana. I. Identidad, distribución y hábitat, nutrición y reproducción. *Reporte de investigación del Instituto de Oceanología - Academia de Ciencias de Cuba*, 7:1-30.

- Claro, R. 1985. Ecología y ciclo de vida del caballero, *Lutjanus griseus*, en la plataforma cubana. III. Dinámica de algunos indicadores morfofisiológicos. *Reporte de investigación del Instituto de Oceanología - Academia de Ciencias de Cuba* 36:1-14.
- Claro, R., Baisre J.A., Lindeman, K.C. y García-Arteaga, J. P. 1994. Evolución y manejo de los recursos pesqueros. En: Claro, R. (ed.) *Ecología de los peces marinos de Cuba*. Instituto de Oceanología y Centro de Investigaciones de Quintana Roo, 525 pp.
- Claro, R., Baisre, J.A., Lindeman, K.C. y García-Arteaga, J.P. 2001. Cuban Fisheries: Historical Trends and Current Status. 200-2001 pp. En: Claro, R., Lindeman, C., Parenti, L.R. (Ed.) *Ecology of the Marine Fishes of Cuba*. Smithsonian Institution Press, 253 p.
- Claro, R., y Lindeman, K.C. 2003. Sitios de agregación de especies de pargos y meros (Lutjanidae y Serranidae) en la plataforma insular de Cuba. *Gulf and Caribbean Research* 14 (2): 91-106.
- Claro, R., y Lindeman, K.C. 2004. Biología y manejo de los pargos (Lutjanidae) en el Atlántico occidental. Instituto de Oceanología, CITMA, La Habana, Cuba. 472 pp.
- Coleman, F.C., Koenig, C.C., Eklund, A.M. y Grimes, C. B. 1999. Management and conservation of temperate reef fishes in the grouper-snapper complex of the southeastern United States. *American Fisheries Society Symposium* 23:233-242.
- Collins, L.A., Fitzhugh, G.R., Mourand, L. y Lombardi-Carlson, L. 2001. Preliminary results from a continuing study of spawning and fecundity of the Red Snapper (Lutjanidae: *Lutjanus campechanus*) from the Gulf of Mexico, 1998 – 1990. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 52(2001):34-47.
- Contreras, E.F. 1993. Ecosistemas costeros mexicanos. CONABIO / UAM. 415 pp.
- Crocker, R.A. 1962. Growth and food of the gray snapper, *Lutjanus griseus*, in Everglades National Park. *Transactions of the American Fisheries Society* 91:379-383.
- De la Hoz, M.J. 2018. Relación longitud peso en peces. <https://rpubs.com/jdmaestre/366409>
- de la Lanza, E.G., Ortiz, P.M.A. y Carbajal, J.S.P. 2013. Diferenciación hidrogeomorfológica de los ambientes costeros del Pacífico, del Golfo de México y del Mar Caribe. *Investigaciones Geográficas*, Instituto de Geografía, UNAM. 81:33-50.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M. y Robledo, C.W. InfoStat versión 2014. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>

- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2009. Norma Oficial Mexicana NOM-065-PESC-2007, para regular el aprovechamiento de las especies de mero y especies asociadas, en aguas de jurisdicción federal del litoral del Golfo de México y Mar Caribe, Diario Oficial de la Federación, 24/03/2009. Órgano del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos. [Acceso: 31/05/2023].
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2012. Acuerdo por el que se da a conocer la actualización de la Carta Nacional Pesquera, Diario Oficial de la Federación, 24/08/2012. Órgano del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos. [Acceso: 31/05/2023].
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2015. Norma Oficial Mexicana NOM-065-SAG/PESC-2014, para regular el aprovechamiento de las especies de mero y especies asociadas, en aguas de jurisdicción federal del litoral del Golfo de México y Mar Caribe, Diario Oficial de la Federación, 03/07/2015. Órgano del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos. [Acceso: 31/05/2023]
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2022. Acuerdo por el que se da a conocer la actualización de la Carta Nacional Pesquera, Diario Oficial de la Federación, 26/07/2022. Órgano del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos. [Acceso: 31/05/2023]
- Domeier, M.L. y Colin, P.L. 1997. Tropical reef fish spawning aggregations: defined and reviewed. *Bulletin of Marine Science* 60:698-726.
- Domeier, M.L., Koenig, C. y Coleman, F. 1996. Reproductive biology of the gray snapper (*Lutjanus griseus*), with notes on spawning for other western Atlantic snappers (Lutjanidae). *En: Arreguin-Sanchez, F., Munro, J.L., Balgos, M.C. y Pauly, D., editores. Biology, fisheries and culture of tropical groupers and snappers. Makati City Philippines ICLARM 1996 no. 48 pp. 189-201.*
- FAO, 1998. El pescado fresco: su calidad y cambios de su calidad. FAO Documento Técnico de Pesca (348.4):202p.
- Faunce, C.H. y Seafy, E.J. 2007. Nearshore habitat uses by gray snapper (*Lutjanus griseus*) and bluestriped grunt (*Haemulon sciurus*): environmental gradients and ontogenetic shifts. *Bulletin of Marine Science* 80(3): 473-495.
- Faunce, H.C., Lorenz, J.J., Ley, A.J., y Serafy, E.J. 2002. Size structure of gray snapper (*Lutjanus griseus*) within a mangrove 'no-take' sanctuary. *Bulletin of Marine Science* 70(1):211-216.

- Fischer, A.J., Baker, J.S.M., Wilson C.A. y Nieland, D.L. 2005. Age, growth, mortality, and radiometric age validation of gray snapper (*Lutjanus griseus*) from Louisiana. *Fishery Bulletin* 103:307–319.
- Flaherty, E.K., Switer, S. T., Winner, L.B., y Keenan, F.S. 2014. Regional Correspondence in Habitat Occupancy by Gray Snapper (*Lutjanus griseus*) in Estuaries of the Southeastern United States. *Estuaries and Coasts* 37:206-228.
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N. & R. van der Laan (eds) 2023. Eschmeyer’s Catalog of Fishes: Genera, Especies, References. [Acceso: 18/08/2023].
- Froese, R., y Pauly, D. (Eds.) 2022. “Lutajun griseus”. FishBase. Publication World Wide Web electronic. www.fishbase.org
- Gabe, M. 1968. *Techniques histologiques*. Masson, Paris.
- Ganias, K. 2018. Fecundity. *En*: Vonk, J., Shackelford, T. (eds) *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_221-1
- García C. y Gómez J.A. 1974. Carta preliminar de fondos del Banco de Campeche., *Revista de Investigaciones.*, INP 1: 37-38.
- García-Cagide, A. y Claro, R. 1983. Datos sobre la reproducción de algunos peces comerciales del Golfo de Batabanó. *Reporte de investigación del Instituto de Oceanología - Academia de Ciencias de Cuba*. 12:1-20.
- Gómez-Pompa, A., y Dirzo, R. (Coords). 1995. Reservas de la biosfera y otras áreas naturales protegidas de México. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAP y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (Edición digital: Conabio 2006).
- González, E., Damas, T., Millares, N. y Borrero, M. 1979. Desove inducido en el caballero (Lutjanus griseus Linné, 1758), en condiciones de laboratorio. *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras* 4(1):43-64.
- González-González, M. 2013. Biología trófica del pargo biajaiba (*Lutjanus synagris*) de la costa norte de Yucatán, México. Tesis de Maestría. CINVESTAV-IPN Unidad Mérida, Mérida, México.
- Granado-Lorencio, C. 1996. Sexo y Reproducción. *En*: Granado-Lorencio, C., editores. *Ecología de Peces*. Publicaciones de la Universidad de Sevilla, Sevilla. 353 pp.
- Graniel, E. C., Vera, M. I., y González, H.L. 2004. Dinámica de la interfase salina y calidad del agua en la costa nororiental de Yucatán. *Ingeniería* 8-3: 15-25.

- Greer Walker, M., Witthames P.R., y Bautista de los Santos, I. 1994. Is the fecundity of the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*: Scombridae) determinate? *Sarsia* 79(1):13-26. <https://doi.org/10.1080/00364827.1994.10413543>
- Grimes, C.B. 1987. Reproductive biology of the Lutjanidae: a review. Págs. 239-294 En: Polovina J.J. y Ralston S., editores. Tropical snappers and groupers: Biology and fisheries management. Westview Press, Boulder, Colorado.
- Guerra-Campos, A. y Bashirullah, A.K.M. 1975. Biología del pargo *Lutjanus griseus* (Linn.) de la isla de Cubagua, Venezuela. II. Maduración sexual y Fecundidad. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela*. 14(1): 109-116.
- Hainfellner, P., de Souza, T.G., Nascimento, T.S.R., Freitas, G.A. y Batlouni, S.R. 2011. Heterogeneous distribution of oocytes in the ovaries of *Prochilodus lineatus*. *Indian Journal of Science and Technology. Proceedings of 9th International Symposium on Reproductive Physiology of Fish*. 4, 111-112.
- Hernández-Almeida, O. U., Herrera-Silveira, J. A. y Merino-Virgilio, F. 2013. Nueve nuevos registros de diatomeas bentónicas de los géneros *Climaconeis*, *Cocconeis*, *Licmophora*, *Talaroneis*, *Oestrupia*, *Petroneis* y *Synedrosphenia* en la costa norte de la Península de Yucatán, México. *Hidrobiología* 23 (2): 154-168.
- Herrera-Silveira, J.A. y Comín, F.A. 2000. An Introductory account of the types of aquatic ecosystems of Yucatan Peninsula (SE Mexico). In: Munawar, M., Lawrence, S.G., Munawar, I.F. y Malley, D.F., editors: Ecovision World Monographs Series. Aquatic Ecosystems of Mexico: Status & Scope. Backhuys Pub. Leiden, Netherlands. Pp. 213-227.
- Herrera-Silveira, J.A., Comin, F.A., Aranda-Cirerol, N., Troccoli, L., y Capurro, L. 2004. Coastal water quality assessment in the Yucatan Peninsula: management implications. *Ocean & Coastal Management* 47: 625-639.
- Herrera-Silveira, J.H. y Morales-Ojeda, S. 2014. Estado de “salud” de la costa de acuerdo con indicadores del estado trófico del agua. En: Euán-Ávila, J.I., García de Fuentes, A., Liciaga-Correa, M.A., Munguía-Gil, A., editores. La Costa del estado de Yucatán, un espacio de reflexión sobre la relación sociedad-naturaleza, en el contexto de su ordenamiento ecológico territorial. Plaza y Valdés, México. Vol. II, 363 pp.

- Hixon, M.A., Johnson, D.W. y Sogard, S.M. 2014. BOFFFFs: on the importance of conserving old-growth age structure in fishery populations. *Journal of Marine Science*, 71: 2171–2185.
doi:10.1093/icesjms/fst200
<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- Hunter J.R., Macewicz, B.J., Lo, C.H. y Kimbrell, C.A. 1992. Fecundity spawning and maturity of female's dover sole *Microstomus pacificus* with and evaluation of assumption and precision. *Fishery Bulletin* 90:101-128.
- Hunter, J.R., Lon, C.H. y Leong, R.J.H. 1985. Batch fecundity in multiple spawning fishes. *NOAA Technical Report NMFS CIRC*. 36:67-77.
- Jung K, Lee J, Gupta V, Cho G. 2019. Comparison of Bootstrap Confidence Interval Methods for GSCA Using a Monte Carlo Simulation. *Front. Psychol.* 10 :2215. doi :10.3389/fpsyg.2019.02215
- Kartas, F. y Quignard, J.P. 1984. La Fécondité des Poissons Téléostéens. Ed. Masson Paris, NY., pp 22-25.
- Kennedy, J., Witthames, P.R. y Nash, R.D.M. 2007. The concept of fecundity regulation in plaice (*Pleuronectes platessa*) tested on three Irish Sea spawning populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64, 587-601.
- Kornicker L.S. y Boyd D.W. 1962. Shallow-water geology and environments of Alacran reef complex, Campeche Bank, Mexico. *Bulletin American Association of Petroleum Geologists*. 46:640–673.
- Le Cren, C.D. 1951. The Length-Weight Relationship and Seasonal Cycle in Gonad Weight and Condition in Perch, *Perca fluviatilis*. *Journal of Animal Ecology*, 20, 201-219.
- Lindeman, K., Anderson, W., Carpenter, K.E., Claro, R., Cowan, J., Padovani-Ferreira, B., Rocha, L.A., Sedberry, G. y Zapp-Sluis, M. 2016. *Lutjanus griseus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T192941A2180367. Consultado el 02 de enero de 2023.
- Lindeman, K.C., Pugliese, R., Waugh, G.T. y Ault, J.C. 2000. Developmental patterns within a multispecies reef fishery: management applications for essential fish habitats and protected areas. *Bulletin of Marine Science*. 66: 929-956.
- Logan, W.B. 1969. Carbonate sediments and reefs, Yucatán shelf, Mexico. *American Association of Petroleum Geologists*. 355 p.

- Lowerre-Barbieri, S. K., Brown-Peterson, N.J., Murua, H., Tomkiewicz, J., Wyanski, D.M. y Saborido-Rey, F. 2011a. Emerging issues and methodological advance in Fisheries reproductive Biology. *Marine and Coastal Fisheries* 3:32–51.
- Lowerre-Barbieri, S. K., Ganas, K., Saborido-Rey, F., Murua, H. y Hunter, J.R. 2011b. Reproductive timing in marine fishes: variability, temporal scales, and methods. *Marine and Coastal Fisheries* 3:71–91.
- Lowerre-Barbieri, S.K., y Barbieri, L.R. 1993. A new method of oocyte separation and preservation for fish reproduction studies. *Fishery Bulletin* 91 (I) 165:169.
- Macal-López, K.C., Brulé, T., Torres-Villegas, J.R., Colás-Marrufo, T. y Noh-Quiñones, V.E. 2022. Reproduction of grey snapper (Teleostei: Lutjanidae) in the southern Gulf of Mexico. *Scientia Marina* 86 (4). <https://doi.org/10.3989/scimar.05293.047>
- Mangiafico S.S. 2016. Summary and Analysis of Extension Program Evaluation in R, version 1.19.10. (Pdf version : rcompanion.org/documents/RHandbookProgramEvaluation.pdf.)
- Martoja R., Martoja-Pierson M. 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson et Cie, Paris. 345 pp.
- Marza, V. D. 1938. Histophysiologie de l'ovogen'ese. Hermann, Paris.
- Merino, M., 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. *Journal of Marine Systems* 13: 101–121.
- Merrill, A.L. y Watt, B.K. 1973. Energy Value of Foods: Basis and Derivation. Agriculture Handbook No. 74, ARS United States Department of Agriculture, Washington DC.
- Mexicano-Cíntora, G., Leonce-Valencia, C., Salas, S. y Vega-Cendejas, M.E. 2007. Recursos Pesqueros de Yucatán: Fichas técnicas y Referencias bibliográficas. Centro de Investigación y Estudios Avanzados del I.P.N. (CINVESTAV) Unidad Mérida. 1ª Edición. Mérida, Yucatán, México. 150 pp.
- Moe, M.A. 1969. Biology of the Red Grouper *Epinephelus morio* (Valenciennes) from the Eastern Gulf of Mexico. Professional papers series Florida Department of Natural Resources. *Marine Research Laboratory* 140-95.
- Monroy-García, C., Gutiérrez-Pérez, C., Medina-Quijano, H., Uribe-Cuevas, M. y Chable-Ek., F. 2019. La actividad pesquera de la flota ribereña en el estado de Yucatán: pesquería de escama. Primera edición, Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura, Ciudad de México, México. 102 pp.

- Morales-Ojeda, S.M. 2007. Diagnóstico de la zona marino-costera del Estado de Yucatán basado en la caracterización hidrológica y del fitoplancton. Tesis de Maestría. CINVESTAV-IPN. Mérida, Yucatán.
- Morey, S.L., Gopalakrishnan, G., Pallás S.E., De Souza, J.M.A.C., et. al. 2020. Assessment of Numerical Simulations of Deep Circulation and Variability in the Gulf of Mexico Using Recent Observations. *Journal of Physical Oceanography*. doi:10.1175/jpo-d-19-0137.1
- Murua, H. y Saborido-Rey, F. 2003. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 33:23-31.
- Murua, H., Kraus, G., Saborido-Rey, F., Witthames, P.R., Thorsen, A. y Junquera, S. 2003. Procedures to estimate fecundity of marine fish species in relation to their reproductive strategy. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*. 33:33–54.
- Nichol, D.G. y Acuna, E.I. 2001. Annual and batch fecundities of yellowfin sole, *Limanda aspera*, in the Eastern Bering Sea. *Fishery Bulletin* 99:108-122.
- Ocampo, A.T. y Soto, L. A. 2014. El Gran Ecosistema del Golfo de México: marco conceptual. p. 1-36. *En: Botello, A.V., Rendón von Osten, J., Benítez, J. A. y Gold-Bouchot, G., editores. Golfo de México. Contaminación e impacto ambiental: diagnóstico y tendencias. UAC, UNAMICMYL, CINVESTAV-Unidad Mérida. 1176 p.*
- Ogle D.H., Wheeler P., Dinno A. 2021. FSA: Fisheries Stock Analysis. R package version 0.8.32, <https://github.com/droglenc/FSA>.
- Olvera-Novoa, .M.A., Martínez P.C. y Real de León, E. 1993. Manual de técnicas para laboratorio de nutrición de peces y crustáceos. En Programa Cooperativo Gubernamental FAO–Italia. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, México, D.F.
- Pankhurst, N.W. 1998: Reproduction. *Biology of farmed fish*. Sheffield, Sheffield Academic Press. 1-26.
- Pech, P.D, Mascaró, M.M, Simões, N. y Enríquez, O.C. 2010. Ambientes marinos. *En: Durán, R. y Méndez, M., editores. Biodiversidad y Desarrollo humano en Yucatán. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. p 21.*
- Pérez-Díaz E., Colás-Marrufo T., Sámano-Zapata J.C. y Brulé. 2007, T. Aspectos sobre los hábitos alimenticios del pargo del Golfo *Lutjanus campechanus* (P. 1860) del Banco de Campeche. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 58: 159-165.

- Plaza, G., Sakaji, H., Honda, H., Hirota, Y. y Nashida, K. 2007. Spawning pattern and type of fecundity in relation to ovarian allometry in the round herring *Etrumeus teres*. *Marine Biology* 152(5), 1051–1064. doi:10.1007/s00227-007-0756-3
- PRS (Policy Recommendation Statement). 2002. Spawning Aggregation Site Protection in the Wider Caribbean. *Presented at the Gulf and Caribbean Fisheries Institute, 55th Annual Meeting*.
- R Core Team 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Ramos-Miranda, J., Cabrera, M.A., Salas, S., López-Rocha J.A. y Flores-Hernández, D., 2021. Especies comerciales de la pesca artesanal en la península de Yucatán. Universidad Autónoma de Campeche, Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN Unidad Mérida, Universidad Nacional Autónoma de México. México 204 p.
- Rhodes, K.L y Sadovy, Y. 2002. Reproduction in the camouflage grouper (Pisces: Serranidae) in Pohnpei, Federate States of Micronesia. *Bulletin of Marine Science* 70:851-869.
- Riley, L.K., Chesney, J. E., y Tiersch, R.T. 2008. Field Collection, Handling, and Refrigerated Storage of Sperm of Red Snapper and Gray Snapper. *North American Journal of Aquaculture* 70:356-364.
- Rincón-Sandoval, L.A., Brulé, T., Montero-Muñoz, J.L. y Pérez-Díaz, E. 2010. Dieta de la Rabirrubia *Ocyurus chrysurus* (Lutjanidae: Lutjaninae) y su variación temporal en la Costa de Yucatán, México. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fishery Institute* 62:207-218.
- Rivas, L. 1970. Snappers of the Western Atlantic. *Commercial Fisheries Review* 1970:41-44.
- Rosas, C.J., Cabrera, B.T. y Millán, Q.J. 1996. Inducción al desove de peces marinos utilizando Hormona Gonadotropina Coriónica Humana. *Proceedings of the 49th Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 49: 46-51.
- Rosas, C.J., Cabrera, B.T. y Millán, Q.J. 1998a. Inducción al desove del pargo mangle, *Lutjanus griseus* Linnaeus (Pisces: Lutjanidae), sexualmente maduro en cautiverio. *Arquivos de Ciências do Mar, Fortaleza* 31:57-63.
- Rosas, C.J., Cabrera, B.T. y Millán, Q.J. 1998b. Aplicación de dos tipos de hormonas en la reproducción artificial del pargo mangle, *Lutjanus griseus*. *Proceedings of the 50th Gulf a Caribbean Fisheries Institute* 50: 543-550.

- Rutherford, S.E., Tilmant, T.J., Thue, B.E. y Schmidt, W.T. 1989. Fishery harvest and population dynamics of gray snapper, *Lutjanus griseus*, in Florida bay and adjacent waters. *Bulletin of Marine Science*, 44(1):139-154.
- Saborido-Rey, F. 2008. Ecología de la reproducción y potencial reproductivo en las poblaciones de peces marinos. Instituto de Investigaciones Marinas (CSIC), Universidad de Vigo. 71 p.
- Sadovy, Y. 1994. Groupers stocks of the central Atlantic: the need for management and management needs. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 43:43-64.
- Sadovy, Y. 1996. Reproduction of reef fishery species. Pág 15-59. En: Polunin N.V.C y Roberts C.M. (eds.) Reef fisheries. Chapman and Hall, London.
- Sargent, J.R., Tocher, D.R. y Bell, G. 2002. The Lipids. 2002. En: Fish Nutrition. Hardy, R.W. Ed., 3rd Edition, Academic Press, California, 181-257.
- Scherrer, B. 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin Editeur, Boucherville, Québec.
- Schroeder, R.E. 1970. Ecology of the intestinal trematodes of the gray snapper *Lutjanus griseus*, near Lower Matacumbe Key, Florida. *Studies in Tropical Oceanography University of Miami* 10:153-224.
- SEDAR (Southeast Data, Assessment, and Review). 2018. - SEDAR 51 Gulf of Mexico gray snapper Final Stock Assessment Report. SEDAR: North Charleston SC.
- Shapiro, D.Y., Sadovy, Y. y McGehee, M.A. 1993. Periodicity of sex change and reproduction in the red hind *Epinephelus guttatus*, a protogynous grouper. *Bulletin of Marine Science* 53:1151-1162.
- Shulman, G.E. y Love, R.M. 1999. The Biochemical Ecology of Marine Fishes, Advances in Marine Biology. San Diego: Acad. Press, vol. 36, 351 pp.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1997. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. Third Edition. W.H. Freeman and Co., New York.
- Spichak S.K., Formoso M. 1974. Distribución cuantitativa del zoobentos alimenticio en el banco de Campeche (primavera). INP/CIP Cuba, Res. Invest. 1:88-92.
- Starck, W.A. 1970. Biology of the gray snapper, *Lutjanus griseus* (Linnaeus) in the Florida Keys. *Studies in Tropical Oceanography University of Miami* 10, 224 p.
- Taşbozan, O. y Gökçe, M.A. 2017. Fatty Acids in Fish. En: Catala A. editora, Fatty Acids. InTech. Available at: <http://dx.doi.org/10.5772/68048>

- Thompson, R. y Munro, J. 1974. The biology, ecology, and bionomics of Caribbean reef fishes; Lutjanidae (snappers). The biology, ecology, exploitation and management of Caribbean reef fishes, part 5 d. Univ. West Indies, *Research Report from the Zoology Department* No. 3, 69 pp.
- Tocher, R. D. 2003. Metabolism and Functions of Lipids and Fatty Acids in Teleost Fish, Reviews in *Fisheries Science*, 11:2, 107-184, DOI: 10.1080/713610925
- Trejo-Martínez, J., Brulé, T., Mena-Loría, T., Colás-Marrufo, T. y Sánchez-Crespo, M. 2011. Reproductive biology of the yellowtail snapper *Ocyurus chrysurus* from the southern Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology* 79:915-936.
- Trejo-Martínez, J., Brulé, T., Morales-López, N., Colás-Marrufo, T. y Sánchez-Crespo, M. 2021. Reproductive strategy of a continental shelf lane snapper population from the Southern Gulf of Mexico. *Marine and Coastal Fisheries* 13:140–156.
- Troc coli, L.G., Herrera-Silveira, J.A. y Comín, F.A. 2004. Structural variations of phytoplankton in the coastal seas of Yucatan, Mexico. *Hydrobiología* 519: 85-102.
- Tyler, C.R y Sumpter, J.P. 1996. Oocyte growth development in teleosts. Review in *Fish Biology and Fisheries* 6:287-318.
- Tzeng, M.W., Hare, J.A. y Lindquist, D.G. 2003. Ingress of transformation stage gray snapper, *Lutjanus griseus* (pisces: lutjanidae) through beaufort inlet, North Carolina. *Bulletin of Marine Science* 72(3):891-908.
- Vassallo-Agius, R., Watanabe, T., Yoshizaki, G., Satoh, S. y Takeuchi, Y. 2001. Quality of eggs and spermatozoa of rainbow trout fed an n-3 essential fatty acid-deficient diet and its effects on the lipid and fatty acid components of eggs, semen and livers. *Fisheries Science*, 67: 818-827. <https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2001.00328.x>
- Vázquez-Lule, A. D., Ríos-Saís, G. y Adame, M. F. 2009b. Caracterización del sitio de manglar Dzilam, en Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2009. En: Sitios de manglar con relevancia biológica y con necesidades de rehabilitación ecológica. CONABIO, México, D.F.
- Vázquez-Lule, A. D., Ríos-Saís, G. y Adame, M.F. 2009a. Caracterización del sitio de manglar Celestún, en Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO). En: Sitios de manglar con relevancia biológica y con necesidades de rehabilitación ecológica. CONABIO, México, D.F.

- Vazzoler, A.E.A.M. 1996. Biología da reprodução de peixes teleosteos: Teoria e prática. Maringá: EDUEM ; São Paulo. 169 pp.
- Wallace, R.A. y Selman, K. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. *American Zoologist* 21: 325-343.
- Watanabe, W.O., Ellis, S.C. y Chaves, J. 2001. Effects of Dietary Lipid and Energy to Protein Ratio on Growth and Feed Utilization of Juvenile Mutton Snapper *Lutjanus analis* Fed Isonitrogenous Diets at Two Temperatures. *Journal of the World Aquaculture Society* 32(1):30-40.
- West, G. 1990. Methods of assessing ovarian development in fishes: A review. *Australian Journal of Marine & Freshwater Research* 41:199-222.
- Witthames, P.R. y Greer Walker, M. 1995. Determinacy of fecundity and oocyte atresia in sole (*Solea solea*) from the Channel, the North Sea and the Irish Sea. *Aquatic Living Resources* 8, 91-109.
- Zavala, J., Salmerón, O., Aguilar, V., Cerdeira, S. y Kolb, M. 2006. Caracterización y regionalización de los procesos oceanográficos de los mares mexicanos. www.conabio.gob.mx

ANEXOS

Anexo I. Valores promedio mensuales del índice gonadosomático (IGS%); del índice de grasa visceral (IGV%); del índice hepatosomático (IHS%) y del factor de condición relativo (Kn%) para las hembras maduras de *Lutjanus griseus*, capturadas sobre el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupadas mensualmente a lo largo de un año civil. n: número de individuos analizados; \bar{X} = media; EE= error estándar; IC = intervalo de confianza; BCaLi = límite inferior y BCaLs = límite superior de los intervalos de confianza de 95% alrededor de la media, calculados por el método de re-muestreo BCa.

Mes	IGS				IGV				IHS				Kn			
	n	$\bar{X} \pm EE$	95% IC		n	$\bar{X} \pm EE$	95% IC		n	$\bar{X} \pm EE$	95% IC		n	$\bar{X} \pm EE$	95% IC	
			BCaLi	BCaLs			BCaLi	BCaLs			BCaLi	BCaLs			BCaLi	BCaLs
Ene	13	0.27 ± 0.02	0.22	0.33	8	2.38 ± 0.31	1.78	2.93	13	1.33 ± 0.12	1.12	1.56	13	0.43 ± 0.01	0.42	0.45
Feb	23	0.49 ± 0.04	0.42	0.57	11	1.50 ± 0.16	1.14	1.76	23	0.97 ± 0.07	0.81	1.07	23	0.43 ± 0.01	0.42	0.44
Mar	14	0.45 ± 0.04	0.36	0.53	9	0.69 ± 0.31	0.22	1.53	14	0.96 ± 0.08	0.84	1.15	14	0.41 ± 0.01	0.40	0.42
Abr	20	0.45 ± 0.05	0.38	0.59	11	2.08 ± 0.54	1.32	3.55	20	1.19 ± 0.12	0.99	1.44	20	0.42 ± 0.01	0.39	0.43
May	35	0.85 ± 0.18	0.62	1.45*	11	0.55 ± 0.14	0.3	0.82	35	1.23 ± 0.11	1.06	1.49	35	0.43 ± 5e-3	0.42	0.44
Jun	42	1.20 ± 0.26	0.83	1.93*	17	1.71 ± 0.24	1.27	2.19	42	1.16 ± 0.06	1.05	1.3	42	0.43 ± 3e-3	0.42	0.44
Jul	36	1.29 ± 0.31	0.85	2.17*	23	0.82 ± 0.18	0.57	1.44	36	1.23 ± 0.11	1.09	1.57	36	0.42 ± 5e-3	0.41	0.43
Ago	31	1.37 ± 0.33	0.88	2.33*	17	0.97 ± 0.20	0.67	1.51	33	1.17 ± 0.08	1.02	1.32	33	0.43 ± 0.01	0.41	0.44
Sep	35	0.74 ± 0.21	0.49	1.56*	23	1.52 ± 0.35	0.94	2.34	35	1.36 ± 0.07	1.23	1.5	35	0.43 ± 0.01	0.41	0.44
Oct	7	0.32 ± 0.02	0.29	0.36	2	2.59 ± 1.10	1.49	2.59	7	1.18 ± 0.17	0.98	1.71	7	0.43 ± 0.01	0.41	0.46
Nov	22	0.42 ± 0.04	0.36	0.51	21	1.58 ± 0.30	1.15	2.4	24	1.49 ± 0.08	1.35	1.67	24	0.45 ± 4e-3	0.44	0.45
Dic	9	0.26 ± 0.02	0.22	0.32	7	2.56 ± 0.38	1.95	3.36	9	1.21 ± 0.10	1.03	1.41	9	0.42 ± 0.01	0.41	0.44

* = Valores mensuales del IGS promedio significativamente más elevados que los observados durante los demás meses del año, según el cálculo del intervalo de confianza de 95% alrededor de la media.

Anexo II. Valores promedio mensuales del índice gonadosomático (IGS%); del índice de grasa visceral (IGV%); del índice hepatosomático (IHS%) y del factor de condición relativo (Kn%) para los machos maduros de *Lutjanus griseus*, capturados sobre el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo de un año civil. n: número de individuos analizados; \bar{X} = media; EE= error estándar; IC = intervalo de confianza; BCaLi = límite inferior y BCaLs = límite superior de los intervalos de confianza de 95% alrededor de la media, calculados por el método de remuestreo de BCa.

Mes	IGS				IGV				IHS				Kn			
	n	$\bar{X} \pm EE$	95% IC		n	$\bar{X} \pm EE$	95% IC		n	$\bar{X} \pm EE$	95% IC		n	$\bar{X} \pm EE$	95% IC	
			BCaLi	BCaLs			BCaLi	BCaLs			BCaLi	BCaLs			BCaLi	BCaLs
Ene	29	0.10 ± 0.01	0.09	0.12	12	2.53 ± 0.41	1.83	3.38	29	1.01 ± 0.05	0.93	1.11	29	0.43 ± 3e-3	0.42	0.43
Feb	41	0.14 ± 0.03	0.10	0.27	14	1.55 ± 0.23	1.16	2.05	40	0.91 ± 0.04	0.83	1.01	41	0.43 ± 4e-3	0.42	0.44
Mar	20	0.15 ± 0.03	0.11	0.26	10	0.75 ± 0.22	0.4	1.22	20	1.10 ± 0.22	0.85	1.96	20	0.41 ± 0.02	0.34	0.43
Abr	38	0.12 ± 0.01	0.10	0.15	12	1.81 ± 0.34	1.35	2.74	38	1.03 ± 0.05	0.94	1.15	38	0.42 ± 0.01	0.41	0.43
May	52	0.45 ± 0.09	0.33	0.69*	27	0.93 ± 0.17	0.62	1.3	52	0.96 ± 0.05	0.89	1.07	52	0.43 ± 0.01	0.42	0.47
Jun	63	1.01 ± 0.14	0.77	1.33*	31	1.17 ± 0.27	0.81	2.01	64	1.02 ± 0.04	0.95	1.1	64	0.43 ± 3e-3	0.42	0.44
Jul	69	0.75 ± 0.09	0.58	0.96*	34	0.81 ± 0.15	0.58	1.17	69	1.00 ± 0.05	0.91	1.1	69	0.43 ± 3e-3	0.42	0.44
Ago	36	0.53 ± 0.13	0.34	0.88*	16	0.64 ± 0.12	0.46	0.96	36	1.16 ± 0.07	1.02	1.31	36	0.43 ± 4e-3	0.42	0.44
Sep	73	0.17 ± 0.02	0.14	0.23	37	1.72 ± 0.24	1.28	2.2	73	1.20 ± 0.04	1.12	1.28	73	0.46 ± 0.01	0.44	0.51
Oct	21	0.13 ± 0.01	0.10	0.16	18	2.66 ± 0.49	1.89	3.76	21	1.29 ± 0.07	1.15	1.45	21	0.47 ± 0.02	0.44	0.57
Nov	33	0.12 ± 0.02	0.10	0.17	33	2.44 ± 0.33	1.86	3.13	33	1.43 ± 0.05	1.33	1.53	33	0.45 ± 4e-3	0.44	0.46
Dic	44	0.09 ± 0.01	0.08	0.10	29	1.89 ± 0.17	1.59	2.29	46	1.31 ± 0.06	1.21	1.43	46	0.43 ± 3e-3	0.42	0.44

* = Valores mensuales del IGS promedio significativamente más elevados que los observados durante los demás meses del año, según el cálculo del intervalo de confianza de 95% alrededor de la media.

Anexo III. Porcentajes promedio mensuales de humedad observados en las gónadas, el hígado y el tejido muscular de las hembras y de los machos maduros de *Lutjanus griseus* capturados sobre el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo de un año civil. n: número de sub-muestras; \bar{X} = media; EE= error estándar; IC = intervalo de confianza; BCaLi = límite inferior y BCaLs = límite superior de los intervalos de confianza del 95% alrededor de la media, calculados por el método remuestreo BCa.

Mes	Gónadas				Hígado				Músculo			
	n	$\bar{X} \pm EE$	95% IC		n	$\bar{X} \pm EE$	95% IC		n	$\bar{X} \pm EE$	95% IC	
			BCaLi	BCaLs			BCaLi	BCaLs			BCaLi	BCaLs
Hembras												
Ene	18	64.19 ± 2.02	59.74	67.61*	18	66.11 ± 0.60	64.91	67.19	18	76.17 ± 0.13	75.90	76.41
Feb	15	75.66 ± 0.41	74.96	76.49	15	72.70 ± 0.70	71.32	73.91	15	75.85 ± 0.83	72.50	76.80
Mar	15	78.03 ± 1.83	74.54	81.45	15	74.94 ± 1.24	72.77	77.45	15	77.61 ± 0.21	77.15	77.95
Abr	15	75.65 ± 0.94	73.96	77.51	15	63.15 ± 1.79	59.85	66.64	15	73.15 ± 1.29	69.39	74.87
May	12	76.87 ± 2.54	72.60	82.24	12	71.80 ± 0.71	70.23	72.88	12	77.13 ± 0.29	76.64	77.75
Jun	13	67.11 ± 1.04	65.51	69.48*	15	58.48 ± 1.11	56.08	60.37	14	73.66 ± 0.42	72.74	74.35
Jul	15	72.35 ± 6.65	69.45	76.10	15	71.01 ± 1.71	68.58	75.56	14	77.37 ± 0.33	76.59	77.90
Ago	15	79.37 ± 2.05	75.38	83.09	15	70.30 ± 2.04	65.48	73.44	15	75.68 ± 0.68	73.73	76.61
Sep	14	75.27 ± 0.50	74.35	76.21	15	72.58 ± 0.65	71.28	73.77	15	77.03 ± 0.69	74.68	77.88
Oct	14	78.86 ± 1.99	75.52	83.23	15	69.04 ± 2.11	64.42	72.47	15	76.49 ± 0.29	75.83	76.97
Nov	15	77.65 ± 0.50	76.76	78.61	15	65.92 ± 1.64	62.90	69.03	15	77.63 ± 0.13	77.33	77.83
Dic	16	75.31 ± 3.35	67.38	80.81	18	71.33 ± 1.11	69.21	73.44	18	77.09 ± 0.12	76.84	77.29
Total	177	74.54 ± 0.62	73.28	75.71	183	68.89 ± 0.51	67.91	69.86	181	76.24 ± 0.19	75.80	76.55
Machos												
Ene	14	42.33 ± 2.52	37.80	47.32*	15	66.52 ± 1.31	63.80	68.76	15	76.26 ± 0.17	75.96	76.63
Feb	13	74.64 ± 1.42	71.83	77.13	15	70.10 ± 0.85	68.49	71.76	15	76.06 ± 0.16	75.65	76.30
Mar	13	68.20 ± 4.04	58.69	74.55	15	69.87 ± 1.15	67.65	72.03	15	76.53 ± 0.34	75.56	77.01
Abr	12	59.55 ± 3.45	53.49	66.30	14	72.55 ± 0.77	71.22	74.16	15	76.46 ± 0.29	75.86	76.95
May	15	78.24 ± 1.51	75.19	80.95	15	73.28 ± 1.48	70.06	75.62	15	77.44 ± 0.14	77.14	77.70
Jun	15	70.79 ± 4.45	60.49	77.78	14	69.88 ± 1.89	66.52	73.60	14	75.69 ± 0.78	73.76	76.83
Jul	15	81.57 ± 1.36	78.58	83.78	15	70.76 ± 1.18	68.53	72.99	15	77.64 ± 0.15	77.29	77.90

Anexo III (continuación)

Ago	15	72.03 ± 2.61	66.54	76.53	15	69.66 ± 0.93	67.85	71.35	15	76.99 ± 0.14	76.76	77.28
Sep	15	85.08 ± 2.79	77.49	89.01	15	79.81 ± 1.60	76.59	82.60*	15	76.62 ± 0.43	75.63	77.31
Oct	15	56.73 ± 4.21	49.29	65.02	15	60.84 ± 1.47	57.93	63.51	15	75.48 ± 0.41	74.50	76.10
Nov	14	67.61 ± 3.55	59.92	73.37	14	65.19 ± 1.94	60.92	68.31	15	76.77 ± 0.30	76.05	77.23
Dic	11	29.19 ± 1.97	25.85	33.40*	15	70.71 ± 1.98	67.12	74.49	15	78.05 ± 0.46	77.33	79.09
Total	167	66.46 ± 1.45	63.64	69.15	177	69.94 ± 0.52	68.91	70.93	179	76.67 ± 0.11	76.43	76.88

* = Valores significativamente diferentes con el 95% de confianza alrededor de la media.

Anexo IV. Porcentajes promedio mensuales de proteína cruda observados en las gónadas, el hígado y el tejido muscular de las hembras y de los machos maduros de *Lutjanus griseus* capturados sobre el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo de un año civil. n: número de sub-muestras; \bar{X} = media; EE= error estándar; BCaLi = límite inferior y BCaLs = límite superior de los intervalos de confianza del 95% alrededor de la media, calculados por el método de re-muestreo BCa.

Mes	Gónadas				Hígado				Músculo			
	n	$\bar{X} \pm EE$	95% IC		n	$\bar{X} \pm EE$	95% IC		n	$\bar{X} \pm EE$	95% IC	
			BCaLi	BCaLs			BCaLi	BCaLs			BCaLi	BCaLs
Hembras												
Ene	16	26.03 ± 0.90	24.07	27.52	18	15.88 ± 0.22	15.46	16.30	15	20.31 ± 0.22	19.89	20.72
Feb	15	20.28 ± 0.48	19.26	21.08	15	16.42 ± 0.28	15.81	16.90	13	20.03 ± 0.64	19.15	21.84
Mar	15	18.86 ± 1.46	15.95	21.54	15	15.21 ± 0.56	13.99	16.12	13	16.40 ± 0.59	15.34	17.55
Abr	14	21.07 ± 0.76	19.57	22.46	15	14.82 ± 0.59	13.74	15.99	14	19.54 ± 0.89	18.20	21.76
May	12	21.04 ± 2.20	16.34	24.75	11	18.01 ± 0.98	16.37	20.00	12	18.71 ± 0.92	16.83	20.33
Jun	14	26.64 ± 1.20	23.96	28.59	11	17.64 ± 0.87	16.14	19.37	14	18.86 ± 0.66	17.64	20.11
Jul	15	24.39 ± 1.45	21.19	26.70	13	17.21 ± 1.26	14.74	19.40	15	18.10 ± 0.31	17.51	18.67
Ago	15	18.20 ± 1.62	15.15	21.24	15	16.79 ± 0.45	15.75	17.53	14	19.63 ± 0.83	18.25	21.49
Sep	15	21.99 ± 0.50	20.97	22.90	14	18.57 ± 0.33	18.07	19.35	15	19.25 ± 0.91	17.93	21.69
Oct	15	18.92 ± 1.59	15.39	21.55	14	14.71 ± 0.43	13.89	15.58	14	18.43 ± 0.51	17.46	19.36
Nov	14	19.95 ± 0.57	18.67	20.84	15	14.60 ± 0.63	13.57	15.99	14	19.55 ± 0.64	18.33	20.78
Dic	14	18.43 ± 1.40	15.73	20.95	17	14.70 ± 0.91	13.24	16.78	17	19.08 ± 0.46	18.31	20.04
Total	174	21.34 ± 0.41	20.51	22.12	173	16.10 ± 0.21	15.68	16.52	170	19.01 ± 0.20	18.63	19.40
Machos												
Ene	12	20.81 ± 0.66	19.43	21.89	15	15.62 ± 1.07	13.59	17.62	15	21.25 ± 0.37	20.21	21.75
Feb	15	17.72 ± 0.70	16.38	18.99	15	15.18 ± 0.95	12.87	16.67	15	19.94 ± 0.75	18.56	21.42
Mar	12	22.13 ± 0.75	20.85	23.70	14	15.44 ± 0.92	13.42	16.96	15	17.51 ± 0.39	16.89	18.38
Abr	12	22.46 ± 0.82	20.34	23.66	15	14.70 ± 0.51	13.87	15.77	15	20.74 ± 1.06	18.54	22.56
May	12	18.43 ± 1.34	15.91	20.94	15	10.55 ± 0.33	9.93	11.20	15	16.64 ± 0.53	15.82	17.87
Jun	14	20.22 ± 2.36	16.43	25.44	15	10.30 ± 0.33	9.79	11.14	15	17.13 ± 0.31	16.47	17.67

Annexo IV (continuación)

Jul	14	15.58 ± 0.99	13.86	17.57	13	14.25 ± 0.28	13.64	14.69	15	18.38 ± 0.50	17.42	19.32
Ago	14	19.15 ± 1.15	16.74	21.08	11	13.44 ± 0.51	12.41	14.31	15	18.04 ± 0.30	17.51	18.65
Sep	15	11.36 ± 1.28	9.21	14.12	12	12.87 ± 0.88	11.38	14.64	15	20.26 ± 0.60	19.07	21.35
Oct	14	21.16 ± 1.43	18.65	24.10	14	11.06 ± 1.06	9.14	13.07	15	20.72 ± 0.55	19.66	21.72
Nov	15	21.02 ± 1.64	18.24	24.42	15	8.74 ± 0.36	8.15	9.53	14	19.20 ± 0.41	18.25	19.84
Dic	10	14.70 ± 1.20	11.66	16.35	15	10.32 ± 0.51	9.72	12.13	15	18.24 ± 0.45	17.39	19.06
Total	159	18.67 ± 0.45	17.79	19.57	169	12.66 ± 0.27	12.14	13.20	179	19.00 ± 0.19	18.63	19.39

* = Valores significativamente diferentes con el 95% de confianza alrededor de la media.

Anexo V. Porcentajes romedio mensuales de lípidos crudos observados en las gónadas, el hígado y el tejido muscular de las hembras y de los machos maduros de *Lutjanus griseus* capturados sobre el Banco de Campeche, al norte de la Península de Yucatán, entre enero 2018 y septiembre 2019 y agrupados mensualmente a lo largo de un año civil. n: número de sub-muestras; \bar{X} = media; EE= error estándar; IC = intervalo de confianza; BcaLi = límite inferior y BcaLs = límite superior de los intervalos de confianza del 95% alrededor de la media, calculados por el método re-muestreo Bca.

Mes	Gónadas				Hígado				Músculo			
	n	$\bar{X} \pm EE$	95% IC		n	$\bar{X} \pm EE$	95% IC		n	$\bar{X} \pm EE$	95% IC	
			BcaLi	BcaLs			BcaLi	BcaLs			BcaLi	BcaLs
Hembras												
Ene	17	17.79 ± 2.02	14.47	22.44*	18	21.19 ± 1.00	19.46	23.34	15	11.67 ± 1.04	9.85	13.77
Feb	15	7.53 ± 0.91	5.91	9.36	15	14.79 ± 0.79	13.31	16.29	15	11.11 ± 0.51	10.44	12.51
Mar	13	6.44 ± 1.03	5.08	9.55	15	12.29 ± 1.09	10.52	14.65	14	10.24 ± 0.40	9.50	11.00
Abr	15	8.71 ± 0.75	7.32	10.16	14	28.17 ± 1.78	24.97	31.60	12	12.35 ± 0.72	11.24	13.97
May	12	7.94 ± 1.01	6.08	9.78	12	14.21 ± 0.70	12.94	15.54	12	10.05 ± 0.59	8.84	11.10
Jun	13	15.74 ± 1.08	14.01	18.11*	15	27.31 ± 1.53	24.72	30.60	12	12.45 ± 0.47	11.71	13.53
Jul	15	10.38 ± 0.85	8.54	11.74	15	13.69 ± 0.68	11.98	14.70	15	7.86 ± 0.44	7.03	8.68
Ago	15	7.85 ± 1.18	5.84	10.35	13	17.11 ± 2.18	13.86	22.38	13	7.59 ± 0.58	6.73	9.00
Sep	15	7.48 ± 0.40	6.62	8.14	15	13.89 ± 0.63	12.90	15.34	15	7.38 ± 0.45	6.58	8.31
Oct	15	8.48 ± 1.03	6.56	10.41	15	15.86 ± 1.17	13.93	18.41	15	9.53 ± 0.56	8.35	10.49
Nov	15	5.48 ± 0.51	4.70	6.73	10	23.85 ± 2.60	19.18	29.01	15	9.33 ± 0.32	8.73	9.96
Dic	15	17.63 ± 2.71	13.37	23.94*	18	16.89 ± 1.17	14.97	19.53	18	9.07 ± 0.47	8.08	9.85
Total	175	10.22 ± 0.49	9.37	11.27	175	18.16 ± 0.54	17.18	19.28	171	9.80 ± 0.20	9.42	10.22
Machos												
Ene	14	52.71 ± 3.90	44.84	59.28*	15	22.78 ± 1.84	19.84	26.93	15	11.67 ± 0.37	10.90	12.33
Feb	15	16.41 ± 1.15	14.19	18.52	15	19.55 ± 0.90	17.91	21.27	14	12.48 ± 0.25	11.57	13.27
Mar	12	25.67 ± 4.67	18.91	37.02	15	15.48 ± 1.06	13.37	17.39	15	11.11 ± 0.47	10.27	12.05
Abr	11	37.73 ± 4.63	28.49	45.67	15	14.13 ± 1.00	12.47	16.32	15	9.47 ± 0.35	8.86	10.17
May	12	11.51 ± 1.11	9.42	13.57	15	14.16 ± 1.33	12.03	17.12	15	9.87 ± 0.38	9.13	10.58
Jun	14	19.87 ± 3.25	15.00	27.90	15	16.56 ± 1.24	14.30	19.01	15	10.88 ± 0.77	9.69	12.68
Jul	15	12.66 ± 1.37	10.71	16.36	14	12.96 ± 0.85	11.54	14.72	15	9.25 ± 0.69	7.99	10.64

Anexo V (continuación)

Ago	15	24.52 ± 3.12	19.27	31.07	15	13.63 ± 0.56	12.52	14.59	15	6.69 ± 0.22	6.32	7.15
Sep	13	11.84 ± 3.34	7.32	21.27	12	10.41 ± 1.61	7.50	13.47	12	7.66 ± 0.34	7.08	8.35
Oct	15	40.65 ± 3.99	33.29	48.06	12	26.91 ± 2.25	22.21	30.61	12	11.23 ± 0.44	10.42	12.11
Nov	13	24.63 ± 3.65	18.87	32.95	15	21.38 ± 1.73	18.45	25.20	15	10.73 ± 0.50	9.87	11.76
Dic	12	71.17 ± 1.83	67.25	74.17*	15	17.54 ± 1.76	14.46	20.91	14	8.83 ± 0.38	8.13	9.56
Total	161	28.69 ± 1.63	25.66	32.00	173	17.09 ± 0.51	16.12	18.15	172	10.00 ± 0.18	9.65	10.36

* = Valores significativamente diferentes con el 95% de confianza alrededor de la media.