

HIDROBIOLÓGICA

VOLUMEN

Número 2, 2018

28





HIDROBIOLÓGICA

Revista del Departamento de Hidrobiología

VOLUMEN 28

Número 2

2018

Hidrobiológica es una publicación científica cuatrimestral del Departamento de Hidrobiología de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa creada desde 1991. **Hidrobiológica** está dirigida a publicar investigaciones originales e inéditas sobre la hidrología, biología, pesquerías, acuicultura, contaminación y ecología de los recursos y sistemas acuáticos, realizados en México y en todo el mundo.

Hidrobiológica (ISSN 0188-8897) pertenece al Índice de Revistas Mexicanas de Investigación Científica y Tecnológica del CONACyT desde 1994. Indizada en:

PERIÓDICA. Índice de Revistas Latinoamericanas en Ciencias.

Latindex. Catálogo-Sistema Regional de Información en Línea para Revistas Científicas de América Latina, El Caribe, España y Portugal.

Redalyc. Red de Revistas Científicas de América Latina, El Caribe, España y Portugal.

SciELO - Scientific Electronic Library Online.

Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA).

ISI-Thomson: Biological Abstracts y Biosis Previews.

E&M Biology (Elsevier)

Journal Citation Reports - Thomson Reuters (JCR)

Página electrónica: <http://hidrobiologica.itz.uam.mx/index.php/revHidro/login>

HIDROBIOLÓGICA, Vol. 28 Año 2018, Número 2, mayo-agosto de 2018, es una publicación cuatrimestral editada por la Universidad Autónoma Metropolitana a través de la Unidad Iztapalapa, División Ciencias Biológicas y de la Salud, Departamento de Hidrobiología. Prolongación Canal de Miramontes 3855, Col. Ex-Hacienda San Juan de Dios, Tlalpan, C. P. 14387, Ciudad de México, México, y Av. San Rafael Atlixco No. 186, Colonia Vicentina, Iztapalapa, C. P. 09340, Ciudad de México, México, Tel. 5804-4600 ext. 3053. Página electrónica de la revista: <http://hidrobiologica.itz.uam.mx/index.php/revHidro/login> y dirección electrónica rehb@xanum.uam.mx. Editor Responsable: Ma. Esther Angélica Meave del Castillo. Certificado de Reserva de Derechos al Uso Exclusivo No. 04-2001-051112590500-102.

ISSN: 0188-8897. Ambos otorgados por el Instituto Nacional de derechos de Autor. Certificado de Licitud de Título número 6574 y Certificado de Licitud de Contenido número 5100, ambos otorgados por la Comisión Calificadora de Publicaciones y Revistas Ilustradas de la Secretaría de Gobernación. Impresa por DocuMaster, Av. Coyoacán 1450, Col. Del Valle, Benito Juárez, C.P. 03220. Este número se terminó de imprimir en Ciudad de México, México el 30 de agosto de 2018, con un tiraje de 50 ejemplares.

Las opiniones expresadas por los autores no necesariamente reflejan la postura del editor de la publicación.

Queda estrictamente prohibida la reproducción total o parcial de los contenidos e imágenes de la publicación sin previa autorización de la Universidad Autónoma Metropolitana.

COMITÉ EDITORIAL

Responsable de la edición del número

Editor en Jefe: Dra. Ma. Esther Angélica Meave del Castillo

Área de Ficología Comparada, Dpto. de Hidrobiología,

División de Ciencias Biológicas y de la Salud,

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI).

CDMX, México.

EDITORES ASOCIADOS

ÁREA SISTEMÁTICA, MORFOLOGÍA Y FILOGENIA

Dra. Jhoana Díaz Larrea

Área de Manejo Integral de Recursos Acuáticos, Dpto. de Hidrobiología,
División de Ciencias Biológicas y de la Salud,

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI).

CDMX, México.

Dr. Francisco F. Pedroche

Dpto. Ciencias Ambientales, División Ciencias Biológicas y de la Salud,
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Lerma (UAML).

Lerma de Villada, Edo. México, México.

Dr. Abel Sentíes Granados

Área de Ficología Comparada, Dpto. de Hidrobiología,
División de Ciencias Biológicas y de la Salud,
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI).

CDMX, México.

ÁREA MANEJO DE RECURSOS ACUÁTICOS

Dra. Irene de los Ángeles Barriga Sosa

Área de Manejo Integral de Recursos Acuáticos, Dpto. de Hidrobiología,
División de Ciencias Biológicas y de la Salud,
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI).
CDMX, México.

Dra. Ana Laura Ibáñez Aguirre

Área de Producción Acuática, Dpto. de Hidrobiología,
División de Ciencias Biológicas y de la Salud,
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI).
CDMX, México.

Dra. Alda Rocío Ortiz Muñiz

Área de Biología Celular, Dpto. de Ciencias de la Salud,
División de Ciencias Biológicas y de la Salud,
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI).
CDMX, México.

ÁREA AMBIENTAL

Dra. Guadalupe Barrera Escorcia

Área de Manejo Integral de Recursos Acuáticos, Dpto. de Hidrobiología,
División de Ciencias Biológicas y de la Salud,
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI).
CDMX, México.

Dra. Flor de Ma. Cuervo López

Área de Microbiología, Dpto. de Biotecnología,
División de Ciencias Biológicas y de la Salud,
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI).
CDMX, México.

Dr. Francisco José Gutiérrez Mendieta

Área de Ecosistemas Costeros, Dpto. de Hidrobiología,
División de Ciencias Biológicas y de la Salud,
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI).
CDMX, México.

Dr. Antonio Zoilo Márquez García

Área de Geología y Limnología, Dpto. de Hidrobiología,
División de Ciencias Biológicas y de la Salud,
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI).
CDMX, México.

Dra. María Teresa Núñez Cardona

Área Estructura y Funcionamiento de los Recursos Naturales Renovables,
Dpto. de el Hombre y su Ambiente,
División de Ciencias Biológicas y de la Salud,
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco (UAMX).
CDMX, México.

Dra. Patricia Ramírez Romero

Área de Manejo Integral de Recursos Acuáticos, Dpto. de Hidrobiología,
División de Ciencias Biológicas y de la Salud,
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI).
CDMX, México.

Dra. Angélica Rodríguez Dorantes

Laboratorio de Fisiología Vegetal, Departamento de Botánica,
Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional.
CDMX, México.

ÁREA ECOLOGÍA

Dr. Derik Castillo Guajardo

Área Biología de la Conservación, Dpto. de Ciencias Ambientales,
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Lerma (UAML).
Lerma de Villada, Edo. de México, México.

Dr. Margarito Tapia García

Área de Diagnóstico Ecológico y Gestión Ambiental, Dpto. de
Hidrobiología,
División de Ciencias Biológicas y de la Salud,
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI).
CDMX, México.

Dra. Claudia Maricusa Agraz Hernández

Área de Manejo de Ecosistemas Costeros,
Instituto de Ecología, Pesquerías y Oceanografía del Golfo de México
(EPOMEX),
Universidad Autónoma de Campeche.
Campeche, Campeche, México.

Dr. Everardo Barba Macías

Grupo Académico Manejo Sustentable De Cuenca y Zonas Costeras,
Departamento Ciencias de la sustentabilidad,
El colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).
Villahermosa, Tabasco, México.

Dr. Fabio Germán Cupul Magaña

Departamento de Ciencias Biológicas,
Centro Universitario de la Costa, Universidad de Guadalajara.
Puerto Vallarta, Jalisco, México.

CONSEJO EDITORIAL

Dr. Saúl Álvarez Borrego

Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE)
Ensenada, México.

Dr. Luis S. Álvarez-Lajonchère

Grupo Picimar,
La Habana, Cuba.

Dra. Guadalupe Judith De la Lanza Espino

Instituto de Biología, UNAM
CDMX, México.

Dr. Alfonso Vázquez Botello

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM
CDMX, México.

Dr. Gerald J. Bakus

Allan Hancock Foundation
University of Southern California
California, USA.

Dr. Luis Fernando Bückle Ramírez

Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE)
Ensenada, México.

Dr. Carlos Cáceres Martínez

Universidad Autónoma de Baja California Sur
La Paz, México.

Dr. Roberto Civera Cerecedo

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste
La Paz, México.

Dra. Laura Dávalos Lind

Baylor University, Texas
Texas, USA.

Dr. Enrique Reyes

East Carolina University
North Carolina, USA.

Dr. Fernando Díaz Herrera

Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE)
Ensenada, México.

Dra. Martha E. Ferrario

Facultad de Ciencias Naturales y Museo La Plata
La Plata, Argentina.

Dr. Francisco J. García de León

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste
La Paz, México.

Dr. Efraín Abraham Gutiérrez Galindo

Instituto de Investigaciones Oceanológicas
Universidad Autónoma de Baja California
Ensenada, México.

Dr. Jordi Leonart Aliberas

Institut de Ciències del Mar
Barcelona, España.

Dr. Fabio Massa

Experto FAO
Roma, Italia.

Dr. Alejandro Toledo Ocampo

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)
CDMX, México.

Dr. José Vinicio Macías Zamora

Instituto de Investigaciones Oceanológicas
Universidad Autónoma de Baja California
Ensenada, México.

Dra. Marisa Mazari Hiriart

Instituto de Ecología
Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)
CDMX, México.

Dr. Juan José Morrone Lupi

Facultad de Ciencias
Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)
CDMX, México.

Dr. Federico Páez Osuna

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)
Mazatlán, México.

Dra. Gabriela Parra Olea

Instituto de Biología
Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)
CDMX, México.

Dra. Dolores Planas

Département des Sciences Biologiques
Université du Québec à Montréal
Québec, Canadá.

Dr. Víctor H. Rivera Monroy

Department of Oceanography and Coastal Sciences
Louisiana State University
Louisiana, USA.

Dr. Gilbert T. Rowe

Texas A&M University
Texas, USA.

Dr. Michael J. Smith

Simon Fraser University
Vancouver, Canadá.

Dra. Mutue Toyota Fujii

Instituto de Botánica São Paulo
São Paulo, Brasil.

Dr. Martin F. Wojciechowski

Arizona State University
Arizona, USA.

Dr. Giuseppe C. Zuccarello

Vitoria University of Wellington
Wellington, Nueva Zelanda.

HIDROBIOLÓGICA

Revista del Departamento de Hidrobiología de la
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa

ÍNDICE AL VOLUMEN 28, NÚMERO 2 • 2018

Mandujano-Camacho H., Y. Hénaut, R. B. Cocroft y K. A. Vliet

- Duración y éxito de eclosión en diferentes tamaños de nidadas de *Crocodylus moreletii*
(Crocodylia: Crocodylidae).....157-162

Bustamante-González J. D., A. Cortés-García y M. Rodríguez-Gutiérrez

- Crecimiento y calidad espermática en trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* (Teleostei: Salmonidae) durante
la temporada reproductiva163-170

Peralta-Martínez M. de los Á., S. Romo García, M. E. Kjelland y H. González-Márquez

- Efecto del pH de cinco soluciones extensoras sobre la movilidad espermática en trucha arcoíris
(*Oncorhynchus mykiss*)171-178

Marchamalo M., M. Springer, R. Acosta, B. González-Rodrigo y D. Vásquez

- Respuestas macroinvertebrados acuáticos a la presión humana en una cuenca tropical volcánica alta:
Río Birrís, Volcán Irazú (Costa Rica)179-190

Jurado-Molina J., O. Gutiérrez-Benítez y A. Roldan-Heredia

- Incertidumbre de modelación y estimación Bayesiana de los parámetros de crecimiento de la rubia
(*Ocyurus chrysurus*) de Veracruz, México191-199

Páramo Pérez M. E., R. Lindig-Cisneros y P. Moreno-Casasola

- Potencial de invasión de *Phragmites australis* en comunidades dominadas por especies nativas ante disturbios
por fuego en condiciones controladas201-207

Ruiz-González L. E., O. B. Del Rio-Zaragoza, A. Tintos-Gómez, M. Hernández-Rodríguez, L. Guzmán-Dávalos, D. Badillo Zapata y F. Vega-Villasante

- El uso de hongos macroscópicos como inmunoestimulantes en peces teleósteos: estado del arte al 2018....209-217

NOTA CIENTÍFICA

Navarro-González J. A., U. Rubio-Rodríguez, P. A. Mejía-Falla y V. H. Cruz-Escalona

- Descripción morfológica del aparato bucal de adultos de *Urotrygon nana* y *U. rogersi* (Urotrygonidae):
diferencias intraespecíficas e interespecíficas219-222

- Instrucciones para autores223-226

HIDROBIOLÓGICA

A Journal from Department of Hydrology of the
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa

VOLUME INDEX 28, NUMBER 2 • 2018

Mandujano-Camacho H., Y. Hénaut, R. B. Crocroft and K. A. Vliet

Duration and hatching success of different nesting size of *Crocodylus moreletii* (Crocodylia: Crocodylidae).....157-162

Bustamante-González J. D., A. Cortés-García and M. Rodríguez-Gutiérrez

Growth and sperm quality in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Teleostei: Salmonidae) during the reproductive season163-170

Peralta-Martínez M. de los Á., S. Romo García, M. E. Kjelland and H. González-Márquez

Effect of pH on rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) sperm motility using five extender solutions171-178

Marchamalo M., M. Springer, R. Acosta, B. González-Rodrigo and D. Vásquez

Responses of aquatic macroinvertebrates to human pressure in a tropical highland volcanic basin:
Birris River, Irazú Volcano (Costa Rica).....179-190

Jurado-Molina J., O. Gutiérrez-Benítez and A. Roldan-Heredia

Model uncertainty and Bayesian estimation of growth parameters of Yellowtail Snapper (*Ocyurus chrysurus*) from Veracruz, Mexico191-199

Páramo Pérez M. E., R. Lindig-Cisneros and P. Moreno-Casasola

Invasiveness of *Phragmites australis* in communities dominated by native species after fire disturbance under controlled conditions.....201-207

Ruiz-González L. E., O. B. Del Rio-Zaragoza, A. Tintos-Gómez, M. Hernández-Rodríguez, L. Guzmán-Dávalos, D. Badillo Zapata and F. Vega-Villasante

The use of macroscopic fungi as immunostimulants in fish: state of the art in 2018.....209-217

SCIENTIFIC NOTE

Navarro-González J. A., U. Rubio-Rodríguez, P. A. Mejía-Falla and V. H. Cruz-Escalona

Morphological description of adult mouthparts of *Urotrygon nana* and *U. rogersi* (Urotrygonidae):
Interspecific and intraspecific differences219-222

Instructions for authors.....227-230

Duración y éxito de eclosión en diferentes tamaños de nidadas de *Crocodylus moreletii* (Crocodylia: Crocodylidae)

Duration and hatching success of different clutch sizes of *Crocodylus moreletii* (Crocodylia: Crocodylidae)

Hernán Mandujano-Camacho¹, Yann Hénaut¹, Reginald B. Cocroft² y Kent A. Vliet³

¹ Grupo Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur - Unidad Chetumal. Avenida Centenario km 5.5, Chetumal, Quintana Roo, 77014. México

² División de Ciencias Biológicas, Universidad de Missouri-Columbia. Columbia, MO, 65211, Estados Unidos

³ Departamento de Biología, Universidad de Florida. 208 Carr Hall, PO Box 118525. Gainesville, Florida, Estados Unidos
e-mail: hernan_mandujano@hotmail.com

Recibido: 02 de febrero de 2018.

Aceptado: 04 de junio de 2018.

Mandujano-Camacho H., Y. Hénaut, R. B. Cocroft y K. A. Vliet. 2018. Duración y éxito de eclosión en diferentes tamaños de nidadas de *Crocodylus moreletii* (Crocodylia: Crocodylidae). *Hidrobiológica* 28 (2): 157-162. DOI: 10.24275/uam/izt/dcbs/hidro/2018v28n2/Mandujano

RESUMEN

Antecedentes. Los Crocodylia inician su historia de vida al superar la etapa de incubación con la eclosión en grupo. La temperatura de incubación es importante para el desarrollo de los embriones y el proceso de eclosión, durante el cual emiten sonidos. **Objetivos.** Reportar la influencia del tamaño de la nida sobre la duración y el éxito de eclosión, y describir dicho proceso. **Métodos.** Se emplearon cuatro nidadas de *Crocodylus moreletii* de la Unidad de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre (UMA) Granja de Lagartos, en Tabasco, México. Con estas se integraron tres nidadas de diferente tamaño: grande (15 huevos), mediana (9 huevos) y pequeña (un huevo). Se monitorizó la temperatura, la humedad relativa y el número de huevos eclosionados y se compararon estadísticamente la duración de las eclosiones y el periodo de incubación, así como el éxito de la eclosión entre los tres tamaños de nidadas. Por último, se verificó que las condiciones de incubación fueran iguales para todas las nidadas. **Resultados.** Las nidadas pequeñas ($\bar{x} = 3340 \pm 2794$) y las medianas ($\bar{x} = 1844 \pm 476$) tardaron menos minutos en eclosionar en comparación con las nidadas grandes ($\bar{x} = 9431 \pm 768$). Mientras que el éxito de la eclosión (expresado en porcentaje) y la duración en días del periodo de incubación no mostraron diferencias entre los tres tamaños de nida. Las eclosiones iniciaron con la emisión de los llamados preeclosionales, los cuales se escucharon una semana antes de la eclosión. **Conclusiones.** El tamaño de nida influye en la duración de la eclosión, pero no influye sobre su éxito.

Palabras clave: comunicación, reclutamiento, supervivencia, vocalizaciones

ABSTRACT

Background. The Crocodylia begin their life by overcoming the incubation stage with group hatching. Incubation temperature is important for the development of the embryos and the duration of the hatching process, during which they emit sounds. **Goals.** The effect of the size of the clutch on the duration and success of hatching is reported for the first time, and the hatching process is described. **Methods.** We used four clutches supplied by the “Granja de Lagartos” farm in Tabasco, Mexico, from the 2010 breeding season, and each was distributed in containers to integrate three clutches of different size: large (15 eggs), medium (nine eggs), and small (one egg). We monitored the temperature, relative humidity, and the number of eggs hatched in each clutch. The duration of hatching and the incubation period were statistically compared, as well as hatching success among the three brood sizes. We made sure that incubation conditions were the same for all boxes. **Results.** The small clutches ($\bar{x} = 3340, \pm 2794$ min) and the medium-sized ones ($\bar{x} = 1844 \pm 476$ min) took less minutes to hatch, and both took less time than the large clutches ($\bar{x} = 9431 \pm 768$ min). The hatchings began with the vocalization of pre-hatching calls, heard up to a week before eclosion. **Conclusions.** The size of the clutch influences the duration of hatching, but is not related to hatching success.

Keywords: communication, recruitment, survival, vocalizations

INTRODUCCIÓN

En animales ovíparos el tamaño de la nidada es considerado una característica importante para el éxito reproductivo (Greer, 1975; Skutch, 1985). Por ejemplo, el proceso de la eclosión, momento crucial en la transición de la etapa de embrión a neonato, se ve favorecido cuando se realiza de manera grupal por los miembros de la nidada (Patiño-Martínez *et al.*, 2010). Adicionalmente, la temperatura de incubación es una condición importante para el desarrollo embrionario y la eclosión (Lang, 1987; Web & Cooper-Preston, 1989), ya que puede ocasionar variación en la duración del periodo de incubación (López-Luna *et al.*, 2015) o en la del proceso de eclosión, tal como se ha observado principalmente en reptiles (Burger, 1991; Van Dame *et al.*, 1992).

En el medio silvestre las hembras de cocodrilo cuidan el nido mientras la nidada se incuba, y en el momento de la eclosión auxilian a salir a las crías (Álvarez, 1974). La asistencia materna ocurre cuando los embriones emiten llamados preeclosionales desde el interior del huevo (Álvarez, 1974; Pooley, 1977; Vergne & Mathevon, 2008; Mazzotti, 1989). Las crías también realizan llamados en condiciones de incubación artificial, pero es factible que eclosionen sin asistencia al no encontrarse dentro de un sustrato compactado que les impida el abandono del nido, como ocurre en su hábitat natural (Mandujano *et al.*, 2015).

Los sonidos emitidos por los cocodrilos en el interior del nido anuncian el comienzo del proceso de eclosión de la nidada (Britton, 2000; Garrick & Lang, 1977; Lang, 1992). Dado que la formación somática del embrío se completa a los setenta días de incubación, es posible que los llamados preeclosionales inicien a partir de estos días, pero la eclosión ocurre en los días subsiguientes (Ferguson, 1985). El proceso de la eclosión se divide en dos fases: preeclosional, con emisión de llamados desde el interior del huevo, y poseclosional o neonatal, cuando la cría emerge del huevo (Ardila-Robayo *et al.*, 1999).

La duración del proceso de eclosión corresponde al tiempo transcurrido desde la emisión del primer llamado preeclosional hasta que emerge el último miembro de la nidada (Magnusson, 1980). Algunos autores han comentado que los embriones de cocodrilo del medio silvestre raramente emiten llamados preeclosionales de forma espontánea; por el contrario, requieren de estímulos mecánicos, como el movimiento de la superficie del nido o cerca de éste, para comenzar con el proceso de eclosión (Allsteadt, 1994; Álvarez, 1974; Kushlan & Kushlan, 1980; Magnusson, 1980). Por su parte, en condiciones de incubación artificial se ha observado que el inicio de los llamados preeclosionales es espontáneo (Mandujano & Hénaut, 2014).

La eclosión en grupo de los cocodrilos es la primera interacción gregaria en su historia de vida; además, el tamaño de los grupos es variable e influye en la supervivencia (Lang, 1987; Maier, 2001). Sin embargo, la duración de las interacciones, así como su éxito o fracaso, dependen del comportamiento óptimo que desarrollean para lograr el mayor beneficio con el menor esfuerzo o riesgo (Alcock, 1993; Johnstone, 1997).

La estrategia conductual de los llamados preeclosionales en los cocodrilos parece sustentarse en la capacidad de los integrantes de la nidada para ponerse de acuerdo y lograr abandonar el nido en grupo a fin de reducir el riesgo de la depredación; además, atraen la atención de la madre para que ella abra el nido y así recibir su protección (Britton, 2000; Garrick & Lang, 1977; Herzog, 1975; Hunt, 1975; Jo-

hnstone, 1997; Lang, 1992; Vergne & Mathevon, 2008). Por lo anterior, es posible que el tamaño de la nidada sea un factor importante en la duración del proceso de eclosión.

En este trabajo se documenta por primera vez, en condiciones de laboratorio, el efecto del tamaño de la nidada sobre la duración y el éxito de eclosión en el cocodrilo de pantano, *Crocodylus moreletii* (Duméril & Bibron, 1851), una especie nativa de ambientes acuáticos de Belice, Guatemala y México (Álvarez, 1974; Cedeno-Vázquez *et al.*, 2006). Lo anterior aporta información para comprender el papel que cumplen las estrategias de comunicación dentro del desarrollo del cuidado parental y de la organización social del proceso de eclosión como parte de la realización del comportamiento de los llamados preeclosionales.

MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo se desarrolló en la Unidad de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre (UMA) Granja de Lagartos, en la ranchería de Buena Vista, Tabasco, México ($18^{\circ} 08' 28.7''$ N y $92^{\circ} 44' 59.54''$ O). Dentro de la granja, con una superficie de 7000 m², se cuenta con recintos para la conservación y manejo intensivo de *C. moreletii*. El periodo de experimentación abarcó de mayo a septiembre de 2010.

Se seleccionaron cuatro nidadas almacenadas en la incubadora artificial de la granja. El criterio único de selección fue que cada una contara con al menos 25 huevos fértiles de los 30 huevos que típicamente integran las nidadas de la granja (Casas *et al.*, 2011; Greer, 1975; Mandujano *et al.*, 2015). La fertilidad de los huevos fue confirmada por la observación del desarrollo y presencia de una banda opaca en el cascarón (Bolton, 1989; Ferguson, 1985). Los 25 huevos fértiles seleccionados por cada nidada se asignaron aleatoriamente a tres cajas de incubación (de 113 cm³ de material plástico) con diferentes cantidades de huevos o tamaño de nidada, definidos como: grande (15 huevos; 50% de una nidada típica de la granja), mediana (9 huevos; 30% de una nidada típica de la granja) y nidada pequeña (un huevo; representa la unidad funcional de la nidada), con base en los registros previos de éxito de eclosión para la especie *in situ* (López-Luna *et al.*, 2011) y *ex situ* (Casas *et al.*, 2011). De esta forma, cada nidada fue distribuida en tres cajas de incubación y se realizó una repetición del experimento, el cual también se clasificó en nidada grande, mediana y pequeña.

Los huevos se depositaron en tapetes individuales de hule espuma húmedos, pero no saturados, previamente lavados con agua corriente. La distancia entre cada huevo fue ≥ 2.5 cm. El registro de temperatura, humedad relativa y eclosiones dentro del laboratorio se realizó en dos horarios: de 5:00 a 12:00 h y de 17:00 a 24:00 h, recopilando datos cada hora. En las cajas de incubación se colocó un termómetro-higrómetro marca Steren, modelo Ter-150, con precisión de ± 1.5 °C para la temperatura y de $\pm 10\%$ para la humedad relativa. Se registró la temperatura y humedad relativa en el momento en que se detectó un llamado preeclosional, así como al final de la última eclosión. Estos valores de temperatura y humedad relativa de las eclosiones fueron comparados en los diferentes tamaños de nidada a través de pruebas H de Kruskal-Wallis. Las actividades se realizaron en completo silencio para evitar estímulos mecánicos o auditivos hacia las nidadas.

Las cajas de incubación se colocaron en una sala acondicionada como laboratorio, en donde se sellaron las ventanas, y fueron aisladas del piso por una lona plástica y un tapete individual de cartón. La separación entre cajas fue de 70 cm, por disponibilidad logística. Durante

todo el experimento, la temperatura de la sala de incubación fluctuó de 28 a 32 °C; este intervalo de temperatura ha sido reportado en los nidos naturales de cocodrilos (Deeming y Ferguson, 1989; Magnusson *et al.*, 1992; Piña *et al.*, 2003). La humedad ambiental relativa se proporcionó derramando agua directamente en el piso de la sala.

La duración del periodo de incubación se definió como el número de días transcurridos entre la fecha de puesta y la detección de los primeros llamados preeclosionales. Por su parte, la duración de la eclosión se definió como el tiempo transcurrido (en minutos) desde la detección del primer llamado preeclosional hasta que la última cría emergió completamente del cascarón. El éxito de eclosión se calculó como la razón entre el número de huevos incubados y el número de neonatos eclosionados multiplicado por cien. Se compararon los datos obtenidos entre los grupos (grande, mediano, pequeño) para la duración de eclosión, el éxito de eclosión y la duración del periodo de incubación mediante una prueba H de Kruskal-Wallis. Se usó también la prueba post-hoc de Newman-Keules para identificar las diferencias entre grupos. Los datos fueron analizados con la ayuda del programa estadístico de cómputo STATISTICA.

Para conocer la duración de las eclosiones y su cronología, en cada nidada se registró la hora de inicio de la actividad de eclosión con los llamados preeclosionales y la hora de salida del cascarón del último embrión, así como el final de la actividad de eclosión. Los intervalos de tiempo fueron obtenidos por diferencia.

RESULTADOS

La duración en minutos de las eclosiones fue estadísticamente significativa entre los diferentes tamaños de nidada (Kruskal-Wallis: $F(2,14)=9.1$, $p=0.01$). Las nidadas de tamaño mediano ($\bar{x}=1844 \pm 476$) y pequeño ($\bar{x}=3340 \pm 2794$) tardaron el mismo tiempo en eclosionar, estadísticamente, pero ambas tardaron menos en eclosionar que las nidadas grandes ($\bar{x}=9431 \pm 768$) (Fig. 1).

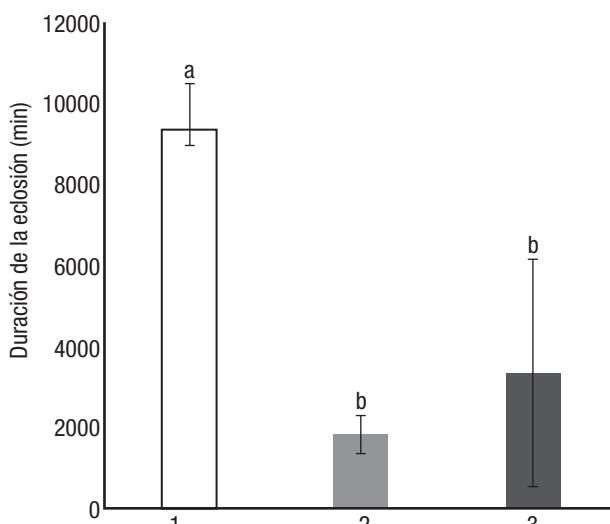


Figura 1. Duración en minutos (promedio \pm error estándar) de las eclosiones de *Crocodylus moreletii* (Duméril & Bibron, 1851) de los tres tamaños de nidada (1 = nidada grande, 2 = nidada mediana, 3 = nidada pequeña). La letras (a, b) representan el resultado de la prueba *post hoc* Newman-Keuls.

Estadísticamente no hubo diferencias en el éxito de eclosión entre los tamaños de nidada (Kruskal-Wallis: $F(2,14)=0.3$, $p=0.8$) (Fig. 2). Respecto al éxito de eclosión, las nidadas de tamaño grande tuvieron un promedio de $81.3 \pm 7.7\%$ de éxito de eclosión; mientras que en las nidadas de tamaño mediano el promedio fue de $86 \pm 2.7\%$, y en las nidadas chicas, de $60 \pm 24\%$. La duración del periodo de incubación fue igual estadísticamente entre los tamaños de nidadas (Kruskal-Wallis: $F(2,11)=0.02$, $p=0.9$), con un promedio de 83.2 ± 0.8 días de incubación para la nidada grande, 83.2 ± 0.7 días para la nidada mediana y de 85.8 ± 3.6 días para la nidada pequeña.

El proceso de eclosión de las nidadas inició con la emisión de los primeros llamados preeclosionales, los cuales se percibieron a simple oído 10080 min (7 días) antes de que los integrantes de la nidada eclosionaran en su totalidad. Solamente se identificaron dos individuos de la nidada chica que no emitieron llamados preeclosionales sino hasta el momento de ser extraídos manualmente del cascarón, y permanecieron dentro de éste hasta los 144000 min de incubación.

En una misma nidada se produjeron múltiples eventos de eclosión a intervalos de tiempo irregulares, ya sea de forma individual o por grupos de crías (Fig. 3). Los intervalos entre eclosiones más cortos fueron de 45 min, mientras que los más prolongados duraron 7090 min. Se presentaron hasta ocho eventos de eclosión en nidadas grandes, mientras que en nidadas medianas se presentaron cuatro eventos de eclosión.

Dado que los embriones emiten los sonidos desde el interior del huevo, resulta difícil identificar cuántos individuos los producen. Eventualmente, algún individuo rompe el cascarón con ayuda de la carúncula ubicada en la punta del hocico, expone las narinas y respira aire del exterior. Estos individuos pueden permanecer emitiendo sonidos con las narinas fuera del cascarón, al igual que el resto de sus congéneres que no lo han roto. Otros pueden permanecer bajo la misma condición, pero sin emitir sonidos. Los individuos que ya eclosionaron continúan emitiendo sonidos y algunos de ellos se perchan sobre los cascarones que no han producido eclosiones.

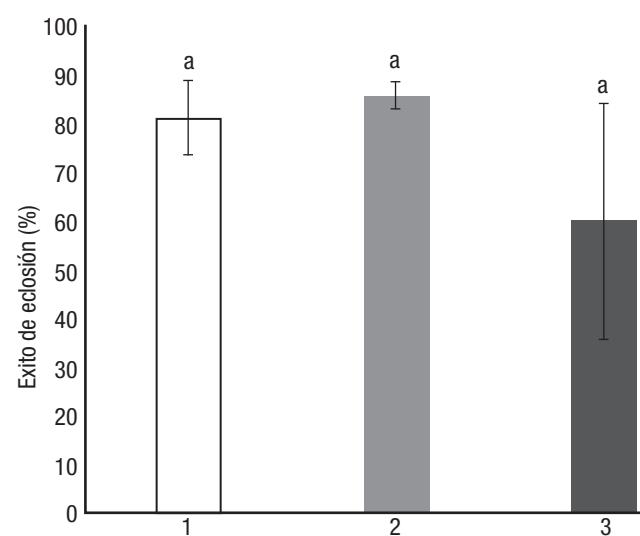
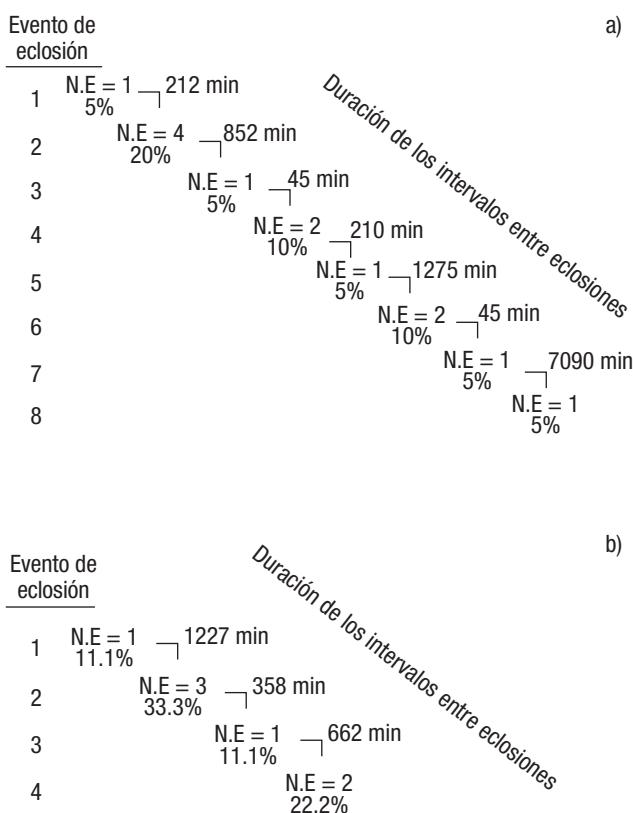


Figura 2. Éxito de eclosión (promedio \pm error estándar) entre los tres tamaños de nidada de *Crocodylus moreletii* (Duméril & Bibron, 1851) (1 = nidada grande, 2 = nidada mediana, 3 = nidada pequeña). La letra "a" indica la diferencia no significativa entre los tratamientos de acuerdo con la prueba *post hoc* Newman-Keuls.



Figuras 3a-b. Cronología de los eventos de eclosión de *Crocodylus moreletii* (Duméril & Bibron, 1851). a) Nidada grande (15 huevos); b) Nidada mediana (9 huevos). N. E.= número de eclosiones.

El trabajo se desarrolló en condiciones de temperatura y humedad relativa de incubación estables dentro de cada repetición y no hubo diferencias estadísticas entre repeticiones. La temperatura promedio registrada al inicio de las eclosiones en los diferentes tamaños de nidadas fue (promedio \pm error estándar): grandes, 32.5 ± 0.2 ; medianas, 32.4 ± 0.4 , y pequeñas, 33.08 ± 0.08 [Kruskal-Wallis: F(2, 14) = 1.2, $p = 0.06$]. Al final de las eclosiones, la temperatura promedio por tamaño de nidada fue (promedio \pm error estándar): grandes, 32.5 ± 0.2 ; medianos, 32.6 ± 0.26 , y pequeños, 32.7 ± 0.26 [Kruskal-Wallis: F(2, 14) = 1.3, $p = 0.5$]. En el caso de la humedad relativa, al inicio de las eclosiones el promedio por tamaño de nidada fue de (promedio \pm error estándar): grandes, 93.0 ± 1.1 ; medianos, 93.5 ± 0.5 , y pequeños, 92.4 ± 0.7 [Kruskal-Wallis: F(2, 14) = 1.09, $p = 0.6$]. Al final de las eclosiones la humedad relativa por tamaño de nidada fue (promedio \pm error estándar): grandes, 93.2 ± 1.1 ; medianas 93.5 ± 0.5 , y pequeñas, 92.8 ± 0.8 [Kruskal-Wallis: F(2, 14) = 0.13, $p = 0.9$].

En las nidadas grandes se perdieron 14 huevos en total, lo que representó un promedio de 3.5 huevos por nidada. En las nidadas medianas se perdieron 5 huevos, que representaron en promedio 1.25 huevos por nidada. En las nidadas pequeñas no hubo pérdidas de huevos: todos los embriones sobrevivieron, pero sólo dos eclosionaron de forma natural; los otros dos alcanzaron los 100 días de incubación, uno permaneció con las narinas expuestas y otro fue extraído manualmente. Entonces, esto representó un promedio de 0.5 eclosiones por nidada.

DISCUSIÓN

Las nidadas de tamaño pequeño y mediano tardaron el mismo tiempo en eclosionar mientras que el tamaño de nidada grande demoró más para completar la eclosión. Esto sugiere que entre más individuos se involucren emitiendo sonidos en el proceso de eclosión, les toma más tiempo acordar la decisión de eclosionar (Conradt & Roper, 2005), pero a la vez, que los individuos solitarios requieren del estímulo de sus congéneres (Álvarez, 1974). De hecho, en las nidadas pequeñas el tiempo de eclosión fue prolongado. Una explicación es que quizás el individuo espera a que otros congéneres vocalicen para tomar la decisión de abandonar el cascarón. Esto apunta a que el tamaño de grupo es importante en la eclosión para tomar decisiones, como acto de socialización (Sumpter & Pratt, 2009). Entonces, tomar la decisión en grupos relativamente grandes o de manera individual tiene consecuencias en el tiempo empleado. Para este experimento, el tamaño óptimo de grupo fue la nidada mediana, el cual equivale a una tercera parte del tamaño promedio reportado de 30 huevos en una nidada (Casas et al., 2011; Deeming & Ferguson, 1989; Magnusson et al., 1992; Mandujano et al., 2015; Piña et al., 2003).

Con base en la ausencia de estímulos mecánicos o auditivos mantenida en las cajas de incubación, es posible que el confort ambiental proporcionado por la temperatura y humedad haya sido el mecanismo que desencadenó la actividad de eclosión al dispararse la emisión de los llamados preeclosionales. Muchas conductas en los cocodrilos se disparan con base en la estabilidad de su tasa metabólica, la cual está asociada a la temperatura ambiente (Ferguson, 1985; Grigg & Gans 1993; Johnstone, 1998; Lance, 2003; Piña et al., 2003). Los llamados preeclosionales son empleados por los embriones como señales acústicas para atraer la atención de otros congéneres y eclosionar en grupo; de esta forma sincronizan la eclosión de la nidada o atraen la atención de la hembra para que destape el nido (Britton, 2000). Las características acústicas espectro-temporales de los sonidos emitidos por neonatos entre uno y cuatro días de edad son similares, lo que probablemente dificulta el reconocimiento individual entre ellos (Vergne et al., 2007). Entonces, es posible que los individuos no distingan entre los congéneres que están emitiendo sonidos y que esto influya en la duración de la eclosión.

El tamaño de nidada parece no tener influencia sobre el éxito de eclosión. Este resultado es consistente con otros estudios; por ejemplo, para la especie, López-Luna et al. (2011) reportaron 33.9% de éxito de eclosión, mientras que Casas et al. (2011) y Mandujano-Camacho et al. (2015) estimaron 40.74 y 33% respectivamente, en la misma área de estudio. Larriera (1991) reportó éxitos de eclosión de 43% en nidadas de diferente tamaño de *C. latirostris* (Daudin, 1802), mientras que Piña et al. (2003) refieren que los porcentajes de eclosión entre diferentes años son similares sin importar el tamaño de la nidada. El porcentaje de eclosión de una nidada, además de estar sujeto a aspectos intrínsecos del individuo en formación, como madurez, genética y salud, también está ligado a factores extrínsecos de la especie, por ejemplo, el sustrato de anidación y variaciones climáticas por fenómenos meteorológicos (Creesswell, 1997; Charruau et al., 2010; Kratochvíl & Kubička 2007; Van Dame et al., 1992; Larriera, 1994). Eclosionar representa un riesgo de depredación por salir del nido (Larriera & Piña, 1999-2000). De tal forma, si un individuo eclosiona solitario, el porcentaje de riesgo de depredación es de 100%, mientras que si eclosionan dos individuos, el riesgo disminuye a 50% cada uno, y entre más individuos eclosionen,

más se diluye la posibilidad de depredación (Foster & Treherne, 1981). Entonces, en el caso de las nidadas pequeñas, esperar a que más congéneres emitan sonidos parece la estrategia más rentable (Couzin *et al.*, 2005). El aislamiento físico de las nidadas pequeñas y no escuchar sonidos de congéneres en eclosión son factores que posiblemente hayan provocado que la duración de la eclosión se prolongara hasta los 100 días de incubación (144000 minutos). Se puede presumir, entonces, que en el caso de grupos numerosos, como las nidadas grandes, ponerse de acuerdo en el momento adecuado de eclosión a través de los llamados preeclosionales sea biológicamente complejo, y que esto prolongue el tiempo de eclosión, produciendo eclosiones en grupos relativamente pequeños dentro de la misma nidada.

El tamaño de nidada no influyó sobre la duración del periodo de incubación, puesto que los tres tamaños eclosionaron en un periodo de incubación similar. El inicio del proceso de eclosión ocurrió espontáneamente cuando alguno de los embriones de las nidadas comenzó a emitir llamados preeclosionales, sin necesidad de recibir algún estímulo externo a la caja de incubación o al cascarón (Kushlan & Kushlan, 1980; Magnusson, 1980; Allsteadt, 1994).

Los múltiples eventos de eclosión que se presentaron en los tamaños de nidada grande y mediana ocurrieron cuando se emitieron los llamados preeclosionales de manera conjunta por un grupo de embriones (Herzog, 1975; Vergne & Mathevon, 2008), y se manifestaron eclosiones tanto de forma individual como por grupos hasta de cuatro crías (Lee, 1968; Mandujano & Hénaut, 2014). Con base en que la temperatura de incubación y la humedad relativa de incubación fueron estables dentro de cada repetición del experimento, y en que hubo igualdad entre las repeticiones, las cajas de incubación proveyeron un ambiente idóneo tanto para el desarrollo embrionario como para disparar el proceso de eclosión. La humedad relativa permaneció por encima de 92.4 ± 0.7 , lo cual favoreció las condiciones de incubación, ya que son las condiciones de humedad relativa por debajo de 70% las que impactan negativamente en el desarrollo embrionario de la nidada (Lutz *et al.* 1980; Hernández-Hurtado *et al.*, 2013).

AGRADECIMIENTOS

A la Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca del estado de Tabasco, México, por las facilidades otorgadas. A Eloy Ramírez, por el apoyo en la logística y a todo el personal de la Granja de Lagartos, en la ranchería de Buena Vista, Tabasco. El primer autor agradece al CONACyT (228608) y al PRODEP (UNACH-187) por la beca económica otorgada para estudios doctorales.

REFERENCIAS

- ALCOCK, J. 1993. *Animal behavior: an evolutionary approach*, 5a. edición. Sinauer Associates. Massachusetts, Estados Unidos de América, 606 p.
- ALLSTEADT, J. 1994. Nesting ecology of *Caiman crocodilus* in Caño Negro, Costa Rica. *Journal of Herpetology* 28 (1): 12-19.
- ÁLVAREZ, DEL T., M. 1974. *Los Crocodylia de México: estudio comparativo*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, 74 p.
- ARDILA-ROBAYO, M. C., S. L. BARAHONA-BUITRAGO, O. P. BONILLA-CENTENO & D. R. CÁRDENAS-ROJAS. 1999. Aportes al conocimiento de la reproducción, embriología y manejo de *Crocodylus intermedius* en la estación de biología tropical "Roberto Franco" de Villavicencio. *Revista Académica Colombiana de Ciencias* 23: 417-424.
- BRITON, A. R. 2000. Review and classification of call types of juvenile crocodilians and factors affecting distress calls. In: Grigg, G. C., F. Seebacher & C. E. Franklin (Eds.). *Crocodilian biology and evolution*. Wildlife Management International Pty. Limited, Australia, pp. 364-377.
- BURGER, J. 1991. Effects of incubation temperature on behavior of hatching pine snakes: implications for reptilian distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28 (4): 297-303.
- CASAS-ANDREU, G., G. BARRIOS-QUIROZ & R. MACIP-RIOS. 2011. Reproducción en cautiverio de *Crocodylus moreletii* en Tabasco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 261-273.
- CEDEÑO-VÁZQUEZ, J. R., J. P. ROSS & S. CALMÉ. 2006. Population status and distribution of *Crocodylus acutus* and *C. moreletii* in Southeastern Quintana Roo, México. *Herpetological Natural History* 10 (1): 53-66.
- CHARRUAU, P., J. THORBJARNARSON & Y. HÉNAUT. 2010. Tropical cyclones and reproductive ecology of *Crocodylus acutus* Cuvier, 1807 (Reptilia: Crocodylia: Crocodylidae) on a Caribbean atoll in Mexico. *Journal of Natural History* 44 (11-12): 741-761.
- CONRADT, L. & T. J. ROPER. 2005. Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 20 (8): 449-456.
- CRESSWELL, W. 1997. Nest predation rates and nest detectability in different stages of breeding in blackbirds *Turdus merula*. *Journal of Avian Biology* 28: 296-302. DOI:10.2307/3676942
- COUZIN, I. D., J. KRAUSE, N. R. FRANKS & S. A. LEVIN. 2005. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature* 433: 513-516. DOI:10.1038/nature03236
- DEEMING, D. C. & M. W. J. FERGUSON. 1989. The mechanism of temperature dependent sex determination in crocodilians: A Hypothesis. *American Zoologist* 29 (3): 973-985.
- FERGUSON, M. W. J. 1985. Reproductive biology and embryology of the crocodilians. In: F. B. Gans & P. F. A. Maderson (Eds.). *Biology of the Reptilia*. John Wiley and Sons, New York, pp. 329-500.
- FOSTER, W. A. & J. E. TREHERNE. 1981. Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature* 293: 466-467. DOI:10.1038/293466a0
- GARRICK, L. D. & J. W. LANG. 1977. Social signals and behaviors of adult Alligators and Crocodiles. *American Zoologist* 17: 225-239.
- GREER, A. E. 1975. Clutch size in Crocodilians. *Journal of Herpetology* 9 (3): 319-322.
- GRIGG, G. & C. GANS. 1993. Morphology and physiology of the Crocodylia. In: Glasby, C. J., G. J. B. Ross & P. L. Beesley (Eds.). *Fauna of Australia. Amphibia and reptilia*, vol. 2A. Canberra: Australian Government Publishing Service, pp. 326-336.
- HERZOG, H. A. 1975. An observation of nest opening by an American alligator *Alligator mississippiensis*. *Herpetologica* 31: 446-447.
- HUNT, R. 1975. Maternal behavior in the Morelet's crocodile, *Crocodylus moreletii*. *Copeia* (4): 763-764.

- JOHNSTONE, R. A. 1997. The evolution of animal signals. In: Krebs J. R. y Davies N. B. (Edrs.). *Behavioral ecology, an evolutionary approach*, 4a. edición. Australia, pp. 155-178.
- KUSHLAN, J. A. & M. S. KUSHLAN. 1980. Function of nest attendance in the American alligator. *Herpetologica* 31 (1): 27-32.
- KRATOCHVÍL, L. & L. KUBIČKA. 2007. Why reduce clutch size to one or two eggs? Reproductive allometries reveal different evolutionary causes of invariant clutch size in lizards. *Functional Ecology* 21: 171-177. DOI:10.1111/j.1365-2435.2006.01202.x
- LANCE, V. 2003. Alligator physiology and life history: the importance of temperature. *Experimental Gerontology* 38: 801-805.
- LANG, J. W. 1987. Crocodilian behavior: implications for management. In: Webb G. J. W., C. Manolis & P. J. Whitehead (Eds.). *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*. Surrey Beatty, Sydney, pp. 273-294.
- LANG, J. W. 1992. Comportamiento social. In: Ross C. A. and S. Garnett (Eds.). *Cocodrilos y Caimanes*. Encuentro Editorial, Barcelona, pp. 102-117.
- LARRIERA, A. 1991. Clutch size and hatching success in broad-snouted caiman, *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatorinae), in Santa Fe, Argentina. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 22 (1): 19-23.
- LARRIERA, A. 1994. Tamaño de postura y éxito reproductivo de yacarés (*Caiman latirostris*) en Santa Fe, Argentina. *Vida Silvestre Neotropical* 3 (2): 119-118.
- LARRIERA, A. & C. PIÑA. 1999-2000. *Caiman latirostris* (Broad-snouted caiman) nest predation: does low rainfall facilitate predator access? *Herpetological Natural History* 7 (1): 77-77.
- LEE, D. S. 1968. Possible communication between eggs of *American alligator*. *Herpetologica* 24 (1): 88.
- LÓPEZ-LUNA, M. A., M. G. HIDALGO-MIHARD & G. AGUIRRE-LEÓN. 2011. Descripción de los nidos del cocodrilo de pantano *Crocodylus moreletii* en un paisaje urbanizado en el sureste de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 27 (1): 1-16.
- LÓPEZ-LUNA, M. A., HIDALGO-MIHARD M. G., AGUIRRE-LEÓN G., GONZÁLEZ-RAMÓN M. C. & J. A. RANGEL-MENDOZA. 2015. Effect of nesting environment on incubation temperature and hatching success of Morelet's crocodile (*Crocodylus moreletii*) in an urban lake of Southeastern Mexico. *Journal of Thermal Biology* 49 (50): 66-73.
- LUTZ, P. L., T. B. BENTLEY, K. E. HARRISON & D. S. MARZALEK. 1980. Oxygen and water vapour conductance in the shell and shell membrane of the American crocodile egg. *Comparative Biochemistry and Physiology* 66 (2): 335-338. DOI:10.1016/0300-9629(80)90172-3
- MAGNUSSON, W. E. 1980. Hatching and creche formation by *Crocodylus porosus*. *Copeia* 1980 (2): 359-362.
- MAGNUSSON, W. E., K. A. VLIET, A. C. POOLEY & R. WHITAKER. 1992. Reproducción. In: Ross C. A. and S. Garnett (Eds.). *Cocodrilos y caimanes*. Encuentro Editorial, Barcelona, pp. 118-134.
- MAIER, R. 2001. *Comportamiento animal: un enfoque evolutivo y ecológico*. McGrawHill, España, 582 p.
- MANDUJANO, C. H. & Y. HÉNAUT. 2014. Eclosión prematura de *Crocodylus moreletii* por "llamados eclosionales". *Quehacer Científico en Chiapas* 9 (2): 28-33.
- MANDUJANO-CAMACHO, H., G. CAMAS-ROBLES & E. ALVARADO-PÉREZ. 2015. Parámetros de incubación artificial registrados para *Crocodylus moreletii* bajo condiciones de cautiverio. *Quehacer Científico en Chiapas* 10 (2): 7-10.
- MAZZOTTI, F. J. 1989. Factors affecting the nesting success of the American crocodile, *Crocodylus acutus*, in Florida Bay. *Bulletin of Marine Science* 44 (1): 220-228.
- PATIÑO-MARTÍNEZ, J., A. MARCO, L. QUIÑONES & C. P. CALABUIG. 2010. Los huevos falsos (SAGs) facilitan el comportamiento social de emergencia en las crías de la tortuga laud *Dermochelys coriacea* (Testudines: Dermochelyidae). *Revista de Biología Tropical* 58 (3): 943-954.
- POOLEY, A. C. 1977. Nest opening response of the Nile crocodile *Crocodylus niloticus*. *Journal of Zoology* 182: 17-26.
- PIÑA, C. I., A. LARRIERA & M. R. CABRERA. 2003. Effect of incubation temperature on incubation period, sex ratio, hatching success and survivorship in *Caiman latirostris* (Crocodylia, Alligatoridae). *Journal of Herpetology* 37 (1): 199-202.
- SKUTCH, A. F. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Neotropical Ornithology* 36: 575-594.
- SUMPTER, D. J. T. & S. C. PRATT. 2009. Quorum responses and consensus decision making. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 364: 743-753. DOI:10.1098/rstb.2008.0204
- VAN DAME, R., D. BAUWENS, F. BRAÑA & R. F. VERHEYEN. 1992. Incubation temperature differentially affects hatching time, egg survival and hatching performance in the lizard *Podarcis muralis*. *Herpetologica* 48 (2): 220-228.
- VERGNE, A. L., A. AVRIL, S. MARTIN & N. MATHEVON. 2007. Parent-offspring communication in the Nile crocodile *Crocodylus niloticus*: do newborns' calls show an individual signature? *Naturwissenschaften* 94 (1): 49-54.
- VERGNE, A. L. & N. MATHEVON. 2008. Crocodile egg sounds signal hatching time. *Current Biology* 18 (12): 513-514.
- WEBB, G. W. & H. COOPER-PRESTON. 1989. Effects of incubation temperature on crocodiles and the evolution of reptilian oviparity. *American Zoology* 29: 953-971.

Crecimiento y calidad espermática en trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* (Teleoste: Salmonidae) durante la temporada reproductiva

Growth and sperm quality in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Teleoste: Salmonidae) during the reproductive season

Jesús Dámaso Bustamante-González, Araceli Cortés-García y Martha Rodríguez-Gutiérrez

Laboratorio de Reproducción Genética y Sanidad Acuícola. Departamento El Hombre y su Ambiente. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco. Calzada del Hueso 1100, col. Villa Quietud, Coyoacán, Ciudad de México, 04906. México
e-mail: jesusbustamantegonzalez@gmail.com

Recibido: 23 de marzo de 2017.

Aceptado: 18 de junio de 2018.

Bustamante-González J. D., A. Cortés-García y M. Rodríguez-Gutiérrez. 2018. Crecimiento y calidad espermática en trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* (Teleoste: Salmonidae) durante la temporada reproductiva. *Hidrobiológica* 28 (1): 163-170. DOI: 10.24275/uam/izt/dcbs/hidro/2018v28n2/Bustamante

RESUMEN

Antecedentes. *Oncorhynchus mykiss* es una de las especies que más se cultiva en el mundo y que tiene alto valor económico, por tal motivo, optimizar su crecimiento y reproducción es fundamental para la acuacultura. **Objetivos.** Evaluar el crecimiento y calidad espermática en trucha arcoíris durante la temporada reproductiva. **Métodos.** La investigación se realizó en el centro acuícola El Zarco, Estado de México, con 32 machos sexualmente maduros de tres años. De julio a febrero se registraron mensualmente: longitud total, altura, grosor (cm), peso (g), ganancia de peso (GP), tasa de crecimiento absoluto (TCA) y tasa instantánea de crecimiento (TIC). Las muestras de semen se obtuvieron de agosto a febrero. Las variables para determinar la calidad espermática fueron: volumen, color, consistencia, concentración, pH y movilidad. **Resultados.** En cuando a longitud y peso, la mayor TCA, GP y TIC se obtuvo de julio a agosto, mes previo al periodo reproductivo. De agosto a febrero la TCA fue de 1.13 cm; GP de 0.01 g y TIC de 0.0321 ± 0.0522 cm y 0.0932 ± 0.2223 g en promedio. En julio se registraron diferencias en longitud y peso ($p < 0.05$) en comparación con los meses del periodo reproductivo. El patrón de producción de semen se incrementó de agosto a octubre y decreció hasta febrero con diferencias significativas ($p < 0.05$). En general, se encontró semen de color blanco y consistencia lechosa. La mayor concentración espermática se presentó en septiembre ($8.17 \pm 2.06 \times 10^9$ mL $^{-1}$) y disminuyó hasta febrero, con diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los meses. El pH fue alcalino, con un promedio de 8.07 ± 0.31 . La movilidad mostró un incremento de agosto a diciembre y un decremento de enero a febrero, con diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los meses. **Conclusiones.** Durante el periodo reproductivo la energía procedente del alimento se destina a asegurar la reproducción, por lo que el crecimiento se ralentiza y la calidad espermática varía entre los meses.

Palabras clave: color, concentración espermática, consistencia, movilidad, peso, pH, producción de semen, talla, trucha arcoíris

ABSTRACT

Background. *Oncorhynchus mykiss* is a species that is widely cultivated in the world with high economic value. For this reason, it is essential to optimize its growth and reproduction for aquaculture. **Goals.** Evaluate the growth and sperm quality of rainbow trout during the reproductive season. **Methods.** We conducted research at the "El Zarco" Aquaculture Center in the state of Mexico, with 32 sexually mature three-year-old males. Once a month, we recorded total length, height, thickness (cm), and weight (g) during July–February, and calculated weight gain (WG), absolute growth rate (AGR), and instantaneous growth rate (IGR). Semen samples were obtained during (August–February). In order to evaluate the spermatic quality, we measured volume, color, consistency, concentration, pH, and mobility. **Results.** The highest AGR, WG, and IGR in terms of length and weight were obtained from July–August, i.e., a month prior to the reproductive period; from August–February the AGR was 1.13 cm, WG was 0.01 g, and there was an average IGR of 0.0321 ± 0.0522 cm and 0.0932 ± 0.2223 g. Differences ($p < 0.05$) in length and weight were found between July and the months of the reproductive period. There was a pattern of semen production: It increased from August to October and then decreased until February, with significant differences ($p < 0.05$). Usually, white semen and milky consistency were found. The highest sperm concentration occurred in September ($8.17 \pm 2.06 \times 10^9$ mL $^{-1}$) and decreased until February, with significant differences ($p < 0.05$) between months. The pH was alkaline with an average value of 8.07 ± 0.31 . Mobility increased from August to December and decreased from January to February, with significant differences ($p < 0.05$) between months. **Conclusions.** During the reproductive period, food energy is channeled to ensure reproduction, so that growth slows and sperm quality varies during the reproductive months.

Keywords: color, consistency, motility, pH, rainbow trout, semen production, size, sperm concentration, weight

INTRODUCCIÓN

La acuicultura es parte esencial del quehacer económico y social, ya que ha favorecido la sobreexplotación de pesquerías y el aumento en el consumo de productos acuícolas, los cuales han permitido que esta actividad se convierta en una alternativa para ampliar y contribuir a la oferta alimentaria, además de crear fuentes permanentes de empleo que estimulan el desarrollo regional y generación de divisas (FAO, 2012).

Entre las especies acuícolas de mayor consumo en México, de acuerdo con el Anuario Estadístico de Acuacultura y Pesca (SAGARPA, 2014), destaca la trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), que se ubica en el sexto lugar de la producción nacional, con 15 695 toneladas, y a nivel mundial en el treintavo lugar.

En los centros de cultivo de peces el alimento representa el mayor costo en la producción; puede llegar a ser de hasta un 30%, mientras que su calidad y cantidad afectan directamente la fisiología, que de manera sustancial se ve reflejada en la reproducción (Bobe & Labbé, 2010; Hajirezaee et al., 2010).

Para la mayoría de los peces el ciclo reproductivo es estacional y su duración es variable; ésta determina la calidad y cantidad de los gametos (Büyükhatisoglu & Holtz, 1984; Munkittrick & Moccia, 1987; Aral et al., 2005; Sahin et al., 2014; Bustamante-González et al., 2016a).

En la reproducción de peces uno de los factores que afecta el potencial de fertilidad es la calidad espermática (Bobe & Labbé, 2010; Hajirezaee et al., 2010), la cual se define como la habilidad del espermatozoide para fertilizar un óvulo. De acuerdo con Alavi & Cosson (2005), Aral et al. (2007), Cosson (2008), Alavi et al. (2008a, b) y Bustamante-González et al. (2016b), su evaluación se realiza a partir de parámetros cualitativos, como color y consistencia, y cuantitativos, como volumen, pH, concentración espermática y movilidad. Sin embargo, al igual que en otras especies, hay factores que contribuyen a las variaciones reproductivas entre los individuos: edad, tipo de alimentación, origen genético, fotoperiodo, temperatura, temporada reproductiva y estrés generado durante la manipulación, pues influyen directamente sobre la calidad del semen (Billard et al., 1995; Rurangwa et al., 2004; Bobe & Labbé, 2010; Hajirezaee et al., 2010).

Por lo anterior, el objetivo de la presente investigación fue evaluar el crecimiento de la trucha arcoíris y su calidad espermática durante la temporada reproductiva, información que permitirá establecer estrategias para optimizar su reproducción.

MATERIALES Y MÉTODOS

La presente investigación se realizó en el centro acuícola El Zarco, en el municipio de Ocoyoacac, Estado de México, con una muestra de 32 machos sexualmente maduros de tres años de edad, monitoreados de julio a febrero (Bustamante-González et al., 2016a).

Los organismos se mantuvieron en estanque rústico de 13.5 m de largo y 6 m de ancho, con una profundidad de 75 cm, un flujo promedio de 121.27 L min⁻¹, una temperatura promedio del agua de 11.31 ± 1.25 °C y con un fotoperíodo natural. Fueron alimentados una vez al día con Winfish-Zeigler® para trucha, equivalente al 1.3% de la biomasa, ajustada mensualmente. Previo a la obtención de muestras, se mantuvieron en ayuno durante 24 horas, con el fin de prevenir la conta-

minación del semen con materia fecal. Para minimizar el estrés fueron sedados con esencia de clavo a una concentración de 0.05 mL L⁻¹ de agua (Rodríguez-Gutiérrez et al., 2007).

Biometría. La longitud total, altura y grosor (cm) se determinaron mediante un ictiómetro de 90 cm ± 0.01 de precisión y escuadra de 90°; el peso (g), con una balanza Adam CBK 70a Max 32 kg d = 1.0 g, una vez al mes.

Crecimiento. La ganancia de peso (GP) se calculó de acuerdo con la fórmula propuesta por Moreno et al. (2000):

$$GP = W_2 - W_1$$

Donde:

$$GP = \text{ganancia de peso en gramos}$$

$$W_2 = \text{peso en gramos al finalizar el periodo}$$

$$W_1 = \text{peso en gramos al iniciar el periodo}$$

La tasa de crecimiento absoluto (TCA) se determinó de acuerdo con la fórmula propuesta por Wootton (1999):

$$TCA = VBF - VBI$$

Donde:

$$TCA = \text{tasa de crecimiento absoluto}$$

$$VBF = \text{variable biométrica final (longitud, altura, grosor, peso)}$$

$$VBI = \text{variable biométrica inicial (longitud, altura, grosor, peso)}$$

La tasa instantánea de crecimiento (TIC) se estableció conforme a lo propuesto en Soriano y Hernández (2002):

$$TIC = \ln VBF - \ln VBI / (100)$$

Donde:

$$\ln = \text{logaritmo natural}$$

$$VBF = \text{variable biométrica final (longitud, altura, grosor, peso)}$$

$$VBI = \text{variable biométrica inicial (longitud, altura, grosor, peso)}$$

$$T = \text{tiempo (días)}$$

Recolección y evaluación del semen. Las muestras se obtuvieron durante el periodo reproductivo, de agosto a febrero (Bustamante-González et al., 2016a). La extracción se obtuvo mediante ligera presión abdominal en dirección opérculo-caudal y se recolectó en tubos graduados con capacidad de 50 mL, para evitar la contaminación con orina, heces, sangre o agua (Rodríguez-Gutiérrez et al., 2007).

Se evaluó color, consistencia y concentración espermática del semen a partir de una solución madre compuesta de formol al 4% y NaCl al 0.9%, con el semen previamente homogeneizado, y el volumen se expresó en mL. El conteo se realizó en cámara de Neubauer con el programa Image-Pro 5.1®, bajo un microscopio Olimpus Optical BX41TF®, y se expresó como número de células mL⁻¹ (Rodríguez-Gutiérrez et al., 2007; Bustamante-González et al., 2016b).

El pH del semen se determinó con potenciómetro Hanna HI 9125® y electrodo HI 1330®. La movilidad ($n \geq 5$) se activó con agua y se registró con cronómetro la duración total, en segundos, bajo el microscopio óptico Olimpus Optical BX41TF® 40x (Bustamante-González et al., 2016b).

Análisis estadístico. Las variables de estudio fueron procesadas con análisis descriptivos, expresados con media \pm desviación estándar (DE), y por medio del análisis de varianza de una vía (ANOVA). Al determinar diferencias se aplicó la prueba de Tukey, con un nivel de significancia de $p < 0.05$ (Daniel, 2017).

Asimismo, por mes de muestreo se realizó un análisis de correlación múltiple entre las variables independientes: longitud (cm), peso (kg), altura (cm) y grosor (cm), con respecto a las variables dependientes: volumen de semen (mL) y concentración espermática, con un nivel de significancia de $p < 0.05$.

RESULTADOS

Crecimiento. En cuanto a longitud y peso, los mayores valores de TCA, GP y TIC se obtuvieron de julio a agosto, mes previo al periodo reproductivo. De agosto a febrero la TCA fue de 1.13 cm; GP de 0.01 g y TIC de 0.0321 ± 0.0522 cm y 0.0932 ± 0.2223 g, en promedio (Tabla 1). Al respecto, se establecieron diferencias en longitud y peso ($p < 0.05$) entre julio y los meses que comprenden el periodo reproductivo. Las curvas del crecimiento se ajustaron al modelo logarítmico (longitud y altura), polinómico (peso) y potencial (grosor) (Fig. 1).

Producción de semen. El patrón de producción de semen incrementó de agosto a octubre, y tras este periodo la producción decreció hasta febrero. Las diferencias establecidas entre septiembre, octubre y noviembre fueron de ($p < 0.05$), lapso donde se presentó la mayor producción y porcentaje de madurez, que determina el pico reproductivo de la especie (Tabla 2).

Color y consistencia del semen. De acuerdo con el análisis de frecuencias, es más común encontrar semen de color blanco y consistencia lechosa (Tabla 3).

Concentración espermática. La mayor concentración se presentó en septiembre, con $8.17 \pm 2.06 \times 10^9$ mL⁻¹ y disminuyó durante la temporada reproductiva (Tabla 2) con diferencias significativas ($p < 0.05$).

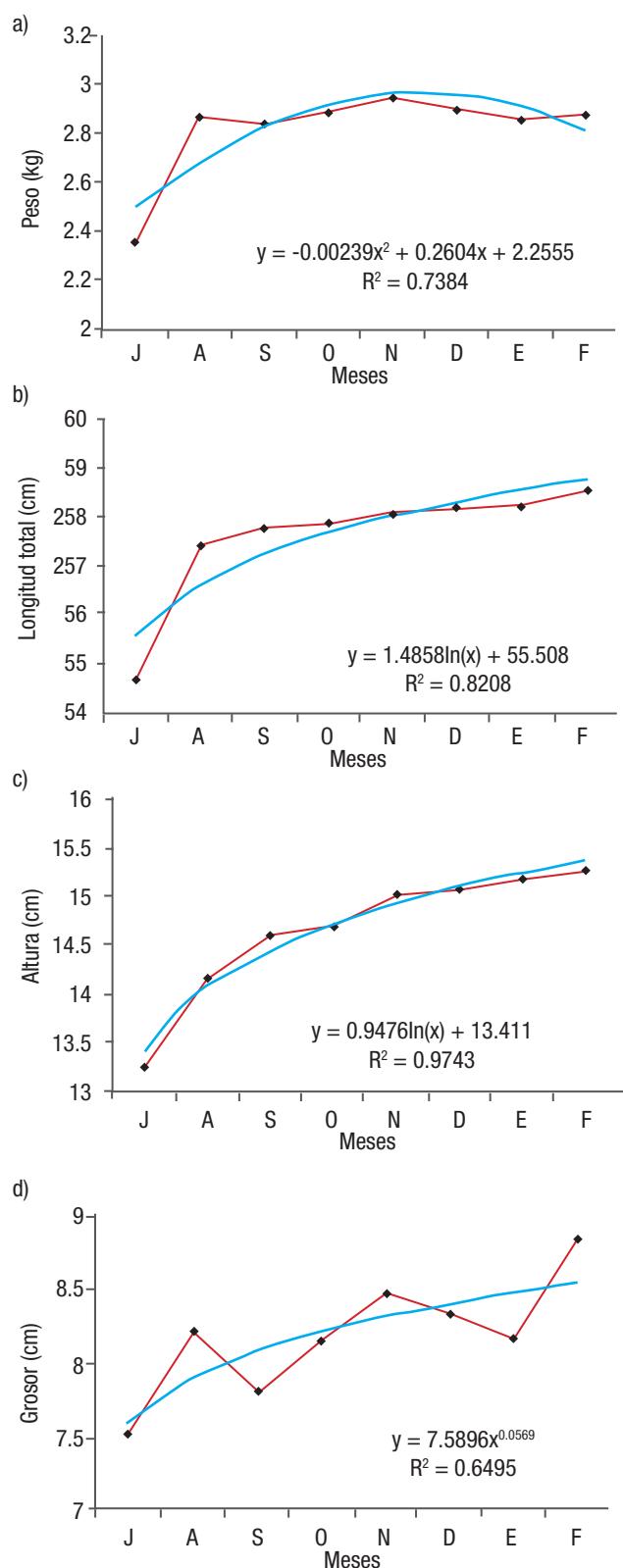
pH. Se estableció un rango de alcalinidad a partir del valor máximo de 8.58 ± 1.89 registrado en noviembre y un valor mínimo de 7.87 ± 0.36 , registrado en diciembre. El valor promedio fue de 8.07 ± 0.31 (Tabla 2). No se detectaron diferencias significativas entre los meses ($p > 0.05$).

Movilidad espermática. Se detectó un incremento de agosto a diciembre y un decremento de enero a febrero. En diciembre se obtuvo la mayor duración con 88.79 ± 10.64 s. Se registraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los meses (Tabla 2).

Asociación de variables. El análisis de correlación múltiple determinó que no hay asociación entre peso (kg), longitud total (cm), longitud patrón (cm), altura (cm) y grosor (cm) con respecto al volumen de semen (mL) y la concentración espermática entre los meses que comprenden el periodo reproductivo (Tabla 4).

DISCUSIÓN

El crecimiento en los peces es continuo hasta alcanzar el peso o longitud final, pero su tasa varía durante el ciclo de vida, que se ve afectado por la cantidad y tipo de alimento, condiciones físico-químicas del agua, densidad y el estado fisiológico de los organismos (Von Bertalanffy, 1938; Royce 1972).



Figuras 1a-d. Curvas de tendencia de crecimiento de julio a febrero de *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792). a) peso (kg); b) longitud total (cm); c) altura (cm); d) grosor (cm).

Tabla 1. Indicadores del crecimiento de *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), valores promedio ± DE, desde julio hasta febrero.

Mes	Días	Variable	Valor inicial	Valor final	TCA	TIC
Jul. - Agosto	31	Longitud total (cm)	54.68 ± 2.34	57.44 ± 2.56	2.76	0.1586
		Altura (cm)	13.26 ± 0.55	14.17 ± 0.73	0.91	0.2143
		Grosor (cm)	7.52 ± 0.36	8.22 ± 0.61	0.70	0.2862
		Peso (kg)	2.37 ± 0.30	2.87 ± 0.38	0.50	0.6250
Agosto - Sept.	38	Longitud total (cm)	57.44 ± 2.56	57.79 ± 2.81	0.35	0.0160
		Altura (cm)	14.17 ± 0.73	14.61 ± 0.92	0.44	0.0800
		Grosor (cm)	8.22 ± 0.61	7.77 ± 0.34	-0.42	-0.1376
		Peso (kg)	2.87 ± 0.38	2.84 ± 0.39	-0.04	-0.0335
Sept. - Oct.	36	Longitud total (cm)	57.79 ± 2.81	57.87 ± 2.78	0.08	0.0037
		Altura (cm)	14.61 ± 0.92	14.71 ± 1.09	0.10	0.0190
		Grosor (cm)	7.77 ± 0.34	8.16 ± 0.60	0.36	0.1258
		Peso (kg)	2.84 ± 0.39	2.89 ± 0.47	0.05	0.0503
Oct.- Nov.	30	Longitud total (cm)	57.87 ± 2.78	58.09 ± 2.71	0.22	0.0127
		Altura (cm)	14.71 ± 1.09	15.03 ± 1.22	0.32	0.0719
		Grosor (cm)	8.16 ± 0.60	8.48 ± 0.69	0.32	0.1280
		Peso (kg)	2.89 ± 0.47	2.95 ± 0.46	0.06	0.0718
Nov. - Dic.	35	Longitud total (cm)	58.09 ± 2.71	58.20 ± 2.96	0.11	0.0053
		Altura (cm)	15.03 ± 1.22	15.09 ± 1.15	0.06	0.0116
		Grosor (cm)	8.48 ± 0.69	8.34 ± 0.65	-0.14	-0.0492
		Peso (kg)	2.95 ± 0.46	2.90 ± 0.47	-0.05	-0.0537
Dic. - Enero	28	Longitud total (cm)	58.20 ± 2.96	58.24 ± 2.86	0.04	0.0024
		Altura (cm)	15.09 ± 1.15	15.19 ± 1.29	0.10	0.0241
		Grosor (cm)	8.34 ± 0.65	8.17 ± 0.52	-0.17	-0.0718
		Peso (kg)	2.90 ± 0.47	2.86 ± 0.45	-0.04	-0.0500
Enero - Feb.	22	Longitud total (cm)	58.24 ± 2.86	58.57 ± 2.90	0.33	0.0260
		Altura (cm)	15.07 ± 1.23	15.35 ± 1.19	0.19	0.0554
		Grosor (cm)	8.17 ± 0.52	8.85 ± 0.84	0.68	0.3620
		Peso (kg)	2.86 ± 0.45	2.88 ± 0.47	0.03	0.0424

TCA = Tasa de crecimiento absoluto. TIC = Tasa instantánea de crecimiento.

Los resultados con respecto al crecimiento, previos a la temporada reproductiva, demostraron un incremento significativo ($p < 0.05$) y mayor TIC entre julio y agosto; sin embargo, durante el periodo reproductivo (de agosto a febrero) el crecimiento fue mínimo y no se detectaron diferencias ($p > 0.05$), probablemente a que el suministro de alimento fue menor a la tasa recomendada por el proveedor, lo cual está sustentado en estudios previos como los de Hunter y Leong (1981) y Camacho *et al.* (2000).

No obstante lo anterior, la producción de semen no se vio afectada, ya que la energía proporcionada por el alimento fue destinada para asegurar la reproducción, tal como se reporta en Wootton (1999) y Hao y Chen (2009), quienes mencionan que la energía adquirida del alimento se reparte entre el crecimiento y supervivencia, y al entrar en

etapa reproductiva gran parte de ésta energía se destina a los diversos procesos de maduración sexual.

Evaluar la calidad y cantidad del semen en los centros de cultivo a lo largo de la temporada reproductiva permite estimar el potencial reproductivo de la población y el número de machos necesarios para la reproducción (Sahin *et al.*, 2014; Bustamante-González *et al.*, 2016a). Se ha reportado que la madurez sexual en machos de trucha arcoíris inicia al año y medio de edad, de agosto a febrero, y que está directamente relacionada con los factores bióticos y abióticos (Sosa *et al.*, 2000; Bustamante-González *et al.*, 2016a). Los resultados de esta investigación, que corresponden a machos sexualmente maduros de tres años, determinaron que el volumen de semen, concentración espermática y movilidad varían significativamente durante la temporada repro-

Tabla 2. Valores promedio ± DE, porcentaje de madurez, volumen de semen, concentración, pH y movilidad espermática en *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), durante la temporada reproductiva.

n	Temporada reproductiva	% madurez	Volumen de semen (mL)	Concentración espermática ($\times 10^9 \text{ mL}^{-1}$)	pH	Movilidad	
						n	Duración (s)
32	Agosto	66	11.58 ± 9.97 ^{SON}	6.02 ± 4.87 ^{SDEF}	8.11 ± 0.15	8	41.31 ± 2.80 ^{NDE}
31	Septiembre	100	22.38 ± 14.51 ^{ADEF}	8.17 ± 2.06 ^{ADEF}	8.19 ± 0.20	17	32.71 ± 8.45 ^{NDE}
31	Octubre	94	24.62 ± 11.04 ^{ADEF}	5.99 ± 1.75 ^{SF}	8.00 ± 0.20	9	42.61 ± 6.02 ^{NDE}
26	Noviembre	96	19.86 ± 16.01 ^{AEF}	6.90 ± 2.34 ^{DEF}	8.58 ± 1.89	6	61.06 ± 12.27 ^{SODF}
25	Diciembre	88	12.25 ± 8.34 ^{SO}	4.10 ± 1.82 ^{ASNF}	7.87 ± 0.36	7	88.79 ± 10.64 ^{ASONEF}
20	Enero	85	9.21 ± 7.88 ^{SO}	3.77 ± 1.64 ^{ASNF}	8.01 ± 0.26	5	65.50 ± 3.83 ^{ASODF}
19	Febrero	32	4.88 ± 2.35 ^{SON}	2.25 ± 1.51 ^{ASONDE}	7.94 ± 0.48	5	38.67 ± 2.99 ^{NDE}
Promedio			17.26 ± 13.15	5.89 ± 3.19	8.07 ± 0.31	48.75 ± 21.39	

Los superíndices indican la inicial de los meses durante los que se presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$).

ductiva ($p < 0.05$), comportamiento similar al reportado en salmonidos (Büyükhatioglu & Holtz, 1984; Munkittrick & Moccia, 1987; Hajirezaee et al., 2010; Johnson et al., 2013).

En cuanto al volumen de semen, se alcanzó un comportamiento análogo al obtenido para esta especie por Büyükhatioglu y Holtz (1984) en Alemania, en Canadá por Munkittrick y Moccia (1987) y en Turquía por Aral et al. (2005) y Sahin et al. (2014), quienes refieren que la producción de semen va en aumento en los primeros meses y alcanza su máximo entre el tercer y cuarto mes, comportamiento contrario al reportado en otros teleósteos de la familia Ciprinidae, como *Barbus barbus* (Linnaeus, 1758) (Alavi et al., 2008b) y como *Pseudoplatystoma metaense* (Bleeker, 1862) de la familia Pimelodidae (Ramírez-Merlano et al., 2011), especies cuya madurez inicia con el volumen máximo, a partir del cual comienza el decremento, que se extiende hasta el final de la temporada reproductiva.

El color y consistencia del semen se atribuyen a la concentración espermática y del líquido seminal, que sirve como medio de suspensión. Valdebenito et al. (1995), Cruz-Casallas (2001) y Torres et al. (2014) reportan que el semen en salmonidos es de color blanco, consistencia lechosa y, en algunos casos, viscoso, características que concuerdan con las obtenidas en la presente investigación, donde el color

blanco de consistencia lechosa fue el más frecuente durante el periodo reproductivo, lo cual está relacionado también con el hecho de que los espermatozoides de los peces obtienen la capacitación y maduración durante la migración a lo largo del conducto eferente con la producción del fluido que determina su hidratación (Schulz & Miura, 2002).

La concentración espermática incrementó progresivamente y el máximo registro se presentó en septiembre. Varios estudios en salmonidos concuerdan con este resultado en *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) (Aral et al., 2005; Sahin et al., 2014; Bustamante-González et al., 2016a), *Salmo trutta caspius* (Kessler, 1877) (Hajirezaee et al., 2010) y *Salvelinus namaycush* (Walbaum, 1792) (Johnson et al., 2013), pero es contrario en ciprínidos como *Schizothorax richardsonii* (Gray, 1832) (Agarwal & Raghuvanshi, 2009), *Barbus barbus* (Linnaeus, 1758) (Alavi et al., 2008b) y *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) (Zuromska, 1981), así como espáridos: *Sparus aurata* (Linnaeus, 1758) y morónidos como: *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) (Kara & Labeled, 1994), lo cual demuestra que la concentración espermática y el volumen de semen tienen una relación específica.

De acuerdo con Rurangwa et al. (2004), Bradshaw y Holpsafel (2007), Bobe y Labbé (2010), Hajirezaee et al. (2010), Aragón-Flores et al. (2014) y Bustamante-González et al. (2016a) las diferencias en

Tabla 3. Análisis de frecuencias de acuerdo al color y consistencia del semen en *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), durante la temporada reproductiva.

Color	Consistencia	Frecuencia relativa (%)						
		Agosto	Sept.	Oct.	Nov.	Dic.	Enero	Feb.
Transparente	Acuosa							0.17
Grisáceo	Acuosa							0.12
Grisáceo	Lechosa		0.10					
Blanco	Acuosa	0.10	0.28	0.24	0.68	0.41	0.33	
Blanco	Lechosa	0.82	0.70	0.72	0.68	0.32	0.41	0.50
Blanco	Cremosa	0.13	0.10		0.08		0.06	
Amarillento	Lechosa	0.05						

Tabla 4. Análisis de correlación múltiple entre las variables peso, longitud total, longitud patrón, altura y grosor, con las variables volumen de semen y concentración espermática (mL^{-1}) en *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), durante la temporada reproductiva.

Variables	Agosto	Sept.	Oct.	Nov.	Dic.	Enero	Feb.
	r	r	r	r	r	r	r
Peso (kg)-Volumen de semen (mL)	0.1079	-0.0165	-0.1345	0.1697	0.3184	0.3471	0.1441
Peso (kg)-Concentración espermática (mL^{-1})	-0.0003	-0.239	-0.201	-0.1958	0.1373	0.153	0.2948
Longitud total (cm)-Volumen de semen (mL)	0.1134	0.0897	0.0749	0.301	0.2088	0.3339	0.3444
Longitud total (cm)-Concentración espermática (mL^{-1})	0.1549	-0.3003	-0.2887	-0.3181	-0.1237	-0.0706	0.0981
Longitud patrón (cm)-Volumen de semen (mL)	0.0371	0.0396	0.1150	0.3009	0.2761	0.3318	0.3381
Longitud patrón (cm)-Concentración espermática (mL^{-1})	0.0846	-0.2979	-0.2757	-0.3538	-0.0854	0.0471	0.1380
Altura (cm)-Volumen de semen (mL)	0.1883	0.1052	-0.1435	0.1929	0.2947	0.5004*	-0.0043
Altura (cm)-Concentración espermática (mL^{-1})	0.0035	-0.2049	-0.1452	-0.1399	0.0975	0.1038	0.4425
Grosor (cm)-Volumen de semen (mL)	-0.1084	0.0092	-0.1836	0.3136	0.1541	0.2407	-0.0097
Grosor (cm)-Concentración espermática (mL^{-1})	-0.1533	-0.2033	-0.1792	-0.1343	0.0094	0.0022	0.2538
Volumen de semen (mL)- Concentración espermática (mL^{-1})	0.4535*	-0.2783	0.3035	0.041	0.5158*	0.4186	0.5837*

*Indica diferencias significativas ($p < 0.05$).

el volumen de semen y concentración espermática pueden atribuirse a la especie, temporada reproductiva, alimentación, edad, origen genético, métodos de recolecta y estímulos ambientales como temperatura y fotoperiodo, donde estos últimos, que dependen de la latitud, altitud y estación del año, resultan relevantes para la reproducción. Lo anterior, explica las diferencias entre los resultados de la presente investigación y los reportes previos de Büyükhatioglu y Holtz (1984), Munkittrick y Moccia (1987), Aral *et al.* (2005), Sahin *et al.* (2014) y Bustamante-González *et al.* (2016a).

La movilidad de los espermatozoides en peces de fertilización externa se adquiere al iniciar el contacto con un medio acuoso, en donde responden a condiciones fisicoquímicas, como cambios en la presión osmótica, temperatura y pH, las cuales se pierden pocos segundos después (Alavi & Cosson, 2005, 2006; Bustamante-González *et al.*, 2016b).

El pH cumple un papel relevante en la activación de la movilidad espermática, Alavi y Cosson (2005) mencionan que el pH del plasma seminal se encuentra usualmente entre 7.5 y 8.5; de la misma forma, Billard (1986) y Gatti *et al.* (1990) reportan que el pH interno de los espermatozoides es de aproximadamente una unidad por debajo del externo. El pH externo influye en la concentración de protones intracelulares, los cuales afectan el potencial de membrana y la movilidad (Boitano & Omoto, 1992). Lahnsteiner *et al.* (1998) señalan que el pH para la movilidad óptima de los espermatozoides en trucha arcoíris es de 8.0 a 8.2; sin embargo, se ha reportado que la frecuencia del batido flagelar de los espermatozoides de trucha depende del pH de la solución activadora (Billard & Cosson, 1989).

Al respecto, hay registros de movilidad superior al minuto con un $\text{pH} \leq 8.0$. En el presente estudio el pH promedio fue de 8.07 ± 0.31 , con movilidad entre 24.22 y 127 s, similar a lo obtenido con trucha arcoíris por Secer *et al.* (2004), Rurangwa *et al.* (2004), Dietrich *et al.* (2005), Bozkurt (2006), Aral *et al.* (2007), Cosson (2008) y Nynca *et al.*

(2012) al utilizar agua como solución activadora. Lo anterior demuestra que el volumen, concentración espermática, pH y movilidad son parámetros que definen la calidad de semen y pueden ser utilizados como indicadores de la capacidad fecundante (Rurangwa *et al.*, 2004; Cosson, 2008; Bobe & Labbé, 2010; Hajirezaee *et al.*, 2010), la cual varía de acuerdo con la especie, organismos y temporada reproductiva (Büyükhatioglu & Holtz, 1984; Munkittrick & Moccia, 1987; Aral *et al.*, 2005; Sahin *et al.*, 2014; Alavi *et al.*, 2008b; Agarwal & Raghuvanshi, 2009; Ramírez-Merlano *et al.*, 2011; Johnson *et al.*, 2013; Bustamante-González *et al.*, 2016a).

El estudio demostró que al entrar en el periodo reproductivo la energía procedente del alimento se destina a asegurar la reproducción, por lo que el crecimiento se ralentiza; sin embargo, la calidad del semen no se ve afectada y varía durante la temporada reproductiva.

AGRADECIMIENTOS

A la Subdelegación de Pesca del Estado de México, por autorizar la realización de la investigación; al responsable del centro acuícola El Zarco MVZ, Fernando Vergara Domínguez y a los revisores anónimos, por sus aportes para enriquecer el manuscrito.

REFERENCIAS

- AGARWAL, N. K. & S. K. RAGHUVANSHI. 2009. Spermatoцит and sperm density in Snowtrout (*Schizothorax richardsonii*): correlation and variation during the breeding season. *Aquaculture* 291: 61-64. DOI:10.1016/j.aquaculture.2009.03.002
- ALAVI, S. M. & J. COSSON. 2005. Sperm motility in fishes. (I) Effects of temperature and pH: a review. *Cell Biology International* 29: 101-110. DOI:10.1016/j.cellbi.2004.11.021

- ALAVI, S. M. & J. COSSON. 2006. Sperm motility in fishes. (II) Effects of ions and osmolality: a review. *Cell Biology International* 30 (1): 1-14. DOI:10.1016/j.cellbi.2005.06.004
- ALAVI, S. M. H., O. LINHART, K. COWARD & M. RODINA. 2008a. Fish spermatozoa: Implications for aquaculture management. In: Alavi, S. M. H., J. J. Cosson, K. Coward & G. Rafiee (Eds.). *Fish spermatology*. Alpha Science, Oxford, pp. 397- 460.
- ALAVI, S. M. H., M. PSENICKA, M. RODINA, T. POLICAR & O. LINHART. 2008b. Changes of sperm morphology, volumen, density and motility and seminal plasma composition in *Barbus barbus* (Teleostei: Cyprinidae) during the reproductive season. *Aquatic Living Resources* 21: 75-80. DOI:10.1051/alr:2008011
- SAGARPA (SECRETARÍA DE AGRICULTURA, GANADERÍA, DESARROLLO RURAL, PESCA Y ALIMENTACIÓN). 2014. Anuario Estadístico Acuacultura y Pesca. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca. 2014. También disponible en la página web: (Consultado el 17 de abril 2017)<https://www.gob.mx/conapesca/documentos/anuario-estadisticode-acuacultura-ypesca>. Ciudad de México, 306 p.
- ARAGÓN-FLORES, E. A., MARTÍNEZ-CÁRDENAS, L. & VALDEZ-HERNÁNDEZ, E. F. 2014. Efecto del fotoperíodo en peces de consumo cultivados en distintos tipos de sistemas experimentales. *Bio Ciencias* 3 (1): 17-27. DOI:10.15741/revbio.03.01.03
- ARAL, F., E. PAHYNOZ & Z. DOGU. 2005. Annual Changes in Sperm Characteristics of Young Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* W., 1792). During Spawning Season in Ataturk Dam Lake, Sanliurfa, Turkey. *Journal of Animal and Veterinary Advances* 4 (2): 309-313.
- ARAL, F., E. SAHİNÖZ & Z. DOGU. 2007. A study on the milt quality of *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1972) and *Carasobarbus luteus* (Heckel, 1843) in Ataturk Dam Lake, Southeastern Turkey. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Science* 7: 41-44.
- BILLARD, R. 1986. Spermatogenesis and spermatology of some teleost fish species. *Reproduction Nutrition Development* 2: 877-920.
- BILLARD, R. & M. P. COSSON. 1989. Measurement of sperm motility in trout and carp. In: N. De Pauw., E. Jaspers, H. Ackefors & N. Wilkins (Eds.). *Aquaculture, a biotechnology in progress*. Bredene, Belgium: European Aquaculture Society, pp. 499-503.
- BILLARD, R., J. COSSON, G. PERCHEC & O. LINHART. 1995. Biology of sperm and artificial reproduction in carp. *Aquaculture* 129: 95-112.
- BOBÉ, J. & C. LABBÉ. 2010. Egg and sperm quality in fish. *General and Comparative Endocrinology* 165: 535-548. DOI:10.1016/j.ygcen.2009.02.011
- BOITANO, S., C. K. OMOTO. 1992. Trout sperm swimming patterns: role of intracellular Ca^{2+} . *Cell Motil Cytoskel* 21:74-82.
- BONDARENKO, O., B. DZYUBA, J. COSSON, G. YAMANER, G. PROKOPCHUK, M. PSENICKA & O. LINHART. 2013. Volume changes during the motility period of fish spermatozoa: Interspecies differences. *Theriogenology* 79: 872-881. DOI: org/10.1016/j.theriogenology.2013.01.005
- BOZKURT, Y. 2006. The relationship between body condition, sperm quality parameters and fertilization success in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Animal and Veterinary Advances* 5 (4): 284-288.
- BRADSHAW, W. E. & C. M. HOLZAPFEL. 2007. Evolution of animal photoperiodism. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 38: 1-25. DOI:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110115
- BUSTAMANTE-GONZÁLEZ, J. D., M. RODRÍGUEZ-GUTIÉRREZ, A. CORTÉS-GARCÍA & M. GONZÁLEZ-ENTERIA. 2016a. Reproductive behavior of male rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) during reproductive period. *Scientific Journal of Animal Science* 5 (4): 261-267. DOI: 10.14196/sjas.v5i4.2163
- BUSTAMANTE-GONZÁLEZ, J. D., M. GONZÁLEZ-ENTERIA, M. RODRÍGUEZ-GUTIÉRREZ, A. CORTÉS-GARCÍA & A. ÁVALOS-RODRÍGUEZ. 2016b. Methodologies for spermatic evaluation in teleost. *International Journal of Aquatic Science* 7 (2): 95-106.
- BÜYÜKHATİPOĞLU, S. & W. HOLTZ. 1984. Sperm output in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) effect of age, timing and frequency of stripping and presence of females. *Aquaculture* 37: 63-71. DOI:10.1016/0044-8486(84)90044-9
- CAMACHO, B. E., R. M. A. MORENO, G. M. RODRÍGUEZ, R. C. LUNA & H. M. VÁSQUEZ. 2000. *Guía para el cultivo de la trucha*. SEMARNAP. México, D.F., 135 p.
- COSSON, J. J. 2008. Methods to Analyse the Movements of Fish Spermatozoa and their Flagella. In: S. M. H. Alavi., J. J. Cosson, K. Coward & G. Rafiee (Eds.). *Fish spermatology*. Alpha Sience, Oxford, pp. 64-102.
- CRUZ-CASALLAS, P. E. 2001. Técnicas de laboratorio para la evaluación de la calidad seminal en peces. *Orinoquia* 5 (1): 155-163.
- DANIEL, W. W. 2017. *Bioestadística base para el análisis de las ciencias de la salud*. Limusa, 4^a edición, México, 928 p.
- DIETRICH, G. J., R. KOWALSKI, M. WOJTCZAK, S. DOBOSZ, K. GORYCZKO & A. CIE-RESZKO. 2005. Motility parameters of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) spermatozoa in relation to sequential collection of milt, time of post-mortem storage and anesthesia. *Fish Physiology Biochemistry* 31: 1-9. DOI: 10.1007/s10695-005-3527-4
- FAO (ORGANIZACIÓN DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA AGRICULTURA Y LA ALIMENTACIÓN). 2012. *El estado mundial de la pesca y acuicultura*. Roma, Italia, 251 p.
- GATTI, J. L., R. BILLARD & R. CHRISTEN. 1990. Ionic regulation of the plasma membrane potential of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) sperm: role in the initiation of motility. *Journal of Cellular Physiology* 143: 546-54.
- HAJIREZAEI, S., B.M. AMIRI & A. MIRUGHEFI. 2010. Fish milt quality and major factors influencing the milt quality parameters: A review. *African Journal of Biotechnology* 9 (59): 9148-9159.
- HAO, F. & Y. CHEN. 2009. The reproductive traits of brown trout (*Salmo trutta fario* L.) from the Yadong River, Tibet. *Environmental Biology of Fishes* 86: 89-96. DOI: 10.1007/s10641-008-9363-5
- HUNTER, J. R. & R. LEONG. 1981. The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin* 79 (2): 215-229.

- JOHNSON, K., I. A. E. BUTTS., C. C. WILSON., & T. E. PITCHER. 2013. Sperm Quality of hatchery-Reared Lake Trout throughout the Spawning Season. *North American Journal of Aquaculture* 75 (1): 102-108.
- KARA, M.H. & S. LABED. 1994. Évolution des caractéristiques du sperme de *Sparus aurata* et *Dicentrarchus labrax* au cours d'une saison de reproduction. *Cahiers de Biologie Marine* 35: 281-288.
- LAHNSTEINER, F., B. BERGER, T. WEISMANN & R. A. PATZNER. 1998. Determination of semen quality of the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*, by sperm motility, seminal plasma parameters, and spermatozoal metabolism. *Aquaculture* 163: 163-81. DOI:10.1016/S0044-8486(98)00243-9
- MANCINI, A. M. 2002. Introducción a la biología de los peces. Producción animal I, Facultad de Agronomía y Veterinaria de Río Cuarto (FAV UNRC), pp: 1-19.
- MORENO, A. M. J., J. G. HERNÁNDEZ, R. ROVERO, A. TABLANTE & L. RANCEL. 2000. Alimentación de tilapia con raciones parciales de cáscaras de naranja. *Ciencia y Tecnología Alimentaria* 3 (1): 29-33.
- MUNKITTRICK, K. & D. MOCCIA. 1987. Seasonal changes in the quality of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) semen: effect of delay in stripping on spermatoцит, motility, volume and seminal plasma constituents. *Aquaculture* 64: 147-156. DOI: org/10.1016/0044-8486(87)90350-4
- NYNCA, J., G. J. DIETRICH, H. KUZMINSKI, S. DOBOSZ & A. CIERESZKO. 2012. Motility activation of rainbow trout spermatozoa at pH 6.5 is directly related to contamination of milt with urine. *Aquaculture* 300: 185-188. DOI:10.1016/j.aquaculture.2011.12.023
- RAMÍREZ-MERLANO, J., V. MEDINA-ROBLES & P. CRUZ-CASALLAS. 2011. Variación estacional de las características seminales del bagre rayado *Pseudoplatystoma metaense* (Teleostei, pimelodidae). *Revista MVZ Córdoba* 16 (1): 2336-2348.
- RODRÍGUEZ-GUTIÉRREZ, M., D. CONTRERAS-GARCÍA, A. K. RODRÍGUEZ-VICENTE, A. CORTÉS-GARCÍA & H. HERNÁNDEZ-RUIZ. 2007. Evaluación de la reproducción inducida en ciprínidos. In: L. Ayala-Pérez, R. Gó-Argáez & N. Trigo-Boix (Eds.). *Contribuciones metodológicas al conocimiento de los recursos naturales*. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco, México, pp. 115-126.
- ROYCE, W. F. 1972. *Introduction to the fishery sciences*. Academic Press, Inc, 351 p.
- RURANGWA, E., D. E. KIME, F. OLLEVIER & J. P. NASH. 2004. The measurement of sperm motility and factors affecting sperm quality in culture fish. *Aquaculture* 234: 1-28. DOI:10.1016/j.aquaculture.2003.12.006
- SAHİN, T., I. Z. KÜRTÇÜLU & F. BALTA. 2014. Quantitative characteristics of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) semen throughout the reproductive season. *Turkish Journal of Science and Technology* 26 (1): 81-87.
- SECER, S., N. TEKİN, Y. BOZKURT, N. BUKAN & E. AKÇAY. 2004. Correlation between biochemical and spermatological parameters in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) semen. *The Israeli Journal of Aquaculture Bamidgeh* 56 (4): 274-280.4.
- SORIANO, S. M. B. & O. D. HERNÁNDEZ. 2002. Tasa de crecimiento del pez ángel *Pterophyllum scalare* (Pisiformes: Cichlidae) en condiciones de laboratorio. *Acta Universitaria* 12 (2): 28-33.
- SOSA, L. F., C. M. A. ROSA, DE LA M. G. INGLE, R. L. M. TORRES & M. M. HERNÁNDEZ. 2000. Trucha. In: C. A. J. Díaz de León, T. N. A. López & A. R. Mendoza. (Eds). *Estado de Salud de la Acuacultura*. Instituto Nacional de Pesca, Ciudad de México, pp.109-145.
- TABARES, C. J., A. TARAZONA & A. OLIVERA. 2005. Fisiología de la activación del espermatozoide en peces de agua dulce. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias* 18: 149-161.
- TORRES, G. J. M., P. R. A. MAÍZ & R. J. J. CASTELLANO. 2014. Aspectos de la producción anual de semen de trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) en los Andes tropicales Venezolanos. *Mundo Pecuario* 1: 9-14.
- SCHULZ, R.W. & T. MIURA. 2002. Spermatogenesis and its endocrine regulation. *Fish Physiology and Biochemistry* 26: 43-56. DOI:10.1023/A:1023303427191
- VALDEBENITO, I., J. BARILES, R. VEGA, P. DANTAGNAN, A. BÓRQUEZ & E. CARREÑO. 1995. Análisis cualitativo y cuantitativo del semen de puye *Galaxias maculatus*. *Biología Pesquera* 24: 17-21.
- VON BERTALANFFY, L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* 10: 181-213.
- WOOTTON, R. F. 1999. Ecology of Teleost Fishes. *Fish and Fisheries Series*. Springer Netherlands, 386 p.
- ZUROMSKA, H. 1981. Effect of different thermal regimes on reproductive cycles of tench (*Tinca tinca*). Part VI. Estimation of milt quality. *Polish Archives of Hydrobiology* 28: 229-241.

Efecto del pH de cinco soluciones extensoras sobre la movilidad espermática en trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*)

Effect of pH on rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) sperm motility using five extender solutions

María de los Ángeles Peralta-Martínez^{1,2}, Salvador Romo García³, Michael Edward Kjelland⁴ y Humberto González-Márquez⁵

¹ Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. Avenida San Rafael Atlixco 186, col. Vicentina, Iztapalapa, CDMX, 09340. México

² Dirección General Adjunta de Investigación en Acuacultura, Instituto Nacional de Pesca. Avenida México 190, col. del Carmen, Coyoacán, CDMX, 04100. México

³ Laboratorio de Reproducción, Departamento de Ciencias Pecuarias, Facultad de Estudios Superiores Cuautitlán, Universidad Nacional Autónoma de México. Carretera Cuautitlán-Teoloyucan Km 2.5, Estado de México, 54714. México

⁴ Conservation, Genetics & Biotech, LLC, 10921 36 Street SE Valley City, ND 58072, Estados Unidos

⁵ Departamento de Ciencias de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. Avenida San Rafael Atlixco 186, col. Vicentina, Iztapalapa, CDMX, 09340. México
e-mail: angeles.peralta@inapesca.gob.mx

Recibido: 29 de mayo de 2017.

Aceptado: 26 de junio de 2018.

Peralta-Martínez M. de los Á., S. Romo García, M. E. Kjelland y H. González-Márquez. 2018. Efecto del pH de cinco soluciones extensoras sobre la movilidad espermática en trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*). *Hidrobiológica* 28 (1): 171-178. DOI: 10.24275/uam/izt/dcbs/hidro/2018v28n2/Paralta

RESUMEN

Antecedentes. La función principal de los diluyentes o soluciones extensoras es conservar la viabilidad y mantener inactiva la movilidad espermática el mayor tiempo posible para, posteriormente, permitir al espermatozoide llegar al micrópilo y fecundarlo. En la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) la elaboración de estos diluyentes ha logrado avances importantes al establecer protocolos de control y manejo de gametos, los cuales difieren mucho en su composición. No obstante, no ha quedado establecido cuál es el mecanismo de acción del pH sobre la movilidad espermática ni su efecto en la elaboración de estas soluciones. **Objetivos.** Evaluar el efecto del pH de cinco soluciones extensoras a 5 °C sobre la movilidad espermática de trucha arcoíris durante la activación de espermatozoides. **Métodos.** Se recolectaron muestras de semen de 96 machos y se probaron 3 soluciones extensoras de composición simple (306, 512 y Mounib) y dos de composición compleja (Erdahl & Graham y Hanks), con diferentes pH (7, 7.2, 7.4, 7.6, 7.8, 8.0 y 8.2), así como tres soluciones activadoras (DIA 532, suero salino fisiológico y agua de estanque). **Resultados.** Los extensores presentaron una alta capacidad de amortiguamiento porque fueron esterilizados. Los mayores porcentajes de activación de movilidad se obtuvieron con DIA 532. Las soluciones extensoras 306, 512 y Hanks mostraron una relación positiva entre el pH y el porcentaje de movilidad. Las soluciones de Erdahl & Graham y Mounib no permitieron la activación del movimiento de espermatozoides sin importar el pH. **Conclusiones.** Con las soluciones 306, 512 y Hanks se encontró una relación positiva entre el pH y el porcentaje de movilidad de espermatozoides de trucha y un efecto inverso con la solución de activación DIA 532.

Palabras clave: espermatozoides, movilidad, pH, soluciones extensoras, trucha arcoíris

ABSTRACT

Background. The main function of extender solutions for trout semen is to preserve viability while keeping the sperm motility inactivated. The longer the sperm remain viable and inactivated the better, so that later they can be intentionally activated when the sperm must travel to reach the egg micropyle for fertilization. In rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), considerable advances have been made concerning the production of sperm extenders, quality control protocols, and the handling of gametes. However, the protocols for using an extender can differ considerably, especially regarding the extender composition. Additionally, the precise impact of pH on sperm motility, and its effect in the design and selection of a sperm extender remain unclear. **Goals.** The aim of this study was to determine the effect of pH on rainbow trout sperm motility and activation during storage at 5 °C and using 5 different extenders. **Methods.** Three simple composition sperm extenders (306, 512, and Mounib) and two complex composition sperm extenders (Erdahl & Graham, and Hank's) were tested at different pHs (7, 7.2, 7.4, 7.6, 7.8, 8.0, and 8.2), as well as 3 activation solutions (DIA 532, saline solution, and pond water). **Results.** The extenders showed a high buffer capacity. The highest percentages of motility were obtained with DIA 532. Extenders 306, 512, and Hanks exhibited a positive relationship between pH and % motility. Erdahl & Graham and Mounib extender did not induce motility in rainbow trout sperm at different pHs. **Conclusions.** A positive relationship was found between the pH and motility of trout sperm, as well as a negative effect regarding the activation solution DIA 532 with the 306, 512, and Hanks extenders.

Keywords: extender solutions, motility, pH, rainbow trout, sperm

INTRODUCCIÓN

Los procesos de conservación en espermatozoides de peces han sido ampliamente estudiados, lo que ha permitido avances importantes en el manejo y control de gametos. No obstante, los protocolos de preservación que se reportan difieren en cuanto a la composición de los diluyentes o extensores, que son formulados para simular la composición y osmolaridad del plasma seminal, con el objetivo de no activar la movilidad. Esta variable es utilizada ampliamente para estimar la calidad espermática, ya que le permite al espermatozoide llegar y entrar al micrópilo para su fecundación (Fauvel *et al.*, 2010; Hajirezaee *et al.*, 2010). La función principal de estos extensores es mantener la viabilidad celular y la inmovilidad espermática el mayor tiempo posible, así como permitir la activación de las células cuando sea necesario para la optimización del semen en los procesos de conservación y fecundación (Medina-Robles *et al.*, 2005; Valdebenito *et al.*, 2009). Los factores que activan el movimiento de los espermatozoides, como composición iónica, osmolaridad y pH han sido objeto de diversos estudios (Alavi & Cosson, 2005; Alavi & Cosson, 2006; Garzon *et al.*, 2008; Takei *et al.*, 2012); éstos determinan que el movimiento se genera principalmente por el intercambio iónico de K^+ , Na^+ y Ca^{2+} (Dziewulska & Domagala, 2013; Rosengrave *et al.*, 2008; Tabares *et al.*, 2005; Takei *et al.*, 2012; Valdebenito *et al.*, 2009), y por la osmolaridad de la solución (Dzyuba *et al.*, 2013; Hu *et al.*, 2009; Morisawa *et al.*, 1983; Tabares *et al.*, 2005), de manera que dejan en segundo término el efecto del pH.

Estudios más recientes demuestran que los espermatozoides de peces se activan en soluciones extensoras con pH desde 5.5 hasta 10.5 (Cosson 2004; Ciereszko *et al.*, 2010; Dziewulska & Domagala, 2013), y el valor óptimo para la fertilización es entre 8.5 y 10 (Le *et al.*, 2010; Le *et al.*, 2016; Magnotti *et al.*, 2018). Sanches *et al.* (2015) observaron que el pH no sólo puede afectar la movilidad de los espermatozoides, sino también la tasa de fertilización, la tasa de eclosión y el desarrollo larval. Woolsey e Ingermann (2003) observaron que, los espermatozoides de salmónidos preincubados con valores de pH extracelular menores a 7.4 no tienen movimiento tras la activación con agua, mientras que los espermatozoides mantenidos por encima de pH 8.0 muestran actividad alta. Para la trucha arcoíris, Cosson (2004) menciona que un pH alcalino mejora la movilidad.

Aguilar-Juárez (2010) evaluó el efecto del pH (5 a 10) en la activación de espermatozoides de la trucha de San Pedro Mártir, *Oncorhynchus mykiss nelsoni* (Everman, 1908), utilizando HCl o NaOH para pH ácido o alcalino, respectivamente, y amortiguó con Tris-HEPES como par ácido-base en los pH medios. Encontró que el pH óptimo para in-

activar los espermatozoides fue de 7, ajustado con Tris-HEPES, ya que fue donde se presentó la mayor movilidad al ser reactivados con agua. Debido a que no ha quedado clara la influencia del pH sobre la activación espermática en peces, en el presente estudio se evaluó el efecto del pH de cinco soluciones extensoras sobre la movilidad espermática en semen de trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) y el efecto de la activación con tres soluciones activadoras.

MÉTODOS

Recolección de muestras de semen. Las muestras fueron recolectadas en dos granjas acuícolas: Tatakany, ubicada en el municipio de Santa Ana Jilotzingo, y La Cañada, en el municipio de Huixquilucan, ambas en el Estado de México, México. Se revisaron machos de trucha arcoíris ($n = 94$) sexualmente maduros con peso promedio de 1806 ± 43.2 g y longitud 51.4 ± 5.5 cm para la granja Tatakany y de 1221.76 ± 328.18 g y 47.6 ± 5.9 cm para la granja La Cañada. Las muestras fueron obtenidas por masaje abdominal sin anestesia; antes de recolectar la muestra se retiró la orina por masaje abdominal y el exceso de agua del poro genital para evitar la contaminación y activación. Las muestras se colocaron en recipientes de plástico con tapa, se transportaron al laboratorio en hieleras con temperatura de 4 °C y fueron almacenadas en refrigeración a 5 °C por 24 h hasta su revisión. Para el estudio se utilizaron 43 muestras que cumplieron con los criterios de inclusión: presentar movilidad y viabilidad superior al 90%, y tiempo superior a los 30 segundos.

Evaluación del semen. Para evaluar la movilidad de espermatozoides en semen fresco se colocaron 10 μ L de solución activadora (Tabla 1) sobre un portaobjetos, seguido de 1.0 μ L de concentrado de semen ($3.02 \times 10^9 \pm 2.94 \times 10^9$ cels/mL) y se observó al microscopio a 100 y 400 aumentos. La viabilidad fue determinada por medio de un frotis con tinción de eosina-nigrosina, de acuerdo con lo que refieren Peralta-Martínez *et al.* (2018).

Concentración espermática. La concentración de esperma se cuantificó utilizando una cámara Neubauer con doble conteo a una dilución de (1:1000 μ L) semen y diluyente, respectivamente, para cada una de las muestras (Aguilar-Juárez, 2010). El número total de células presentes en un mL se calculó de acuerdo con Peralta-Martínez *et al.* (2018).

Volumen de muestra. Para el seguimiento del efecto de pH, se realizó un pool para obtener un volumen de 6 mL de semen por tratamiento (pH) y solución extensora.

Tabla 1. Diluyentes utilizados para evaluar el efecto del pH sobre la movilidad en espermatozoides de trucha arcoíris, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792).

Nombre	Composición iónica
Solución 306 (modificada de Cosson, 1999)	NaCl 136.9 mM, $CaCl_2 \cdot 2H_2O$ 1.09 mM y Tris 30 mM, 306 mOsmol/kg
Solución 512 (modificada de Cosson, 1999)	NaCl 228 mM, $CaCl_2 \cdot 2H_2O$ 1.81 mM y Tris 50 mM, 512 mOsmol/kg
Erdahl & Graham (1980)	$CaCl_2 \cdot 2H_2O$ 0.7 mM, $MgCl_2 \cdot 6H_2O$ 1.08 mM, Na_2HPO_4 1.49 mM, KCl 34.30 mM, ac. cítrico 0.52 mM, glucosa 55.5 mM, KOH 226 mM, bicina 324 mM, 333 mOsmol/kg
Mounib (1978)	Sacarosa 125 mM, glutatión reducido 6.5 mM, $KHCO_3$ 100 mM, 200 mOsmol/Kg
Hanks (1975)	NaCl 136.9 mM, KCl 5.4 mM, $CaCl_2 \cdot 2H_2O$ 1.09 mM, Na_2HPO_4 0.423 mM, KH_2PO_4 0.44 mM, $MgSO_4$ 0.81 mM, $NaHCO_3$ 1.16 mM y glucosa 55 mM, 300 mOsmol/kg

Capacidad amortiguadora en soluciones extensoras. Para asegurar que no se presentaran variaciones de pH durante del estudio y previo a la incubación del semen, se evaluó la capacidad amortiguadora de las cinco soluciones extensoras (Tabla 1) por un periodo de ocho días en soluciones esterilizadas y no estériles, y se monitoreó el pH diariamente del primero al octavo día de almacenamiento. Durante este periodo todos los extensores se guardaron en refrigeración a 5 °C y replicados dos veces.

Soluciones extensoras y de activación. Se prepararon 100 mL de cada solución extensora (Tabla 1): tres de composición sencilla (306, 512 y Mounib 1978) y dos de composición compleja (Erdahl & Graham 1980, y Hanks 1975), se ajustaron a pH de 7, 7.2, 7.4, 7.6, 7.8, 8.0 y 8.2 con NaOH o HCl, y sólo para la solución de Hanks se ajustó con Na-HCO₃ de acuerdo con lo expuesto por Hanks (1975), estos intervalos se basaron en lo reportado como óptimo para la inactivación del esperma por varios autores (Alavi & Cosson, 2005; Ingermann *et al.*, 2008; Ciereszko *et al.*, 2010; Nynca *et al.*, 2012; Dziewulska & Domagala, 2013; Ogretmen *et al.*, 2014; Inan & Ogretmen, 2015). Para la activación de espermatozoides después de ser diluidos en las cinco soluciones extensoras y a pH diferente, se prepararon 200 mL de solución DIA 532 y 200 mL de suero salino fisiológico (SSF) y se recolectaron 500 mL agua de estanque (Tabla 2).

Efecto del pH de soluciones extensoras en esperma. Para evaluar el efecto del pH de la solución extensora sobre la movilidad, se tomaron 10 µL de semen concentrado y se mezclaron con 30 µL de solución extensora; posteriormente se colocaron 10 µL de esta dilución sobre un portaobjetos y se le agregaron 20 µL de solución activadora. Se observó la movilidad en objetivo de 10 aumentos y objetivo ocular de 10 aumentos para un total de magnificación de 100 aumentos. Todas las muestras y experimentos se manejaron en un cuarto frío a temperatura de 14 °C.

Análisis estadístico. Se realizó un análisis de varianza de dos vías (Ciereszko *et al.*, 2015) con las variables independientes extensor con pH diferente (Tabla 2) y soluciones activadoras (Tabla 1). Antes de realizar el análisis, los datos fueron transformados a la raíz cuadrada de arcoseno (Babiak *et al.*, 2001; Aguilar-Juárez, 2010). Para establecer las diferencias estadísticas entre los diferentes pH, se realizó una prueba de Tukey con $\alpha = 0.05$ (Aguilar-Juárez 2006). Además se realizó un análisis de correlación lineal entre el pH y el porcentaje de movilidad para establecer si hay dependencia.

RESULTADOS

Evaluación del semen. La evaluación de la calidad espermática en los 94 machos de trucha presentó una movilidad promedio del $78.93 \pm 26.28\%$, un tiempo promedio de movilidad del 36.36 ± 5.71

segundos, viabilidad del $79.23 \pm 13.31\%$, concentración de $3.02 \times 10^9 \pm 2.94 \times 10^9$ cel/mL con volumen promedio del 4.19 ± 3.8 mL.

Capacidad amortiguadora en soluciones extensoras. No se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las variaciones de pH en la evaluación de la capacidad amortiguadora de las cinco soluciones extensoras (Fig. 1a). No obstante, cuando las soluciones de composición compleja (Erdahl & Graham y Hanks) no son esterilizadas, presentan una disminución significativa de pH (7.99 a 3.98, y 7.66 a 5.82 respectivamente) desde el día 1 y hasta el día 8 ($p < 0.05$) (Fig. 1b).

Soluciones de activación. Las soluciones de activación (DIA 532, SSF y agua de estanque) activaron al 100% la movilidad en espermatozoides frescos. No obstante, al diluir el semen en las soluciones extensoras, la solución DIA 532 alcanzó un máximo de 52.6% de movilidad, mientras que el agua de estanque presentó el menor porcentaje de activación con un máximo de 10% (Figs. 2a-c).

Efecto en el esperma del pH de soluciones extensoras. En la evaluación del efecto del pH de la solución 306 sobre el movimiento de células espermáticas, se observó movilidad con todos los pH. La activación comenzó con un mínimo de 33% de movilidad a pH 7 e incrementó al 96% a pH 8.2. Se encontraron diferencias significativas entre los diferentes pH ($p < 0.05$) y una correlación positiva entre el pH y el porcentaje de movilidad ($R^2 = 0.85$) (Fig. 3). La solución que presentó los mejores porcentajes de activación fue DIA 532, con el 48% a pH 7.2 (Fig. 2a).

En la solución 512 no se observó movimiento de espermatozoides a pH 7 y 7.2. A partir de pH 7.4, y hasta pH 8.2, los espermatozoides presentaron movilidad al diluirse en la solución 512 con diferencias estadísticas significativas ($p < 0.05$) (Fig. 4). Se encontró una correlación positiva entre el pH y el porcentaje de movilidad ($R^2 = 0.93$). La solución DIA 532 activó el mayor porcentaje de células, con valores de 54, 53 y 51% con pH 7, 7.2 y 7.4, respectivamente, con diferencias estadísticas significativas ($p < 0.05$) (Fig. 2b).

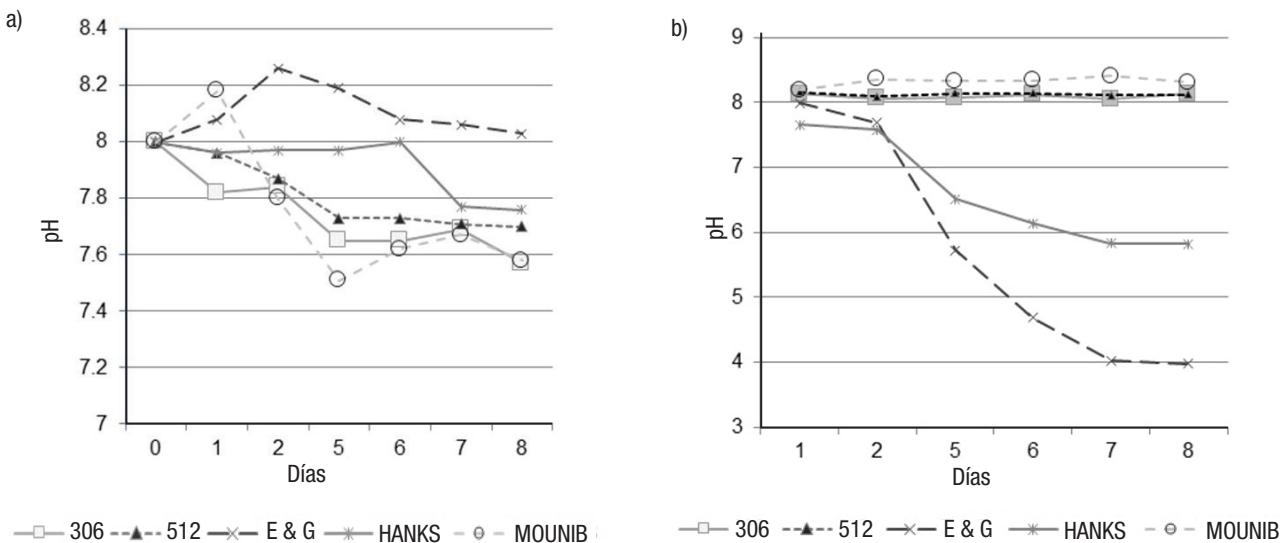
La solución de Hanks activó el movimiento de espermatozoides en todos los pH, con porcentajes que van desde el 42 hasta el 70% con pH de 7 y 7.8, respectivamente, pero no se encontraron diferencias estadísticas ($p < 0.05$). Se encontró una correlación positiva media entre el pH y el porcentaje de movilidad ($R^2 = 0.64$). La solución de activación DIA 532 es la que presentó los mayores porcentajes de activación: 44, 51 y 51.5% con pH 7, 7.2 y 7.4, respectivamente, (Fig. 2c).

La solución de Erdahl y Graham no permitió el movimiento de los espermatozoides con ningún pH y el SSF fue el medio que mejor activó la movilidad espermática, con el 47% con pH 8 (Fig. 3a).

La solución de Mounib no activó la movilidad con ningún pH y el mayor porcentaje de activación se obtuvo con el SSF 18% (Fig. 3b).

Tabla 2. Soluciones activadoras utilizadas para la evaluación de movilidad espermática de trucha arcoiris, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792).

Nombre	Composición
DIA 532 (Billard, 1977)	NaCl 8.72 mM, glicina 49.45 mM, Tris 20 mM, pH 9 y 87.39 mOsmol/kg
Suero salino fisiológico (SSF)	NaCl 14.54 mM en 100 ml H ₂ O bidestilada, pH 6 y 29 mOsmol/kg
Agua del estanque de cultivo	pH 7.6



Figuras 1a-b. Capacidad amortiguadora en las cinco soluciones extensoras esterilizadas (a) y no esterilizadas (b), almacenadas a 5 °C por un periodo de ocho días.

DISCUSIÓN

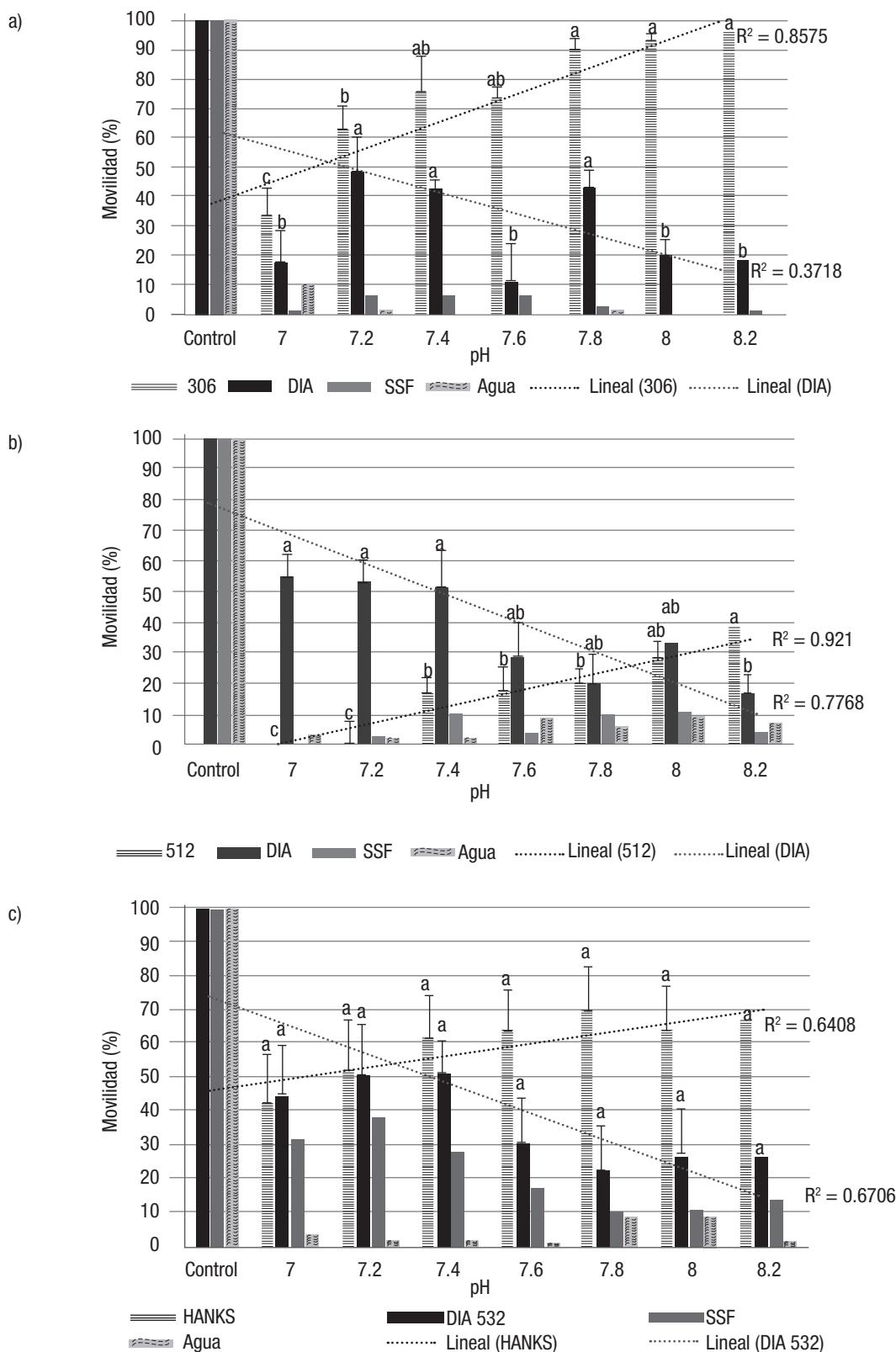
La capacidad amortiguadora de las soluciones extensoras no presentó diferencias significativas durante los ocho días de observación; no obstante, si las soluciones extensoras de Erdahl & Graham y Hanks no se esterilizan previo a su uso, pueden acidificarse debido a la proliferación de bacterias que son enriquecidas por la glucosa, y esa acidificación no permitirá la activación espermática, además de que causará daños en la célula. La forma disociada y altamente polar de los ácidos hace que atraviesen fácilmente la membrana plasmática de las células animales; una vez dentro de la célula, el ácido se disocia combinando el pH intracelular e interviene en el transporte de aminoácidos, así como en la carga eléctrica de la célula, lo que produce un aumento en los niveles de sodio y potasio. Este proceso aumenta la presión osmótica, eventualmente la membrana se rompe y la célula estalla (Alberts & Bray, 2006; Jiménez & Merchant, 2003).

Liu *et al.* (2016) reportan que la acidificación de la solución extensora disminuye gradualmente la movilidad y el pH durante el almacenamiento a largo plazo en semen de cabra (*Capra aegagrus s.e. hircus* Linnaeus, 1758) Chantzopoulos *et al.* (2015), señalan que la exposición de los espermatozoides a condiciones ácidas antes de su almacenamiento afecta la viabilidad y la movilidad durante la refrigeración. El uso de glucosa en extensores es común en técnicas de criopreservación como un protector externo que nutre la membrana celular; sin embargo, en procesos de conservación a corto y mediano plazo, se debe tener precaución al utilizarlo, ya que, como lo mencionan Jian-Hua *et al.* (2016), hay poca información sobre el impacto de los sustitutos energéticos en los espermatozoides durante el almacenamiento del semen. De las tres soluciones activadoras que se probaron, DIA 532 es la que presentó un mayor porcentaje de activación (50%). Esto se debe principalmente a su pH alcalino, que modifica la capacidad amortiguadora del semen. De acuerdo con Ingerman *et al.* (2002), el semen de salmones posee una capacidad amortiguadora baja a pH altos y una capacidad amortiguadora alta a pH bajos. En este caso, al diluir el semen en el extensor, se vio afectado su pH externo, y por consecuencia,

su capacidad amortiguadora, por lo que fue más sensible al pH 9 de la solución DIA 532 y menos sensible a los pH del SSF (6) y del agua de estanque (7.6). Por otro lado, la correlación negativa que se observó en la activación de la movilidad con DIA 532 estuvo asociada al efecto de activación inducida por la solución extensora; es decir, las células que fueron activadas por la solución extensora no pudieron activarse nuevamente con la solución DIA 532. Cuando los mecanismos de señalización intracelular en la fosforilación del brazo externo de la dineína ATPasa se activan, no es posible volverlos a activar, ya que los elementos involucrados se utilizaron en esta acción (Gregorio & Pardo, 2010).

La correlación positiva encontrada entre el porcentaje de movimiento de células espermáticas y el pH de las soluciones 306, 512 y Hanks, mostró un efecto del pH en la activación de la movilidad. Woolsey e Ingerman (2004), mencionan que la dependencia entre movilidad y pH está relacionada con la sensibilidad de la dineína ATPasa al pH, ya que la actividad de esta enzima fue 3.5 veces mayor a pH 7.6 en comparación con pH 7. Esta correlación positiva entre la motilidad de los espermatozoides y el valor de pH del semen durante el almacenamiento también fue reportada por Liu *et al.* (2016).

Con la solución de Erdahl y Graham no se observó el efecto del pH, mientras que la mayor activación de la movilidad se obtuvo con el SSF (47%). De acuerdo con Aguilar-Juárez (2010), esta solución fue la más adecuada para la inactivación de espermatozoides de trucha *Oncorhynchus mykiss nelsoni* en procesos de preservación a mediano plazo, y el mayor porcentaje de movilidad espermática lo obtuvo con DIA 532 (80%). De igual forma, en este estudio dicha solución mantuvo inactivos los espermatozoides, pero el porcentaje de activación estuvo por debajo de lo encontrado por Aguilar-Juárez (2010). En este trabajo, el porcentaje de activación bajo pudo deberse a la esterilización de la solución, en donde el ácido cítrico, al igual que otros ácidos carboxílicos, cuando se calienta a más de 175 °C, se descompone y produce CO₂ y H₂O, lo que elimina su acción sobre la fijación de calcio en la membrana de los espermatozoides que, junto con los iones de Na⁺ y K⁺, mantienen el equilibrio osmótico al favorecer la movilidad de los espermatozoides (Cabrera *et al.*, 2011).

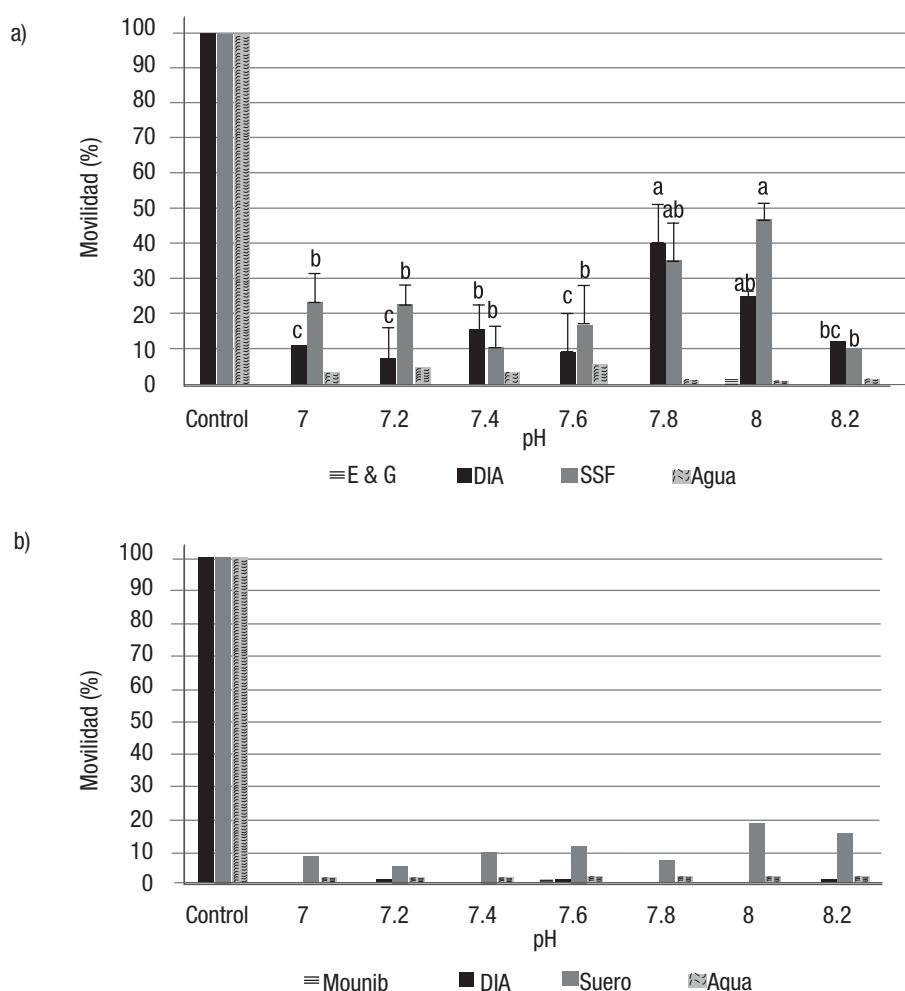


Figuras 2a-c. Movilidad de espermatozoides de *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) en extensor 306 (a), 512 (b) y Hanks (c), con pH variables y activación de movilidad con tres soluciones activadoras, DIA 532, SSF y agua de estanque. Superíndices diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Por otro lado, la solución de Mounib ha sido utilizada por varios autores para la criopreservación espermática en peces (Agarwal, 2011; Legendre & Billard, 1980; Pullin, 1972). En este estudio esta solución no activó la movilidad a ningún pH y la activación con SSF alcanzó sólo un 19%, lo cual puede atribuirse a la alta concentración de bicarbonato de potasio (KHCO_3) que contiene la solución (100 mM KHCO_3). Dziewulska & Domagala (2013) mencionan que a concentraciones de 8 mM de KCl hay nula movilidad; adicionalmente, encontraron una correlación negativa entre concentraciones del ion K^+ y la movilidad. Por otro lado, aun cuando esta solución presenta una osmolaridad baja (200 mOsmol/kg), necesaria para la activación de esperma, esto no fue suficiente para permitir la movilidad de las células. De acuerdo con Boderenko (2014), la concentración de algunos iones, así como el pH, son críticos en cualquier condición osmótica, por lo tanto, es importante realizar más estudios que correlacionen la concentración iónica de los principales cationes que componen el fluido seminal con el pH de la solución.

Por lo anterior, la elaboración y uso de soluciones extensoras en almacenamiento de esperma a corto, mediano o largo plazo deben

presentar un equilibrio de concentración de iones y pH. En las células animales el pH interno se encuentra en un rango de 6.8 a 7.2; cuando el semen se diluye en una solución dentro de este rango, no hay hiperpolarización de la membrana celular, debido a que hay un equilibrio en la concentración de iones H^+ . Si el semen se diluye en soluciones ligeramente por encima o por debajo del pH interno, la capacidad amortiguadora de la célula aporta o libera iones H^+ para reducir o aumentar el pH hasta llegar al equilibrio. Cuando esta capacidad amortiguadora es rebasada por el incremento o disminución de los iones H^+ , pueden ocurrir dos cosas: una concentración alta de iones H^+ no permite la entrada de Na^+ , Ca^{2+} o Mg^{2+} , por lo tanto, no hay un intercambio iónico y consecuentemente no se da la hiperpolarización de la membrana. Una baja concentración de iones H^+ acelera la liberación de éstos desde el interior de la célula y, por consecuencia, la introducción de Na^+ , Ca^{2+} o Mg^{2+} , con lo que ocurre el intercambio iónico que genera la hiperpolarización de la membrana y consecuentemente la creación de energía para la activación de los mecanismos que generan la movilidad del espermatozoide (Jiménez & Merchant, 2003; Lodish et al., 2006; Alberts et al., 2006; López & Segura, 2008).



Figuras 3a-b. Movilidad de espermatozoides de *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) en extensor Erdahl & Graham (a) y Mounib (b), con pH variables y activación con tres soluciones activadoras, DIA 532, SSF y agua de estanque. Superíndices diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Adicionalmente, es importante considerar las características individuales de cada especie, ya que la composición del fluido seminal puede diferir en la concentración de sus componentes (Dziewulska *et al.*, 2008), de manera que el efecto de la solución extensora o de almacenamiento puede tener resultados variables.

De los resultados obtenidos en este trabajo se puede concluir que con las soluciones 306, 512 y Hanks hay una relación positiva entre el pH y el porcentaje de movilidad en los espermatozoides de trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*), ya que al incrementarse el pH se incrementó la movilidad. En el caso de las soluciones de activación, se encontró una correlación negativa en la activación con DIA 532 con respecto al pH de la solución de almacenamiento. En las soluciones 306, 512 y Hanks, a menor pH, mayor porcentaje de activación.

AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece al Conacyt por la beca (267534) otorgada por medio del doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana (UAM), a las granjas acuícolas La Cañada y Tatakany por el uso y manejo de reproductores y a Nanci Arana Brito por su apoyo en el procesamiento de muestras.

REFERENCIAS

- AGARWAL, N. K. 2011. Cryopreservation of fish semen. In: Bhatt, J. P., M. Thapliyal & A. Thapliyal (Eds.). *Himalayan aquatic biodiversity conservation & new tools in biotechnology*. Transmedia Publication, India. 194 p.
- AGUILAR-JUÁREZ, M. 2010. Introducción a la maduración gonádica y conservación del esperma de la trucha de San Pedro Mártir *Oncorhynchus mykiss nelsoni* (Evermann, 1908). Tesis de doctorado en Ciencias (Ecología). Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México. 275 p.
- ALAVI, S. M. & J. COSSON. 2005. Sperm motility in fishes. I. Effects of temperature and pH: a review. *Cell Biology International* 29: 101-110. DOI:10.1016/j.cellbi.2004.11.021
- ALAVI, S. M. & J. COSSON. 2006. Sperm motility in fishes. (II) Effects of ions and osmolality: A review. *Cell Biology International* 30: 1-14. DOI:10.1016/j.cellbi.2005.06.004
- ALAVI, S. M. H., J. COSSON, M. KARAMI, B. M. AMIRI & M. A. AKHOUNDZADEH. 2004. Spermatozoa motility in the Persian sturgeon, *Acipenser persicus*: effects of pH, dilution rate, ions and osmolality. *Society for Reproduction and Fertility* 128: 819-828.
- ALAVI, S. M. H., J. COSSON, M. KARAMI, B. M. AMIRI & M. A. AKHOUNDZADEH. 2004. Spermatozoa motility in the Persian sturgeon, *Acipenser persicus*: effects of pH, dilution rate, ions and osmolality. *Society for Reproduction and Fertility* 128: 819-828.
- ALBERTS, B. & D. BRAY. 2006. *Introducción a la Biología Celular*. 2a. ed. Buenos Aires: Médica Panamericana. 864 p.
- BAYNES, S. M., A. P. SCOTT & A. P. DAWSON. 1981. Rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, spermatozoa: Effects of and pH on motility. *Fishery Biology* 19 (3): 245-264.
- BILLARD, R. 1977. A new technique or artificial insemination for salmonids using a sperm diluent. *Fisheries* 2: 24-25.
- BONDARENKO, O., B. DZYUBA, J. COSSON, M. RODINA & O. LINHART. 2014. The role of Ca^{2+} and Na^+ membrane transport in brook trout (*Salvelinus fontinalis*) spermatozoa motility. *Fish Physiology and Biochemistry* 40 (5): 1417-1421. DOI:10.1007/s10695-014-9936-5
- BOITANO, S. & K. C. OMOTO. 1991. Membrane hyperpolarization activates trout sperm without an increase in intracellular pH. *Journal of Cell Science* 98: 343-349.
- CABRERA, V. P., L. A. AYULO & A. C. PANTOJA. 2011. Efecto del dilutor tris y citrato con yema de huevo de codorniz sobre la viabilidad espermática en semen ovino congelado en pajillas. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú* 22 (2): 105-113.
- CIERESZKO, A., G. J. DIETRICH, M. A. DIETRICH, J. NYNCA, H. KUZMINSKI, S. DOBOSZ & J. GRUDNIEWSKA. 2010. Effects of pH on sperm motility in several Salmoniformes species: *Oncorhynchus mykiss*, *Salvelinus fontinalis*, *Salmo trutta*, *Salmo salar* and *Thymallus thymallus*. *Applied Ichthyology* 26: 665-667.
- CIERESZKO, A., G. J. DIETRICH, J. NYNCA, S. DOBOSZ & J. KROM. 2015. Maturation of spermatozoa from rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) sex-reversed females using artificial seminal plasma or glucose-methanol extender. *Theriogenology* 83 (7): 1213-1218. DOI:10.1016/j.theriogenology.2014.12.028
- COSSON, J. 1999. Ionic factors regulating the motility of fish sperm. In: Gagnon, C. (Ed.). *The Male Gamete: From Basic Knowledge to Clinical Applications*. Cache River Press, pp. 161-186.
- COSSON, J. 2004. The Ionic and Osmotic Factors Controlling Motility of Fish Spermatozoa. *Aquaculture International* 12: 69-85.
- CHANTZAROPOULOS, A., C. NATHANAILIDES, L. KOKOKIRIS, A. BARBOUTI & T. ZHANG. 2015. A brief exposure to low pH prior to refrigerated storage reduces the motility and viability of goldfish sperm (*Carassius auratus*, Linnaeus, 1758). *Applied Ichthyology* 31 (1): 89-93.
- DA SILVA, J. C., A. S. VARELA JUNIOR, J. S. CALDAS, C. DA SILVA FREITAS, J. G. BOTELHO, E. P. COLARES & C. D. CORCINI. 2016. The effects of osmolality on sperm quality in *Jenynsia multidentata* (Cyprinodontiformes: Anablepidae). *Fish Physiology and Biochemistry* 42 (1): 93-102. DOI:10.1007/s10695-015-0120-3
- DIZIEWULSKA, K., A. RZEMIENIECKI, J. DOMAGALA. 2008. Basic physico-chemical parameters of milt from sea trout (*Salmo trutta m. trutta*), brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Applied Ichthyology* 24 (4): 497-502. DOI:10.1111/j.1439-0426.2008.01133
- DIZIEWULSKA, K. & J. DOMAGALA. 2013. Effect of pH and cation concentrations on spermatozoan motility of sea trout (*Salmo trutta m. trutta* L.). *Theriogenology* 79 (1): 48-58. DOI:10.1016/j.theriogenology.2012.09.008
- DZYUBA, B., J. COSSON, G. YAMANER, O. BONDARENKO, M. RODINA, D. GELA, V. BONDARENKO, A. SHALIUTINA & O. LINHART. 2013. Hypotonic treatment prior to freezing improves cryoresistance of common carp (*Cyprinus carpio* L.) spermatozoa. *Cryobiology* 66 (2): 192-194. DOI:10.1016/j.cryobiol.2012.12.003.
- ERDAHL, D. A. & E. F. GRAHAM. 1980. Cryopreservation of spermatozoa of the brook and rainbow trout. *CryoLetters* 1: 203-208.

- GARZON, D. L., D. S. PENARANDA, L. PÉREZ, F. MARCO-JIMÉNEZ, X. ESPERT, T. MULLER, M. JOVER & J. F. ASTURIANO. 2008. Effects of pH, sodium bicarbonate, cryoprotectants and foetal bovine serum on the cryopreservation of European eel sperm. *Reproduction in domestic animals* 43 (1): 99-105. DOI:10.1111/j.1439-0531.2007.00861.x
- GREGORIO, M. J. & S. PRADO-CARRASCO. 2010. Crioconservación de semen en peces: Efecto sobre la movilidad y fertilidad. *Acta Biológica Colombiana* 15 (2): 3-24.
- HEERDER, E. V., H. J. VUREN & G. J. STEYN. 1993. Development and evaluation of sperm diluents for the artificial insemination of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquatic, Living Resour* 6: 57-62.
- HU, J., Y. ZHANG, R. ZHOU & Y. ZHANG. 2009. Changes in extracellular osmolality initiate sperm motility in freshwater teleost rosy barb *Puntius conchonius*. *Theriogenology* 72 (5): 704-710. DOI:10.1016/j.theriogenology.2009.05.009
- INGERMANN, R. L., D. C. BENCIC & J. G. CLOUD. 2002. Low seminal plasma buffering capacity corresponds to high pH sensitivity of sperm motility in salmonids. *Fish Physiol Biochemistry* 24: 299-307.
- INGERMANN, R. L., M. HOLCOMB, M. D. ZUCCARELLI, M. K. KANUGA & J. G. CLOUD. 2008. Initiation of motility by steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) sperm: Membrane ion exchangers and pH sensitivity. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 151: 651-656.
- INAN, B. E. & F. OGRETEN. 2015. Determination of differences in the biochemical properties of sperm activating and non-activating ovarian fluids and their influences on sperm motility in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 448: 539-544.
- JIMÉNEZ, L. F. & H. MERCHANT. 2003. *Biología celular y molecular*. Pearson Educación. México. 912 p.
- LEGENDRE, M. & R. BILLARD. 1980. Cryopreservation of rainbow trout sperm by deep-freezing. *Reproduction Nutrition Development* 20 (6): 1859-1868.
- LIU, C. H., H. B. DONG, D. L. MA, Y. W. LI, D. HAN, M. J. LUO, Z. L. CHANG & J. H. TAN. 2016. Effects of pH during liquid storage of goat semen on sperm viability and fertilizing potential. *Animal Reproduction Science* 164: 47-56. DOI:10.1016/j.anireprosci.2015.11.011.
- LI, P., Z.H. LI, M. HULAK, M. RODINA, & O. LINHART. (2012). Regulation of spermatozoa motility in response to cations in Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*). *Theriogenology* 78: 102-109. DOI:10.1111/j.1439-0531.2010.01651
- LODISH, H., A. BERK, P. MATSUDAIRA, CH. A. KAISER, M. KRIEGER, M.P. SCOTT, S. L. ZIPURSKY & J. DARNELL. 2006. *Biología celular y molecular*. 5^a ed. Médica Panamericana, Buenos Aires. 1088 p.
- LÓPEZ, M. L. & C. SEGURA. 2008. Nuevas vías de permeabilidad y regulación del pH intracelular como posibles blancos terapéuticos en *Plasmodium falciparum*. *Acta Biológica Colombiana* 13 (2): 3-21
- MEDINA-ROBLES, V. M., Y. M. VELASCO-SANTAMARÍA & P. E. CRUZ-CASALLAS. 2005. Aspectos generales de la crioconservación espermática en peces teleósteos. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias* 18 (1): 34-48.
- MOHR, L. C. & S. M. CHALANCHUK. 1985. The effect of pH on sperm motility of white suckers, *Catostomus commersoni*, in the Experimental Lakes Area. *Environmental Biology of Fishes* 14 (4): 309-314.
- MORISAWA, M., M. OKUNO, K. SUZUKI, S. MORISAWA & K. ISHIDA. 1983. Effects of potassium and osmolality on spermatozoan motility of salmonid fishes. *Experimental Biology* 107: 105-113.
- MOUNIB, M. S. 1978. Cryogenic preservation of fish and mammalian spermatozoa. *Reproduction and Fertility* 53 (1): 13-8.
- NYNCA, J., G. J. DIETRICH, H. KUZMINSKI, S. DOBOSZ & A. CIERESZKO. 2012. Sperm motility rate at pH 6.5 as a useful parameter for the evaluation of rainbow trout sperm quality and usefulness for short-time storage. *Applied Ichthyology* 28: 930-933.
- ÖGRETMEN, F., S. GOLBASI & B. E. INAN. 2014. Inhibitory effect of K⁺ and Ca₂₊ concentrations, pH, and osmolality of activation solution on motility of shabut (*Barbus grypus* Heckel 1843) spermatozoa. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences* 38: 245-252.
- PERALTA-MARTÍNEZ, M. A., J. VELAZCO-SARABIA, D. A. RETANA-ORTEGA. 2018. Evaluation of sperm quality in adult white fish (*Chirostoma estor*) Jordan 1879, Mexico. *Journal of Entomology and Zoology Studies* 6 (1): 121-125.
- PULLIN, R. S. V. 1972. The storage of plaice (*Pleuronectes platessa*) sperm at low temperatures. *Aquaculture* 1: 279-283.
- ROSEN GRAVE, P., H. TAYLOR, R. MONTGOMERIE, V. METCALF, K. McBRIDE & N. J. GEMMELL. 2008. Chemical composition of seminal and ovarian fluids of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and their effects on sperm motility traits. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 152: 123-129.
- SANCHES, E. A., G. NEWMANN., C. PEREIRA & R. A. BOMBADELLI. 2015. Effects of water pH on gamete activation, embryonic development, and larval normality in *Prochilodus lineatus*. *Ciências Agrárias, Londrina* 36 (4): 2871-2880. DOI: 10.5433/1679-0359.2015v36n4p2871
- TABARES, C. J., A. M. TARAZONA & Á. M. OLIVERA. 2005. Fisiología de la activación del espermatozoide en peces de agua dulce. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias* 18 (2): 149-161.
- TAKEI, G. L., C. MUKAI & M. OKUNO. 2012. Transient Ca²⁺ mobilization caused by osmotic shock initiates salmonid fish sperm motility. *The Journal of Experimental Biology* 215: 630-641.
- VALDEBENITO, I., C. FLETCHER, V. VERA & J. FERNÁNDEZ. 2009. Factores fisico-químicos que regulan la motilidad espermática en peces: aspectos básicos y aplicados. Una revisión. *Archivos de Medicina Veterinaria* 41: 97-106.
- VIVEIROS, A. T., Z. A. ISAU, D. CANEPPELE & M. C. LEAL. 2012. Sperm cryopreservation affects postthaw motility, but not embryogenesis or larval growth in the Brazilian fish *Brycon insignis* (Characiformes). *Theriogenology* 78 (4): 803-810. DOI:10.1016/j.theriogenology.2012.03.028.
- YANG, H., L. HAZLEWOOD, R. B. WALTER & T. R. TIERSCH. 2006. Effect of osmotic immobilization on refrigerated storage and cryopreservation of sperm from a viviparous fish, the green swordtail *Xiphophorus helleri*. *Cryobiology* 52 (2): 209-218. DOI:10.1016/j.cryobiol.2005.11.002
- WOOLSEY, J. & R. L. INGERMANN. 2003. Acquisition of the potential for sperm motility in steelhead (*Oncorhynchus mykiss*): effect of pH on dynein ATPase. *Fish Physiology and Biochemistry* 29: 47-56.

Responses of aquatic macroinvertebrates to human pressure in a tropical highland volcanic basin: Birris River, Irazú Volcano (Costa Rica)

Respuestas macroinvertebrados acuáticos a la presión humana en una cuenca tropical volcánica alta: Río Birris, Volcán Irazú (Costa Rica)

Miguel Marchamalo¹, Monika Springer^{2,5}, Raúl Acosta³, Beatriz González-Rodrigo⁴ and Danny Vásquez⁵

¹ Hydrobiology Research Group, ETSI Caminos, Canales y Puertos, Universidad Politécnica de Madrid. Calle Profesor Aranguren s/n, Ciudad Universitaria, Madrid, 28040. Spain

² Escuela de Biología, Centro de Investigación en Ciencias Marinas y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica. Ciudad Universitaria, San Pedro de Montes de Oca, San José, 2060. Costa Rica

³ Freshwater Ecology, Hydrology and Management (FEHM-Lab). Universitat de Barcelona. 08028, Avenida Diagonal 643, Barcelona. Spain

⁴ Departamento Ingeniería Civil: Construcción, Infraestructura y Transporte. ETSI Civil, Universidad Politécnica de Madrid. Calle Alfonso XII, nº3, Madrid, 28014. Spain

⁵ Escuela de Biología, Centro de Investigación en Ciencias Marinas y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica. Ciudad Universitaria, San Pedro de Montes de Oca, San José, 2060. Costa Rica
e-mail: miguel.marchamalo@upm.es

Recibido: 25 de noviembre de 2017.

Aceptado: 18 de mayo de 2018.

Marchamalo M., M. Springer, R. Acosta, B. González-Rodrigo and D. Vásquez. 2018. Responses of aquatic macroinvertebrates to human pressure in a tropical highland volcanic basin: Birris River, Irazú Volcano (Costa Rica). *Hidrobiológica* 28 (1): 179-190. DOI: 10.24275/uam/izt/dcbs/hidro/2018v28n2/Marchamalo

ABSTRACT

Background. Tropical mountain rivers are strategic sources of water for human development while biological communities are indicators of the status of these ecosystems. However, volcanic basins close to large urban areas are affected by increasing human pressures that threaten the future of these ecosystems and their benefits to society. **Goals.** This paper analyzes the evolution of the responses of the aquatic macroinvertebrate assemblages in the face of increasing pressures in the Birris River basin, which is essential for providing food and energy for the Greater Metropolitan Area of Costa Rica. The hypothesis that volcanic headwater communities are highly vulnerable to human impacts was tested. **Methods.** Composition and structure of aquatic macroinvertebrate assemblages were assessed along main river channels over two years. **Results.** The spatial variability of assemblages was related to organic pollution and the self-purification capacity of the river. Temporal variability was mainly explained by the intra-annual climate variability (seasonality). Macroinvertebrate assemblages were dominated by Chironomidae (Diptera), Simuliidae (Diptera), and Baetidae (Ephemeroptera) throughout the year. High flows during the rainy season (May to December) reduced density while diversity peaked at the end of that season. Ephemeroptera and Trichoptera reached their maximum abundance during the dry season, while Diptera showed maximum richness at the end of the rainy season. **Conclusions.** Biological communities showed spatial and temporal adaptations to the main environmental stresses, including high levels of organic pollution. However, the high slope of river channels favors the self-purification processes, which offer an opportunity for the recovery of ecological integrity combined with control of the organic discharges. More information is needed on taxonomy and autoecology of aquatic fauna and flora in these fragile volcanic environments that are strategic for the protection of water resources in the tropics.

Keywords: benthos, resilience, self-purification, volcanic streams, water resources

RESUMEN

Antecedentes. Los ríos de montaña tropicales son fuentes estratégicas de agua y sus comunidades biológicas son indicadoras sensibles de las alteraciones de estos ecosistemas. Las cuencas volcánicas cercanas a grandes urbes tropicales experimentan presiones crecientes, que comprometen el futuro de estos ecosistemas y sus servicios a la sociedad. **Objetivos.** Se estudió la cuenca del río Birris, estratégica en la provisión de alimentos y energía del Gran Área Metropolitana de Costa Rica, con el fin de analizar la respuesta de las comunidades acuáticas ante presiones crecientes, bajo la hipótesis de que son muy vulnerables a la presión humana. **Métodos.** Se analizó la composición y estructura de las asociaciones de macroinvertebrados acuáticos a lo largo de los dos cauces principales durante dos años. **Resultados.** La variabilidad espacial de estas asociaciones se relacionó con la contaminación orgánica y la capacidad de autodepuración

del río. La estacionalidad explicó principalmente la variabilidad temporal. Chironomidae (Diptera), Simuliidae (Diptera) y Baetidae (Ephemeroptera) fueron dominantes durante todo el año. Las crecidas durante la temporada de lluvias originaron una reducción de la densidad, mientras que la diversidad aumentó al final de este período. Ephemeroptera y Trichoptera alcanzaron máxima abundancia durante la estación seca, mientras que Diptera presentó un máximo de riqueza al final de la temporada de lluvias. **Conclusiones.** Las comunidades biológicas están adaptadas espacial y temporalmente a las principales presiones ambientales, especialmente las crecidas (falta de regulación hidrológica) y la contaminación orgánica. Asimismo, la elevada pendiente de los cauces favorece los procesos de autodepuración, que constituyen una oportunidad para la recuperación de estos ríos si se controlasen los vertidos orgánicos. Se necesita más información sobre taxonomía y autoecología de la fauna y flora acuática en estos frágiles ambientes volcánicos, estratégicos para la protección del recurso hídrico en zonas tropicales.

Palabras clave: autodepuración, bentos, recursos hídricos, resiliencia, ríos volcánicos

INTRODUCTION

During recent decades, aquatic macroinvertebrates have been widely used as indicators of impacts on freshwater ecosystems worldwide and increasingly in Latin America (Armitage *et al.*, 1983; Hellawell, 1986; Alba-Tercedor & Sánchez-Ortega, 1988; Rosenberg & Resh, 1993; Weigel *et al.*, 2002; Roldán, 2003; Juárez & Ibáñez, 2003; Acosta *et al.*, 2009; Ferreira *et al.* 2011; Sánchez *et al.*, 2012; Rios-Touma *et al.*, 2014; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014a). Although several studies have dealt with the ecology of aquatic macroinvertebrates in the Central American streams, including Wolda and Flowers (1985), Flowers and Pringle (1995), Astorga *et al.* (1997), Ramírez and Pringle (1998), Paaby *et al.* (1998), Umaña (1998), Boyero and Bosch (2002), Ramírez *et al.* (2006), Stein *et al.* (2008), Vásquez *et al.* (2009), Chaves-Ulloa *et al.* (2014), more research is needed to obtain the required level of knowledge about ecology and taxonomy (Springer, 2008; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014a) to assess the effects of global change scenarios on freshwater ecosystems in the region.

One of the main drivers of aquatic communities is climate (Hynes, 1970). Many tropical areas are from moderately to highly seasonal with respect to rainfall. Rainfall seasonality occurs both in short term cycles, with strong events within the year and in long-term seasons, such as “El Niño Southern Oscillation” (ENSO) phenomena. Macroinvertebrate assemblages have adapted to such variations through natural history. Some studies have shown that aquatic insects exhibit seasonal fluctuations even in non-seasonal tropical areas (Wolda & Flowers, 1985). These patterns are increasingly affected by the alteration of natural flow regimes resulting from dams and hydropower production. Several studies show the effects of hydropower production on Neotropical rivers (Pringle *et al.*, 2000), highlighting the importance of using multiple measures of macroinvertebrate assemblage structure for assessing this type of environmental impact (Chaves-Ulloa *et al.*, 2014).

On the other hand, land use changes in mountain areas, such as clearing of native vegetation, lead to changes in magnitude, frequency, duration, and seasonality of flows, as well as increased sediment input to streams, which in turn change aquatic and riparian habitats (Wohl, 2006; Mancilla *et al.*, 2009). Cattle areas, especially dairy-intensive farms, produce forceful impacts on mountain tropical streams, with higher dissolved solids, lower dissolved oxygen and, thus, pollution-tolerant aquatic communities (Giraldo *et al.*, 2014). Understanding changes in tropical streams in response to land use impacts is a priority for tropical ecosystems conservation and management (Boyero *et al.*, 2009).

However, there are few data regarding the composition and structure of aquatic communities in tropical volcanic highlands. In this study, a two-year sampling effort led to the characterization of aquatic macroinvertebrate assemblages in the Birris River Basin (Costa Rica), located at the southern slope of the Irazú Volcano. The hypothesis that volcanic headwater communities are highly vulnerable to human impacts was tested, as volcanic ash generates highly permeable soils and, thus, low baseflow stream discharge in these areas.

The main hypothesis is that volcanic headwater communities are highly vulnerable to human impacts, so remaining taxa are resilient to them. Thus, objectives of this research are: (1) test the ecological responses of macroinvertebrates assemblages under human pressure in highland tropical headwaters; (2) evaluate the resilient responses of macroinvertebrate assemblages to degradation and rehabilitation gradients in these environments; and (3) analyze the recovery potential of these ecosystems.

MATERIAL AND METHODS

Study area. The Birris River Basin is located in the highlands and southern slopes of the Irazú Volcano, 3400 m.a.s.l., an active volcanic cone located in the Central Volcanic Range of Costa Rica (Fig. 1). The basin was selected as it is representative of the high-priority water producing mountain headwaters in the tropics. This study is focused on the two main streams, the Birris River, with a gradient of 2139 m over its 15.4 km distance, and its tributary Pacayas Creek (or Quebrada Pacayas) with a gradient of 1750 m along a distance of 11.2 km. Such high gradients are the origin of high slope values in fluvial reaches ranging from 7.7% to 11.1%. Annual rainfall averages 2300 mm caused by cold polar fronts (October to January) and convective storms (May to October) with a relatively dry season from January to May. During wet season flash-floods occur, due to the combination of steep slopes and heavy rainfall.

Nine sampling sites were located in this basin to assess the responses of aquatic communities to increasing human pressure balanced with higher self-purification capacity. Two stations were located in the less impaired Birris River and Quebrada Pacayas headwaters (B1 and P1). The rest (B1', B2, B3, B4, P2, P3, P4) were located in an increasing pressure design (Fig. 1, Table 1). Sampling campaigns started in February 2002 (1st dry season) and were repeated bimonthly until October 2003 (2nd wet season), with a total of 11 campaigns. Upper reaches (B1, P1) have fine silty and sandy substrates, because of the constant

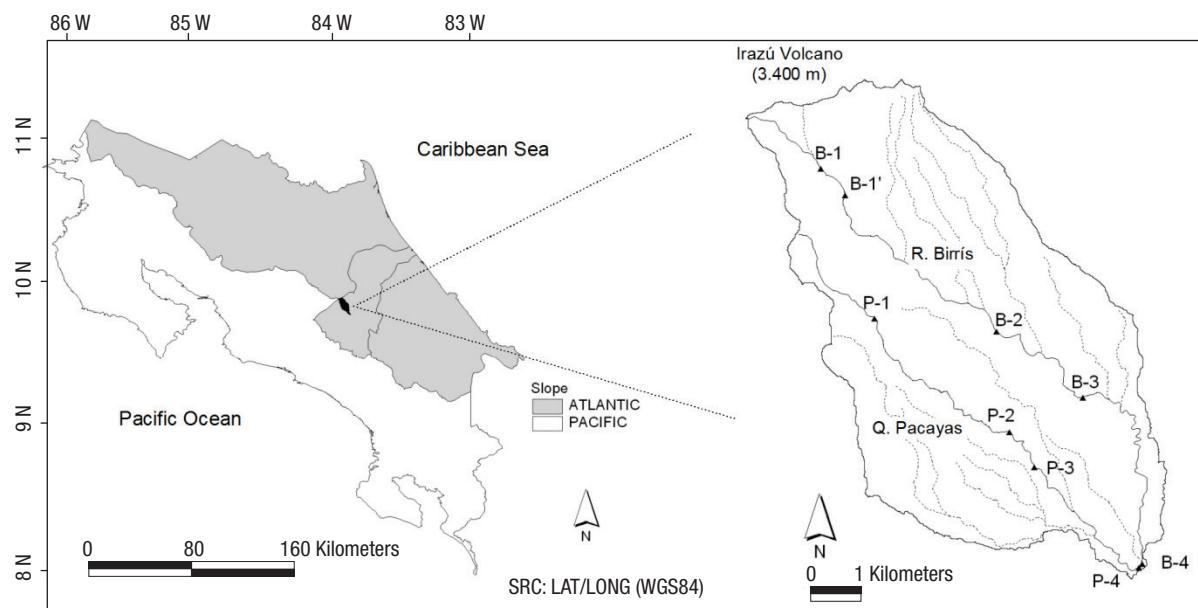


Figure 1. Spatial location of the studied area and sampling stations in the River Birris Basin (Costa Rica).

input of volcanic ash from previous eruptions (1963-1965). Forest cover and riparian forest corridor decrease downstream in both the Pacayas and Birris streams (Table 1). Fieldwork evidence indicated that the main sources of contaminants in the Birris River Basin were the intense agricultural and cattle-raising activity as well as the discharge of human sewage. The substrate was characterized in the field following the methodology proposed by Wolman (1954), consisting of 100 random surveys in the channel.

For each sampling station, the hydrologic drainage basin was determined using ArcSwat software. Relevant parameters, such as the percentage of land cover types (forest, pasture, crops, volcanic ash, and urban), upstream population, and cattle density were calculated using ArcView GIS for each sub-basin.

Macroinvertebrate sampling. Benthic macroinvertebrates were collected by aggregating two samples: river bed SURBER sampling

Table 1. Substrate, habitat and land use characterization for the sampling stations in the Birris River(Costa Rica).

PARAMETER	Units	Río Birris					Quebrada Pacayas			
		B1	B1'	B2	B3	B4	P1	P2	P3	P4
Elevation	m	2940	2860	2050	1630	1255	2400	1710	1595	1255
Slope	%	23	11	20	8	8	20	11	11	11
Distance to source	km	1.7	2.8	7.4	10.1	15.4	2.5	4.7	7.6	11.2
Sub-basin area	ha	196	368	1232	1930	2823	164	378	628	1975
Fine	%	85	85	25	22	10	48	29	19	14
Gravel	%	3	3	26	39	37	10	18	8	20
Cobble	%	1	1	13	19	34	31	22	19	31
Boulder	%	11	11	36	20	19	11	31	54	35
Popul. dens.	inh/km ²	9	10	47	73	98	64	94	244	251
Cattle density	heads/km ²	0	73	74	66	76	54	47	71	108
Forest cover	%	94.06	80.09	49.80	42.76	38.85	29.30	28.44	24.92	15.93
Pasture cover	%	3.58	16.55	31.31	31.68	32.20	56.54	48.25	42.75	39.84
Crop cover	%	0.00	2.10	18.43	25.01	27.85	13.92	22.38	28.19	40.17
Urban cover	%	0.00	0.00	0.08	0.31	0.94	0.24	0.94	4.14	4.06
Volcanic ash	%	2.36	1.26	0.37	0.24	0.16	0.00	0.00	0.00	0.00

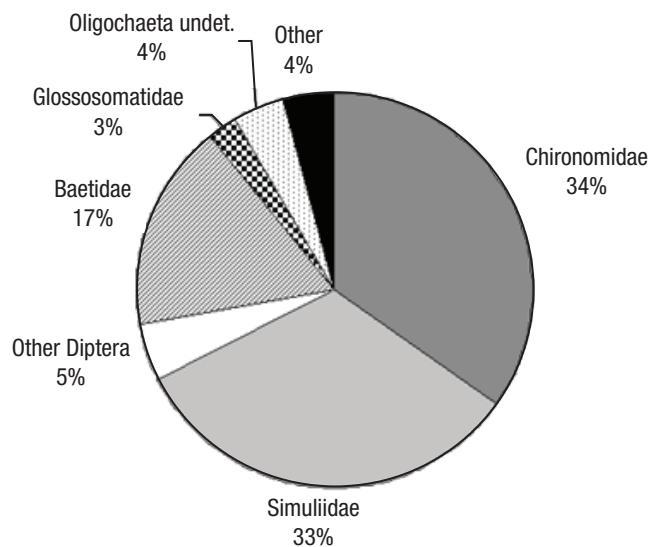


Figure 2. Composition of the Birris River (Costa Rica) macroinvertebrate assemblages at family level. undet. = undetermined.

(1-square foot sampling area, three samples per station and campaign) and multi-habitat sampling (15 minutes of total collecting time, using a hand-net). Ethyl alcohol (70%) was used for preservation. Benthic invertebrate samples were sorted in the laboratory and identified, when possible, to the genus level using taxonomic keys for Neotropical (Roldán, 1988) and Costa Rican fauna (Spinger et al., 2010). As required by Costa Rican law, samples were deposited at the Zoological Museum of the University of Costa Rica. Taxa were assigned to functional groups: shredders, scrapers, collector-gatherers, collector-filterers, and predators-parasites (Merritt & Cummins, 1996; Ramírez & Pringle, 1998; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014b). SURBER data were used for quantitative indexes and density was shown as individuals per square meter. Shannon's diversity (H'), richness, and percentages of indicator taxa (Ephemeroptera and Trichoptera, summarizing the EPT (Ephemeroptera-Plecoptera-Trichoptera parameter), since there were no Plecoptera) were calculated based on the total of sampled individuals (SURBER + multi-habitat samples). Along with invertebrate sampling, water quality (pH, temperature, dissolved oxygen, biological oxygen demand-BOD, and fecal coliforms), and quantity (flow discharge) were also measured. Analyses were done in the National Water Laboratory (AyA Costa Rica) following the "Standard Methods for Examination of Water & Wastewater" by the APHA, AWWA, and WPCF (1975).

Statistical analysis. Non-parametric tests were chosen to deal with a wide range of variables, scales, and units, since these could affect the normality of the selected variables. Two MDS analyses were conducted in order to characterize the responses of macroinvertebrate communities to spatial and temporal gradients. For this purpose, a global matrix was built integrating the above-mentioned climatic, land use, physicochemical, biotic, and geomorphological variables for the sampling stations over the studied period. The spatial matrix included values for each sampling station of the available non-redundant variables, while a temporal matrix with campaign-data was used for the temporal analysis. Statistical analyses were carried out using the commercial software package Statgraphics (Statistical Graphics Corp.).

RESULTS

Physicochemical water properties. Physicochemical water characteristics changed along basin gradients as shown in Table 2. Station B1' was affected by dairy-farm waste waters, while P3 showed the aggregated impacts of agricultural diffuse pollution and untreated sewage discharge from the town of Pacayas. Water temperature ranged from 10 to 21 °C along the spatial gradient. Organically polluted sites showed peaks of fecal coliforms, phosphates, BOD, and COD, especially B1', located in the headwaters of the Birris River among dairy farms. Both streams had better values in downstream stations B2 and P4, via self-purification and dilution processes.

Composition and structure of the macroinvertebrate assemblages. A total of 368 samples were taken and sorted, with 66,182 individuals identified up to a family or genus level (Table 3). These individuals were classified into 16 orders, 50 families, and 77 genera, similar to other studies in Central American streams (Lorion & Kennedy, 2009; Kohlmann et al., 2015). Global composition was dominated by Diptera (72% of all individuals), mainly Chironomidae and Simuliidae, and, secondly, by Ephemeroptera (mainly Baetidae) (17%) (Fig. 2). Glossosomatidae (Trichoptera) and Oligochaeta accounted respectively for 3% and 4%, while the rest of the taxa made up 4% of the population, in decreasing order of weight: Amphipoda, Gastropoda, Coleoptera, Hemiptera, Collombola, Hydrachnidia, Lepidoptera, Odonata, Hirudinea, Megaloptera, Mollusca, and Trichladida. Some individuals belonging to the Diptera and Coleoptera orders could not be identified for lack of detailed regional taxonomy. The unidentified individuals were classified morphologically, accounting for 23 different Coleoptera morphotaxa, 3 Diptera Psychodidae morphotaxa, 8 Diptera Tipulidae morphotaxa, and 41 Diptera morphotaxa belonging to families that could not be identified. Additionally, two Diptera Dixidae taxa were collected, one identified as *Dixella* and the other one classified as undetermined (cf. *Meringodixa*), in the upper station of the Birris River (B1), at 2940 m.a.s.l. very close to the Irazú volcano crater.

Three families accounted for 84% of the population. The highest abundance was recorded for the Chironomidae (34%), Simuliidae (33%), and Baetidae (17%) families (Fig. 2). At a genus level, *Simulium* represented 33% of the population, whereas *Camelobaetidius*, *Baetodes*, and *Fallceon* (Ephemeroptera, Baetidae) accounted for 6%, 6%, and 4% of the population, respectively. Glossosomatidae (Trichoptera) represented 3%. The rest of the population included an undetermined Oligochaeta (4%) and less than 2% belonging to other taxa. None of the analyzed samples had individuals belonging to the Plecoptera order.

Spatial gradients and responses. The composition of macroinvertebrate assemblages varied along the spatial gradient (Fig. 3). Diptera dominated throughout the entire basin, especially in organically polluted reaches, such as the P3 (sewage) and B1' (cattle) stations. Trichoptera were more abundant in clean headwaters such as P1 and B1, while Ephemeroptera dominated at stations P1, P2, and P4. The functional structure varied also at the spatial scale. Shredders were more abundant in forested clean headwaters, being almost absent at the remaining sites. Collector gatherers were dominant at impacted sites, whereas collector filterers increased in re-oxygenated reaches after self-purification processes.

Organically polluted reaches showed the minimum values for EPT%. However, EPT values tended to increase as self-depuration processes operated downstream. Chironomidae frequency varied oppositely to EPT patterns of variation (Fig. 3). Differences among stations (Kruskal-Wallis median test) showed that they were significant for EPT average frequencies ($p < 0.0001$), and Chironomidae frequencies ($p < 0.0001$).

Analyzed data show that density tended to increase downstream in both channels. Stations affected by organic pollution (B1' and P3) had higher densities than less-affected sites nearby (B1, P2). Differences in density were statistically significant among sites (Kruskal-Wallis Test, $p = 0.04$). Integrity of aquatic communities was evaluated using the ratio between EPT and Diptera+Oligochaeta frequencies, showing a minimum at the polluted sites, and recovering downstream from these sites, possibly by self-depuration ($p < 0.0001$) (Fig. 3). Spatial trends in diversity and richness were also analyzed. The analysis showed that organically polluted reaches had lower diversity and richness values than the rest.

Diversity ($p < 0.0001$) and richness ($p = 0.04$) were significantly different between sites in accordance with physicochemical values (Fig. 3). EPT taxa richness decreased in organically polluted sites (B1' and P3), where Diptera richness was medium. Reaches such as P2 (relatively clean waters) and B4 (self-depurated waters) showed higher values for EPT diversity. Diptera showed higher diversity in clean Birris River headwaters (B1) at the highest elevation for the basin. Differences amongst sites were significant according to Kruskal-Wallis test for EPT richness ($p < 0.0001$) but not for Diptera richness ($p = 0.31$) (Fig. 3).

The spatial MDS identified four main dimensions. The first one was linked to organic pollution contrasting less impaired sites (structure and diversity in positive coordinates) and organically polluted ones (negative coordinates). The latter represents the self-depuration gradient from impacted sites (positive coordinates) to regenerated reaches (negative coordinates) through re-oxygenation and motion (waterfalls, high gradient reaches, and others). Figure 4 shows the plot of the sampling stations in the two main dimensions identified in the spatial MDS analysis.

An exploratory PCA analysis was carried out, taking into account the recommendations by Box and Andersen (1955) regarding non-linearity. This analysis estimated that the first and second axes accounted for 59% of total variance (71% if a third dimension was included).

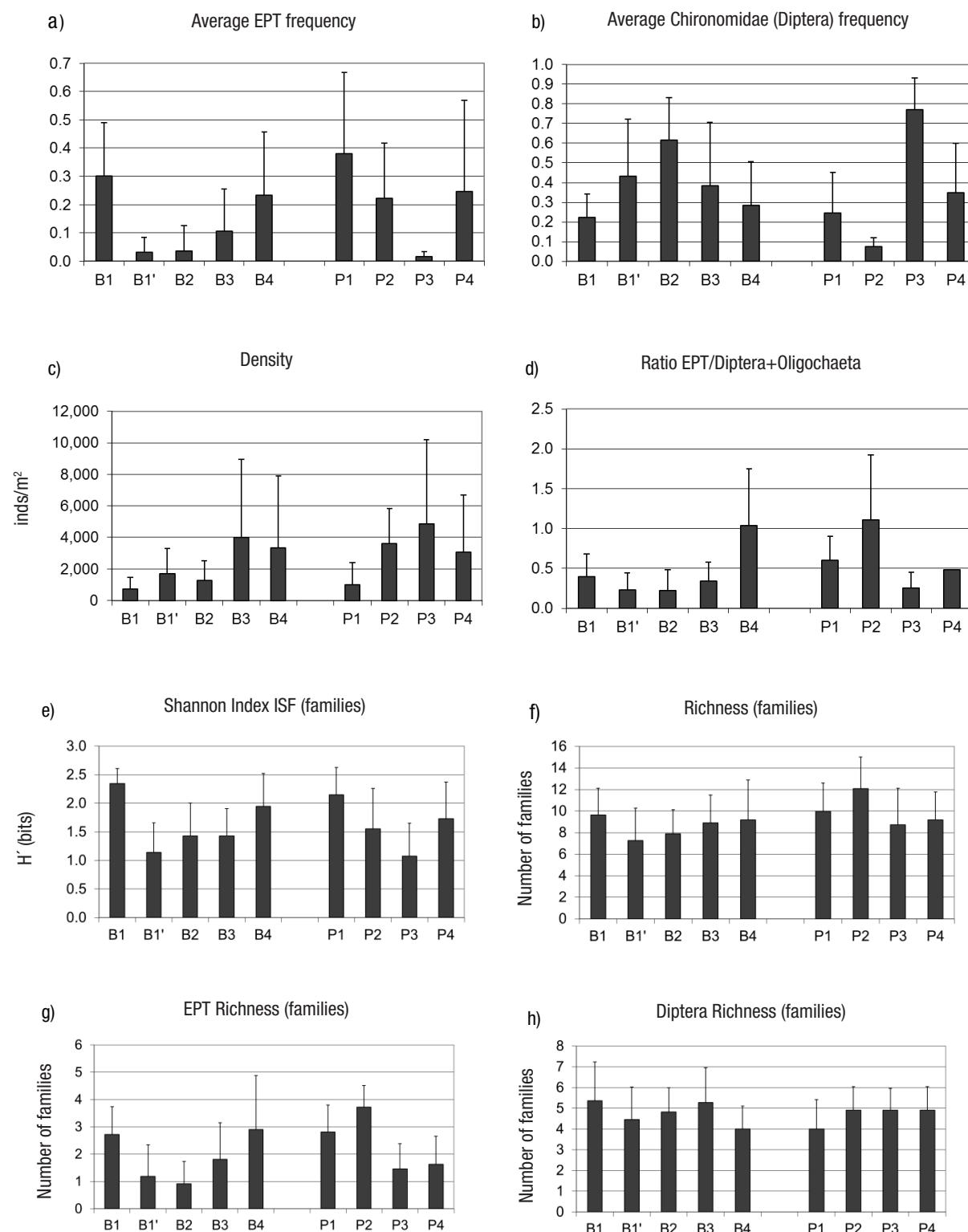
Temporal gradients and responses. The highest EPT abundance was detected during the dry season, with minimum frequencies of Chironomidae (Fig. 5). Data show that density increased in the dry season (February-April), with statistical differences recorded between months (Kruskal-Wallis Test, $p < 0.0001$).

The ratio EPT/ Diptera+Oligochaeta varied following the same pattern, but differences between months were not significant at 95% (Kruskal-Wallis Test, $p = 0.07$). Diversity indexes at the family level reached their maximum values by the end of the rainy season (December).

The pattern of variation for diversity and richness indexes was significant at 95% ($p < 0.0001$). Maximum EPT and Diptera richness values were achieved in the transition from wet to dry season. EPT variation was not significant between months ($p = 0.22$) whereas Diptera variation was ($p < 0.0001$).

Table 2. Average physicochemical properties along the spatial gradient in the Birris River (Costa Rica). ^a BOD: biological oxygen demand (5 days, 20 °C), ^b COD: chemical oxygen demand.

Parameter	Units	Río Birris					Quebrada Pacayas			
		B1	B1'	B2	B3	B4	P1	P2	P3	P4
pH	(0-14)	7.3	7.1	7.4	7.7	7.6	7.5	7.6	7.4	7.6
Temperature	(°C)	10.0	10.6	15.7	18.3	21.1	12.4	16.5	18.0	20.5
Conductivity	(mg L ⁻¹)	201	346	239	209	169	137	123	131	127
Dissolved oxygen	(mg L ⁻¹)	7.1	5.6	7.4	7.5	7.3	7.5	7.5	7.4	7.6
BOD ^a	(mg L ⁻¹)	1.5	36.1	2.9	1.4	1.5	1.6	1.1	5.7	2.3
COD ^b	(mg L ⁻¹)	14.2	158.5	19.0	15.7	15.3	27.8	14.0	33.7	25.7
Ammonia	(mg L ⁻¹)	0.5	11.9	0.7	0.7	0.7	0.5	0.6	0.8	0.7
Fecal coliforms	(mg L ⁻¹)	72	31156	3576	2790	17992	531	1330	39994	32340
Phosphates	(mg L ⁻¹)	0.3	10.7	0.4	0.5	1.5	0.4	0.4	0.8	0.6
Nitrates	(mg L ⁻¹)	3.2	6.3	3.0	10.4	5.3	6.8	4.9	6.1	6.5



Figures 3a-h. Average values and standard deviation for relevant variables of composition and diversity of macroinvertebrate assemblages along the spatial gradient in the Birris River (Costa Rica). a) Frequency of Ephemeroptera+ Plecoptera+ Trichoptera; b) Frequency of Chironomidae; c) Density; d) Ratio EPT/(Diptera+Oligochaeta); e) Shannon index (Families); f) Richness (Families); g) EPT Richness (Families); h) Richness of Diptera (Families).

The temporal MDS analysis identified another four main dimensions. The first was related to the gradient between dry and wet seasons. The second dimension was related to the difference between the two sampled years, 2002 and 2003. The former year had higher rainfall values than the latter, which showed an abnormal dry period between July and August. Figure 6 shows the plot of the sampling stations in the two main dimensions identified in the temporal MDS analysis.

DISCUSSION

Land use and macroinvertebrate assemblages. The Birris River Basin is highly affected by its headwaters, as are many other volcanic basins in the tropics. At the top of the basin, organic waste from dairy farms affects small headwater streams and this impact is amplified because of its natural low baseflow discharge, which results in high vulnerability. Pressure from human and cattle-raising activity increases downstream, affecting medium and low reaches. Lower reaches recover quicker than headwaters from organic effluents because of their higher flows and gradient, which allow water self-purification at numerous steps, i.e., rapids, riffles, and waterfalls as reported by Ramirez and Pringle (2001). More tolerant taxa dominate in impaired reaches (Prygiel *et al.*, 1999; Del Rosario *et al.*, 2002), whereas more sensitive ones occur in headwaters and self-purified reaches. We note that Plecoptera are absent, even in the less affected sites in headwaters, despite the fact that this order is present in other reference sites in the Reventazón Basin (Astorga *et al.*, 1997).

Assemblages in organically polluted sites were dominated by collectors such as Chironomidae and Oligochaeta (tolerant taxa, as found by Prygiel *et al.*, 1999; Del Rosario *et al.*, 2002; Figueroa *et al.*, 2003; Córdova *et al.*, 2009; Ruiz-Picos *et al.* 2016), with less non-tolerant taxa such as Ephemeroptera and Trichoptera (Resh, 1993; Chang *et al.*,

2014). Dominance of tolerant taxa led to low diversity and EPT richness in these sites. However, the slope of river channels and the abundance of steps and cascades allow quick self-purification of water downstream of organically polluted sites. Consequently, Ephemeroptera and Trichoptera abundance recovered shortly after impaired sites, as reported by Astorga *et al.* (1997) for the Reventazón River Basin, in which the Birris Basin is included. Macroinvertebrates taxa display adaptations for high resilience and resistance, as do other communities in the tropics (Longo *et al.*, 2010).

Spatial and temporal responses. The spatial variability of the assemblages is determined by natural gradients, mainly elevation, from 2900 to 1200 m.a.s.l., as well as human impacts. The main dimensions of spatial variability are pollution and self-purification. Most intolerant taxa belonging to the Ephemeroptera and Trichoptera orders decreased in density, frequency, and richness at the polluted sites. Tolerant taxa, such as Chironomidae and Oligochaeta, followed opposite trends, prevailing in the polluted sites. Oligochaeta tended to dominate at higher elevations and low-temperature polluted sites with fine substrates (sand and silt derived from volcanic ash), while Diptera taxa dominated in medium and lowland polluted sites. However, a single maximum of Diptera richness was found at the top of the volcano in clean headwaters, at 2940 m.a.s.l., where many undetermined Diptera taxa (i.e. one unidentified genus of Dixidae) were collected. These results coincide with the conclusions of Chaverri-Sánchez and Borkent (2007), suggesting that further collecting, especially at high elevations, will reveal further Dixidae species, taking into account that 50% of the named Dixella species in Costa Rica were collected at over 1200 m. Height and volcanic activity at the top of the Irazú cone lead to special ecological conditions in headwaters and stream communities characterized by high sulphate/metal pulses, cool temperatures, slow growth cycles, and acidic pH to which singular macroinvertebrate taxa would be adapted.

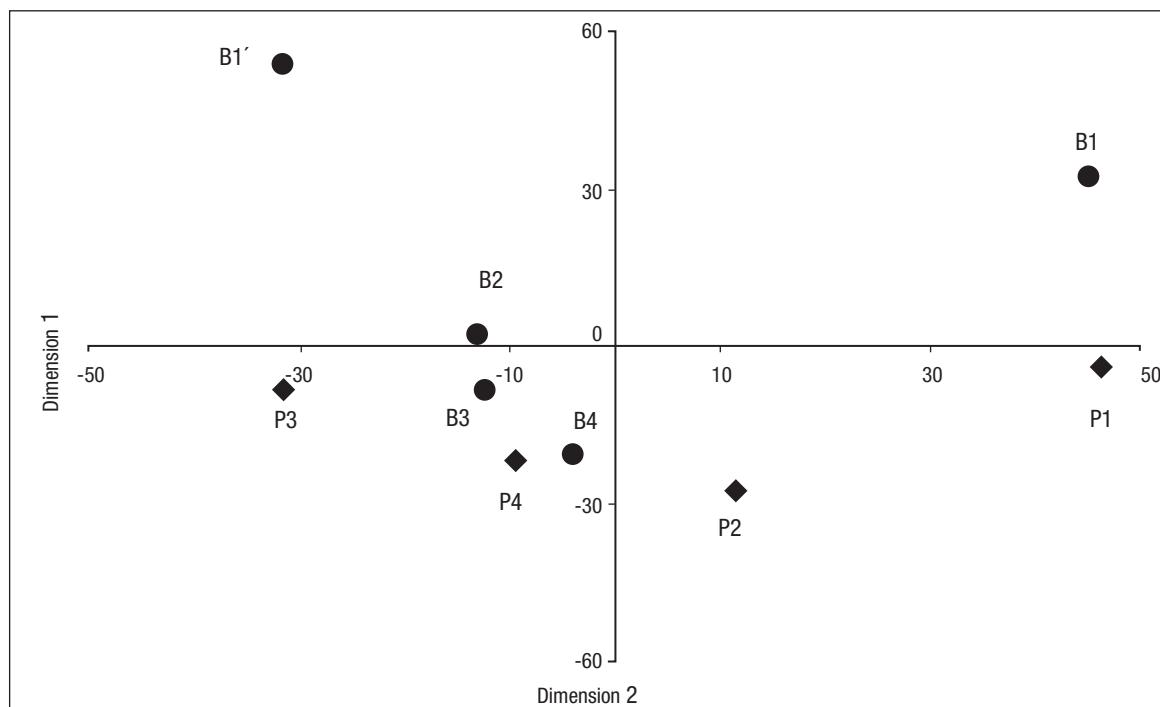


Figure 4. Plot of the location of the nine sampling stations in the first two dimensions of the MDS spatial variability analysis of Birris River (circles) and Pacayas Creek (diamonds) (Costa Rica).

Temporal variability is ruled by inter and intra annual climatic variability, which were identified as the main dimensions of temporal variability. Annual diversity maximums were reached in the transition between the rainy and dry seasons (December), as seen in other Neotropical assemblages (Sánchez-Argüello *et al.*, 2010).

Rainfall, high flows and macroinvertebrates assemblages. Macroinvertebrate density was reduced during rainy periods, as reported by Rincon and Cressa (2000), increasing rapidly at the beginning of the dry season and again in the short dry period between June and July. Ramírez and Pringle (1998) observed biomass peaks for Ephemeroptera and Diptera in riffle habitats in the dry period (November-April). High flows affected most Ephemeroptera and Trichoptera taxa, reducing their richness, while Diptera richness increased at the end of the rainy season. Ramirez and Pringle (1998) found that high flows reduced abundance affecting mainly collector-gatherers, predators, and shredders. Filterers and scrapers, as Simuliidae (Diptera) are more adapted to high flows, and thus, were not that affected in this study. In other seasonal tropical streams with less stream power, Baetidae dominate during the rainy season (Ribeiro & Uieda, 2005), thanks to their morphological adaptations. Additionally, Boyero and Bosch (2004) found that the rec-

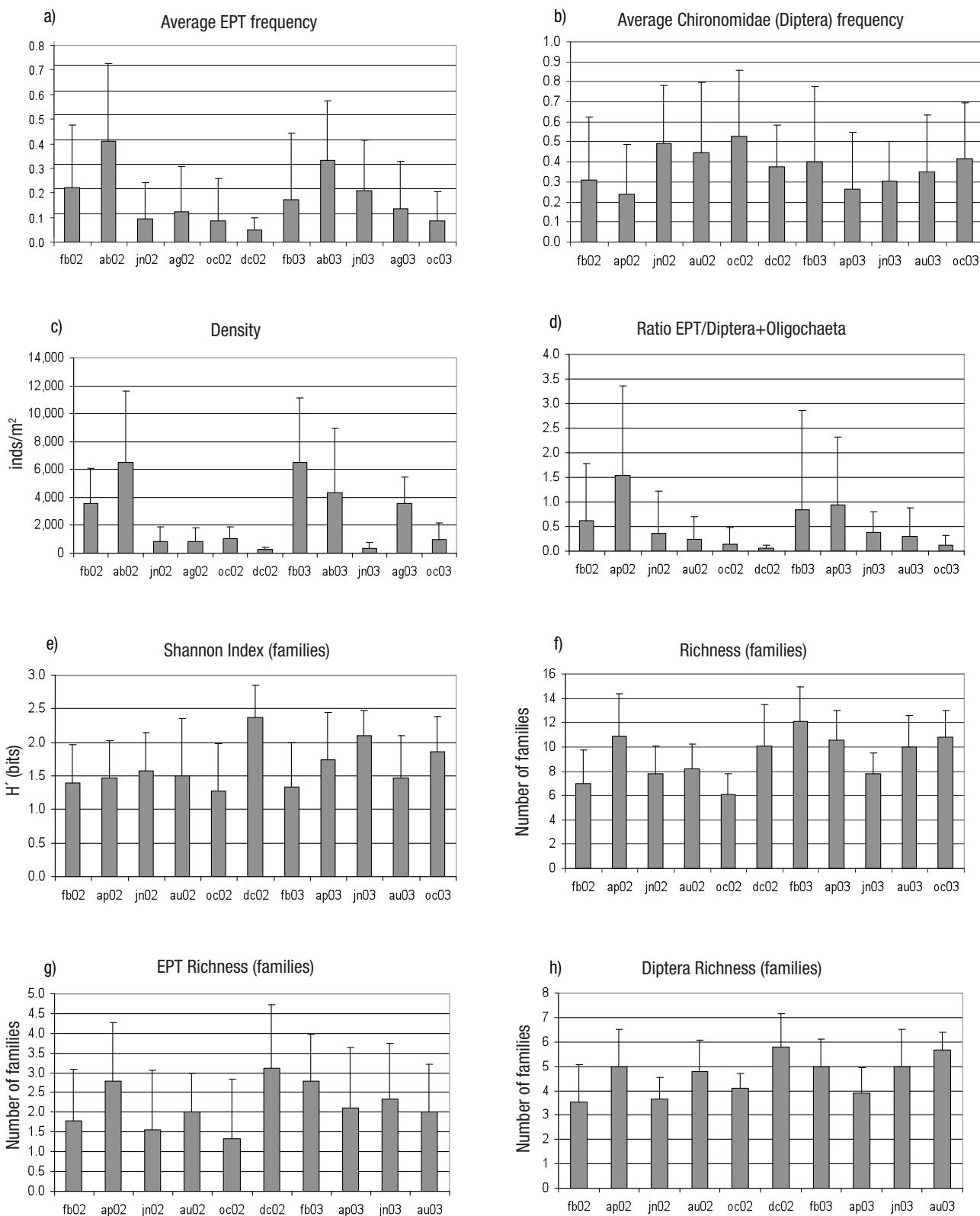
olonization process in a Costa Rican stream on cobble substrates usually takes less than 20 days and the most abundant families on recolonizing stones are Simuliidae and Baetidae, being also the most abundant families in drift samples (Boyero & Bosch, 2002).

Thus, we conclude that aquatic macroinvertebrate assemblages in the Birris River Basin are adapted to shifting spatial and temporal conditions that include unpredictable severe floods, steep channels, active geomorphology, moderate to high organic pollution, self-purification processes, and hydrological seasonality. Diversity generally decreased when impacts were more severe, while tolerant taxa seemed to be favored by increased impacts.

The composition of aquatic macroinvertebrate assemblages in the Birris River Basin is dominated by tolerant taxa, especially Chironomidae, Simuliidae, and Baetidae, adapted to moderate organic pollution and high stream power. However, composition varied spatially and temporally, with a resilient response linked to self-purification processes. Further taxonomic and ecological research should be undertaken to study assemblages in higher volcanic reaches, dominated mainly by Diptera and Coleoptera undetermined taxa, in order to elucidate the taxonomy and functioning of these assemblages.

Table 3. Aquatic macroinvertebrate taxonomic inventory of the Birris River, Costa Rica (2002-2003).

Taxa (Order)	Family	Number	(%)	Taxa (Order)	Family	Number	(%)
Acarina	Undetermined	35	0.05	Ephemeroptera	Baetidae	11109	16.79
Amphipoda	Hyalellidae	645	0.97	Ephemeroptera	Leptohyphidae	107	0.16
Coleoptera	Curculionidae	4	0.01	Ephemeroptera	Undetermined	5	0.01
Coleoptera	Dryopidae	1	<0.01	Gastropoda	Undetermined	249	0.38
Coleoptera	Dytiscidae	12	0.02	Hemiptera	Gelastocoridae	1	<0.01
Coleoptera	Elmidae	6	0.01	Hemiptera	Gerridae	37	0.06
Coleoptera	Heteroceridae	1	<0.01	Hemiptera	Undetermined	10	0.02
Coleoptera	Hydrophilidae	1	<0.01	Hemiptera	Veliidae	15	0.02
Coleoptera	Lampyridae	4	0.01	Hirudinea	Undetermined	2	0.00
Coleoptera	Psephenidae	1	<0.01	Lepidoptera	Pyralidae	23	0.03
Coleoptera	Ptiliidae	1	<0.01	Lepidoptera	Undetermined	3	<0.01
Coleoptera	Ptilodactylidae	22	0.03	Megaloptera	Corydalidae	1	<0.01
Coleoptera	Undetermined	69	0.10	Mollusca	Undetermined	1	<0.01
Collembola	Undetermined	55	0.08	Odonata	Calopterygidae	7	0.01
Diptera	Ceratopogonidae	17	0.03	Odonata	Coenagrionidae	1	<0.01
Diptera	Chironomidae	22973	34.71	Odonata	Libellulidae	6	0.01
Diptera	Dixidae	23	0.03	Oligochaeta	Undetermined	2664	4.03
Diptera	Dolichopodidae	2	<0.01	Trichoptera	Glossosomatidae	1774	2.68
Diptera	Empididae	169	0.26	Trichoptera	Hydrobiosidae	81	0.12
Diptera	Muscidae	29	0.04	Trichoptera	Hydropsychidae	689	1.04
Diptera	Psychodidae	2276	3.44	Trichoptera	Hydroptilidae	21	0.03
Diptera	Simuliidae	21781	32.91	Trichoptera	Lepidostomatidae	659	1.00
Diptera	Syrphidae	5	0.01	Trichoptera	Limnephilidae	2	<0.01
Diptera	Tipulidae	376	0.57	Trichoptera	Xiphocentronidae	16	0.02
Diptera	Undetermined	190	0.29	Tricladida	Undetermined	1	<0.01



Figures 5a-h. Average values and standard deviation (February, 2002–October, 2003) for relevant variables of composition and diversity of macroinvertebrate assemblages along the temporal gradient in the Birris River (Costa Rica). a) Frequency of Ephemeroptera+ Plecoptera+ Trichoptera; b) Frequency of Chironomidae; c) Density; d) Ratio EPT/(Diptera+Oligochaeta); e) Shannon index (Families); f) Richness (Families); g) EPT Richness (Families); h) Richness of Diptera (Families).

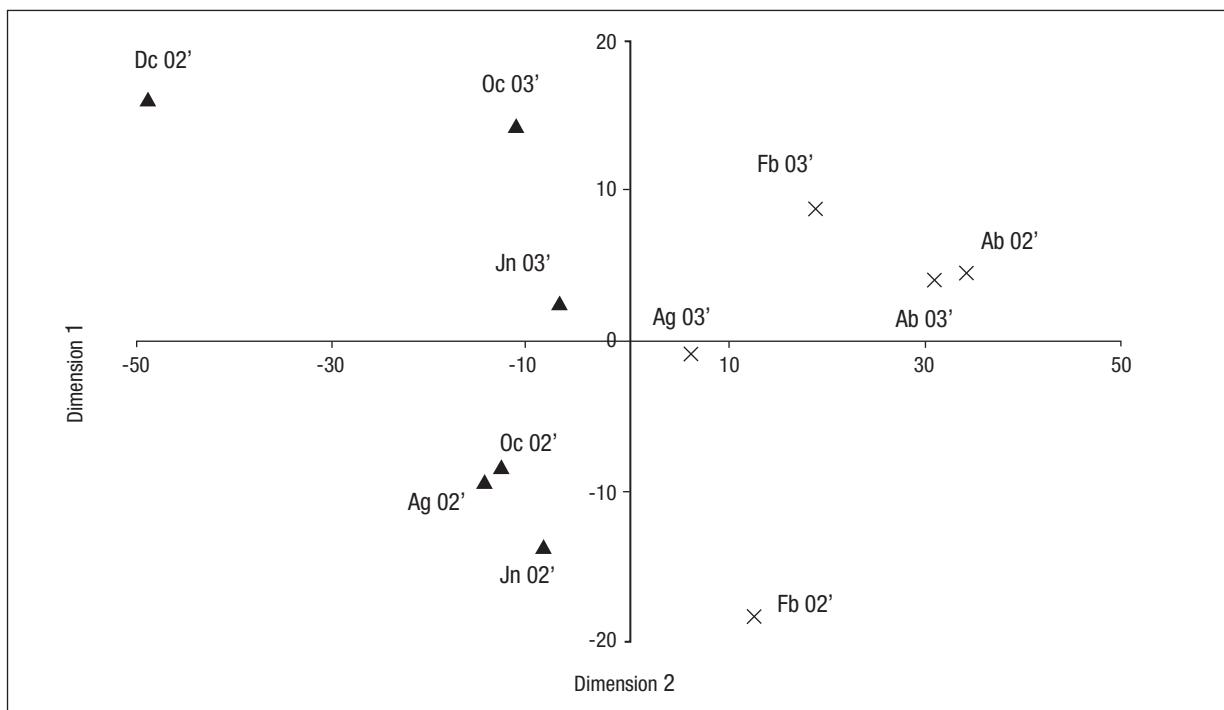


Figure 6. Plot of the location of the eleven field campaigns (2002-triangles; 2003-crosses) in the first two dimensions of the MDS temporal variability analysis of the Barris River Basin (Costa Rica).

The structure of aquatic communities varied spatially, according to environmental pressures, and temporally, responding to seasonality and inter-annual variations. Maximum diversity was reported at the end of the rainy season (beginning of the dry season), when most taxa showed mature larval development.

Special attention should be paid to the high vulnerability of headwater courses in volcanic basins, with low base flows that amplify the impacts of cattle and agriculture. Special management schemes should be applied to protect and restore these headwaters, which are strategic sources of freshwater for surrounding populations. Assemblages in medium and lower reaches showed greater resilience, thanks to the higher flows and gradients that triggered intense self-purification processes. However, the impact of human settlements is still important in these reaches, because of the lack of adequate sewage treatment facilities.

Further research should be focused on the taxonomy and ecology of aquatic communities in highlands volcanic streams. Maintenance of adequate ecological status in these streams is very important to ensure the conservation of strategic freshwater resources in highly populated tropical regions.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank and recognize the professional sorting work done by biologists Eduardo Gómez, Lucía López-Umaña, Silvia Carvajal, and Ramsa Chaves. The Spanish Agency for International Cooperation (AECID) provided the grant for the first author. Fieldwork was supported

by JASEC (Junta Administrativa del Servicio Eléctrico de Cartago). The authors also wish to thank the Costa Rican institutions that supported this scientific research on aquatic ecology: Universidad de Costa Rica, Instituto Costarricense de Electricidad, Ministerio de Agricultura y Ganadería, and Instituto Costarricense de Aguas y Alcantarillados (National Water Laboratory).

REFERENCES

- ACOSTA, R., B. RÍOS-TOUMA, M. RIERADEVALL & N. PRAT. 2009. Propuesta de un protocolo de evaluación de la calidad ecológica de ríos Andinos (C.E.R.A) y su aplicación en dos cuencas en Ecuador y Perú. *Limnetica* 28 (1): 35-64.
- ALBA-TERCEDOR, J., & A. SÁNCHEZ-ORTEGA. 1988. Un método rápido y simple para evaluar la calidad biológica de las aguas corrientes basada en el de Helawell (1978). *Limnetica* 4: 51-56.
- APHA, AWWA & WPCF (AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION, AMERICAN WATER WORKS ASSOCIATION & WATER ENVIRONMENT FEDERATION). 1975. *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*. American Public Health Association. Washington DC. USA. 1193 p.
- ARMITAGE, P., D. MOSS, J. WRIGHT & M. FURSE. 1983. The performance of a new biological water quality score system based on macroinvertebrates over a wide range of unpolluted running-water sites. *Water Research* 17 (3): 333-347. DOI:10.1016/0043-1354(83)90188-4

- ASTORGA, Y., N. DE PAW & G. PERSOONE. 1997. *Development and application of cost-effective methods for biological monitoring of rivers in Costa Rica*. International Scientific Cooperation Initiative between the University of Gent (Belgium) and the Universidad Nacional (Costa Rica). European Union. Gent. Belgium. 216 p.
- BOYERO, L. & J. BOSCH. 2002. Spatial and temporal variation in macroinvertebrate drift in two neotropical streams. *Biotropica* 34 (4): 567-574. DOI:10.1111/j.1744-7429.2002.tb00575
- BOYERO, L. & J. BOSCH. 2004. Multiscale spatial variation of stone recolonization by macroinvertebrates in a Costa Rican stream. *Journal of Tropical Ecology* 20: 85-95. DOI: 10.1017/S0266467403001019
- BOYERO, L., A. RAMÍREZ, D. DUDGEON & R.G. PEARSON. 2009. Are tropical streams really different? *Journal of the North American Benthological Society* 28 (2): 397-403. DOI:10.1899/08-146.1
- BOX, G.E.P. & S.L. ANDERSEN. 1955. Permutation theory in the derivation of robust criteria and the study of departures from assumption. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, 17(Pt. 1): 1-34
- CHANG F., LAWRENCE J.E., RIOS-TOUMA B., RESH, VH. 2014. Tolerance values of benthic macroinvertebrates for stream biomonitoring: assessment of assumptions underlying scoring systems worldwide. *Environmental Monitoring and Assessment* 186 (4): 2135-2149. DOI:10.1007/s10661-013-3523-6.
- CHAVERRI-SÁNCHEZ, L.G. & A. BORKENT. 2007. The meniscus midges of Costa Rica Diptera: Dixidae. *Zootaxa* 1575: 1-34. DOI:10.11646/zootaxa.1575.1.1
- CHAVES-ULLOA, R., G. UMAÑA-VILLALOBOS & M. SPRINGER. 2014. Downstream effects of hydropower production on aquatic macroinvertebrate assemblages in two rivers in Costa Rica. *Biología Tropical* 62 (Suppl. 2): 179-201. DOI: 10.15517/rbt.v62i0.15787
- CÓRDOVA, S., H. GAETE, F. ARÁNGUIZ & R. FIGUEROA. 2009. Evaluación de la calidad de las aguas del estero Limache (Chile central), mediante bioindicadores y bioensayos. *Latin American Journal of Aquatic Research* 37 (2): 199-209. DOI:10.3856/vol37-issue2-fulltext-7
- DEL ROSARIO, R. B., E. A. BETTS & V. H. RESH. 2002. Cow manure in headwater streams: Tracing aquatic insect responses to organic enrichment. *Journal of the North American Benthological Society* 21 (2): 278-289. DOI: 10.2307/1468415
- FERREIRA, W. R., R. T. PAIVA & M. CALLISTO. 2011. Development of a benthic multimetric index for biomonitoring a Neotropical watershed. *Brazilian Journal of Biology* 71 (1): 15-25. DOI:10.1590/S1519-69842011000100005
- FIGUEROA, R., C. VALDOVINOS, E. ARAYA & O. PARRA. 2003. Macroinvertebrados bentónicos como indicadores de calidad de agua de ríos del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76 (2): 275-285. DOI: 10.4067/S0716-078X2003000200012
- FLOWERS, R. W. & C. M. PRINGLE. 1995. Yearly fluctuations in the mayfly community of a tropical stream draining lowland pasture in Costa Rica. In: L. D. Corkum & J. H. Ciborowski. (Eds.). *Current directions in research on Ephemeroptera*. Toronto, Canadian Scholars' Press, pp. 131-150.
- GIRALDO, L. P., J. CHARÁ, M. C. ZUÑIGA, A. M. CHARÁ-SEMA & G. PEDRAZA. 2014. Agricultural land use impacts on aquatic macroinvertebrates in small streams from La Vieja river (Valle del Cauca, Colombia). *Biología Tropical* 62 (Suppl. 2): 203-219. DOI: 10.15517/rbt.v62i0.15788
- HELLAWELL, J. M. 1986. *Biological indicators of freshwater pollution and environmental management*. Elsevier. London. 546 p.
- HYNES, H. B. N. 1970. *The Ecology of Running Water*. University of Toronto Press. Canada. 555 p.
- JUÁREZ-FLORES J. & A. L. IBÁÑEZ-AGUIRRE. 2003. Abundance and first record of benthic macroinvertebrates in Lake Metztitlán, Hidalgo, Mexico. *Hidrobiológica* 13 (2): 137-144.
- KOHLMANN B., A. ARROYO, M. SPRINGER & D. VÁSQUEZ. 2015. Chapter: 13. Agrorural effects on the macroinvertebrate assemblage in a tropical river. In: Blanco, J. A. (Ed.). *Biodiversity in Ecosystems - Linking Structure and Function*. InTech, Editors, pp. 317-351. DOI:10.5772/59073
- LONGO, M., H. ZAMORA, C. GUISANDE & J. J. RAMÍREZ. 2010. Dinámica de la comunidad de macroinvertebrados en la quebrada Potrerillos (Colombia): Respuesta a los cambios estacionales de caudal. *Limnetica* 29 (2): 195-210.
- LORION, C. M. & KENNEDY B. P. 2009. Relationship between Deforestation, Riparian Forest Buffers and Benthic Macroinvertebrates in Neotropical Headwater Streams. *Freshwater Biology* 54 (1): 165-180. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2008.02092.x
- MANCILLA, G., C. VALDOVINOS, M. AZOCAR, P. JORQUERA & R. FIGUEROA. 2009. Efecto del reemplazo de la vegetación nativa de ribera sobre la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en arroyos de climas templados, Chile central. *Hidrobiología* 19 (3): 193-203.
- MERRIT, R. W. & K. W. CUMMINS. 1996. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing Company, Iowa, USA. 849 p.
- PAABY, P., A. RAMÍREZ & C. M. PRINGLE. 1998. The benthic macroinvertebrate community in Caribbean Costa Rican streams and the effect of two sampling methods. *Biología Tropical* 46 (Supl. 6): 185-199. DOI:10.15517/rbt.v46i6.29825
- PRINGLE, C. M., M. C. FREEMAN & B. J. FREEMAN. 2000. Regional effects of hydrologic alterations on riverine macrobiota in the New World: Tropical-temperate comparisons. *Bioscience* 50: 807-823. DOI:10.1641/0006-3568(2000)050[0807:REOHAO]2.0.CO;2
- PRYGIEL, J., A. ROSSO-DARMET, M. LAFONT, C. LESNIAK, A. DURBEC & B. OUDANE. 1999. Use of oligochaete communities for assessment of ecotoxicological risk in fine sediment of rivers and canals of the Artois-Picardie water basin (France). *Hydrobiologia* 410: 25-37. DOI:10.1023/A:1003799224961
- RAMÍREZ, A. & P. E. GUTIÉRREZ-FONSECA. 2014a. Studies on Latin American freshwater macroinvertebrates: recent advances and future directions. *Biología Tropical* 62 (Suppl. 2): 9-20. DOI:10.15517/rbt.v62i0.15775
- RAMÍREZ, A. & P. E. GUTIÉRREZ-FONSECA. 2014b. Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Biología Tropical* 62 (Suppl. 2): 155-167. DOI: 10.15517/rbt.v62i0.15785

- RAMÍREZ, A. & C.M. PRINGLE. 1998. Structure and production of a benthic insect assemblage in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society* 17: 443-46.
- RAMÍREZ, A. & C. M. PRINGLE. 2001. Spatial and temporal patterns of invertebrate drift in streams draining a Neotropical landscape. *Freshwater Biology* 46: 47-62. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2001.00636.x
- RAMÍREZ, A. C. M. PRINGLE & M. DOUGLAS. 2006. Temporal and spatial patterns in stream physicochemistry and insect assemblages in tropical lowland streams. *Journal of the North American Benthological Society* 25 (1): 108-125. DOI:10.1899/0887-3593(2006)25[108:TA SPIS]2.0.CO;2
- RESH, V. H. 1993. Recent trends in the use of Trichoptera in water quality monitoring. pp. 285-291. In: Otto, C. (Ed.). *Proceedings of the 7th International Symposium on Trichoptera*. Umea. Suecia. Backhuys Publishers, Leiden. Netherlands. 312 p.
- RIBEIRO O. L. & S. V. UIEDA. 2005. Estrutura da comunidade de macroinvertebrados bentónicos de um riacho de serra em Itatinga, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22 (3): 613-618. DOI:10.1590/S0101-81752005000300013
- RINCON J. & C. CRESSA. 2000. Temporal variability of macroinvertebrate assemblages in a neotropical intermittent stream in northwestern Venezuela. *Archiv für Hydrobiologie* 148 (3): 421-432. DOI:10.1127/archiv-hydrobiol/148/2000/421
- RIOS-TOUMA, B., R. ACOSTA & N. PRAT. 2014. The Andean Biotic Index (ABI): revised tolerance to pollution values for macroinvertebrate families and index performance evaluation. *Biología Tropical* 62 (Suppl. 2): 249-273. DOI:10.15517/rbt.v62i0.15791
- ROLDÁN, G. 1988. *Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia*. Universidad de Antioquia. Antioquia. Colombia. 217 p.
- ROLDÁN, G. 2003. *Bioindicación de la calidad del agua en Colombia: Propuesta para el uso del método BMWP/Col*. Colección Ciencia y Tecnología. Editorial Universidad de Antioquia, Colombia, 170 p.
- ROSENBERG, D. M. & V. H. RESH. 1993. *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*. Chapman and Hall. New York. 488 p.
- RUIZ-PICOS, R. A., SEDEÑO-DÍAZ, J. E. & LÓPEZ-LÓPEZ, E. 2016. Ensamblaje de macroinvertebrados acuáticos relacionados con diversos usos del suelo en los ríos Apatlaco y Chalma-Tembembe (cuenca del Río Balsas), México. *Hidrobiológica* 26 (3): 443-458.
- SÁNCHEZ A. J., R. FLORIDO, A. MACOSSAY-CORTEZ, M. CRUZ-ASCENCIO, H. MONTALVO-URGEL & A. GARRIDO-MORA. 2012. Distribución de macroinvertebrados acuáticos y peces en cuatro hábitats en Pantanos de Centla, sur del Golfo de México. In: Sánchez, A. J. X. Chiappa-Carrara & B. Pérez. *Recursos Acuáticos Costeros del Sureste. Volumen II*. CONCYTEY, Mérida, México, pp. 416-443.
- SÁNCHEZ-ARGÜELLO R., A. CORNEJO, R.G. PEARSON & L. BOYERO. 2010. Spatial and temporal variation of stream communities in a human-affected tropical watershed. *Annales de Limnología - International Journal of Limnology* 46: 149-156. DOI:10.1051/limn/2010019
- SPRINGER, M. 2008. Aquatic insect diversity of Costa Rica: state of knowledge. *Biología Tropical* 56 (Suppl. 4): 273-295. DOI:10.15517/rbt.v56i4.27232
- SPRINGER, M., A. RAMÍREZ & P. HANSON. 2010. *Macroinvertebrados de agua dulce de Costa Rica I. Biología Tropical* 58 (Suppl 4): 3-198. DOI: 10.15517/rbt.v58i4
- STEIN H., M. SPRINGER & B. KOHLMANN. 2008. Comparison of two sampling methods for biomonitoring, using aquatic macro invertebrates in the Dos Novillos River, Costa Rica. *Ecological Engineering* 34: 267-275. DOI:10.1016/j.ecoleng.2007.06.010
- UMAÑA, G. 1998. Characterization of some Golfo Dulce drainage basin rivers (Costa Rica). *Biología Tropical* 46 (Supl. 6): 125-135. DOI:10.15517/rbt.v46i6.29651
- VÁSQUEZ D., R. W. FLOWERS & M. SPRINGER. 2009. Life history of five small minnow mayflies (Ephemeroptera: Baetidae) in a small tropical stream on the Caribbean slope of Costa Rica. *Aquatic Insects* 31 (1): 319-332. DOI:10.1080/01650420903083096
- WEIGEL B. M., L. J. HENNE, L. & M. MARTÍNEZ-RIVERA. 2002. Macroinvertebrate-based index biotic integrity for protection of stream in west-central México. *Journal of the North American Benthological Society* 21: 686-700. DOI:10.2307/1468439
- WOLDA, H. & R. W. FLOWERS. 1985. Seasonality and diversity of mayfly adults (Ephemeroptera) in a "non-seasonal" environment. *Biotropica* 17: 330-335. DOI: 10.2307/2388597
- WOHL, E. 2006. Human impacts to mountain streams. *Geomorphology* 76: 217-248. DOI:10.1016/j.geomorph.2006.06.020

Model uncertainty and Bayesian estimation of growth parameters of Yellowtail Snapper (*Ocyurus chrysurus*) from Veracruz, Mexico

Incertidumbre de modelación y estimación Bayesiana de los parámetros de crecimiento de la rubia (*Ocyurus chrysurus*) de Veracruz, México

Jesús Jurado-Molina¹ Osvaldo Gutiérrez-Benítez² and Alejandro Roldan-Heredia²

¹ Departamento de El Hombre y su Ambiente, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco. Calzada del Hueso 1100, Col. Villa Quietud, Coyoacán, Ciudad de México, 04960. México

² Posgrado de Ecología y Pesquerías, Universidad Veracruzana. Calle Independencia 30 (antes 38), Piso 1 y 2 Colonia Centro, Boca del Río, Veracruz, 94290. México
e-mail: jjurado@uv.edu

Recibido: 22 de febrero de 2017.

Aceptado: 09 de junio de 2018.

Jurado-Molina J., O. Gutiérrez-Benítez and A. Roldan-Heredia. 2018. Model uncertainty and Bayesian estimation of growth parameters of Yellowtail Snapper (*Ocyurus chrysurus*) from Veracruz, Mexico. *Hidrobiológica* 28 (1): 191-199. DOI: 10.24275/uam/izt/dcbs/hidro/2018v28n2/Jurado

ABSTRACT

Background. Most growth analyses of Yellowtail Snapper neglect consideration of model and parameter uncertainty. **Goals.** In this paper, we explore model uncertainty using three models (von Bertalanffy, logistic, and Gompertz) as well as the Akaike criterion for model selection. We also estimate growth parameters and its uncertainty using the maximum likelihood estimation approach (under different assumptions of error variance) and Bayesian methods. **Methods.** Models were fitted to length-at-age data from organisms caught in Antón Lizardo, Veracruz. Regarding the Bayesian methods, a prior distribution for the asymptotic length was built based on data gathered from literature. We used Monte Carlo Markov Chains (MCMC) methods to fit the logistic model. **Results.** The Akaike criterion results suggest that the logistic model provided the best fit for the observed data (lowest AIC = 31.4). Parameter estimates included asymptotic length ($L_{\infty} = 64.9 \pm 5.43$), growth rate ($K = 0.49 \pm 0.07$), and age at the curve inflection point ($I = 3.28 \pm 0.42$). Regarding the Bayesian analysis, MCMC simulations suggest that the most probable value for the asymptotic length was 64.3 cm with an interval of 95% probability (58.7, 70.1). The most probable value for the growth rate was 0.48 with an interval of 95% probability (0.42, 0.55). Last, the most probable value for the age at the curve inflection point was 1.7 years with a range of 95% probability (1.31, 2.16). **Conclusions.** The maximum likelihood estimation (MLE) and the Bayesian framework should be considered basic statistical techniques in the evaluation of individual growth of the species of interest, as they provide a robust analysis of available information of the species and the opportunity to incorporate such analysis to sustainable management practices.

Keywords: Bayesian estimation, growth, likelihood, *Ocyurus chrysurus*, Veracruz

RESUMEN

Antecedentes. La mayoría de los análisis de crecimiento hechos para rubia no toman en cuenta la incertidumbre del modelo, ni de los parámetros. **Objetivos.** Explorar la incertidumbre de los modelos usando tres modelos distintos (von Bertalanffy, logístico y Gompertz) y el criterio de Akaike. También estimar los parámetros de crecimiento y su incertidumbre con métodos de máxima verosimilitud (con tres supuestos para la variancia residual) y Bayesianos. **Métodos.** Los modelos se ajustaron a datos de longitud por edad de organismos capturados en Antón Lizardo, Veracruz. En cuanto a los métodos Bayesianos, se construyó una distribución a priori para la longitud asintótica basada en información de la literatura. Se usó la metodología Cadenas de Markov de Monte Carlo (CMMC) para ajustar el modelo logístico. **Resultados.** Los resultados del criterio de Akaike sugirieron que el modelo logístico fue el que mejor se ajustó a los datos observados. Las estimaciones de los parámetros fueron: Longitud asintótica ($L_{\infty} = 64.9 \pm 5.43$), tasa de crecimiento ($K = 0.49 \pm 0.07$) y la edad para el punto de inflexión ($I = 3.28 \pm 0.42$). En cuanto al análisis Bayesiano, las simulaciones MCMC sugirieron que el valor más probable para la longitud asintótica fue 64.3 cm con intervalo de 95% de probabilidad de (58.7, 70.1). El valor más probable para la tasa de crecimiento fue 0.48 con intervalo de probabilidad de 95% de (0.42, 0.55). Finalmente, el valor más probable para la edad en el punto de inflexión fue 1.7 años con intervalo de 95% de probabilidad de (1.31, 2.16). **Conclusiones.** Los métodos de máxima verosimilitud y Bayesianos deben ser considerados como herramientas estadísticas básicas para la evaluación del crecimiento individual, debido a que proveen un análisis robusto de la información disponible de la especie y la oportunidad de incorporar dichos análisis a acciones de manejo para la explotación sustentable del recurso.

Palabras clave: crecimiento, estimación Bayesiana, *Ocyurus chrysurus*, Veracruz, verosimilitud

INTRODUCTION

Yellowtail Snapper (*Ocyurus chrysurus* (Bloch, 1791) is found in tropical and subtropical waters from the western Atlantic Ocean, from Massachusetts USA to Brazil, including Bermuda, Gulf of Mexico, Antilles, Bahamas, South Florida and the Caribbean (Allen, 1985). Larvae are pelagic with broad dispersion (Riley *et al.*, 1995); juveniles are mainly associated to Turtle Grass *Thalassia testudinum* Banks ex König (Borron & Williams 1986), while adults form schools around coral reefs (Manooch & Drennon, 1987). Commercial and recreational fisheries developed around the coral reefs in South Florida (SEDAR, 2003; Mc Clellan & Cummings, 1998). According to Allen (1985) and Heemstra and Randall (1993), in the southeast Gulf of Mexico, Yellowtail Snapper is caught together with fourteen species of grouper (*Epinephelus* sp.) and fourteen species of snapper (*Lutjanus* sp.). In particular, in Veracruz, Mexico, the artisanal fleet from Antón Lizardo catches Yellowtail Snapper all year around. The main fishing ground is located within the protected area "Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano" (PN-SAV) (Fig. 1). The most common fishing gear used in the fishery is the hook; however, long line, troll, gillnet, harpoon, and creek are also used (Jiménez-Badillo *et al.*, 2006). Similar to Florida, this is a multispecies fishery and Yellowtail Snapper landings represent 5% of the total catch from thirty-three species caught. Yellowtail Snapper catch ranks sixth in abundance in the zone (Jiménez-Badillo & Castro-Gaspar, 2008). This fishery is regulated through fishing permits issued by the Comisión Nacional de la Pesca (CONAPESCA), with scientific advice from the Instituto Nacional de la Pesca (INAPESCA). Recently, fishery managers recommended reducing fishing and increasing research in order to increase the available information aimed at establishing adequate reference points and improving regulations to manage this multispecies fishery (INAPESCA, 2012). In terms of research, there is a considerable amount of information on Yellowtail Snapper growth, which has been determined by studying hard structures such as otoliths, scales, etc. (Johnson, 1983; Manooch & Drennon, 1987; Carrillo de Albornoz & Ramíro, 1988; Carrillo de Albornoz, C. 1999. García *et al.*, 2003; Leite Jr. *et al.*, 2005; Gutiérrez-Benítez, 2012), by length distributions (Aguirre-García *et al.*, 2004; Mattos & Maynou, 2009), and by a mix of these two methods (Mexicano-Cíntora, 1999; Dennis, 1991). A review of the literature suggests that most researchers assume that the von Bertalanffy equation describes growth by default, and they rarely provide estimation of growth-parameter uncertainty (Torres & Chavez, 1987). We note that an adequate estimation of growth parameters provides important information for the analysis of how fisheries are affecting species (Ehrhardt, 1981), and for establishing fishery regulations and reference points to assure the sustainable exploitation of marine resources. In this paper, we explore model uncertainty for Yellowtail Snapper growth by comparing and fitting three growth models (von Bertalanffy, Logistic, and Gompertz) to length-at-age data using a maximum likelihood estimation (MLE) approach. We also estimate growth parameters and their uncertainty by MLE (using three assumptions on error variance) and Bayesian approaches. We believe this methodology provides both a robust analysis for assessing the growth of Yellowtail Snapper and complementary information for the management of this resource.

MATERIAL AND METHODS

Length-at-age data determination for Yellowtail Snapper in Veracruz is described in detail in Gutiérrez-Benítez (2012). A total of 188 individuals were collected at the Antón Lizardo landing site. Average length-at-age, sample size by age class (Table 1), and raw data (Figure 2a) are shown

below. In this article, we fit length-at-age data to three growth models, the first was the von Bertalanffy model (von Bertalanffy, 1938):

$$L(t) = L_{\infty} \left(1 - e^{-K(t-t_0)}\right) + \varepsilon_i \quad (1)$$

where L_{∞} is the asymptotic length, K is the growth rate, t_0 is the age for length equals zero, and ε_i is an independent normal randomly distributed error ($N(0, \sigma^2)$). We also used the logistic model (Ricker, 1975) given by the following equation:

$$L(t) = \frac{L_{\infty}}{1 + e^{-K(t-l)}} + \varepsilon \quad (2)$$

where l is the age corresponding to the inflection point in the growth curve. The third model was the Gompertz model (Gompertz, 1825) defined by:

$$L(t) = L_{\infty} e^{-(1/K)e^{-K(t-l)}} + \varepsilon \quad (3)$$

We estimated model parameters from equations (1-3) and their uncertainties using the maximum likelihood estimation method (Kimura, 1980); in particular, we used the negative logarithm of the likelihood as the objective function, assuming a normally distributed observation error. According to Kimura (1980), under different assumptions on error variance, four different methods of estimation are appropriate. When these assumptions are met, each method provides maximum likelihood estimations under the likelihood model. In the first option, all individual measurements have constant variance:

$$LL = \frac{n \ln(2\pi\sigma^2)}{2} + \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^{n_i} (l_{i,j}^{obs} - l_{i,j}^{est})^2}{2\sigma^2} \quad (4)$$

where N is the number of age classes, n is the total number of data, i is the age class, n_i is the sample size of age class i , j represents an individual's length in age class i , l represents length-at-age, and σ is the standard error. The second option assumes all average length-at-age values have a constant error variance:

$$LL = \frac{n \ln(2\pi\sigma^2)}{2} + \frac{\sum_{i=1}^n (\bar{l}_i^{obs} - \bar{l}_i^{est})^2}{2\sigma^2} \quad (5)$$

The third option is a variation of the first option (Equation 4), where it is assumed that all average length-at-age values have a constant variance and sample size n_i is used as a weighting factor:

$$LL = \frac{n \ln(2\pi\sigma^2)}{2} + \frac{\sum_{i=1}^n n_i (\bar{l}_i^{obs} - \bar{l}_i^{est})^2}{2\sigma^2} \quad (6)$$

There is a fourth option assuming the length-at-age error variance varies with age, but we did not observe this pattern in our data, so we excluded it. In summary, we explored nine options (three models and three assumptions on error variance) for growth parameter estimation. Parameter estimation and uncertainty were carried out using the subroutine "optim" from the statistical package R (R Core Team, 2015).

Model selection for the best fit to observed data was conducted using the Akaike information criterion (1973):

$$AIC = -2 \ln(L_{max}) + 2P \quad (7)$$

where L_{max} is maximum likelihood and P is the number of parameters included in the model.

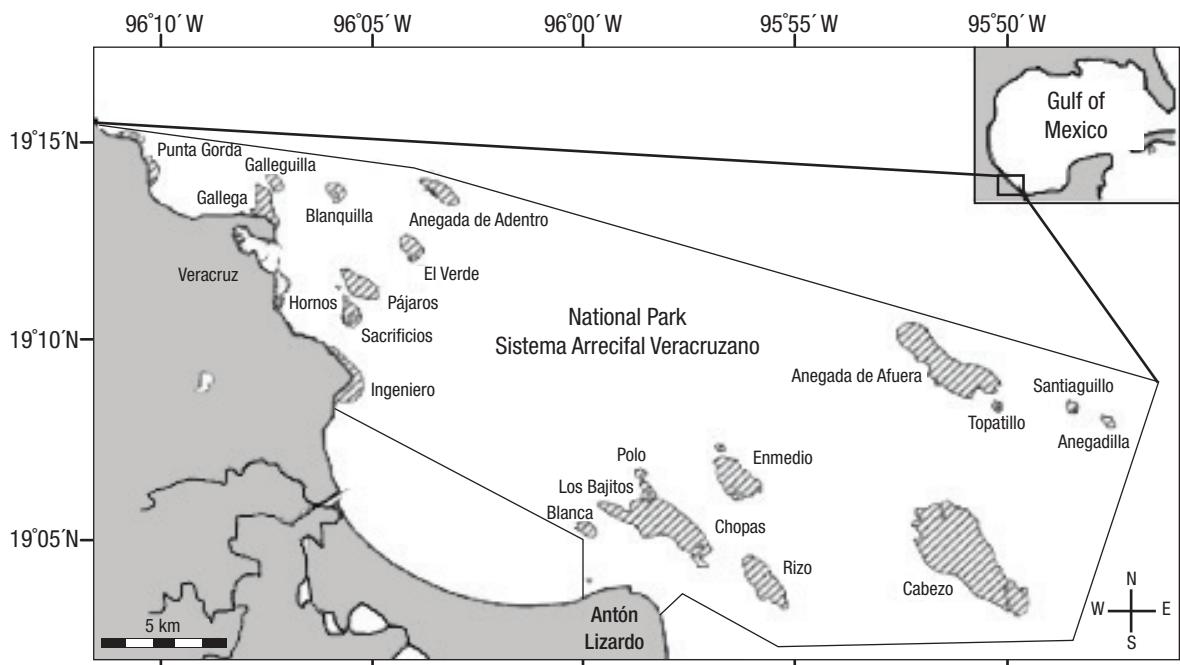


Figure 1. Antón Lizardo area (shaded areas represent reef structures); modified from Okolodkov (2008).

After selecting the best model, a Bayesian estimation (Hilborn & Mangel, 1997) for the parameters from the logistic growth equation was carried out; this approach allows the incorporation of additional information obtained from previous work into the building of the parameters' prior distributions used in the estimation of their posterior distributions. In this statistical approach, the probability of the hypothesis given the data or posterior distribution $\Pr\{H_i|data\}$ was estimated as:

$$\Pr\{H_i|data\} = \frac{\int_i^L \{data|H_i\} \text{Pr} \{H_i\}}{\int_i^L \{data|H_i\} \text{Pr} \{H_i\}} \quad (8)$$

where L represents the likelihood of the data –given the hypothesis (parameter value) –and *Prior* is the prior distribution of each hypothe-

sis that assumes previous knowledge. We should point out that prior distributions were built based on estimates taken from the literature (Table 2) on Yellowtail Snapper growth. In particular, most of the time, analyses of Yellowtail Snapper growth took the von Bertalanffy model as the default model. Therefore, there was no information on the K and I parameters used in the logistic model, so we could only build a prior distribution for the asymptotic length that was assumed to be normally distributed with mean $\mu = 52.86$ cm and $\sigma = 9.17$ cm. Due to the lack of prior information, the remaining parameters from the logistic model were assumed to have a uniform distribution.

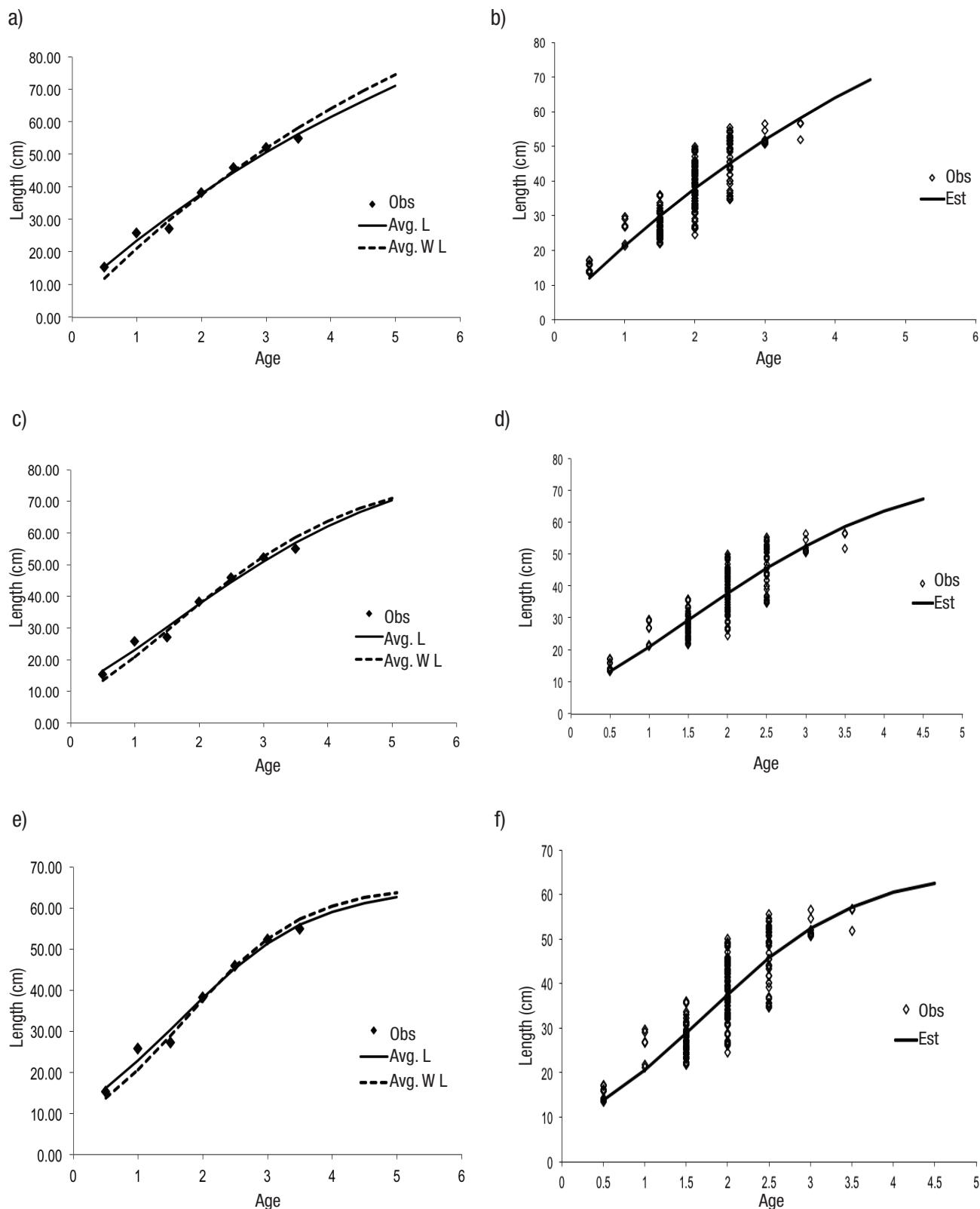
The posterior distribution of the following parameters was estimated: asymptotic length L_{∞} , growth rate (K), and age corresponding to the inflection point of the growth curve (I). Posterior distributions for the parameters were estimated with Markov Chains Monte Carlo (MCMC). A total of 1,600,000 simulations were made using Excel-Visual Basic, with a burning period of 5000 parameter vectors. We saved the parameters vector every 25 simulations. The recorded information included the posterior probability value (Equation 8), the asymptotic length, the growth rate, and the age for the inflection point. We classified results within the Visual Basic code in thirty bins and built the marginal posterior distributions using the pivot table function in Excel.

RESULTS

Model fitting results are shown below (Table 3, Fig. 2). As mentioned, we fit three models (Equations 1-3) with three options for variance error (Equations 4-6) for a total of nine scenarios. All models fit the observed data well; however, within each error variance assumption, the logistic model had the lowest Akaike information criterion. In contrast, the von Bertalanffy model consistently had the worst performance (Table 3).

Table 1. Average length-at-age and sample size for each age class of organisms of Yellowtail Snapper *Ocyurus chrysurus* (Bloch 1791), collected at the Antón Lizardo landing site, Veracruz, Mexico.

Age	Length	Sample size
1	15.31	7
2	25.8	6
3	27.16	51
4	38.26	76
5	45.92	37
6	52.23	8
7	54.93	3



Figures 2a-f. Maximum likelihood estimation (MLE) model fits to observed length-at-age data for Yellowtail Snapper *Ocyurus chrysurus* (Bloch, 1791). a-b) Von Bertalanffy; c-d) Gompertz; e-f) Logistic; Obs = observed length-at-age data, Avg. L = equation 5 for variance assumption, Avg. WL = equation 6 the variance option.

The overall lowest AIC (31.41) corresponded to the logistic model using the average length with constant error variance (Equation 5). Therefore, this scenario (Equations 2, 5) was selected as the best fit for the Yellowtail Snapper observed length-at-age. For this scenario, four parameters and their uncertainties were estimated, the asymptotic length (L_{∞}) was estimated as 64.9 ± 5.43 cm, the growth rate was 0.49 ± 0.07 , and the age associated to the curve inflection point (I) was 3.28 ± 0.42 years. Their corresponding 95% confidence intervals were (54.24, 75.54), (0.35, 0.63), and (2.45, 4.1), respectively. The standard error was 1.77 ± 0.47 . The highest coefficient of variation corresponded to σ (0.27), for a growth rate of 0.14, for an age associated to the inflection point of 0.13, and for an asymptotic length of 0.08.

We should point out that for the logistic model, confidence intervals overlap for the L_{∞} estimates obtained from the three options of error variance assumption (Fig. 3); therefore, at the 95% confidence level, we did not find significant evidence that the estimates are different. Similar results were obtained for the growth rate (K) and the age at the point of inflection (I); however, for the sigma parameter, some confidence intervals did not overlap. The correlation coefficient between the observed and the estimated length at age was 0.99 (p -value ~ 0).

Regarding the Bayesian analysis, results from the MCMC simulations suggest that the logistic model fits the observed data well (Fig.

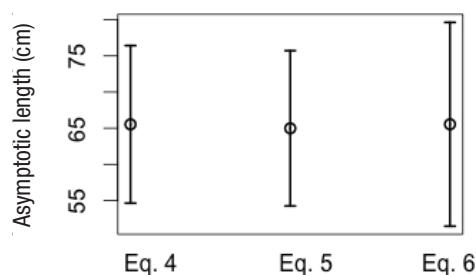


Figure 3. Confidence intervals of the asymptotic length for the logistic model for different error variance assumptions (Eqs. 4-6)

4a). The most probable value for the asymptotic length was 64.3 cm (mode of the marginal posterior distribution), with a 95% probability interval of (58.7, 70.1). The most probable growth rate was 0.48 with a 95% probability interval of (0.42, 0.55); the most probable value for the age of the inflection point was 1.4 years with a 95% probability interval of (1.31, 2.16). The parameter's marginal posterior distributions are shown below (Fig. 5). Regarding the parameter correlations (Figs 4b-d), these were high: The correlation between L_{∞} and K was -0.74, the correlation between K and I was -0.79, and for L_{∞} and I , the correlation was 0.87.

Table 2. Estimates of asymptotic length for Yellowtail Snapper (*Ocyurus chrysurus* Bloch, 1791) from previous studies in different regions; L_{∞} = asymptotic length, Uncertainty = uncertainty estimated.

Author	Region	L_{∞} (cm)
Cantarell (1982)	Yucatan	53.0
Johnson (1983)	Florida	45.0
López & Garduño (1985)	Yucatan	55.5
Mexicano-Cíntora (1986)	Yucatan	48.1
Manooch & Drennon (1987)	Virgen Islands and Puerto Rico	50.3
Carrillo de Albornoz & Ramiro (1988)	SE Cuba	69.6
Dennis (1991)	Puerto Rico	53.4
Carrillo de Albornoz (1999)	SO Cuba's Shelf	62.0
Mexicano-Cíntora (1999)	Yucatan's north coast (1985)	50.7
		44.9
		49.5
	Yucatan's north coast (1986)	44.0
		43.0
		42.1
	Yucatan's north coast (1987)	51.1
		47.5
		48.7
Araujo <i>et al.</i> (2002)	Brasil's central coast	56.7
García <i>et al.</i> (2003)	Florida	60.7
Aguirre-García <i>et al.</i> (2004)	Quintana Roo	50.0
Allman <i>et al.</i> (2005)	Florida	41.0
Leite Jr. <i>et al.</i> (2005)	Brasil's east coast	56.7
Mattos & Maynou (2009)	NE Brasil	76.6
Gutiérrez-Benítez (2012)	Veracruz	68.6
Average Linf		52.86 ± 9.17

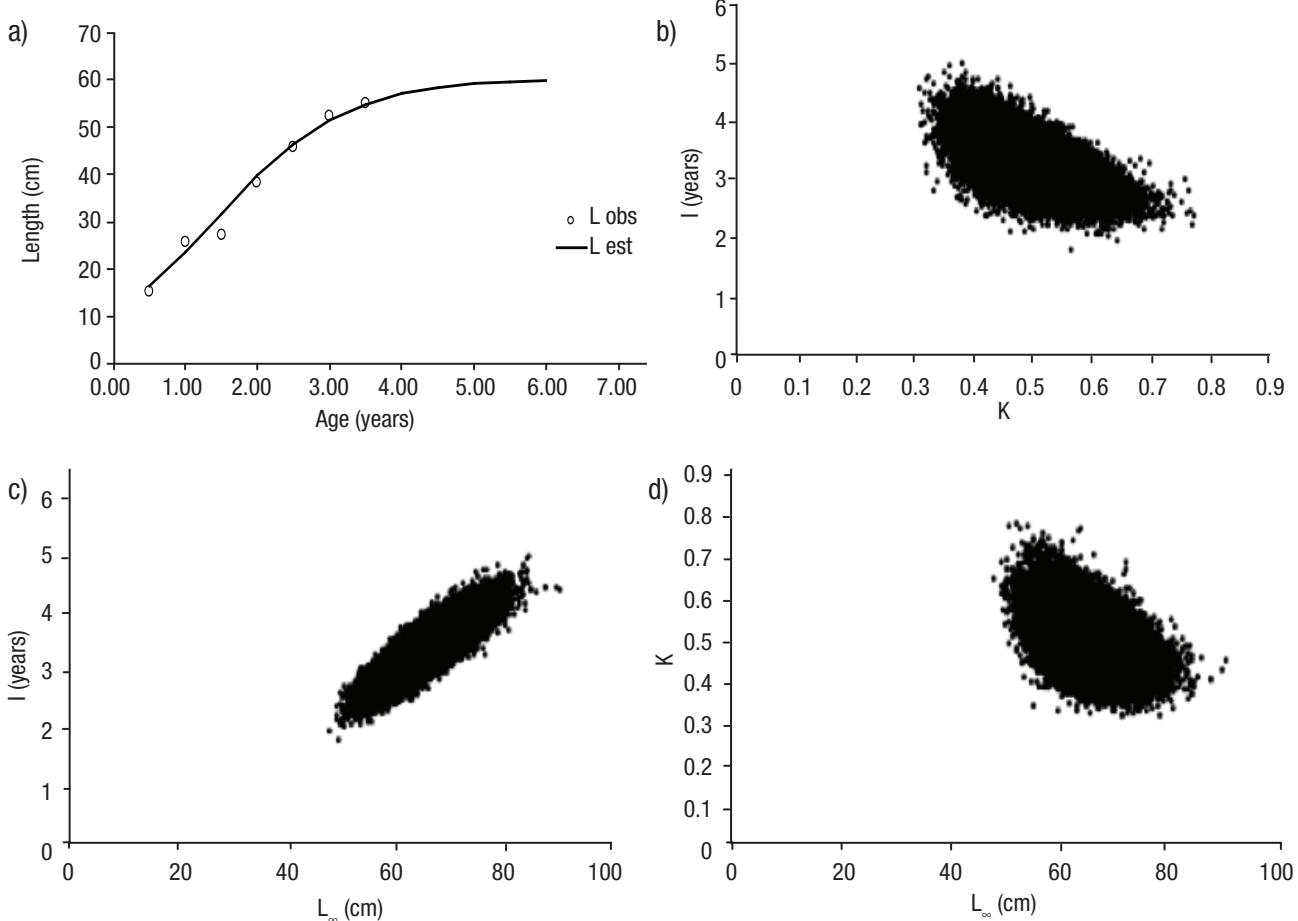
DISCUSSION

In order to achieve sustainable exploitation of the multispecies fisheries in the Gulf of Mexico, the Carta Nacional Pesquera (National Fishing Chart) (SAGARPA, 2012) suggests that more information on biological and population aspects is needed to accurately determine the exploitable biomass and optimum effort that must be applied in each of the fisheries under criteria of sustainability. In particular, the economy of the Antón Lizardo Community is mostly based on the multi-specific fishery, where Yellowtail Snapper is caught. Therefore, it is important to ensure its sustainable exploitation; more effort is needed to improve the management of this fishery resource. Nearby towns adapted their economy and cultural traits due to the loss of mangrove forest and over-exploitation of fishing resources (Aldeco *et al.*, 2015).

A first step towards a sustainable exploitation is to provide important basic information such as species growth. Although several studies have been published on Yellowtail Snapper growth using different methods (Dennis, 1991; Mexicano-Cíntora, 1999; Allman *et al.*, 2005; Araújo *et al.*, 2002), they rarely provide a measure of parameter uncertainty. Note that the value of a model-based analysis lies not simply in its abi-

lity to generate a precise point estimate for a specific outcome, but also in the systematic examination and responsible reporting of uncertainty surrounding this outcome (Briggs *et al.*, 2012). Similarly, consideration of uncertainty is essential when management decisions are made, and it is particularly important when applying the precautionary approach to fisheries management (Maunder *et al.*, 2006). Previous studies (Dennis, 1991; Mexicano-Cíntora, 1999; Allman *et al.*, 2005; Araújo *et al.*, 2002; Torres & Chávez, 1987) assumed by default that the von Bertalanffy model describes Yellowtail Snapper growth adequately; model uncertainty is rarely taken in account; therefore they could be making a modeling error (Punt & Hilborn, 2001) neglecting the understanding of the dynamic studied. In this paper, we try to improve the methodology used previously by providing two methods: maximum likelihood estimates and Bayesian methods for parameter and uncertainty estimation. We also addressed model uncertainty using three models, three assumptions on error variance, and the Akaike information criterion for model selection.

Our results suggest that the logistic model (Ricker, 1975) shows the best fit for the observed length-at-age data. We should point out that



Figures 4a-d. a) Logistic growth model Markov Chain Monte Carlo (MCMC) fitting to observed length data for Yellowtail Snapper (*Ocyurus chrysurus* Bloch, 1791) in Veracruz; b) Dispersion graph of estimates of K vs I ; c) Dispersion graph of estimates of L_{∞} vs I ; d) Dispersion graph of estimates of L_{∞} vs K .

the von Bertalanffy model had the worst performance when fitting the observed length-at-age data, surpassed even by the Gompertz model (Gompertz, 1825), so it is important to test several models and apply the AIC when exploring the growth of any species. The Akaike criterion (1973) suggests that von Bertalanffy model was not ideal for describing the growth dynamics of the Yellowtail Snapper in the PNSAV. We recommended using these methodologies for other Yellowtail Snapper distribution areas. We did not include the general Schnute growth model in this analysis because preliminary results suggest that, depending on the initial values for parameters used in the optimization, their estimates converged on all of the three models used.

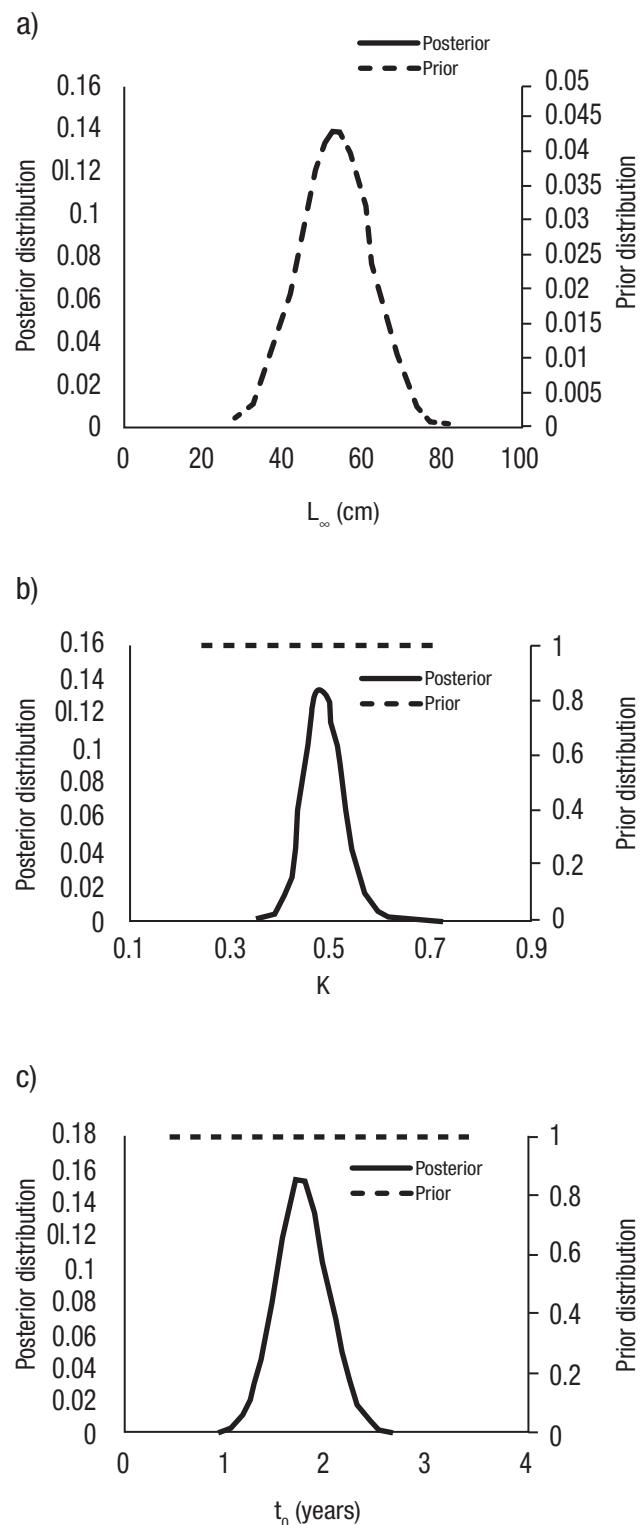
Not only did the AIC suggest that the von Bertalanffy model does not perform adequately, in particular, asymptotic length estimates from the von Bertalanffy model (Table 3) are high. Based on our experience and conversations with fishermen, there have never been organisms registered of this magnitude. This overestimation may be due to a lack of data from older ages.

The overlap of parameter confidence intervals suggests that all variance error assumptions used in the estimation process produced the same parameter estimates for the logistic model; therefore, it is sufficient to assume that the mean length at age has constant error variance (Equation 5).

Bayesian methods are ideal for including prior knowledge in the estimation of the model parameters, taking advantage of available information. Unfortunately, the lack of studies that integrate model selection methods did not allow building a prior distribution for parameters I and K ; parameters not included in the von Bertalanffy model taken by default in previous studies. We only built a prior distribution for the asymptotic length. The posterior distributions suggest that it does not depend exclusively on the prior distribution; this means that the collected data have enough information to perform the estimation of the asymptotic length parameter. For the asymptotic length, the estimated L_{∞} (64.3 cm) obtained with Bayesian analysis is smaller than the one obtained with the maximum likelihood estimation (64.9 cm). This might be due to the influence that the prior distribution ($\mu = 52.86$ cm, $\sigma = 9.17$ cm) has in the estimation process.

Regarding the strong correlation between parameters, there is much statistical confusion among the three parameters of the logistic model, L_{∞} , I , and K . Their estimates were based on data from a single season, so there is probably not much contrast in the data. Future sampling will increase the amount of data available for the estimation, would allow better estimates for parameters and uncertainties, and will probably ratify the logistic model as the best for describing Yellowtail-Snapper growth dynamics.

In this study, we present some statistical techniques that should be considered basic because they provide a robust analysis in assessing the growth of species of commercial interest and are an appropriate solution for estimating the parameters and uncertainty of individual growth. The Bayesian framework presents an opportunity to incorporate historical species information in the management of fishing resources to ensure their sustainable exploitation.



Figures 5a-c. Marginal posterior distributions for the parameters of the logistic growth model. a) Asymptotic length; b) Growth rate; c) Age for the inflection point. Posterior = posterior distribution; Prior = prior distribution.

Table 3. Estimated parameters for Yellowtail Snapper *Ocyurus chrysurus* (Bloch, 1791) and their uncertainty (standard error) for the von Bertalanffy, Logistic and Gompertz models (three error variance assumptions were used: a = equation 4, b = equation 5, c = equation 6); L_{∞} = asymptotic length; K = intrinsic rate of growth; t_0/l = time where individual length is zero or the age corresponding to the inflection point in the growth curve (logistic model); σ = standard error.

Model	Variance option	L_{∞}	K	t_0/l	σ	Akaike
Von Bertalanffy	a	166.02 ± 60.67	0.06 ± 0.03	-0.28 ± 0.26	5.72 ± 0.29	1198.75
	b	135.63 ± 77.93	0.07 ± 0.05	-0.75 ± 0.49	1.95 ± 0.52	80.42
	c	154.77 ± 84.48	0.07 ± 0.05	-0.25 ± 0.42	9.41 ± 2.55	96.29
Logistic	a	66.1 ± 5.85	0.54 ± 0.07	3.48 ± 0.35	5.62 ± 0.29	1190.34
	b	64.9 ± 5.43	0.49 ± 0.07	3.28 ± 0.42	1.77 ± 0.47	31.41
	c	65.55 ± 7.2	0.54 ± 0.09	3.45 ± 0.43	7.25 ± 1.94	33.63
Gompertz	a	68.77 ± 5.81	0.38 ± 0.05	0.01 ± 0.54	5.7 ± 0.29	1193.32
	b	84.71 ± 25.76	0.24 ± 0.09	-3.04 ± 2.78	1.91 ± 0.57	36.0
	c	82.17 ± 17.88	0.28 ± 0.08	-1.4 ± 1.57	8.11 ± 2.17	34.31

REFERENCES

- AGUIRRE-GARCÍA, B., A. VALENCIA-CETINA, F. PERERA-BALAN & A. MEDINA-QUEJ. 2004. A preliminary study the fisheries canané (*Ocyurus chrysurus*) in Holbox, Quintana Roo, Mexico. Resúmenes 55th Gulf and Caribbean Fisheries Institute. p. 2.
- AKAIKE, M. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrov, B. & F. Csaki (Eds.). Proceedings 2nd International Symposium of Information Theory. Akademia Kiado, Budapest, pp. 267-281.
- ALDECÓ, J., A. G. CORTÉS & M. J. JURADO-MOLINA. 2015. Adaptaciones culturales y económicas a cambios provocados por la tala de mangle y deterioro pesquero en Mandinga, Veracruz. *Sociedades Rurales, Producción y Medio Ambiente* 29 (15): 137-158.
- ALLEN, G. R. 1985. FAO Species Catalogue. Vol. 6 Snappers of the world. An annotated and illustrated catalogue of *Lutjanidae* species known to date. FAO fisheries synopsis No. 125, Volume 6. Available online at: <http://www.fao.org/docrep/009/ac481e/ac481e00.htm>
- ALLMAN, R. J., L. R. BARBIERI & C. T. BARTELS. 2005. Regional and fishery-specific patterns of age and growth of yellowtail snapper, *Ocyurus chrysurus*. *Gulf of Mexico Science* 23 (2): 211-223.
- ARAÚJO, J. N., A. S. MARTINS & K. G. COSTA. 2002. Idades e crescimento da cobia *Ocyurus chrysurus* da costa central do Brasil. *Revista Brasileira de Oceanografia* 50: 47-57.
- BORTON, S. A. & J. L. WILLIAMS. 1986. Species profile: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (South Florida) gray, line, mutton, and yellowtail snappers. U.S. Fish and Wildlife Service *Biological Report* 82: 1-18.
- BRIGGS, A. H., M. C. WEINSTEIN, F. E. A. LENWICK, J. KARNON, M. J. SCULPHER & A. D. PALTIEL. 2012. Model parameter estimation and uncertainty: A report of the ISPOR-SMDM modeling good research practices task force-6. *Value in Health* 15: 835-842.
- CARRILLO DE ALBORNOZ, C. & M. RAMIRO. 1988. Estudio biológico de la rabirubia *Ocyurus chrysurus* en el oeste de la plataforma suroriental de Cuba. I. Edad y crecimiento. *Revista de Investigaciones Marinas* 1 (9): 9-24.
- CARRILLO DE ALBORNOZ, C. 1999. Crecimiento y evaluación de la rabirubia (*Lutjanus chrysurus*) en el oeste de la plataforma suroriental de Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas* 20 (1-3): 45-52.
- DENNIS, G. D. 1991. The validity of length-frequency derived growth parameters from commercial catch data and their application to stock assessment of the yellowtail snapper (*Ocyurus chrysurus*). *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 40: 126-138.
- EHRHARDT, N. M. 1981. *Curso sobre métodos de evaluación de recursos y dinámica de poblaciones. 3ra. parte. Parámetros poblacionales*. FAO-CICIMAR. La Paz, BCS, México. 134 p.
- GARCIA, E. R., J. C. POTTS, R. A. RULIFSON & C. S. MANOOCH. 2003. Age and growth of yellowtail snapper, *Ocyurus chrysurus*, from the southeastern United States. *Bulletin of Marine Science* 72 (3): 909-921.
- GOMPERTZ, B. 1825. On the nature of function expressive of the law of human mortality and on a new mode of determining the value of life contingencies. Philosophical. *Transactions of the Royal Society of London* 115: 515-585.
- GUTIÉRREZ-BENÍTEZ, O. 2012. Aspectos biológico pesqueros de la rubia *Ocyurus chrysurus* (Bloch, 1791) en Antón Lizardo, Veracruz, México. Tesis de Maestría. Universidad Veracruzana, Veracruz, México. 58 p.
- HEEMSTRA, P. C. & J. E. RANDALL. 1993. FAO species catalogue. Vol. 16 Groupers of the world (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae). An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rockcod, hind, coral grouper and lyretail species known to date. *FAO Fisheries Synopsis* 16 (125), 382 p., 522 figs, 31 colour plates. Available online at: <http://www.fao.org/docrep/009/t0540e/t0540e000.htm>

- HILBORN, R. & M. MANGEL. 1997. *The ecological detective: Confronting Models with Data*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 315 p.
- INAPESCA (INSTITUTO NACIONAL DE PESCA). 2012. Carta Nacional Pesquera. Diario Oficial de la Federación, 24 de agosto de 2012.
- JIMÉNEZ-BADILLO, M. L., H. PÉREZ, J. M. VARGAS, J. C. CORTÉS & P. FLORES. 2006. *Catálogo de especies y artes de pesca del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano*. 1er. Ed., Comisión Nacional para la Biodiversidad (CONABIO). Universidad Veracruzana, Boca del Río, Veracruz, 182 p.
- JIMÉNEZ-BADILLO, M. L., & L. G. CASTRO-GASPAR. 2008. Pesca artesanal en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, México. In: Grandaos-Barba, A., L. Abarca-Arenas & J. M. Vargas-Hernández (Eds.). *Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche, pp. 221-240.
- JOHNSON, A. G. 1983. Age and growth de yellowtail snapper from south Florida. *Transactions of American Fisheries Society* 112: 173-177. DOI:10.1577/1548-8659(1983)112<173:AAGOYS>2.0.CO;2
- KARNON, M. J. SCULPHER & A. D. PALTEL. 2012. Model parameter estimation and uncertainty: A report of the ISPOR-SMDM modeling good research practices task force-6. *Value in Health* 15: 835-842. DOI:10.1016/j.jval.2012.04.014
- KIMURA, D. K. 1980. Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve. *Fisheries Bulletin* 77: 765-774.
- LEITE JR, N. O., A. S. MARTINS & J. N. ARAÚJO. 2005. Idade e crescimento de peixes recifais na região central da zona econômica exclusiva entre Salvador-BA e o Cabo de São Tomé-RJ. (13°S a 22°S). In: Costa, P. A. S., A. S. Martins & G. Olavo (Eds.). *Pesca e potenciais de exploração de recursos vivos na região central da zona econômica exclusiva brasileira*. Rio de Janeiro, Brasil, pp. 203-216.
- MANOOC III, C. S. & C. DRENNON. 1987. Age and growth of yellow snapper and queen triggerfish collected from the U.S Virgin Islands and Puerto Rico. *Fisheries Research* 6: 53-68. DOI:10.1016/0165-7836(87)90006-3
- MATTOS, S. G. M. & F. MAYNOU. 2009. Virtual population analysis of two snapper species, *Lutjanus analis* and *Lutjanus chrysurus*, caught off Pernambuco state, north eastern Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 57 (3): 229-242. DOI:10.1590/S1679-87592009000300006
- MAUNDER, M. N., S. J. HARLEY & J. HAMPTON. 2006. Including parameter uncertainty in forward projections of computationally intensive statistical population dynamics. *ICES Journal of Marine Sciences* 63: 969-979. DOI:10.1016/j.icesjms.2006.03.016
- MCLELLAN, D. B. & N. J. CUMMINGS. 1998. Fishery and biology of the yellowtail snapper, *Ocyurus chrysurus*, from the southeastern United States, 1962 through 1996. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 50: 827-850.
- MEXICANO-CINTORA, G. 1999. Crecimiento del pargo canané *Ocyurus chrysurus* de la costa norte de Yucatán, México. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 45: 338-348.
- OKOLODKOV, Y. B. 2008. *Protoperidinium* Bergh (Dinophyceae) of the National Park Sistema Arrecifal Veracruzano, Gulf of Mexico, with a key for identification. *Acta Botanica Mexicana* 84: 93-149.
- PUNT, A. E. & R. HILBORN. 2001. BAYES-SA: Bayesian Stock Assessment Methods in Fisheries. User's manual. FAO Computerized Information Series (Fisheries) No. 12, Rome, 56 p.
- R CORE TEAM. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available on line at: <http://www.R-project.org/>
- RICKER, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada* 191: 1-382.
- RILEY, C. M., G. J. HOLT & C. R. ARNOLD. 1995. Growth and morphology of larval and juvenile captive bred yellowtail snapper, *Ocyurus chrysurus*. *Fisheries Bulletin* 93 (1): 179-185.
- SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación). 2012. Carta Nacional Pesquera. Diario Oficial de la Federación, 24 de agosto de 2012.
- SEDAR III (SOUTHEAST DATA, ASSESSMENT AND REVIEW). 2003. *A stock assessment of yellowtail snapper, Ocyurus chrysurus, in the Southeast United States*. Final report to the National Marine Fisheries Service, the Gulf of Mexico Fishery Management Council, and the South Atlantic Fishery Management Council. St. Petersburg, FL., 216 p.
- TORRES, R. & E. A. CHÁVEZ, 1987. Evaluación y diagnóstico de la pesquería de rubia (*Lutjanus synagris* (L) en el Estado de Yucatán. *Ciencias Marinas* 13 (1): 7-29.
- VON BERTALANFFY, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws II). *Human biology* 10 (2): 181-213.

Potencial de invasión de *Phragmites australis* en comunidades dominadas por especies nativas ante disturbios por fuego en condiciones controladas

Invasiveness of *Phragmites australis* in communities dominated by native species after fire disturbance under controlled conditions

María Elena Páramo Pérez¹, Roberto Lindig-Cisneros² y Patricia Moreno-Casasola³

¹ Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. Edificio D, primer piso, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, 04510. México

² Laboratorio de Restauración Ambiental, Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia. Antigua carretera a Pátzcuaro núm. 8701, Morelia, Michoacán, 58190, México

³ Red de Ecología Funcional. Instituto de Ecología, A.C. Apdo. 63, Xalapa, Veracruz, 91000. México
e-mail: rlindig@iies.unam.mx

Recibido: 05 de diciembre de 2016.

Aceptado: 11 de mayo de 2018.

Páramo Pérez M. E., R. Lindig-Cisneros y P. Moreno-Casasola. 2018. Potencial de invasión de *Phragmites australis* en comunidades dominadas por especies nativas ante disturbios por fuego en condiciones controladas. *Hidrobiológica* 28 (1): 201-207. DOI: 10.24275/uam/itz/dcbs/hidro/2018v28n2/Lindig

RESUMEN

Antecedentes. Los humedales son ecosistemas heterogéneos y dinámicos muy susceptibles a sufrir invasiones o extinciones locales por especies invasoras o sobredominantes. La resistencia a la invasión de los humedales ante factores de disturbio como el fuego ha sido poco estudiada. Cuando *Phragmites australis* (carrizo) se encuentra presente, su interacción con factores de disturbio ha llevado a la extinción local de muchas especies nativas. En un estudio anterior se determinó que la cosecha de esta especie es una estrategia efectiva de control. Sin embargo, la remoción de las partes aéreas genera múltiples fragmentos a partir de los cuales se podría propagar la especie. **Objetivos.** Evaluar, ante disturbios ocasionados por el fuego, en condiciones controladas, el potencial de invasión de fragmentos de *Phragmites australis* en comunidades dominadas por especies nativas. **Métodos.** El experimento se efectuó bajo dos quemas en 36 mesocosmos con doseles de *Schoenoplectus americanus* y *P. australis*. **Resultados.** Los resultados establecieron que las plantas de *Phragmites australis* no lograron desarrollarse después de las quemas del dosel de *S. americanus*, debido a la rápida recuperación del dosel de esta segunda especie. Se registró mayor supervivencia y crecimiento en los mesocosmos con bajo disturbio (27.7% y 55.9 cm en el primer ensayo; 9.4% y 60.6 cm en el segundo ensayo) en comparación con los controles (8.5%, 35.3 cm y 7.4% y 86.7 cm), ya que el dosel de *S. americanus* se mantuvo como una barrera al desarrollo de *P. australis* en los controles. Las diferencias en la altura fueron significativas después del primer evento de fuego entre los mesocosmos quemados y los de control ($p = 0.002$), pero después de dos años de quema no lo fueron ($p = 0.085$), debido a que las pocas plantas que sobrevivieron en los mesocosmos control alcanzaron alturas considerables. **Conclusiones.** Los fragmentos de *P. australis* representan bajo riesgo para sitios con dosel de *S. americanus* después de un año de registrar disturbios como el fuego.

Palabras clave: plantas invasoras, dosel, *Phragmites australis*, regeneración, *Schoenoplectus americanus*

ABSTRACT

Background. Wetlands are heterogeneous and dynamic ecosystems, very susceptible to invasions or local extinctions by the effects of invasive or over-dominant plant species. Resistance to invasion in wetlands that suffer disturbances such as fires has not been thoroughly studied. When *Phragmites australis* (common reed) is present, its interaction with disturbance factors has led to local extinction of many native species. In a previous study, it was determined that harvesting is an effective control method for this species. But removal of aerial parts of this species generates many fragments that might propagate the species. **Goals.** Evaluate under controlled conditions the invasive potential of fragments of *Phragmites australis* in plant communities dominated by native plant species that are subjected to frequent human-made disturbances, such as fire, under controlled conditions. **Methods.** We carried out an experiment that consisted of two assays in 36 mesocosms with canopies of *Schoenoplectus americanus*. **Results.** *Phragmites australis* was practically not able to establish itself after the loss of the *S. americanus* canopy following fires, because the canopy of this last species

recovered rapidly. Survival and growth were slightly higher in mesocosms with low disturbance (27.7% and 55.9 cm in the first assay, and 9.4%, and 60.6 cm in the second assay), when compared with controls (8.5% 35.3 cm, and 7.4% and 86.7 cm), because in control units the canopy of *S. americanus* was a permanent barrier to the development of *P. australis*. Height differences among burned and control mesocosms after the first fire event were significant ($p = 0.002$) but not after two consecutive years of burning ($p = 0.085$), because the few plants that survived in control units reached considerable height. **Conclusions.** The risk of establishment of the fragments of *Phragmites australis* that are generated during harvesting is low even after major disturbances of native vegetation cover.

Keywords: canopy, invasive control, *Phragmites australis*, regeneration, *Schoenoplectus americanus*

INTRODUCCIÓN

Los humedales son ecosistemas que abarcan diversos tipos de vegetación con una gran biodiversidad; sus características hidrobiológicas dan lugar a lagunas someras, humedales herbáceos de agua dulce, marismas, manglares, pantanos y selvas inundables, entre otros (Moreno-Casasola *et al.*, 2010). Todos estos tipos de humedales han sido alterados drásticamente alrededor del mundo, lo cual ha causado pérdidas de biodiversidad y de servicios ecosistémicos (Constanza *et al.*, 1997; MEA, 2005; Korsgaard & Schou, 2010). Landgrave y Moreno-Casasola (2012) reportan en México una pérdida o degradación de humedales del 62.1%.

Las comunidades vegetales con una fisonomía particular que conforman estos ecosistemas, además de ser el componente biótico distintivo de los humedales, hacen posible el funcionamiento ecosistémico que los distingue de los ecosistemas terrestres (Mitsch & Gosselink, 2000; Moreno-Casasola *et al.*, 2010), ya que participan como base de la cadena alimentaria y proporcionan el hábitat para una variedad de organismos acuáticos, anfibios y terrestres, que incluye macroinvertebrados, bacterias epífitas, perifiton, aves, peces, reptiles, anfibios y aves (Zedler & Kercher, 2005; Mitsch & Gosselink, 2000). La vegetación influye en el régimen hidrológico, los procesos de sedimentación y la dinámica de los nutrientes (Zedler & Kercher, 2005; Korsgaard & Schou, 2010).

Entre los diferentes disturbios naturales que los impactan, el fuego se considera generalmente infrecuente, debido a los altos niveles de humedad y a las diferencias en los potenciales combustibles respecto a los ecosistemas terrestres (Miller *et al.*, 1998; Bisson *et al.*, 2003; Pettit & Naiman, 2007). Sin embargo, los rayos (Bisson *et al.*, 2003), la combustión espontánea (Miller *et al.*, 1998; Bisson *et al.*, 2003) y los incendios naturales en las partes altas de los ecosistemas pueden propagarse hacia los humedales y hacer posible la presencia del fuego en algunos de ellos, o bien aumentar su extensión e intensidad en aquéllos con un régimen natural de incendios (Pettit & Naiman, 2007; Norton & De Lange, 2002; Miller *et al.*, 1998). Asimismo, diversos humedales son sometidos a regímenes de disturbio por fuego provocados por el ser humano (Bixby *et al.*, 2015).

Un disturbio como el fuego modifica la composición y estructura de las comunidades vegetales a través de las respuestas y características funcionales de las especies presentes en el sitio. Además, el fuego interacciona con otros tipos de disturbio, como cambios en el hidroperiodo o la introducción de especies exóticas (Zedler & Kercher, 2004; López Rosas & Moreno-Casasola, 2012).

En las comunidades vegetales se ha documentado la modificación de las interrelaciones entre las especies como uno de los efectos del disturbio por fuego. Por ejemplo, en los Everglades, en los Estados Unidos, donde coinciden *Typha domingensis* Pers. y *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Stuedel, la primera puede llegar a desplazar a la segunda –al menos temporalmente– en zonas con un régimen de fuegos que presentan alteraciones en su hidrología (Newman *et al.*, 1996; David, 1996; Miller *et al.*, 1998; Rice *et al.*, 2000; Pettit & Naiman, 2007). En otros casos, la combinación de inundación y aumento en la salinidad tras un incendio puede disminuir significativamente la cobertura de *P. australis* (Rice *et al.*, 2000; Bart & Hartam, 2003). Diversos estudios en humedales riparios han demostrado que *P. australis* y *Tamarix ramosissima* Ledeb crean una sinergia con el fuego debido a que acumulan una gran cantidad de materia orgánica en pie que favorece incendios de alta intensidad con un mayor tiempo de residencia, lo cual deposita mayor cantidad de fósforo en el agua y, por lo tanto, elimina a otras especies vegetales más sensibles al fuego (Mitsch & Gosselink, 2000; Zedler & Kercher, 2005; Pettit & Naiman, 2007). Lo anterior indica que la respuesta de la vegetación y de las especies de los humedales al fuego es idiosincrática, lo que obliga a estudiar la relación de este con cada tipo de humedal.

En un estudio anterior realizado por Escutia-Lara *et al.* (2012) fue posible determinar que la cosecha de *Phragmites australis* puede ser una medida efectiva de control, particularmente útil en sitios en donde el uso de herbicidas no es recomendable. Sin embargo, la cosecha produce múltiples fragmentos de longitudes pequeñas que no es posible retirar del sitio y que pueden dar origen a nuevos individuos y propagar la especie a zonas no invadidas dentro del humedal manejado. Debido a esto, se llevó a cabo un experimento en mesocosmos, con el objetivo de cuantificar el éxito en el establecimiento de fragmentos de *P. australis* bajo doseles de *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz & R. Keller (una especie dominante de humedales del occidente de México) sometidos al efecto del fuego. En él se buscó comprobar si el fuego es un factor que favorece el establecimiento de *P. australis*, al reducir la competencia con *Schoenoplectus americanus*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del sistema de referencia y las especies utilizadas. Los propágulos de *Phragmites australis* fueron colectados en el manantial de la Mintzita, sitio RAMSAR (101° 17'47"O 19° 38'43"N), ubicado al sur de la ciudad de Morelia, Michoacán, México, cuyo ecosistema está dominado por *Typha domingensis* y *Schoenoplectus americanus* (Hall *et al.*, 2008; Escutia *et al.*, 2009; del Val *et al.*, 2012). Este humedal se ve afectado por fuertes presiones de actividad humana: provee alrede-

dor del 35% de la totalidad de agua de la ciudad, presenta procesos de eutrofización, ramoneo de la vegetación por ganado y disturbio por fuegos que escapan de campos de cultivo aledaños (Escutia *et al.*, 2009; Escutia *et al.*, 2012). Asimismo, las especies nativas sufren la presión de plantas invasoras como *Phragmites australis*, pues éstas han empezado a formar manchones que dominan algunas partes del humedal.

Las especies dominantes en este sistema son comunes para la mayoría de los humedales templados de México. En las partes menos profundas se encuentra *Schoenoplectus americanus* (de la familia Cyperaceae), que es una planta perenne rizomatosa con un tallo erecto triangular que mide hasta 1.5 m de altura. Esta especie se distribuye en las regiones templadas desde Estados Unidos hasta Venezuela y Chile (Moreno-Casasola *et al.*, 2010; Zedler & Kercher, 2005). En el sitio de colecta de plántulas –que hemos estudiado por más de diez años– se encuentra regularmente más cerca a la orilla del humedal, en donde el agua se encuentra por debajo de la superficie del suelo (Escutia *et al.*, 2009; Escutia *et al.*, 2012).

Por otro lado, *Phragmites australis* es una planta de la familia Poaceae con una amplia distribución geográfica, desde zonas templadas a tropicales. Crece de dos a cuatro metros de altura y presenta hojas lisas y planas de 1 a 5 cm de ancho. Además, se propaga fácilmente por medio de estolones, rizomas y fragmentos de tallos (Escutia-Lara *et al.*, 2012; Bart & Hartman, 2003) y forma conjuntos densos que excluyen a otras especies vegetales (Swearinger & Saltonstall, 2010).

Diseño experimental. Construcción de los mesocosmos. Se construyeron 36 mesocosmos con tinas de plástico de 210 L de capacidad (100 x 68 x 40 cm) con un área superficial de 0.58 m². Cada mesocosmo fue llenado con una mezcla de turba comercial y suelo de la localidad (tipo arcilloso) con una proporción de 1:1 (0.1 m³ por material) (Fig. 1). El sistema de riego mantenía un nivel constante de agua, 5 cm por

debajo de la superficie del sustrato. Los mesocosmos se encontraban al aire libre, sometidos a las variaciones naturales del clima.

Fase 1. Plantado y desarrollo del dosel. Se efectuó el plantado de fragmentos de rizoma de *Schoenoplectus americanus* en los mesocosmos (16 por mesocosmo), y se dejó desarrollar un dosel de esta especie durante dos años, de 2011 a 2012 (Fig. 1). Este periodo de acondicionamiento permitió validar que no hubo diferencias entre los 36 mesocosmos en la densidad de tallos de *Schoenoplectus americanus* al final del periodo de acondicionamiento ($p > 0.05$).

Fase 2. Primera aplicación de fuego en el bioensayo. El primer tratamiento de quemado se aplicó durante la primera semana del mes de abril del 2013 a 18 unidades experimentales (la mitad) seleccionadas al azar. Cada mesocosmo fue asignado a un tratamiento por medio de una tabla de números aleatorios (Fig. 2). Una vez quemados los doseles de los mesocosmos asignados a este tratamiento, se trasplantaron dos segmentos vegetativos de *Phragmites australis* en cada uno de los 36 mesocosmos, con un total de 72 fragmentos. Los fragmentos, que eran de 30 cm de longitud y 8 ± 2 mm de diámetro cada uno, fueron enraizados previamente en agua corriente en las instalaciones del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad durante 30 días (Fig. 1). Se plantaron en la parte central de cada mesocosmo a una distancia de 36 cm uno del otro por medio de una varilla de metal, a fin de causar el menor daño posible al sistema radicular de las plantas circunstantes.

Fase 3. Segunda aplicación de fuego en el bioensayo. En el año 2014, durante la primera semana del mes de abril, se quemaron al azar 9 de los 18 mesocosmos que fueron quemados el año anterior (Figs. 1-2). Debido a que se pudo determinar que no había riesgo de competencia entre los segmentos de *Phragmites* durante una sola temporada de crecimiento, para esta aplicación se incluyó un mayor número de segmentos, ya que se pudieron plantar con menor distancia, de tal forma que se pudo incrementar el tamaño de muestra.

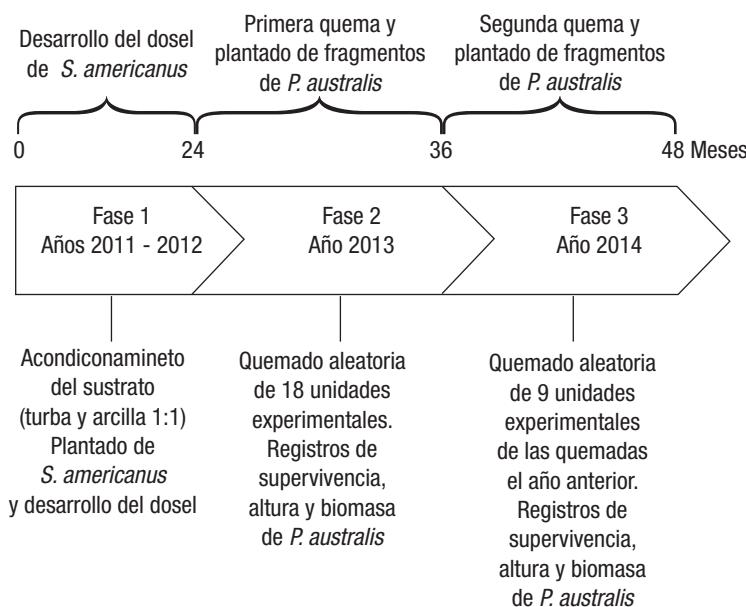


Figura 1. Línea del tiempo con descripción de las fases del experimento del establecimiento de fragmentos de *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Stuedel en un dosel de *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz & R. Keller a lo largo de 4 años.

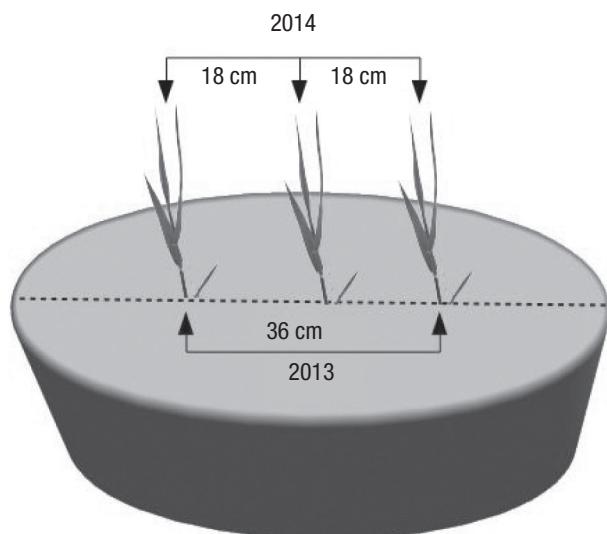


Figura 2. Esquema del plantado de los fragmentos de *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Stuedel los mesocosmos. Para el primer año se plantaron dos individuos por unidad y, al no haber evidencia de interferencia entre las plantas, para el segundo año se plantaron tres.

Respuesta de *Phragmites australis*: supervivencia, crecimiento y acumulación de biomasa. En ambas temporadas de crecimiento (de abril a octubre de 2013 y 2014) se registró la supervivencia y la altura máxima de los 36 mesocosmos (se utilizó una regla graduada cada 0.5 cm). Para obtener los datos de biomasa aérea se colectaron los individuos de *Phragmites australis* en la última semana del mes de octubre; se colocaron en un horno de secado (Lumistel HEC-41) a 60 °C, hasta peso constante (lo que para la mayoría de las muestras ocurrió a las 48 horas), y se pesaron en una balanza semianalítica (Ohaus AV53). El dosel de *Schoenoplectus americanus* no se evaluó a lo largo del experimento debido a su rápida recuperación.

Análisis estadístico. Los datos fueron analizados por medio de modelos lineales generalizados para supervivencia usando la distribución binomial. Para las variables continuas (altura y biomasa) se utilizó la distribución Poisson (Crawley, 2007), debido a que no cumplían con los supuestos asociados a la distribución normal. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el paquete R (R Core Team, 2017).

RESULTADOS

Al inicio del experimento los mesocosmos mantuvieron una densidad de 11.0 ± 0.6 tallos/dm² de *Schoenoplectus americanus*, antes de efectuar la primera quema ($p = 0.55$), lo que garantizó condiciones ambientales similares en los 36 mesocosmos. Cabe destacar que antes de las quemas todos los mesocosmos presentaron rebrotos de *Schoenoplectus americanus*; el registro de su aparición inicio del mes de febrero de cada año y alcanzó la máxima cobertura del dosel en la segunda semana de agosto de 2013, aproximadamente cuatro meses después de aplicar el fuego durante la primera semana del mes de abril.

Posterior a la primera quema, en 2013, la supervivencia de las plantas de *P. australis* fue de 27.8%, mayor a lo detectado en los mesocosmos control, de 8.6%. Después de la segunda quema, en 2014, en los mesocosmos quemados sólo en ese año la supervivencia fue de 7.4%, de 9.4% para los mesocosmos quemados por dos años consecutivos y nula para los mesocosmos control.

En términos del incremento de altura de *P. australis*, al final de la temporada de crecimiento posterior a la primera quema, en 2013, el crecimiento en los mesocosmos sometidos al fuego fue de 55.9 ± 36.7 cm, valor promedio mayor a lo detectado en los mesocosmos control, que fue de 35.3 ± 6.2 cm. Estas diferencias fueron validadas mediante un modelo lineal generalizado para los mesocosmos en donde había plantas vivas ($Z = 3.12$; $p = 0.002$; $n = 13$). Para el segundo año de quemas, 2014, el crecimiento de los mesocosmos sometidos al fuego por un solo año dio como resultado alturas promedio de 86.76 cm, valor promedio mayor al de los mesocosmos quemados en dos años consecutivos, que fue de 60.6 ± 10.7 cm en promedio, y no hubo registros de altura para los mesocosmos control debido a que todos los individuos murieron. La diferencia en altura para las plantas de mesocosmos quemados un año y dos años no fue estadísticamente significativa ($Z = -1.726$; $p = 0.085$; $n = 9$) (Fig. 4). Al final de la primera temporada de crecimiento después de la primera quema en 2013, el peso seco presentó el mayor incremento en los mesocosmos sometidos a tratamiento por fuego (1.48 ± 2.03 g), seguido de los mesocosmos control (0.537 ± 0.11 g). Al final de la temporada de crecimiento, después del segundo año de quema, el promedio de la producción de biomasa para todos los tratamientos fue superior a la obtenida en la temporada de crecimiento anterior ($1.79 \pm .85$ g); sin embargo, no se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos de quema por una ocasión, dos ocasiones y el control sin quema ($Z = 1.52$; $p = 0.128$; $n = 13$).

DISCUSIÓN

Phragmites australis es considerada como una especie con gran capacidad de invasión de hábitat, pues responde positivamente a incrementos en las concentraciones de nutrientes y de salinidad. Por lo anterior, Price et al. (2014) indican que el monitoreo de esta especie es fundamental para el buen manejo de humedales, ya que su capacidad de invasión depende sobre todo de la dispersión de fragmentos (Kettenring et al., 2016). A pesar de lo citado, los resultados de esta investigación indican que incluso después de incendios que eliminan el dosel de especies nativas, la supervivencia y crecimiento de los fragmentos de *P. australis* fue muy baja. Resultados similares fueron reportados por Montejo-Mayo et al. (2015).

Cabe mencionar que la mayor parte del crecimiento de *S. americanus* se presentó de mayo a julio, pues en este último mes alcanzó la máxima densidad de toda la temporada al cerrar el dosel y cubrir a *P. australis*. Este proceso de crecimiento de *S. americanus* fue aún más rápido durante el segundo año en que se aplicó el tratamiento de fuego a algunas de las unidades experimentales, lo cual ocasionó que los individuos de *P. australis* presentaran alturas menores que durante el primer año. Respecto a la biomasa, ésta fue similar para los individuos de *Phragmites australis* independientemente de si crecieron en mesocosmos quemados o no quemados, lo que sugiere que las diferencias de altura responden a que las plantas en los mesocosmos control se encontraban etioladas como respuesta al ambiente lumínico (Monsi &

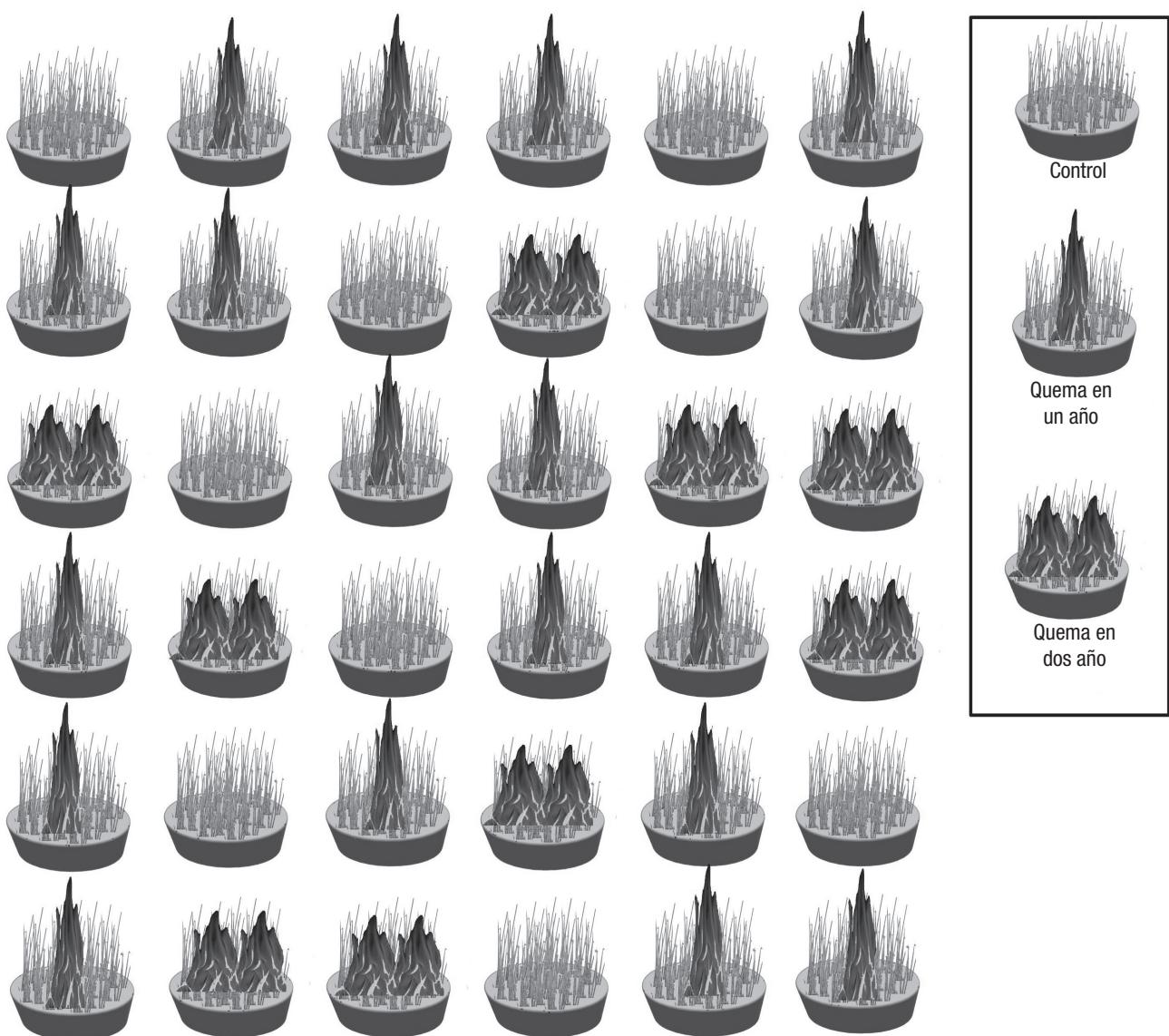


Figura 3. Esquema del experimento completo y la asignación de los mesocosmos a los diferentes tratamientos de fuego en el dosel de *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz & R. Keller. Después del segundo año de quema, 18 mesocosmos fueron quemados una sola vez, 9 fueron quemados dos veces y 9 no fueron quemados.

Saeki, 2005). En este experimento, las condiciones más estresantes para la especie invasora, *P. australis*, se dieron en los mesocosmos control, dado que nunca perdieron el dosel. En cambio, en los mesocosmos sometidos a fuego se generó un periodo en el que el dosel estuvo ausente, lo que permitió que al menos unos pocos individuos de *Phragmites australis* se establecieran y lograran desarrollar un tamaño considerable para crecer en mejores condiciones, antes de que se volviera a cerrar el dosel de *S. americanus*.

El presente estudio sugiere que se necesita de más de un evento de disturbio por fuego o una acción combinada con otros tipos de disturbios para alterar la dinámica entre *Schoenoplectus americanus* y *Phragmites australis* y permitir que la segunda se establezca y al-

cance un tamaño que le permita convertirse en dominante. Al parecer, las altas tasas de crecimiento de *S. americanus* y el dosel denso que desarrolla limitan la disponibilidad de luz para el establecimiento de fragmentos vegetativos de *P. australis*. Reducir la disponibilidad de luz mediada por las características del dosel de las especies nativas también reduce el establecimiento de otra especie invasora de humedales como *Phalaris arundinacea* L. (Lindig-Cisneros & Zedler, 2002a; Lindig-Cisneros & Zedler, 2002b).

Cuando se transporta suelo de humedales en donde crece *P. australis*, se puede favorecer la invasión, debido a que los fragmentos se establecen exitosamente en ausencia de competencia con otras especies (Juneau & Tarasoff, 2013). De hecho, aunque en algunos lugares

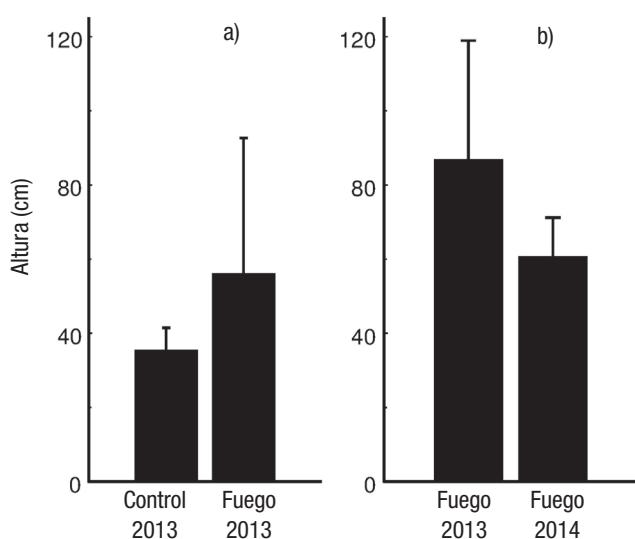


Figura 4a-b. Longitud máxima de la ramificación de *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Stuedel en un experimento de mesocosmos realizado en las instalaciones del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (Morelia, Michoacán, México) en el que los tratamientos fueron: quema por un año en 2013 (a), o por dos años en 2013 y 2014 (b) durante dos estaciones de crecimiento. Las barras representan la desviación estándar.

las semillas producen un gran número de plántulas, su supervivencia es muy baja y la mayoría de las plantas que sobreviven después de dos años se generan a través de fragmentos (Albert *et al.*, 2015), lo que indica la importancia de controlar su dispersión por este medio.

Phragmites australis, conocida como carrizo común, se considera una especie invasora traslocada y de extensa distribución en el país (Bonilla-Barbosa & Santa María, 2014). Lowe *et al.* (2004) la catalogan entre las 100 especies invasoras más dañinas del mundo. Es una fuerte competidora que elimina a otras especies del humedal, provee poco alimento o refugio para especies silvestres y es capaz de eliminar diversos hábitats en canales y charcas relevantes para invertebrados, peces y aves silvestres. Al descomponerse puede elevar rápidamente el nivel del suelo y reducir la inundación y los nutrientes disponibles, lo cual le da aun mayor superioridad competitiva (U.S. Fish & Wildlife Service, 2016). Por lo anterior, es de gran importancia para la conservación de los humedales del Altiplano mexicano conocer su capacidad de invasión, a partir de fragmentos, y su interacción con las especies nativas hidrófitas.

En términos de manejo, en humedales en donde *Phragmites australis* ya está presente pero que cuentan con una cobertura dominada por especies nativas, la cosecha de esta especie invasora es una estrategia efectiva (Escutia-Lara *et al.*, 2012). De acuerdo con lo anterior y con los resultados obtenidos en este estudio, la cosecha de *P. australis* en sitios que no han sufrido efectos del fuego puede generar fragmentos que prácticamente no tienen posibilidades de establecerse, incluso si la cosecha se lleva a cabo después de eventos aislados o poco recurrentes de fuego, la posibilidad es muy baja.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer el financiamiento otorgado por la DGAPA-UNAM a través del proyecto PAPIIT IN203316. Ma. E. Páramo-Pérez desea agradecer al Conacyt por la beca otorgada para los estudios de doctorado y al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México. Este estudio es parte de los requisitos de titulación del posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

REFERENCIAS

- ALBERT, A., J. BRISSON, F. BELZILE, J. TURGEON & C. LAVOIE. 2015. Strategies for a successful plant invasion: the reproduction of *Phragmites australis* in north-eastern North America. *Journal of Ecology* 103: 1529-1537.
- BART, D. & J. M. HARTAM. 2003. The role of large rhizome dispersal and low salinity windows in the establishment of common reed, *Phragmites australis*, in salt marshes: New links to human activities. *Estuaries* 26: 436-443. DOI:10.1007/BF02823720
- BISSON, P. A., B. E. RIEMAN, C. LUCE, P. F. HESSBURG, D. C. LEE, J. L. KERSHNER, G. H. REEVES & R. E. GRESSWELL. 2003. Fire and aquatic ecosystems of the western USA: current knowledge and key questions. *Forest Ecology and Management* 178: 213-229. DOI:10.1016/S0378-1127(03)00063-X.
- BIXBY, R., S. D. COOPER, R. E. GRESSWELL, L. E. BROWN, C. N. DAHM & K. A. DWIRE. 2015. Fire effects on aquatic ecosystems: an assessment of the current state of the science. *Freshwater Science* 34: 1340-1350.
- BONILLA-BARBOSA J. R. & B. SANTAMARÍA ARAÚZ. 2014. Plantas acuáticas exóticas y traslocadas invasoras. In: Mendoza, R. y P. Koleff (Coords.). *Especies acuáticas invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), México. pp. 223-248
- CONSTANZA, R., R. D'ARGE, R. DE GROOT, S. FARBER, M. GRASSO, B. HANNON, K. LIMBURG, S. NAEEM, R. V. O'NEILL, J. PARUELO, R. G. RASKIN, P. SUTTON & M. VAN DER BELT. 1997. The value of the world ecosystem services and natural capital. *Ecological Economics* 1: 335-361.
- CRAWLEY, M. 2007. *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd, England. 949 p.
- DAVID, P. 1996. Changes in plant communities relative to hydrologic conditions in the Florida Everglades. *Wetlands* 16: 15-23. DOI:10.1007/BF03160642
- DEL VAL, E., A. L. PACHECO & R. LINDIG-CISNEROS. 2012. Mecanismos de persistencia de *Phragmites australis* en el manantial de La Minzita. *Biológicas* 14: 18-22.
- ESCUTIA-LARA, Y., S. LARA-CABRERA & R. LINDIG-CISNEROS. 2009. Efecto del fuego y dinámica de las hidrófitas emergentes en el humedal de la Mintzita, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 771-778.
- ESCUTIA-LARA, Y., S. LARA-CABRERA, M. GÓMEZ-ROMERO & R. LINDIG-CISNEROS. 2012. Common reed (*Phragmites australis* Cav. Trin ex Steud.) harvest as a control method in a Neotropical wetland in Western México. *Hidrobiológica* 22: 125-131

- ESCUITA-LARA, Y., S. LARA-CABRERA, M. GÓMEZ-ROMERO & R. LINDIG-CISNEROS. 2012. Dinámica de *Phragmites australis* y *Schoenoplectus americanus* en respuesta a la adición de fósforo y nitrógeno en humedales experimentales. *Botanical Sciences* 90: 459-467.
- HALL, S., R. LINDIG-CISNEROS & J. ZEDLER. 2008. Does harvesting sustain plant diversity in central Mexican wetlands? *Wetlands* 28: 776-792. DOI:10.1672/07-231.1
- JUNEAU, K. J. & C. S. TARASOFF. 2013. The seasonality of survival and subsequent growth of common reed (*Phragmites australis*) rhizome fragments. *Invasive Plant Science and Management* 6: 79-86.
- KORSGAARD, L. & J. S. SCHOU. 2010. Economic valuation of aquatic ecosystem services in developing countries. *Water Policy* 12: 20-31. DOI:10.2166/wp.2009.124
- KOST, M. A. & D. STEVEN. 2001. Plant community responses to prescribed burning in Wisconsin sedge meadows. *Natural Areas Journal* 687: 36-45.
- LANDGRAVE, R. & P. MORENO-CASASOLA. 2012. Evaluación cuantitativa de la pérdida de humedales en México. *Investigación Ambiental* 4 (1): 35-51.
- LÓPEZ-Rosas, H. & P. MORENO-CASASOLA. 2012. Invader versus natives: Effects of hydroperiod on competition between hydrophytes in a tropical freshwater marsh. *Basic and Applied Ecology* 13: 40-49.
- LINDIG-CISNEROS, R. & J. B. ZEDLER. 2002a. *Phalaris arundinacea* seedling establishment: effects of canopy complexity in fen, mesocosm, and restoration experiments. *Canadian Journal of Botany* 80: 617-624.
- LINDIG-CISNEROS, R. & J. B. ZEDLER. 2002b. Relationships between canopy complexity and germination microsites for *Phalaris arundinacea* L. *Oecologia* 133: 159-167.
- LOWE, S., M. BROWNE, S. BOUDJELAS & M. DE POORTER. 2004. *100 de las especies exóticas invasoras más dañinas del mundo. Una selección del Global Invasive Species Database*. Grupo Especialista de Especies Invasoras (GEI), Comisión de Supervivencia de Especies (CSE), Unión Mundial para la Naturaleza (UICN): 1-12.
- MEA (MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT). 2005. Ecosystems and Human Well-Being. *Synthesis Island Press*: 1-36.
- MILLER, S. J., K. J. PONZIO, M. A. LEE, L. W. KEENAN & S. R. MILLER. 1998. The use of fire in wetland preservation and restoration: are there risks? In: Editors: Pruden, T. L. & L. A. Brennan (Eds.). *Fire in ecosystem management: shifting the paradigm from suppression to prescription*. Edition: No.20, Tall Timbers Research Station, Tallahassee, Florida, pp. 127-139.
- MITSCHE, W. J. & J. G. GOSSELINK. 2000. *Wetlands*. John Wiley and Sons Inc. Nueva York. 920 p.
- MONSI, M & T. SAEKI. 2005. On the Factor Light in Plant Communities and its Importance for Matter Production. *Annals of Botany* 95: 549-56.
- MONTEJO-MAYO, W., E. DEL VAL, M. GOMEZ-ROMERO, E. DE LA BARRERA & R. LINDIG-CISNEROS. 2015. Interactions between dominant hydrophytic species of the wetlands of western Mexico mediated by fire and nitrate concentration. *Polibotánica* 40: 153-161.
- MORENO-CASASOLA, P., E. CEJUDO-ESPINOZA, A. CAPISTRÁN-BARRADAS, D. INFANTE-MATA, H. LÓPEZ-Rosas, G. CASTILLO-CAMPOS, J. PALE-PALE & A. CAMPOS-CASCAREDO. 2010. Composición florística, diversidad y ecología de humedales herbáceos emergentes en la planicie costera central de Veracruz, México. *Boletín Sociedad Botánica de México* 87: 29-50.
- NEWMAN, S., J. B. GRACE & J.W. KOEBEL. 1996. Effects of nutrients and Hydroperiod on *Thypa*, *Cladium*, and *Eleocharis*: Implications for Everglades Restoration. *Ecological Applications* 6: 774-783.
- NORTON, D. A. & P. J. DE LANGE. 2002. Fire and vegetation in a temperate peat bog: Implications for the management of threatened species. *Conservation Biology* 17: 138-148. DOI:10.1046/j.1523-1739.2003.01131.x
- PETTIT, N. E. & R. J. NAIMAN. 2007. Fire in the riparian zone: characteristics and ecological consequences. *Ecosystems* 10: 673-687. DOI:10.1007/s10021-007-9048-5.
- PRICE, A.L., J.B. FANT & D. J. LARKIN. 2014. Ecology of Native vs. Introduced *Phragmites australis* in Chicago-area Wetlands. *Wetlands* 34: 369-377.
- R CORE TEAM. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- RICE, D., J. ROOTH & J. COURT STEVENSON. 2000. Colonization and invasion of *Phragmites australis* in upper Cheasapeake bay tidal marshes. *Wetlands* 2: 280-299. DOI:10.1672/0277-5212(2000)020[0280:CAEOPA]2.0.CO;2
- SWEARINGER, J. & K. SALTONSTALL. 2010. Phragmites field guide: distinguishing native and exotic forms of common reed (*Phragmites australis*) in the United States. Weeds Gone Wild, Plant Conservation Alliance. Disponible en línea en: <http://www.nps.gov/plants/alien/fact/pdf/phau1-powerpoint.pdf> (consultado el 12 de noviembre de 2016).
- U.S. FISH AND WILDLIFE SERVICE. 2016. *Phragmites australis* fact sheet. Disponible en línea en: http://www.fws.gov/gomcp/pdfs/phragmites_qa_factsheet.pdf (consultado el 15 de noviembre del 2016).
- ZEDLER, J. B. & S. KERCHER. 2004. Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. *Critical Reviews in Plant Science* 23: 431-452.
- ZAMAN, B. & M. MCKEE. 2016. Life on the edge: reproductive mode and rate of invasive *Phragmites australis* patch expansion. *Biological Invasions* 18: 2475-2495.
- ZEDLER, J. B. & S. KERCHER. 2005. Wetland resources: status, trends, ecosystem services, and restorability. *Annual Review of Environment and Resources* 30: 39-74.

El uso de hongos macroscópicos como inmunoestimulantes en peces teleósteos: estado del arte al 2018

The use of macroscopic fungi as immunostimulants in fish: state of the art in 2018

Luis Eduardo Ruiz-González¹, Oscar Basilio Del Rio-Zaragoza², Adrián Tintos-Gómez³, Mónica Hernández-Rodríguez⁴, Laura Guzmán-Dávalos⁵, Daniel Badillo Zapata¹ y Fernando Vega-Villasante¹

¹ Laboratorio de Calidad de Agua y Acuicultura Experimental, Departamento de Ciencias Biológicas, Centro Universitario de la Costa, Universidad de Guadalajara. Av. Universidad de Guadalajara núm. 203, delegación Ixtapa, Puerto Vallarta, Jalisco, 48280, México

² Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California. Carretera Tijuana-Ensenada km 107, Ensenada, Baja California, 22860, México

³ Facultad de Ciencias Marinas, Universidad de Colima. Carretera Manzanillo-Barra de Navidad km 19.5, El Naranjo, Manzanillo, Colima, 28060, México

⁴ Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. carretera Tijuana-Ensenada, No. 3918 Zona Playitas, Ensenada, Baja California, 22860, México

⁵ Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Camino Ramón Padilla Sánchez No. 2100 Nextipac, Zapopan, Jalisco, 44600, México

e-mail: tintos_adrian@ucol.mx, atintos48@gmail.com

Recibido: 28 de septiembre de 2017. **Aceptado:** 05 de junio de 2018.

Ruiz-González L. E., O. B. Del Rio-Zaragoza, A. Tintos-Gómez, M. Hernández-Rodríguez, L. Guzmán-Dávalos, D. Badillo Zapata y F. Vega-Villasante. 2018. El uso de hongos macroscópicos como inmunoestimulantes en peces teleósteos: estado del arte al 2018. *Hidrobiológica* 28 (2): 209-217. DOI: 10.24275/uam/itz/dcbs/hidro/2018v28n2/Tintos

RESUMEN

Antecedentes. Actualmente se utilizan diferentes métodos para la prevención y control de enfermedades en la acuicultura. La profilaxis con inmunoestimulantes a partir de hongos macroscópicos proporciona protección ante enfermedades y aumenta la resistencia a parásitos. En este contexto, los hongos Basidiomycota podrían tener un alto potencial para su uso acuícola, ya que contienen diferentes compuestos, como proteínas fúngicas, polisacáridos, terpenoides, vitaminas y minerales, que podrían tener un efecto inmunoestimulante. **Objetivos.** Analizar la información existente relativa a las especies de hongos macroscópicos que han sido evaluadas como inmunoestimulantes en el cultivo de peces teleósteos y también la de aquéllos que no han sido probados en peces pero que han mostrado resultados positivos en la respuesta inmune en otros organismos. **Métodos.** Se reunió, expuso y comparó la literatura experimental, científica y teórica relacionada con el efecto inmunoestimulante de los hongos macroscópicos en el cultivo de teleósteos así como la relativa a hongos cuyo efecto estimulante ha sido positivo en otros organismos. **Resultados.** Actualmente se han comprobado las propiedades inmunoestimulantes de más de 50 especies de hongos macroscópicos. No obstante, en 17 investigaciones publicadas durante los últimos años sólo se ha evaluado el efecto sobre la respuesta inmune de nueve especies de peces ante ocho especies de hongos: *Ganoderma*, *Inonotus*, *Lentinula*, *Pleurotus*, *Phellinus* y *Trametes*. De dichas publicaciones, siete consisten en la evaluación de glucanos purificados, seis de extractos crudos o alcohólicos, dos de basidiomas pulverizados y uno de un subproducto de hongo fermentado. **Conclusiones.** Debido a la escasa información existente sobre el efecto inmunoestimulante de macromicetes en peces, es preciso llevar a cabo más investigaciones que aborden su potencial en otras especies, que se estudie su cultivo y su correcta determinación, y se realicen pruebas *in vitro* e *in vivo*, tanto del organismo modelo como de organismos blanco, para confirmar sus efectos sobre el sistema inmune.

Palabras clave: hongos, inmunoestimulantes, macromicetes, peces, teleósteos

ABSTRACT

Background. Different methods are currently used for the prevention and control of diseases in aquaculture. Prophylaxis with immunostimulants from microscopic fungi provides protection against diseases and increases resistance to parasites. In this context, Basidiomycota fungi could have high potential for use in aquaculture because they contain different compounds, such as fungal proteins, polysaccharides, terpenoids, vitamins, and minerals, which could work as immunostimulants. **Goals.** Collect and disseminate the information on species of macroscopic fungi that have been used as immunostimulants in the farming of teleost fish and the fungi that have not been tested in fish but have shown positive results in other organisms. **Methods.** We gather, discuss and compare the experimental, scientific and theoretical literature related to the immunostimulant effect of macroscopic fungi in the cultivation of teleosts, as well as fungi whose stimulating effect

has been positive in other organisms. **Results.** We evaluated more than 50 species of fungi with immunostimulating properties. Nevertheless, in recent years, the effects of only eight species of macromycetes, belonging to the genera Ganoderma, Inonotus, Lentinula, Pleurotus, and Trametes, have been evaluated in 17 published papers regarding the immune response of nine species of fish. Seven of these papers are about isolated glucans, six about crude and alcoholic extracts, two about pulverized basidiomata, and one about a mushroom fermented by-product. **Conclusions.** Due to the limited information on the immunostimulating effect of macromycetes on fish, more research is needed regarding other fungi species with immunostimulant properties, the correct determination of fungi species, their culture, and in vivo and in vitro tests that confirm their immune system effects on the model organism and target organism.

Keywords: fish, fungi, immunostimulants, macromycetes, teleost

INTRODUCCIÓN

En el medio natural los peces utilizan diferentes estrategias para prevenir o controlar la aparición de enfermedades provocadas ya sea por un agente microbiológico o por parásitos. Estas estrategias consisten en modificar su entorno, al trasladarse a áreas en las que encuentran variaciones en la salinidad, temperatura y cantidad de oxígeno (Roberts, 1983). Por otro lado, el cultivo de peces se realiza en sistemas intensivos y semiintensivos, los cuales constan de espacios cerrados y sistemas controlados, cuya finalidad es aumentar la productividad por unidad de espacio. Lo anterior propicia un entorno fisiológico desfavorable que aumenta la receptividad de infecciones y, por lo tanto, favorece la aparición de enfermedades (Sakai, 1999; Vázquez-Piñeros et al., 2012).

En acuicultura, en general, se utilizan diferentes medidas para el control y la prevención de enfermedades en los cultivos de peces: quimioterapia, vacunación y uso de inmunoestimulantes. No obstante, el uso de los tratamientos quimioterapéuticos se ha dificultado, debido a la capacidad de las bacterias de generar resistencia a los antibióticos, los cuales pueden prevalecer en el entorno (Sakai, 1999), y originar problemas ambientales por la acumulación de sustancias en el medio (Anderson, 1992).

Con respecto a las vacunas y los inmunoestimulantes, ambos se utilizan como medida de prevención, pero son las primeras las más utilizadas, a pesar de que por lo regular no ofrecen protección contra infecciones virales (Sakai, 1999). En el caso de los inmunoestimulantes, Bricknell y Dalmo (2005) los definen como "un compuesto natural que modula el sistema inmunitario mediante el aumento de la resistencia del huésped frente a enfermedades que en la mayoría de circunstancias son causadas por patógenos". Por lo tanto, los inmunoestimulantes tienen gran potencial para ser utilizados como método profiláctico contra enfermedades en el cultivo de peces (Raa, 2000; Bricknell & Dalmo, 2005; Vázquez-Piñeros et al., 2012), ya que su uso ofrece múltiples beneficios, como reducir la mortalidad debida a infecciones por patógenos oportunistas y aumentar la eficacia de vacunas que favorecen la supervivencia en peces juveniles (Raa, 2000). El modo de acción de los inmunoestimulantes consiste en la activación del sistema inmune no específico, que es la primera línea de defensa contra patógenos presente en peces sujetos a condiciones de estrés, ya que logra revertir los estados inmunosupresivos (Ardenson, 1992; Sakai, 1999) debido al incremento de respuestas celulares y humorales que inducen efectos de protección contra enfermedades (Bricknell & Dalmo, 2005). Por lo anterior, los inmunoestimulantes se consideran de especial interés para la acuicultura (Krishnamoorthy & Ramasubramanian, 2014).

Los inmunoestimulantes pueden provenir de diferentes fuentes, como agentes químicos, componentes bacterianos, extractos animales, extractos vegetales, factores nutricionales, citoquinas, levaduras y hongos con micelio (Sakai, 1999; Raa, 2000). Aquéllos provenientes de productos naturales son de especial interés, puesto que además tienen un impacto positivo en el ambiente debido a su biodegradabilidad (Yin et al., 2009).

En esta revisión se muestra la información correspondiente a las especies de hongos macroscópicos que han sido evaluadas como inmunoestimulantes en el cultivo de peces teleósteos y también la de aquellos hongos que no han sido probados en peces, pero que han mostrado resultados positivos en la respuesta inmune de otros organismos.

INMUNOESTIMULANTES USADOS EN PECES

Existe una amplia gama de compuestos utilizados como inmunoestimulantes en peces. Sakai (1999) los clasifica en: compuestos químicos (*v. gr.* levamisol), derivados de bacterias (*v. gr.* peptidoglucano), polisacáridos (*v. gr.* quitina, quitosano, lentinina), extractos de plantas y animales, factores nutricionales (*v. gr.* vitaminas C y E) y hormonas (*v. gr.* lactoferrina, interferón). En años recientes se han llevado a cabo estudios que involucran el efecto de compuestos diversos, sintéticos o de origen natural, sobre la respuesta inmune de peces teleósteos.

Tan solo en trabajos respecto al uso de extractos de plantas en la acuicultura, Reverter et al. (2014) encontraron en su revisión más de 115 investigaciones entre 1996 y 2014, y concluyeron que los extractos de plantas tienen un gran potencial como quimioterapéuticos en la acuicultura de peces. En cuanto a su efecto inmunoestimulante, durante los últimos años (a partir de 2006) se han realizado investigaciones en las que se involucra el efecto de diversas fuentes de origen vegetal. Entre ellas está la de Watanuki et al. (2006), en donde demostraron que la dieta de carpa *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) con *Spirulina platensis* (Gomont) Geitler incrementa la actividad fagocítica y la producción de anión superóxido por células fagocíticas; además, aumenta la resistencia contra infecciones bacterianas por *Aeromonas hydrophila* (Chester, 1901). Abasali y Mohamad (2010) demostraron que los extractos provenientes de cuatro especies de plantas (*Cinnamomum zeylanicum* Blume, *Juglans regia* L., *Mentha piperita* L., *Ocimum basilicum* L.), cuando se incluyeron en la dieta de *Cyprinus carpio*, tuvieron un alto potencial como inmunoestimulantes al provocar un incremento en la supervivencia de una infección por *A. hydrophila*. Bilen et al. (2013) evaluaron el efecto de incluir extractos de la planta *Cotinus coggygria* Scop. en la dieta de *Cyprinus carpio* sobre la resistencia a *Vibrio an-*

guillarum (Bergman, 1909). Los resultados muestran que los extractos tienen un efecto positivo en la estimulación del sistema inmune y, por lo tanto, un aumento de la resistencia al patógeno mencionado. De igual forma, Kumar *et al.* (2015) encontraron que la planta *Mikania cordata* (Burm. f.) B. L. Rob., pulverizada y administrada en la dieta como ingrediente, incrementa los niveles de estallido respiratorio de la carpa *Catla catla* (Hamilton, 1822) y, por consiguiente, la resistencia a la infección por *Aphanomyces invadans* Willoughby.

Por otra parte, Tewary y Patra (2008) observaron que al suministrar cantidades elevadas de vitamina C se aprecia un efecto en los parámetros de respuesta inmune no específica (actividad fagocítica y estallido respiratorio) y un aumento de la resistencia de *Labeo rohita* (Hamilton, 1822) a *Aeromononas hydrophila*. Asimismo, Guimarães *et al.* (2014) mencionan que si bien la vitamina A tiene la capacidad de modificar los parámetros hematológicos, no ofrece un incremento en la resistencia de *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) frente a *Streptococcus iniae* (Pier, 1976).

El quitosano es otro de los compuestos de interés para su uso como inmunoestimulante. Lin *et al.* (2012) evaluaron su efecto sobre la carpa Koi, *Cyprinus carpio* var. *haematopterus* (Martens, 1876), y encontraron que tiene un efecto positivo en la respuesta inmune y en la resistencia a *Aeromonas veronii*. Este resultado es similar a lo reportado por Krishnamoorthy y Ramasubramanian (2014), quienes analizaron el efecto del quitosano adicionado a la dieta de *C. carpio* var. *Haematopterus* y concluyen que el quitosano tiene la capacidad de mejorar el estado inmune y el crecimiento de *C. carpio* var. *haematopterus* en cultivos acuícolas.

Uno de los inmunoestimulantes más utilizados en la acuicultura es el hongo levaduriforme *Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex E. C. Hansen, ya sea que se incluya de forma directa, como ingrediente en el alimento o a partir de productos derivados de su extracto. La aplicación de esta levadura ha demostrado ser una herramienta de gran utilidad para mejorar el mecanismo de defensa innato de los peces (El-Boshy *et al.*, 2010; Del Rio-Zaragoza *et al.*, 2011; Lin *et al.*, 2011).

Como se puede ver, debido a sus propiedades antitumorales, antioxidantes, antibióticas y antidiabéticas (Wasser, 2011), el interés en el estudio de los hongos se ha incrementado en los últimos años. Además existen registros de que los hongos macroscópicos añadidos a las dietas pueden actuar como inmunoestimulantes y mejorar la resistencia de los peces ante las enfermedades (Yin *et al.*, 2008). Lo anterior se debe a que todos los hongos contienen una amplia gama de compuestos, entre los que sobresalen aquéllos con propiedades immunomoduladoras tales como lectinas, polisacáridos, proteínas y terpenoides (El-Enshasy & Hatti-Kaul, 2013), sin importar si provienen de recolectas de los cuerpos fructíferos del medio natural o cultivados, o bien de cultivos de micelio (Wasser, 2002). En cuanto a los polisacáridos, éstos se encuentran en forma de glucanos con diferentes tipos de enlaces, tales como β -glucanos ($1 \rightarrow 3$), ($1 \rightarrow 6$) y α -glucanos ($1 \rightarrow 3$). De ellos, el β -glucano ($1 \rightarrow 3$) se asocia a una mayor actividad inmunoestimulante (Wasser, 2002).

Además, los hongos contienen una amplia variedad de vitaminas y minerales. Dentro de las primeras se puede encontrar vitamina C, B1 (tiamina), B2 (riboflavina), ácido fólico, ácido pantoténico y niacina, y dentro de los segundos puede hallarse Ca, Cr, Cu, Fe, K, Na, P y Zn (Çaglarırmak *et al.*, 2002; Sadler, 2003). Entre éstos, algunos como la vitamina C o el Cu y Zn se han asociado al incremento en la respuesta inmune (Rondón-Barragán, 2004).

Con base en lo anterior, se puede afirmar que los hongos macroscópicos tienen un alto potencial para su uso en la acuicultura, ya que además de contener compuestos que pueden aportar efectos positivos, tanto en la respuesta inmune como en el crecimiento, permiten reducir costos al prescindir del uso de sustancias altamente purificadas (Yin *et al.*, 2008).

HONGOS MACROSCÓPICOS CON USO POTENCIAL COMO INMUNOESTIMULANTES EN LA ACUICULTURA DE PECES TELEÓSTEOS

El-Enshasy y Hatti-Kaul (2013) indican que en más de 50 especies de hongos se ha comprobado la presencia de propiedades inmunomoduladoras, de las cuales, de acuerdo con los criterios de estos autores, los 10 más estudiados son *Agaricus subrufescens* Peck, *Cordyceps sinensis* (Berk.) Sacc., *Ganoderma lucidum*, *Grifola frondosa* (Dicks.) Gray, *Hericium erinaceus* (Bull.) Pers., *Inonotus obliquus*, *Lentinula edodes*, *Pleurotus ostreatus*, *Trametes versicolor* y *Wolfiporia cocos* (Peck) Ginn. De la lista anterior, sólo se ha estudiado el efecto de *Ganoderma lucidum* y *L. edodes* sobre el sistema inmune de los peces. En el total de especies que se citan en el trabajo de El-Enshasy y Hatti-Kaul (2013), no se incluye a *Pleurotus florida* y *P. eryngii*, a pesar de que *P. florida* ha demostrado contener polisacáridos que mejoran la respuesta inmune mediante la activación de los macrófagos (Dey *et al.*, 2010; Ghazanfari *et al.*, 2010). Por su parte, *P. eryngii* estimula el sistema inmune y proporciona un efecto antitumoral (Jeong *et al.*, 2010). Otro macromicete con potencial es *Ganoderma curtisii* (Berk.) Murrill, pues contiene triterpenoides que activan la producción de óxido nítrico (Jiao *et al.*, 2016) y además es considerado como una fuente de gran cantidad de antioxidantes naturales (Huerta *et al.*, 2016).

Además de los macromicetes mencionados en el trabajo de El-Enshasy y Hatti-Kaul (2013), en la Tabla 1 se muestran los que tienen un alto potencial de uso en la acuicultura por su énfasis en la mejora de la respuesta inmune. Lo anterior debido a que han presentado efectos positivos sobre la proliferación de citoquinas y diversos leucocitos, mejora de la actividad fagocítica, producción de especies reactivas de oxígeno que disminuyen el desarrollo de agentes patógenos e incluso mayor actividad de células NK (*Natural Killer*), lo cual demuestra que poseen actividad antitumoral.

INMUNOESTIMULACIÓN EN PECES POR MACROMICETES

En la Tabla 2 se muestran investigaciones que abordan el efecto de hongos macroscópicos o macromicetes en la respuesta inmune de peces. En ellas se utilizan ocho especies de macromicetes y se agruparon en seis géneros: *Ganoderma* P. Karst., *Inonotus* P. Karst., *Lentinula* Earle, *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm., *Phellinus* Quél. y *Trametes* Fr. (= *Coriolus* Quél.). Su efecto se valoró a través de la formulación de dietas experimentales administradas vía intraperitoneal e *in vitro*. Las especies de peces utilizadas fueron la trucha arcoiris *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), la carpa *Catla catla*, *Oreochromis niloticus*, la carpa *Cyprinus carpio*, *Epinephelus bruneus* (Bloch, 1793), *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782), *E. coioides* (Hamilton, 1822), *Pangasius bocourti* (Sauvage, 1880) y *Silurus asotus* (Linnaeus, 1758). De los hongos estudiados se evaluaron los glucanos purificados; en siete se utilizaron extractos, basidiomas completos pulverizados y un subproducto.

Tabla 1. Macromicetes con uso potencial en la acuicultura. Efectos sobre organismos modelo y líneas celulares.

Macromicete	Tipo de estudio	Blanco	Efecto	Referencia
<i>Agaricus bisporus</i> (J.E. Lange) Imbach	<i>in vitro</i> e <i>in vivo</i>	PBMC y modelo murino	Incrementa síntesis de IFN- γ , reduce <i>in vivo</i> sarcoma 180.	Kozarski et al. (2011); Jeong et al. (2012)
<i>Agaricus brasiliensis</i> Fr.	<i>in vitro</i>	PBMC	Incrementa síntesis de IFN- γ .	Kozarski et al. (2011)
<i>Astraeus hygrometricus</i> (Pers.) Morgan	<i>in vivo</i>	Modelo murino	Aumenta producción de óxido nítrico e interleuquina-1, actividad fagocítica, activación de células NK y proliferación de esplenocitos.	Mallick et al. (2010)
<i>Boletus edulis</i> Bull.	<i>in vivo</i>	Modelo murino	Proliferan esplenocitos, células NK, actividad citotóxica del linfocito T, secreción de citokinas IL-2 y TNF- α ; represión del tumor renal en el ratón, restauración de los parámetros hematológicos y bioquímicos a niveles normales.	Wang et al. (2014)
<i>Caelocybe indica</i> Purkay. et A. Chandra	<i>in vitro</i>	Fibroblastos de ratón y HeLa	Mejora activación de macrófagos, esplenocitos, timocitos y médula. Provoca apoptosis en HeLa.	Mandal et al. (2011)
<i>Cordyceps militaris</i> (L.) Fr.	<i>in vivo</i>	Modelo murino	Incrementa esplenocitos, actividad fagocítica y antioxidante.	Wang et al. (2012)
<i>Lignosus rhinocerotis</i> (Cooke) Ryvarden	<i>in vivo</i>	Modelo murino	Protección contra inmunosupresión, incremento de TNF- α y INF- γ .	Hu et al. (2017)
<i>Phellinus igniarius</i> (L.) Quéel.	<i>in vitro</i>	Línea celular RAW264.7	Incrementa IL-10, modulación de TNF- α y IL-6.	Subbjakyong et al. (2015)
<i>Pholiota adiposa</i> (Batsch) P. Kumm.	<i>in vivo</i>	Modelo murino	Aumenta IL-10 y regula IL-2, IL-6 y IFN- γ .	Wang et al. (2013)
<i>Pleurotus nebrodensis</i> (Inzenga) Quéel.	<i>in vitro</i> e <i>in vivo</i>	Modelo murino	Incrementa actividad de linfocitos B y efecto antitumoral sobre Sarcoma 180.	Cha et al. (2012)
<i>Pleurotus sajor-caju</i> (Fr.) Singer	<i>in vitro</i>	Macrofagos	Activa macrófagos, producción de óxido nítrico, TNF- α y IL-1 β .	Carbonero et al. (2012)
<i>Pyropolyphorus fomentarius</i> (L.) Teng	<i>in vitro</i>	Línea celular L1210	Induce apoptosis en L1210 y proliferación de esplenocitos.	Lin et al. (2016)
<i>Termitomyces clypeatus</i> R. Heim	<i>in vitro</i>	HeLa	Proliferan esplenocitos y timocitos, mejora de actividad fagocítica y células NK.	Matti et al. (2008)
<i>Trametes orientalis</i> (Yasuda) Imazeki	<i>in vivo</i>	Modelo murino y LLC	Incrementa esplenocitos, citokinas y actividad fagocítica.	Zheng et al. (2015)
<i>Tricholoma matsutake</i> (S. Ito et S. Imai) Singer	<i>in vitro</i>	Línea celular RAW264.7	Disminuye crecimiento de LLC.	Kim et al. (2008)
			TNF- α y producción de óxido nítrico.	

IFN- γ : Interferón gama. IL: Interleucina. HeLa: Cultivo celular de cáncer cérvico-uterino provenientes de Henrietta Lacks. LCC: Carcinoma pulmonar de Lewis. NK: Célula "asesina natural" (Natural Killer). PBMC: Célula mononuclear de sangre periférica. TNF: Factor de necrosis tumoral.

Tabla 2. Investigaciones que involucran la aplicación, administración y efecto de macromoléculas como inmunoestimulantes en peces teleósteos.

Immunoestimulante	Vía de administración	Duración de administración	Peces teleósteos	Resultados	Referencia
Glucano de <i>Pleurotus florida</i> Singer	<i>In vitro</i>	No aplica	<i>Catla catla</i> (Hamilton, 1822)	Incrementa estallido respiratorio y fagocitosis, acción bactericida.	Kamiliya <i>et al.</i> (2006a)
Glucano de <i>Pleurotus florida</i>	Inyección	No aplica	<i>Catla catla</i>	Efecto positivo como adyuvante frente a <i>Aeromonas hydrophila</i> .	Kamiliya <i>et al.</i> (2006b)
Glucano de <i>Pleurotus florida</i>	Dietá	2 semanas	<i>Catla catla</i>	Mejora fagocitosis y actividad bactericida; incremento de sobrevida frente a <i>A. hydrophila</i> .	Kamiliya <i>et al.</i> (2008)
Extracto de <i>Ganoderma lucidum</i> (Curtis) P. Karst.	Dietá	3 semanas	<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)	Estimula fagocitosis y actividad de lisozima.	Yin <i>et al.</i> (2008)
Lentinan de <i>Lentinula edodes</i> (Berk.) Pegler	Dietá	37 días	<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walbaum, 1792)	Sin cambios en los parámetros de respuesta inmune, inhibe efecto inflamatorio del lipopolisacárido de <i>Escherichia coli</i> .	Djordjević <i>et al.</i> (2009)
Extracto de <i>Ganoderma lucidum</i>	Dietá	5 semanas	<i>Cyprinus carpio</i> (Linnaeus, 1758)	Estimula estallido respiratorio fagocítico y actividad de lisozima; incrementa anticuerpos y sobrevida ante <i>A. hydrophila</i> .	Yin <i>et al.</i> (2009)
Extracto de <i>Phellinus linteus</i> (Berk. & M.A. Curtis) Teng	Dietá	30 días	<i>Epinephelus bruneus</i> (Bloch, 1793)	Mejora respuesta inmune, celular y humoral y protección contra <i>Vibrio anguillarum</i> y <i>V. harveyi</i> .	Harikrishnan <i>et al.</i> (2011)
Extracto de <i>Inonotus obliquus</i> (Fr.) Pilát	Dietá	30 días	<i>Epinephelus bruneus</i>	Aumenta actividad de lisozima y fagocitosis y protección frente a <i>V. harveyi</i> .	Harikrishnan <i>et al.</i> (2012)
Polyo de <i>Ganoderma lucidum</i>	Dietá	30 días	<i>Oreochromis niloticus</i>	Beneficia la respuesta inmune no específica; sin embargo, sin proliferación de linfocitos T y B.	Catap <i>et al.</i> (2013)
Combinación de β -glucanos de <i>Ganoderma lucidum</i> y <i>Trametes versicolor</i> (L.) Lloyd	Dietá	30 días	<i>Epinephelus coioides</i>	Aumenta actividad de lisozima y fagocítica, estallido respiratorio y protección frente a <i>V. alginolyticus</i> .	Chang <i>et al.</i> (2013)
β -glucanos de <i>Pleurotus ostreatus</i> (Jacq.) P. Kumm	Dietá	50 días	<i>Cyprinus carpio</i>	Incrementa parámetros biométricos y respuesta inmune.	Dobšíková <i>et al.</i> (2013)
β -glucanos de <i>Ganoderma lucidum</i>	Dietá	65 días	<i>Carassius auratus gibelio</i> (Bloch, 1782)	Aumenta estallido respiratorio, actividad fagocítica y supervivencia frente a <i>Edwardsiella tarda</i> .	Chen <i>et al.</i> (2014)
Subproducto de <i>Pleurotus ostreatus</i>	Dietá	8 semanas	<i>Silurus asotus</i> (Linnaeus, 1758)	Incrementa respuesta inmune, no logran establecer el nivel de inclusión óptimo del fermento de <i>P. ostreatus</i> .	Katya <i>et al.</i> (2014)
Extracto de <i>Lentinula edodes</i>	Dietá	6 semanas	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Disminuye mortalidad frente a <i>Lactococcus garvieae</i> .	Baba <i>et al.</i> (2015)
Extracto metanólico de <i>Pleurotus ostreatus</i>	Dietá	30 días	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Aumenta estallido respiratorio, actividad fagocítica y de lisozima y resistencia hacia <i>A. hydrophila</i> .	Bilen <i>et al.</i> (2016)
Extracto acuoso de <i>Pleurotus ostreatus</i>	Dietá	6 semanas	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Reduce mortalidad frente a <i>Lactococcus garvieae</i> ; mejora actividad de lisozima y fagocítica.	Uluköy <i>et al.</i> (2016)
Polyo de <i>Pleurotus eryngii</i> (DC.) Quélet	Dietá	90 días	<i>Pangasius bocourti</i> (Sauvage, 1880)	Estimula actividad de lisozima, fagocitosis y estallido respiratorio; incrementa supervivencia frente a <i>A. hydrophila</i> .	Van-Doan <i>et al.</i> (2016)

Con respecto a los macromicetes cuyo efecto sobre la respuesta inmune de los peces ha sido estudiado, *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst. es el más frecuente, mientras que, *Carassius auratus gibelo*, *Cyprinus carpio*, *E. coioides* y *O. Niloticus* son las especies sobre las que se ha demostrado su influencia. En todos los casos, *G. lucidum* se administró a través de la dieta. Chang *et al.* (2013) emplearon una mezcla de β -glucanos de *G. lucidum* y *Trametes versicolor* (L.) Lloyd. Por su parte, Catap *et al.* (2013) son los únicos en incluir todo el basidioma de esta *G. lucidum* pulverizado en la dieta. En tres investigaciones (Kamila *et al.*, 2006a, 2006b, 2008) se evalúa *Pleurotus florida* Singer. Esta especie es la única que se ha estudiado *in vitro*, por inyección intraperitoneal y por medio de la dieta. En los tres casos se administró sobre la carpa *Carpa carpa*, donde los autores concluyeron que se observa una alta inmunoestimulación.

Además, en los trabajos que utilizaron *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm, se analizaron un subproducto fermentado, β -glucanos, y dos de sus extractos (acuoso y alcohólico), los cuales se probaron sobre *Silurus asotus*, *Cyprinus carpio* y *Oncorhynchus mykiss*, respectivamente (Dobšíková *et al.*, 2013; Katya *et al.*, 2014; Bilen *et al.*, 2016; Uluköy *et al.*, 2016). Asimismo, se probó el efecto del lentinan, un β -glucano de *Lentinula edodes* (Berk.) Pegler, y un extracto de este macromicete, en ambos casos sobre *Oncorhynchus mykiss* (Djordjevic *et al.*, 2009; Baba *et al.*, 2015). En contraste, los hongos *Inonotus obliquus* (Fr.) Pilát y *Phellinus linteus* (Berk. & M.A. Curtis) Teng se probaron sobre *Epinephelus bruneus* (Harikrishnan *et al.*, 2011, 2012). Por otra parte, se evaluó el efecto de *Pleurotus eryngii* (DC.) Quél. sobre *Pangasius bocourti* (Sauvage, 1880) (Van-Doan *et al.*, 2016). Es preciso señalar que en todos los casos mencionados los macromicetes estudiados muestran efectos positivos sobre la respuesta inmune de los peces. Incluso en el trabajo de Djordjevic *et al.* (2009), los autores mencionan que si bien el lentinan no muestra efecto alguno sobre los parámetros indicadores de la respuesta inmune, sí presenta un efecto positivo en el incremento de la resistencia de *Oncorhynchus mykiss* a un lipopolisacárido de *Escherichia coli* (Escherich, 1885).

DISCUSIÓN

El número de investigaciones de hongos macroscópicos con efectos inmunoestimulantes sobre peces es reducido en comparación con el número de trabajos enfocados en el uso de otros grupos, como el de plantas medicinales (Reverter *et al.*, 2014). Lo anterior, a pesar de trabajos como el de El-Enshasy y Hatti-Kaul (2013), que evidencian la diversidad de especies con un alto potencial para su aplicación. En la tabla 2 se observa que la mayoría de las investigaciones se centran en los estudios realizados con las especies *Ganoderma lucidum*, *Lentinula edodes* y algunas del género *Pleurotus*. Esto se debe a que se tiene desarrollada una metodología de cultivo, lo que facilita la obtención de basidiocarpos en cantidades suficientes, provenientes de un mismo lote y con características particulares de cultivo (variedad, sustrato, etc.) para bioensayos. En cambio, existen muchas especies de hongos que si bien tienen un alto potencial por sus efectos inmunoestimulantes, son de hábitos micorrizógenos que complican su producción controlada en laboratorios, pues están fuertemente asociadas a diferentes especies de plantas y comunidades bacterianas presentes en el medio natural.

CONCLUSIONES

Como hemos demostrado, el uso de hongos macroscópicos en la acuicultura ofrece una amplia gama de propiedades nutricionales y medicinales que permiten disminuir las pérdidas por la aparición repentina de enfermedades en los cultivos de peces, pero la información sobre su aplicación en estos organismos resulta escasa. Por lo tanto, es necesario emprender investigaciones que aborden su uso a nivel industrial, con capacidad de satisfacer las necesidades de un mercado exigente como lo es la acuicultura. Lo que esta investigación sugiere particularmente es, en primer lugar, realizar estudios enfocados al desarrollo del cultivo de las especies de macromicetes y, en segundo lugar, efectuar pruebas *in vitro* e *in vivo* que comprueben sus efectos, tanto en organismos modelo como en organismos blanco, con el fin de garantizar su viabilidad y optimizar su utilidad en la producción acuícola.

REFERENCIAS

- ABASALI, H. & S. MOHAMAD. 2010. Immune response of common carp (*Cyprinus carpio*) fed with herbal immunostimulants diets. *Agricultural Journal* 5: 163-172. DOI:10.3923/java.2010.1839.1847
- ANDERSON, D. P. 1992. Immunostimulants, adjuvants, and vaccine carriers in fish: applications to aquaculture. *Annual Review of Fish Diseases* 2: 281-307. DOI: 10.1016/0959-8030(92)90067-8
- BABA, E., G. ULUKÖY & C. ÖNTAŞ. 2015. Effects of feed supplemented with *Lentinula edodes* mushroom extract on the immune response of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, and disease resistance against *Lactococcus garvieae*. *Aquaculture* 448: 476-482. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2015.04.031
- BILEN, S., S. YILMAZ & A. M. BILEN. 2013. Influence of Tetra (*Conitus coggeri*) extract against *Vibrio anguillarum* infection in koi carp, *Cyprinus carpio* with referenced to haematological and immunological changes. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 13: 517-522. DOI: 10.4194/1303-2712-v13_3_16
- BILEN, S., S. ÜNAL & H. GÜVENSOY. 2016. Effects of oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus*) and nettle (*Urtica dioica*) methanolic extracts on immune responses and resistance to *Aeromonas hydrophila* in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 454 (1): 90-94. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2015.12.010
- BRICKNELL, I. & R. A. DALMO. 2005. The use of immunostimulants in fish larval aquaculture. *Fish & Shellfish Immunology* 19: 457-472. DOI:10.1016/j.fsi.2005.03.008
- ÇAGLARLRMAK, N., K. ÜNAL & S. ÖTLES. 2002. Nutritional value of edible wild mushrooms collected from the Black Sea region of Turkey. *Micología Aplicada Internacional* 14 (1): 1-5.
- CARBONERO, E. R., A. C. RUTHES, C. S. FREITAS, P. UTRILLA, J. GÁLVEZ, E. V. DA SILVA, G. L. SASSAKI, P. A. GORIN & M. IACOMINI. 2012. Chemical and biological properties of a highly branched β -glucan from edible mushroom *Pleurotus sajor-caju*. *Carbohydrate Polymers* 90 (2): 814-819. DOI: 10.1016/j.carbpol.2012.06.005
- CATAP, E. S., M. R. JIMÉNEZ, S. C. O. LIQUIDO, M. A. K. B. CABUJAT & M. M. SADAYA. 2013. Immunomodulatory effects of *Ganoderma lucidum* and virgin coconut oil in Nile tilapia artificially-infected with *Aeromonas hydrophila*. *Fish & Shellfish Immunology* 34 (6): 1644. DOI:10.1016/j.fsi.2013.03.030

- CHA, Y. J., N. ALAM, J. S. LEE, K. R. LEE, M. J. SHIM, M. W. LEE, H. Y. KIM, P. G. SHIN, J. C. CHEONG, Y. B. YOO & T. S. LEE. 2012. Anticancer and immunopotentiating activities of crude polysaccharides from *Pleurotus nebrodensis* on mouse sarcoma 180. *Micobiology* 40 (4): 236-243. DOI: 10.5941/MYCO.2012.40.4.236
- CHANG, C. S., S. L. HUANG, S. CHEN & S. N. CHEN. 2013. Innate immune responses and efficacy of using mushroom beta-glucan mixture (MBG) on orange-spotted grouper, *Epinephelus coioides*, aquaculture. *Fish & Shellfish Immunology* 35 (1): 115-125. DOI: 10.1016/j.fsi.2013.04.004
- CHEN, Y. H., D. HAN, X. M. ZHU, Y. X. YANG & S. Q. XIE. 2014. Effects of dietary inclusion of extracts from *Ganoderma lucidum* on growth performance, immune response and disease resistance in gibel carp (*Carassius auratus gibelio*). *Acta Hydrobiologica Sinica* 38 (4): 609- 618. DOI: 10.7541/2014.87
- DEL RÍO-ZARAGOZA, O. B., E. J. FAJER-ÁVILA & P. ALMAZÁN-RUEDA. 2011. Influence of β-glucan on innate immunity and resistance of *Lutjanus guttatus* to an experimental infection of dactylogyrid monogeneans. *Parasite Immunology* 33: 483-494. DOI:10.1111/j.1365-3024.2011.01309.x
- DEY, B., S. K. BHUNIA, K. K. MAITY, S. PATRA, S. MANDAL, S. MAITI, T. K. MAITI, S. R. SIKDAR & S. S. ISLAM. 2010. Chemical analysis of an immuno-enhancing water-soluble polysaccharide of an edible mushroom, *Pleurotus florida* blue variant. *Carbohydrate Research* 345 (18): 2736-2741. DOI:10.1016/j.carres.2010.09.032
- DJORDJEVIC, B., S. ŠKUGOR, S. M. JORGENSEN, M. OVERLAND, L. T. MYDLAND & A. KRASNOV. 2009. Modulation of splenic immune responses to bacterial lipopolysaccharide in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed lentinan, a beta-glucan from mushroom *Lentinula edodes*. *Fish & Shellfish Immunology* 26: 201-209. DOI:10.1016/j.fsi.2008.10.012
- DOBŠÍKOVÁ, R., J. BLAHOVÁ, I. MIKULÍKOVÁ, H. MODRÁ, E. PRÁŠKOVÁ, Z. SVOBODOVÁ, M. ŠKORIČ, J. JARKOVSKÝ & A. K. SWICKI. 2013. The effect of oyster mushroom β-1.3/1.6-D-glucan and oxytetracycline antibiotic on biometrical, haematological, biochemical, and immunological indices, and histopathological changes in common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Fish & Shellfish Immunology* 35: 1813-1823. DOI:10.1016/j.fsi.2013.09.006
- EL-BOSHY, M. E., A. M. EL-ASHRAM, F. M. ABDELHAMID & H. A. GADALLA. 2010. Immunomodulatory effect of dietary *Saccharomyces cerevisiae*, β-glucan and laminaran in mercuric chloride treated Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) and experimentally infected with *Aeromonas hydrophila*. *Fish & Shellfish Immunology* 28: 802-808. DOI:10.1016/j.fsi.2010.01.017
- EL-ENSHASY, H. A. & R. HATTI-KAUL. 2013. Mushroom immunomodulators: unique molecules with unlimited applications. *Trends in Biotechnology* 31 (12): 668-677. DOI: 10.1016/j.tibtech.2013.09.003
- GHAZANFARI, T., R. YARAEE, Z. FARAHNEJAD, B. RAHMATI & H. HAKIMZADEH. 2010. Macrophages activation and nitric oxide alterations in mice treated with *Pleurotus florida*. *Immunopharmacology and Immunotoxicology* 32: 47-50. DOI:10.1080/08923970903117357
- GUIMARÃES, I. G., C. LIM, M. YILDIRIM-AKSOY, M. H. LI & P. H. KLESIUS. 2014. Effects of dietary levels of vitamin A on growth, hematology, immune response and resistance of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) to *Streptococcus iniae*. *Animal Feed Science and Technology* 188: 126-136. DOI:10.1016/j.anifeedsci.2013.12.003.
- HARIKRISHNAN, R., C. BALASUNDARAM & M. S. HEO. 2011. Diet enriched with mushroom *Phellinus linteus* extract enhances the growth, innate immune response, and disease resistance of kelp grouper, *Epinephelus bruneus* against vibriosis. *Fish & Shellfish Immunology* 30 (1): 128-134. DOI:10.1016/j.fsi.2010.09.013
- HARIKRISHNAN, R., C. BALASUNDARAM & M. S. HEO. 2012. Effect of *Inonotus obliquus* enriched diet on hematology, immune response, and disease protection in kelp grouper, *Epinephelus bruneus* against *Vibrio harveyi*. *Aquaculture* 344-349: 48-53. DOI:10.1016/j.aqua-culture.2012.03.010
- HU, T., Q. HUANG, K. WONG & H. YANG. 2017. Structure, molecular conformation, and immunomodulatory activity of four polysaccharide fractions from *Lignosus rhinocerotis* sclerotia. *International Journal of Biological Macromolecules* 94: 423-430. DOI:10.1016/j.ijbio-mac.2016.10.051
- HUERTA, I., J. MOLINA, M. G. GARNICA & J. YAHUACA. 2016. Total polyphenols and antioxidant activity of *Ganoderma curtisii* extracts. *Journal of Medicinal Plants Studies* 4 (4): 136-141.
- JEONG, S. C., S. R. KOYYALAMUDI, Y. T. JEON, C. H. SONG & G. PANG. 2012. Macrophage immunomodulating and antitumor activities of polysaccharides isolated from *Agaricus bisporus* white button mushrooms. *Journal of Medicinal Food* 15: 58-65. DOI:10.1089/jmf.2011.1704
- JEONG, Y. T., S. C. JEONG, Y. A. GU, R. ISLAM & C. H. SONG. 2010. Antitumor and immunomodulating activities of endo-biopolymers obtained from a submerged culture of *Pleurotus eryngii*. *Food Science and Biotechnology* 19 (2): 399-404. DOI:10.1007/s10068-010-0056-4
- JIAO, Y., T. XIE, L. H. ZOU, Q. WEI, L. QIU & L. X. CHEN. 2016. Lanostane triterpenoids from *Ganoderma curtisii* an their production inhibitory activities of LPS-induced microglia. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters*: en prensa. DOI:10.1016/j.bmcl.2016.06.023
- KAMILYA, D., D. GHOSH, S. BANDYOPADHYAY, B. C. MAL & T. K. MAITI. 2006a. *In vitro* effects of bovine lactoferrin, mushroom glucan and *Abrus* agglutinin on Indian major carp, catla (*Catla catla*) head kidney leukocytes. *Aquaculture* 253: 130-139. DOI:10.1016/j.aquaculture.2005.07.038
- KAMILYA, D., T. K. MAITI, S. N. JOARDAR & B. C. MAL. 2006b. Adjuvant effect of mushroom glucan and bovine lactoferrin upon *Aeromonas hydrophila* vaccination in catla, *Catla catla* (Hamilton). *Journal of Fish Diseases* 29: 331-337. DOI:10.1111/j.1365-2761.2006.00722.x
- KAMILYA, D., S. N. JOARDAR, B. C. MAL & T. K. MAITI. 2008. Effects of a glucan from the edible mushroom (*Pleurotus florida*) as an immunostimulant in farmed Indian major carp (*Catla catla*). *The Israeli Journal of Aquaculture - Bamidgeh* 60: 37-45.
- KATYA, K., Y. YUN, G. PARK, J. Y. LEE, G. YOO & S. C. BAI. 2014. Evaluation of the efficacy of fermented by-product of mushroom, *Pleurotus ostreatus*, as a fish meal replacer in juvenile amur catfish, *Silurus asotus*: effects on growth, serological characteristics and immune responses. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences* 27 (10): 1478-1486. DOI:10.5713/ajas.2014.14038

- KIM, J. Y., S. E. BYEON, Y. G. LEE, J. Y. LEE, J. PARK, E. K. HONG & J. Y. CHO. 2008. Immunostimulatory activities of polysaccharides from liquid culture of pine-mushroom *Tricholoma matsutake*. *Journal of Microbiology and Biotechnology* 18: 95-103.
- KOZARSKI, M., A. KLAUS, M. NIJKIC, D. JAKOVLJEVIC, J. P. F. G. HELSPER & L. J. K. D. VAN GRIENSVEN. 2011. Antioxidative and immunomodulating activities of polysaccharide extracts of the medicinal mushrooms *Agaricus bisporus*, *Agaricus brasiliensis*, *Ganoderma lucidum* and *Phellinus linteus*. *Food Chemistry* 129: 1667-1675. DOI:10.1016/j.foodchem.2011.06.029
- KRISHNAMOORTHY, M. & V. RAMASUBRAMANIAN. 2014. Dietary supplementation with chitosan on haematology and innate immune response in *Cyprinus carpio haematopterus* against *Aeromonas hidrophila*. *Indian Journal of Applied Research* 4: 67- 69.
- KUMAR, V., S. ROY & D. BARMAN. 2015. Effect of *Mikania cordata* (Burm) B. L. Robins on non-specific immune response of *Catla catla* (Hamilton, 1822) against *Aphanomyces invadans*. *Fishery Technology* 52 (1): 20-25.
- LIN, S., S. MAO, Y. GUAN, L. LOU, L. LOU & Y. PAN. 2012. Effects of dietary chitosan oligosaccharides and *Bacillus coagulans* on the growth innate immunity and resistance of koi (*Cyprinus carpio koi*). *Aquaculture* 342-343: 36-41. DOI:10.1016/j.aquaculture.2012.02.009
- LIN, S., Y. PAN, L. LUO & L. LUO. 2011. Effects of dietary b-1, 3-glucan, chitosan or raffinose on the growth, innate immunity and resistance of koi (*Cyprinus carpio koi*). *Fish Shellfish Immunology* 31 (6): 788-794. DOI:10.1016/j.fsi.2011.07.013
- LIN, Y., Y. ZHOU, X. WANG, P. WANG, Y. XIAO, X. CHENG, Y. ZHANG, Y. LIU & Q. LIU. 2016. Fruit extract from *Pyropolyporus fomentarius* (L. ex Fr.) Teng induces mitochondria-dependent apoptosis in leukemia cells but enhances immunomodulatory activities of splenic lymphocytes. *Nutrition and Cancer* 68 (4): 708-717. DOI:10.1080/01635581.2016.1158290
- MAITI, S., S. K. BHUTIA, S. K. MALLICK, A. KUMAR, N. KHADGI & T. K. MAITI. 2008. Antiproliferative and immunostimulatory protein fraction from edible mushrooms. *Environmental Toxicology and Pharmacology* 26: 187-191. DOI:10.1016/j.etap.2008.03.009
- MALLICK, S. K., S. MAITI, S. K. BHUTIA & T. K. MAITI. 2010. Immunostimulatory properties of a polysaccharide isolated from *Astraeus hygrometricus*. *Journal of Medicinal Food* 13 (3): 665-672. DOI:10.1089/jmf.2009.1300
- MANDAL, E. K., K. MAITY, S. MAITY, S. K. GANTAIT, S. MAITI, T. K. MAITI, S. R. SIKDAR & S. S. ISLAM. 2011. Structural characterization of an immunoenhancing cytotoxic heteroglycan isolated from an edible mushroom *Calocybe indica* var. APK2. *Carbohydrate Research* 346 (14): 2237-2243. DOI:10.1016/j.carres.2011.07.009
- RAA, J. 2000. The use of immune-stimulants in fish and shellfish feeds. In: Cruz-Suárez, L. E., D. Ricque-Marie, M. Tapia-Salazar, M. A. Olvera-Novoa, R. Civera-Cerecedo (Eds.). *Avances en Nutrición Acuícola V. Memorias del V Simposium Internacional de Nutrición Acuícola*. Mérida, Yucatán, México, pp. 47-56.
- REVERTER, M., N. BONTEMPS, D. LECHINI, B. BANAIGS & P. SASAL. 2014. Use of plant extracts in fish aquaculture as an alternative to chemotherapy: current status and future perspectives. *Aquaculture* 433: 50-61. DOI:10.1016/j.aquaculture.2014.05.048
- ROBERTS, R. 1983. *Fish pathology*. Fourth edition. London: Balliere-Tindall, 581 p.
- RONDÓN-BARRAGÁN, I. 2004. Inmunoestimulantes en medicina veterinaria. *Orinoquia* 8: 56-75.
- SADLER, M. 2003. Nutritional properties of edible fungi. *British Nutrition Foundation Nutrition Bulletin* 28: 305-308. DOI:10.1046/j.1467-3010.2003.00354.x
- SAKAI, M. 1999. Current research status of fish immunostimulants. *Aquaculture* 162: 63-92. DOI:10.1016/S0044-8486(98)00436-0
- SUABJAKYONG, P., K. NISHIMURA, T. TOIDA & L. J. L. D. VAN GRIENSVEN. 2015. Structural characterization and immunomodulatory effects of polysaccharides from *Phellinus linteus* and *Phellinus ignarius* on the IL-6/IL-10 cytokine balance of the mouse macrophage cell lines (RAW 264.7). *Food & Function* 6: 2834-2844. DOI:10.1039/c5fo00491h
- TEWARY, A. & B. C. PATRA. 2008. Use of vitamin C as an immunostimulant. Effect on growth, nutritional quality, and immune response of *Labeo rohita* (Ham.). *Fish Physiology and Biochemistry* 34 (3): 251-259. DOI:10.1007/s10695-007-9184-z
- ULUKÖY, G., E. BABA & C. ÖNTAŞ. 2016. Effect of oyster mushroom, *Pleurotus ostreatus*, extract on hemato-immunological parameters of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Journal of the World Aquaculture Society* 47 (5): 676- 684. DOI:10.1111/jwas.12318
- VAN DOAN, H., S. DOOLGINDACHBAPORN & A. SUKSRI. 2016. Effects of Eryngii mushroom (*Pleurotus eryngii*) and *Lactobacillus plantarum* on growth performance, inmunity and disease resistance of Pangasius catfish (*Pangasius bocourti*, Sauvage 1880). *Fish Physiology and Biochemistry* 42 (5): 1427-1440. DOI:10.1007/s10695-016-0230-6
- VÁZQUEZ-PÍÑEROS, M. A., I. S. RONDÓN-BARRAGÁN & P. R. ESLAVA-MOCHA. 2012. Inmunoestimulantes en teleósteos: probióticos, β-glucanos y LPS. *Orinoquia* 16 (1): 46-62.
- WANG, C. R., W. T. QIAO, Y. N. ZHANG & F. LIU. 2013. Effects of adenosine extract from *Pholiota adipose* (Fr.) Quel on mRNA expressions of superoxide dismutase and immunomodulatory cytokines. *Molecules* 18 (2): 1775-1782. DOI:10.3390/molecules18021775
- WANG, D., S. Q. SUN, W. Z. WU, S. L. YANG & J. M. TAN. 2014. Characterization of a water-soluble polysaccharide from *Boletus edulis* and its antitumor and immunomodulatory activities on renal cancer in mice. *Carbohydrate Polymers* 105: 127-134. DOI:10.1016/j.carbpol.2013.12.085
- WANG, M., Y. X. MENG, R. L. YANG, T. QIN, X. Y. WANG, K. Y. ZHANG, C. Z. FEI, Y. LI, Y. L. HU & F. Q. XUE. (2012) *Cordyceps militaris* polysaccharides can enhance the immunity and antioxidation activity in immunosuppressed mice. *Carbohydrate Polymers* 89: 461-466. DOI:10.1016/j.carbpol.2012.03.029
- WATANUKI, H., K. OTA, A. C. M. TASSAKA, T. KATO & M. SAKAI. 2006. Immunostimulant effects of dietary *Spirulina plantensis* on carp, *Cyprinus carpio*. *Aquaculture* 258: 157-163. DOI:10.1016/j.aquaculture.2006.05.003

- WASSER, S. P. 2002. Medicinal mushrooms as a source of antitumor and immunomodulating polysaccharides. *Applied Microbiology and Biotechnology* 60: 258-274. DOI:10.1007/s00253-002-1076-7
- WASSER, S. P. 2011. Current findings, future trends, and unsolved problems in studies of medicinal mushrooms. *Applied Microbiology and Biotechnology* 89: 1323-1332. DOI:10.1007/s00253-010-3067-4
- YIN, G., L. ARDÓ, Z. JENEY, P. XU & G. JENEY. 2008. Chinese herbs (*Lonicerá japonica* y *Ganoderma lucidum*) enhance non-specific immune response of tilapia, *Oreochromis niloticus*, and protection against *Aeromonas hydrophila*. In: Bondad-Reantaso, M. G., C. V. Mohan, M. Crumlish & R. P. Subasinghe (Eds.). *Diseases in Asian Aquaculture VI*. Fish Health Section, Asian Fisheries Society, Manila, Philippines, pp. 269-282.
- YIN, G., L. ARDÓ, K. D. THOMPSON, A. ADAMS, Z. JENEY & G. JENEY. 2009. Chinese herbs (*Astragalus radix* and *Ganoderma lucidum*) enhance immune response of carp, *Cyprinus carpio*, and protection against *Aeromonas hydrophila*. *Fish & Shellfish Immunology* 26 (1): 140-145. DOI:10.1016/j.fsi.2008.08.015
- ZHENG, Y., W. WANG & Y. LI. 2015. Antitumor and immunomodulatory activity of polysaccharide isolated from *Trametes orientalis*. *Carbohydrate Polymers* 131: 248-254. DOI:10.1016/j.carbpol.2015.05.074

Descripción morfológica del aparato bucal de adultos de *Urotrygon nana* y *U. rogersi* (Urotrygonidae): diferencias intraespecíficas e interespecíficas

Morphological description of adult mouthparts of *Urotrygon nana* and *U. rogersi* (Urotrygonidae): Interspecific and intraspecific differences

Jessica Adriana Navarro-González¹, Uriel Rubio-Rodríguez², Paola Andrea Mejía-Falla³ y Víctor Hugo Cruz-Escalona²

¹ Centro Regional de Investigación Acuícola y Pesquera, Instituto Nacional de Pesca y Acuacultura. Carretera a Pichilingue km 1 s/n, col. Esterito, La Paz, Baja California Sur, 23020. México

² Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Avenida Instituto Politécnico Nacional s/n, col. Playa Palo de Santa Rita, La Paz, Baja California Sur, 23094. México

³ Fundación colombiana para la investigación y conservación de tiburones y rayas, SQUALUS. Calle 10A No. 72-35, Cali, Colombia
e-mail: jessicanavarro193@gmail.com

Recibido: 17 de febrero de 2017.

Aceptado: 07 de junio de 2018.

Navarro-González J. A., U. Rubio-Rodríguez, P. A. Mejía-Falla y V. H. Cruz-Escalona. 2018. Descripción morfológica del aparato bucal de adultos de *Urotrygon nana* y *U. rogersi* (Urotrygonidae): diferencias intraespecíficas e interespecíficas. *Hidrobiológica* 28 (2): 219-222. DOI: 10.24275/uam/itz/dcbs/hidro/2018v28n2/Navarro

RESUMEN

Antecedentes. Los dientes pueden cambiar significativamente de forma y tamaño, dependiendo de su posición en la mandíbula, de la edad y el sexo del organismo. Algunas veces, debido a la pérdida continua de éstos, se presenta una descripción incompleta de la morfología dentaria para varias especies de batoideos, lo cual dificulta evaluar diferencias intraespecíficas e interespecíficas. **Objetivos.** Describir las diferencias en la morfología dentaria, así como la disposición de los dientes en adultos de dos especies de batoideos (*Urotrygon nana* y *U. rogersi*) distribuidos sobre los fondos blandos de la plataforma continental del océano Pacífico tropical mexicano. **Métodos.** Se recolectaron las mandíbulas de diez individuos adultos de *U. nana* y de *U. rogersi*, se contó el número de filas y series de la primera hilera funcional y se realizó la descripción de la forma de los cartílagos y de los dientes. Además, se identificó el tipo de heterodontia. **Resultados.** Se observaron similitudes entre los cartílagos y los dientes de ambas especies. En ambos sexos de *U. nana* se presentó heterodontia monognática y se observaron tres morfotipos dentarios en el palatocuadrado y dos en el cartílago de Meckel. Para *U. rogersi* se encontró una heterodontia sexual con un solo morfotipo. **Conclusiones.** Es necesario ampliar el número de muestra, a fin de considerar los diferentes estadios de vida, y desarrollar estudios de carácter etológico que aporten información sobre el comportamiento reproductivo de las especies.

Palabras clave: batoideos, dentición, mandíbula, morfología

ABSTRACT

Background. Teeth can change significantly in shape and size depending on their position in the jaw, age and sex of the organism. Some-

times due to the loss of these teeth, an incomplete description of the dental morphology exists for several batoid species, which makes it difficult to evaluate intraspecific and interspecific differences. **Goals.** Describe the differences in tooth morphology as well as the arrangement of teeth in adults of two species of batoids (*Urotrygon nana* and *U. rogersi*) distributed over soft bottoms of the continental shelf of the Mexican tropical Pacific. **Methods.** After collecting the jaws of ten adult individuals of *U. nana* and *U. rogersi* we counted the number of rows and series of the first functional row, and described the shape of the cartilage and teeth. In addition, we identified the type of heterodonty. **Results.** Similarities between the cartilage and teeth of both species were observed. In both sexes of *U. nana* monognathic heterodonty was observed, with three dental morphotypes in Palatocuadrado and two in Meckel's cartilage. *U. rogersi* has sexual heterodonty with just one morph. **Conclusions.** We believe it is necessary to expand the number of samples (taking into account the different stages of life), and generate additional ethological studies that provide information on the reproductive behavior of the species.

Keywords: batoids, dentition, jaw, morphology

La variación morfológica del aparato bucal se refleja principalmente en el tipo de dentición, así como en la fuerza y abertura de la mandíbula, los cuales a su vez definen el tipo y tamaño de las presas consumidas; además, algunos estudios reportan diferencias entre sexos en la forma y tamaño de los dientes de varias especies de elasmobranquios (Feddicia & Slaughter, 1974; Wootton, 1990; Winemiller, 1991; Gerking, 1994; Sáez & Laminilla, 2004).

Adicionalmente, las características dentales son en muchos casos, el único rasgo disponible para la discriminación entre elasmobranquios,

de tal manera que la observación y descripción de los patrones en los dientes contribuye al conocimiento del grupo en estudio (Mendoza-Vargas & Espinosa-Arrubarrena, 2016). Sin embargo, debido al reemplazo continuo de los dientes (polifiodontos; Moss, 1972), en ocasiones se presenta una descripción incompleta de la morfología dentaria en varias especies de batoideos, lo que dificulta una evaluación de las diferencias intraespecíficas e interespecíficas. Sumado a ello, los dientes pueden cambiar significativamente de forma y tamaño en función de su posición en la mandíbula, la edad y el sexo del organismo.

El presente estudio describe las diferencias intra e interespecíficas en la morfología y disposición de los dientes en dos especies de batoideos: *Urotrygon rogersi* (Jordan & Starks, 1985) y *Urotrygon nana* Miyake & McEachran, 1988, con el fin de aportar información morofuncional para futuros estudios comparativos.

Con este fin, se recolectaron las mandíbulas de diez individuos adultos (cinco de cada sexo) de *U. nana* (20.6 cm a 22.9 cm LT) y de *U. rogersi* (30.9 cm a 41.2 cm LT). Los organismos fueron capturados en la pesquería de arrastre comercial de camarón en la plataforma continental frente a Nayarit y Sinaloa, México, entre septiembre de 2007 y marzo de 2008. Las mandíbulas fueron limpiadas manualmente y se fotografiaron con una cámara digital de 12 megápixeles (Canon Powershot Sx510).

Con la ayuda de un microscopio se contó el número de series o hileras (alineación mesiodistal de los dientes a lo largo del borde de la mandíbula) y filas (secuencia labiolingual del diente) de la primera hilera funcional, desde la sínfisis hasta los extremos de ambos cartílagos; para ello, las placas dentarias fueron divididas en dos secciones: comisurales y sínfisiales (Fig. 1a). Se describió la forma de los cartílagos y la posición y estructura de cada diente (corona y raíz; Fig. 1b). Se identificó el tipo de heterodoncia y la morfología de la dentición: cúspide redonda (R), cúspide aguzada (A), y cúspide redonda en comisura y aguzada en sínfisis (R+A) (McEachran & Stehmann, 1984; Braccini & Chiaramonte, 2002).

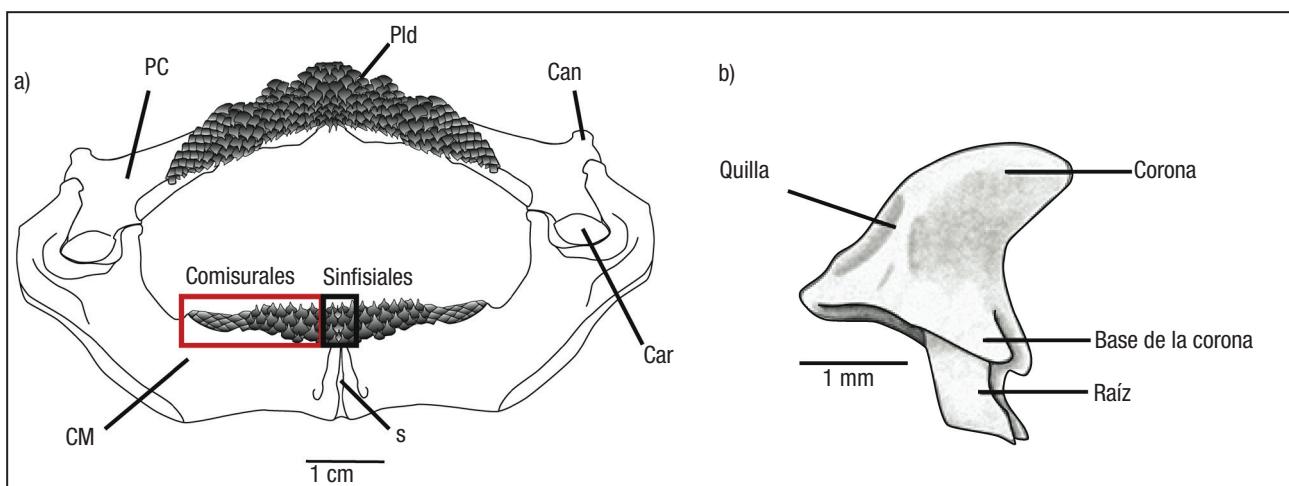
Se observaron similitudes entre los cartílagos y los dientes de ambas especies, como la presencia de una sínfisis mandibular en ambos

cartílagos, el Palatocuadrado más delgado que el cartílago de Meckel y cóndilos anteriores y articulares completamente desarrollados. Los dientes de ambas especies se encuentran unidos a la mandíbula mediante la superficie adherente (sección de la raíz que se asienta en la membrana dental, tejido conectivo fibroso), así mismo, en la parte media de la raíz se observa un surco transversal que, en vista labial, presenta dos pequeños lóbulos. Por otro lado, la corona muestra una cúspide primaria bien desarrollada en ambas especies.

Mandíbulas de *Urotrygon nana*. En el Palatocuadrado (Pc), *U. nana* presentó de 32 a 37 filas y de 6 a 9 series, con 192 y 333 dientes. En el cartílago de Meckel (CM) el número de filas varió entre 33 y 37, y entre 6 a 11 series, con 198 a 407 dientes. Las hembras presentaron una fila de dientes más en las comisuras del cartílago de Meckel (Tabla 1).

Dentición de *Urotrygon nana*. En ambos sexos se presentó heterodoncia monognática, la cual se caracteriza por mostrar tres morfotipos dentarios en el Palatocuadrado (Fig. 2a). El morfotipo I se localiza en las comisuras y se caracteriza por ser más ancho que alto, con cúspides R. El morfotipo II se localiza en la parte media, entre la comisura y la sínfisis, y se caracteriza por presentar una forma intermedia entre romboide y ovalada con cúspides redondeadas. El morfotipo III se encuentra en las diez hileras intermedias y la fila sínfisial del Palatocuadrado, y presenta una forma triangular con una pequeña cúspide que apunta al interior de la boca, rasgo más conspicuo en hembras que en machos (Fig. 2b). En el cartílago de Meckel únicamente se observaron los morfotipos I y II, que muestran las cúspides más desgastadas que en el Palatocuadrado.

Mandíbulas de *Urotrygon rogersi*. El Palatocuadrado presentó de 38 a 46 filas y de 7 a 11 series, con 266 y 506 dientes. En el cartílago de Meckel el número de filas varió entre 32 y 40, y de 8 a 14 series, con 256 a 560 dientes. Se observaron diferencias en las fórmulas dentarias entre machos y hembras; éstas últimas presentaron un mayor número de filas dentales tanto en el Palatocuadrado (23/22) como en la comisura derecha del cartílago de Meckel (21). En el caso de los machos, se



Figuras 1a-b. a) Mandíbula típica de un batoideo, que indica las estructuras consideradas para la descripción morfológica y las secciones de la placa dental. PC: Palatocuadrado; Pld: Placa dentaria; Can: Cóndilo anterior; Car: Cóndilo articular; CM: Cartílago de Meckel; S: Sínfisis. b) Caracteres morfológicos utilizados para la descripción de los dientes.

Tabla 1. Número de filas y series de dientes en Palatocuadrado y cartílago de Meckel de *Urotrygon nana* Miyake & McEachran, 1988 y *Urotrygon rogersi* (Jordan & Starks, 1985). Cder: Comisura derecha; S: Sínfisis; Cizq: Comisura izquierda.

Especie	Sexo	Palatocuadrado					Cartílago de Meckel				
		C _{der}	S	C _{izq}	Filas	Series	C _{der}	S	C _{izq}	Filas	Series
<i>U. nana</i>	♂	17 - 18	1	17 - 18	35 - 37	7 - 9	16 - 17	1	16 - 17	33 - 35	6 - 11
	♀	16 - 18	1	15 - 18	32 - 37	6 - 9	16 - 18	1	16 - 18	33 - 37	7 - 11
<i>U. rogersi</i>	♂	18 - 19	1	19	38 - 39	7 - 11	16 - 20	1	15 - 20	32 - 40	9 - 14
	♀	23	1	22	46	8 - 10	21	1	18	40	8 - 10

presentó mayor cantidad de filas en la comisura izquierda del cartílago de Meckel (20) (Tabla 1).

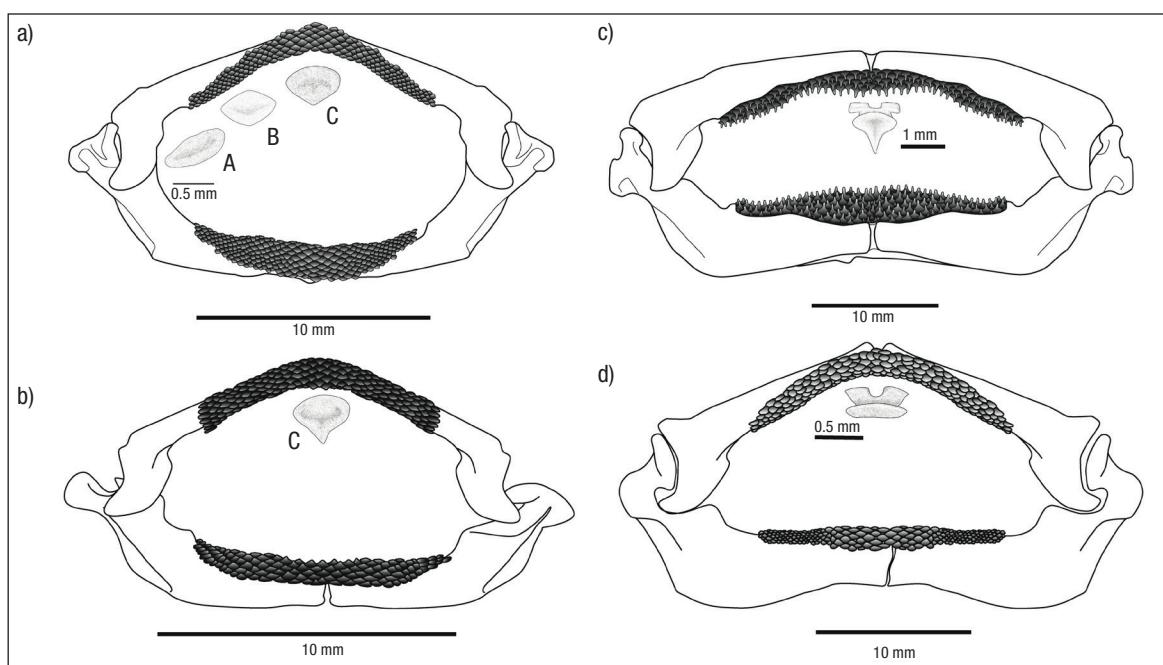
Dentición de *Urotrygon rogersi*. La revisión de las placas dentarias reveló una heterodoncia sexual o dimorfismo sexual con un solo morfotipo. Todos los dientes de los machos presentaron cúspides A (Fig. 2c) orientadas hacia el interior de la boca, mientras que para las hembras, las cúspides son R con la presencia de una cresta transversal (surco en la parte media; Fig. 2d). En ambos sexos el tamaño del diente y del ápice se reduce gradualmente conforme se aproximan a las comisuras bucales.

Los resultados del análisis de las placas dentarias revelaron una heterodoncia sexual en organismos adultos de *U. rogersi*. Este patrón de dimorfismo sexual en la dentición es común en otras especies de batoideos, donde se han observado cambios en los machos durante la temporada reproductiva principalmente (Kajimura & Tricas, 1996;

Sáez & Laminilla, 2004; Braccini & Chiaramonte, 2002; Rangel *et al.*, 2014).

Se ha descrito que la presencia de dientes relativamente largos con cúspides aguzadas es característica de organismos que atrapan o sujetan sus presas antes de tragárlas; sin embargo, la heterodoncia sexual de *U. rogersi* no parece ajustarse a este patrón, pues a pesar de la marcada diferencia morfológica en los elementos dentales, ambos性 consumen prácticamente el mismo tipo de presas, difiriendo únicamente en las proporciones en las que son consumidas (Navarro-González *et al.*, 2012).

En el caso de *U. nana*, el arreglo dentario de hembras y machos se caracterizó por la presencia de una heterodoncia monognática, lo cual ha sido observado en otras especies de batoideos como *Discopyge tschudii* Heckel, 1846 (Spath *et al.*, 2017). Este tipo de arreglo dista mucho de la configuración dental de *U. rogersi*, por lo que se considera necesario ampliar el número de muestra, considerando los diferen-



Figuras 2a-d. a-b) Mandíbula y dientes del Palatocuadrado de *Urotrygon nana* Miyake & McEachran, 1988. a) macho; b) hembra; c-d) Mandíbula y dientes del Palatocuadrado de macho (c) y hembra (d) de *Urotrygon rogersi* (Jordan & Starks, 1895). A: Comisural; B: Medio; C: Sinfisial.

tes estudios de vida, y desarrollar estudios etológicos de las especies, que permitan evaluar las relaciones entre los patrones dentarios y el comportamiento reproductivo de las especies.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Politécnico Nacional y al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (IPN-CICIMAR), al Sistema Nacional de Investigadores (SNI). A Leonardo Andrés Abitia Cárdenas por sus comentarios realizados a las primeras versiones. A los proyectos de investigación: SEP-CO-NACyT/2012/180894. IPN-SIP 20181403. Víctor Hugo Cruz-Escalona es becario del Programa de Estímulos al Desempeño y la Investigación del Instituto Politécnico Nacional (EDI-IPN), Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas del Instituto Politécnico Nacional (COFAA-IPN).

REFERENCIAS

- BRACCINI, A. & G. CHIARAMONTE. 2002. Intraspecific variation in the external morphology of the sand skate. *Journal of Fish Biology* 61: 959-972. DOI:10.1111/j.1095-8649.2002.tb01855.x
- FEDUCCIA, A. & B. SLAUGHTER. 1974. Sexual dimorphism in Skates (Rajidae) and its possible role differential niche utilization. *Evolution* 28: 164-168. DOI:10.2307/2407249
- GERKING, D. S. 1994. *Feeding ecology of fish*. Academic, California, EEUU. 416 p.
- KAJIMURA, S. & T. TRICAS. 1996. Seasonal dynamics of dental sexual dimorphism in the Atlantic stingray *Dasyatis sabina*. *Journal of Experimental Biology* 199: 2297-2306.
- McEACHRAN, J. D. & M. STEHMANN. 1984. A new species of skate, *Neoraja carolinensis*, from off the southeastern United States (Elasmobranchii: Rajodei). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 97 (4): 724-735.
- MENDOZA-VARGAS, O. U. & L. ESPINOSA-ARRUBARRENA. 2016. Dentición de elasmobranquios, conceptos, patrones, variaciones y terminología. In: Del Moral-Flores L. F., A. J. Ramírez-Villalobos, J. A. Martínez-Pérez, A. F. González-Acosta & J. Franco-López (Eds.). *Colecciones Ictiológicas de Latinoamérica*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México y Sociedad Ictiológica Mexicana. México. pp. 369-382.
- Moss, S. A. 1972. Tooth replacement and body growth rates in the smooth dogfish, *Mustelus canis* (Mitchill). *Copeia* (4): 808-811. DOI:10.2307/1442738
- NAVARRO-GONZÁLEZ, J. A. 2011. Ecomorfología del aparato mandibular de peces batoideos. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, B.C.S. México. 128 p.
- NAVARRO-GONZÁLEZ, J. A., J. BOHÓRQUEZ-HERRERA, A. F. NAVIA & V. H. CRUZ-ESCALONA. 2012. Diet composition of batoids on the continental shelf off Nayarit and Sinaloa, México. *Ciencias Marinas* 38 (2): 347-362.
- RANGEL, B. S., S. S. RODRIGUES, E. MALAVASI-BRUNO, S. E. A. WILL, P. O. FAVARON, A. AMORIM, F. & R. E. G. RICCI. 2014. 3-D Aspects of dentition in rays of genus: *Atlantoraja*, *Rhinobatos* and *Zapteryx* from Southeastern and South of Brazil. In: A. Méndez-Vilas (Ed.). *Microscopy: advances in scientific research and education*. FORMATEX Research Center. pp. 3-9.
- SÁEZ, S. & J. LAMINILLA. 2004. Sexual homodonty in *Bathyraja griseoocauda* (Norman 1973) from the Southern Eastern Pacific (Chile) (Chondrichthyes, Rajidae: Rhynchobatinae). *Journal Applied Ichthyology* 20: 189-193.
- SPATH, M. C., M. DELI ANTONI & G. DELPIANI. 2017. Dentition of the apron ray *Discopyge tschudii* (Elasmobranchii: Narcinidae). *Journal of Fish Biology* 91 (4): 1166-1177.
- WINEMILLER, K. O. 1991. Ecomorphological diversification of freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs* 61: 343-365. DOI:10.2307/2937046
- WOOTTON, R. J. 1990. *Ecology of teleost fishes*. Chapman and Hall, Londres, Inglaterra. 404 p. DOI:10.1007/978-94-009-0829-1

INSTRUCCIONES PARA AUTORES

HIDROBIOLÓGICA es una publicación **cuatrimestral** del Departamento de Hidrobiología de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa (UAM-I), que difunde trabajos originales e inéditos de investigación sobre temas relacionados con el ambiente acuático. No se aceptarán trabajos previamente publicados en obras con ISSN o ISBN (proceedings, resúmenes en extenso, libros, etc.). Las contribuciones podrán ser en español o en inglés y en ambos casos contendrán un resumen en español y un abstract en inglés.

HIDROBIOLÓGICA publica cuatro tipos de documentos: **artículos, notas científicas, artículos de revisión y monografías taxonómicas**. A criterio del Comité Editorial, se podrán publicar números especiales sobre tópicos o temas específicos. No se aceptarán trabajos preliminares o inconclusos, ni aquellos que pudiendo integrarse como una unidad, sean presentados por separado en forma de pequeñas contribuciones o notas seriadas.

La revista cubre un perfil amplio con las siguientes cuatro áreas generales en la que participan diversos editores asociados:

- 1 Área Morfología, Sistemática y Filogenia
- 2 Área Ambiental
- 3 Área Manejo de Recursos Acuáticos
- 4 Área de Ecología

Los trabajos recibidos serán objeto de arbitraje guiado por miembros del Comité Editorial y por los asesores del Consejo Editorial. En esta evaluación se considerarán:

- 1) Originalidad y rigor científico.
- 2) Contribución al avance en las diversas áreas del conocimiento hidrobiológico.
- 3) Presentación, en lo referente a coherencia, continuidad y consistencia.
- 4) Empleo apropiado de tablas, figuras y fotografías en relación con el texto.

Los manuscritos y figuras que no se ajusten a las siguientes instrucciones serán devueltos sin evaluación a los autores para que procedan a su adecuación.

Todo trabajo recibido por los Editores merecerá un acuse de recibo inmediato. En el caso de contribuciones firmadas por diversos autores, la correspondencia necesaria durante el proceso editorial se establecerá con el primer autor, salvo indicación distinta, indicada en el manuscrito.

Una vez que los manuscritos hayan sido revisados y se haya comprobado que cumplen cabalmente con las normas editoriales, serán introducidos en el sistema OJS (Open Journal System) de Hidrobiológica para iniciar su proceso de evaluación.

Publicar en la revista HIDROBIOLÓGICA tiene un costo de recuperación de \$500 pesos mexicanos por página en blanco y negro

(aproximadamente 27 dólares americanos) y \$1000 pesos por página a color (aproximadamente 54 dólares americanos)

MANUSCRITOS ORIGINALES

Existen varios tipos de publicaciones que pueden ser enviadas:

- a) Artículo científico
- b) Nota científica
- c) Artículo de revisión
- d) Monografía taxonómica

Las contribuciones deberán ser enviadas a través del portal Open Journal System (OJS) de HIDROBIOLÓGICA, enviando además un aviso a las siguientes direcciones de correo electrónico.

Dirección de la revista *Hidrobiológica*: rehb@xanum.uam.mx

Dirección de apoyo a la revista: enlacerevistahidrobiologica@gmail.com

Editora en jefe: mem@xanum.uam.mx

NORMAS EDITORIALES

Los autores deberán ajustar la estructura de su manuscrito dependiendo de la modalidad del trabajo.

Los archivos de texto (manuscrito, pies de figuras, tablas) se enviarán en formato Word y las figuras (fotografías, mapas, composiciones) en formato jpg o tif con buena calidad, mayor o igual a 300 ppp (puntos por pulgada).

FORMATO DE PRESENTACIÓN ARTÍCULO CIENTÍFICO

Los manuscritos se presentarán en **tamaño carta**, escritos a **doble espacio**, sin sangría y utilizando el tipo **Univers condensada** o **Arial 12 puntos** en todo el trabajo.

Los **márgenes del texto tendrán 3 cm** de cada lado. Los manuscritos elaborados en procesadores de palabras: Word o formato RTF, **no estarán justificados**, sino alineados a la izquierda y **sin espacio interpárrafo**. La versión final de los manuscritos aceptados deberá acompañarse de la actualización electrónica correspondiente.

Título

Será breve y se presentará tanto en inglés como en español. Sin dejar de ser explícito con respecto al tema de trabajo, no deberá exceder de 20 palabras y deberá estar escrito con mayúsculas y minúsculas. Se

propondrá también un título resumido en el idioma en que esté escrito el manuscrito, no mayor de seis palabras. Ambos se presentarán en una página aparte, en la cual se hará constar también el nombre completo de los autores iniciando con el nombre de pila, indicando claramente la forma en la que aparecerán los créditos y su dirección institucional completa, incluyendo exclusivamente el correo electrónico del autor designado para la correspondencia.

Para citar las direcciones postales seguir el modelo:

(Laboratorio/Área/Departamento) | (Facultad/Instituto/Centro) | (Universidad, Unidad Académica) | (Dirección con calle, número y colonia) | (Ciudad, Estado o Provincia) | (Código postal) | (País)

Para puntuación, seguir el ejemplo:

Laboratorio de Biología Acuática | Facultad de Biología | Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo | Avenida Francisco J. Mújica s/n, Ciudad Universitaria, col. Felicitas del Río | Morelia, Michoacán, 58040, México

Resumen

En un sólo párrafo y con una extensión de mínimo 250 a máximo 280 palabras, se escribirá en una página por separado y será acompañado de su traducción al inglés (Abstract). Ambos deben estructurarse utilizando los siguientes rubros; **Antecedentes., Objetivos., Métodos., Resultados., Conclusiones.**

Palabras clave

Los autores propondrán un máximo de cinco palabras clave, tanto en español, como en inglés (Keywords), y deberán estar ordenadas alfabéticamente.

Texto

Dividido en secciones: **INTRODUCCIÓN, MATERIALES Y MÉTODOS, RESULTADOS, DISCUSIÓN, AGRADECIMIENTOS, REFERENCIAS, TABLAS** (con título en la parte superior), **LISTADO DE PIES DE FIGURA, COPIAS DE LAS FIGURAS** en Word ordenadas consecutivamente con su pie de figura en la parte inferior. Los títulos de las secciones se ubicarán en el centro de la página, claramente diferenciados del texto y escritas con mayúsculas y en negritas. Evitar en lo posible el uso de subtítulos y en caso necesario, emplear negritas nuevamente y de forma continua con el texto. Los objetivos y las conclusiones deberán incluirse en la introducción y en la discusión, respectivamente. **En ningún caso se usarán sangrías.**

Las páginas deberán ir debidamente foliadas con números consecutivos y arábigos. Para facilitar el arbitraje y la redacción de los comentarios por parte de los revisores, **se recomienda que los renglones de todo el texto, estén numerados consecutivamente desde el inicio hasta el final del manuscrito.**

En símbolos y unidades se empleará el sistema métrico decimal.

Los nombres latinos de especies biológicas se escribirán en cursivas y cuando se citen por primera vez en el texto, incluirán la autoridad nomenclatural, sin abreviaturas. Para este punto revisar las siguientes ligas:

<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=search>

<http://www.algaebase.org/search/species/>

http://ucjeps.berkeley.edu/cgi-bin/get_bpu_from_number.pl?look_for=118025118026118027118028

Las citas en el texto que incluyan dos autores deberán incorporar el símbolo & y para las de tres o más autores se usará *et al.*, (en cursivas)

Taxa nuevos

La descripción de taxa nuevos para la ciencia deberán ajustarse a los Códigos Internacionales de Nomenclatura.

Referencias bibliográficas

Los criterios que deberán prevalecer en esta sección serán:

- Orden alfabético del apellido del primer autor
- Citas de trabajos del mismo autor primeramente se organizarán en orden cronológico las que tengan un sólo autor, seguidas por las publicadas con dos autores en orden alfabético de acuerdo al apellido del segundo autor y cronológico si ambos apellidos coinciden.
- La citas mencionadas en el texto con el apellido del primer autor seguido de *et al.* se ordenarán cronológicamente.

Los nombres de los autores deberán escribirse con mayúsculas y minúsculas, nunca exclusivamente con mayúsculas. Las iniciales del primer autor seguirán el apellido. Para los siguientes autores las iniciales antecederán el apellido, en el caso de dos o más iniciales, estas serán separadas por un punto, y un espacio adicional. Los títulos de las revistas no deberán abreviarse y, al igual de los títulos de libros, deberán ser escritos en cursivas. Deberá existir una correspondencia total entre los autores citados en el texto del manuscrito y en las referencias. En caso necesario de citas del mismo autor, publicadas en el mismo año, o del mismo autor en coautoría con dos o más autores (primer apellido seguido de *et al.*), usar siglas (a, b, c) en minúsculas tanto en el texto como en la sección de referencias. En ningún caso usar sangrías.

Un ejemplo de las citas más comunes se presenta a manera de ayuda:

Publicaciones periódicas

Ahmad, V. U. & M. S. Ali. 1991. Pinnatifinone, a new halogenated chami-grene from the red alga *Laurencia pinnatifida* (Lamour). *Scientia Pharmaceutica* 59 (2): 243-246.

Ahmad, V. U., M. S. Ali & S. Bano. 1990a. Marine natural products. XII: laurol, a new metabolite from the red alga *Laurencia pinnatifida* (Lamour). *Scientia Pharmaceutica* 58 (2): 299-301.

Ahmad, V. U., S. Bano, W. Shaikh, S. Uddin & M. Shameel. 1990b. Isolation and structure determination of 1,1,6,6-tetrachloro, 3,4-diphenyl hexane from brown alga *Dictyota dichotoma*. *Pakistan Journal of Scientific and Industrial Research* 33 (3): 428-430. (Nótese que ésta y la cita anterior deberán ser mencionadas en el texto como Ahmad *et al.*, 1990a y Ahmad *et al.*, 1990b).

Ahmad, V. U., M. S. Ali, S. Bano & M. Shameel. 1991. Pinnatifolide, a new metabolite from red alga *Laurencia pinnatifida* Lamour. *Pakistan Journal of Scientific and Industrial Research* 34 (1): 161-162.

Libros

Lind, O. T. 1985. *Handbook of common methods in limnology*. Kendall-Hunt Publishing Company, Dubuque. 199 p.

Eaton, A. D., L.S. Clesceri & A. E. Greenberg (eds.). 1995. *Standard methods for the examination of water and wastewater*. 19th ed. American Public Health Association (APHA). Washington, D. C. Folio variado.

Capítulos de libro

Litter, M. M. & D. S. Litter. 1998. Structure and role of algae in tropical reef communities. In: Lembi, C. A. & J. R. Waaland (eds.). *Algae and human affairs*. Cambridge University Press, pp. 29-56.

Suárez-Morales, E. & M. Elías-Gutiérrez. 1992. Cladóceros (Crustacea: Branchiopoda) de la reserva de la biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo y zonas adyacentes. In: Navarro, D. & E. Suárez-Morales (eds.). *Diversidad biológica en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo*. Vol. 2. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Chetumal, pp. 145-161.

Tesis

Ibáñez-Aguirre, A. L. 1995. Algunos aspectos de la dinámica de poblaciones de *Mugil cephalus* (Linneo, 1758) y *M. curema* (Valenciennes, 1836) (Pisces: Mugilidae) en la Laguna de Tamiahua, Veracruz. Tesis de Doctorado en Ciencias (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM. CDMX, México. 216 p.

Otros

CNA (Comisión Nacional del Agua). 2003. *Ley Federal de Derechos Normas Aplicables en materia de Aguas Nacionales y sus Bienes Públicos Inherentes 2003*. Diario Oficial de la Federación. México, D.F. Enero 2: 173-191.

Systematics Agenda. 2000. 1994. *Systematics Agenda 2000: Charting the Biosphere*. Technical Report. New York. 34 p.

Las citas a los documentos que se encuentran en la web deben hacerse de la siguiente manera: se mencionarán el autor (o en su caso la organización responsable de la publicación del documento, como por ejemplo FAO, WHO, FDA etc.), la fecha de consulta y el título, seguidos por:

En español: disponible en línea en: http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Litopenaeus_vannamei/en (consultado el 19 febrero 2010).

En inglés: Available online at: http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Litopenaeus_vannamei/en (downloaded February 19, 2010).

Ejemplos:

FAO (Food and Agriculture Organization). 2004. El estado mundial de la pesca y la acuicultura-2004 (SOFIA). Disponible en línea en: <http://www.fao.org/docrep/007/y5600e/y5600e00.htm> (consultado el 19 febrero 2010).

WHO (World Health Organization). 2004. Vitamin and mineral requirements in human nutrition. 2nd ed. World Health Organization, Geneva. Available online at: <http://whqlibdoc.who.int/publications/2004/9241546123.pdf> (downloaded February 19, 2010).

Cuando se trate de artículos, libros etc. disponibles en las dos maneras, se dará primero la cita completa y posteriormente la página web, de acuerdo al siguiente ejemplo:

SAGARPA-CONAPESCA. 2006. *Anuario estadístico de acuacultura y pesca 2006*. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Comisión Nacional de Pesca. Mazatlán. 219 p. También disponible en la página web (si el escrito es en inglés, usar: also available at): http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/cona_anuario_estadistico_de_pesca

Adición del DOI a las Referencias

Los libros y publicaciones periódicas colocados en las referencias bibliográficas que posean DOI (Digital Object Identifier), agregarlo al final de la referencia correspondiente, como se muestra a continuación:

Calor, A. 2009. Considerações Acerca da Filogenia de Trichoptera Kirby 1813: da Análise dos Dados para as Hipóteses ou dos Cenários para os Dados. *Entomobrasilis* 2 (1): 01-10. DOI:10.12741/ebrazilis.v2i1.24

Tablas

Se presentarán a doble espacio, **orientadas verticalmente (a menos que la tabla contenga varias columnas)**, numeradas consecutivamente con números arábigos, con un breve título en la parte superior y referidas al texto. Deberán escribirse con letras y números en tipo Univers condensada o Arial 10 puntos, con mayúsculas y minúsculas; si son necesarias notas aclaratorias, éstas se pondrán en la parte inferior de la figura, con tamaño de fuente 8. **Se evitarán las líneas verticales y horizontales así como el uso de columnas que implique el empleo de tabuladores.**

Figuras

Las figuras deben ser originales, en caso de que algunas de ellas que forman parte del manuscrito hayan sido publicadas previamente, el autor estará obligado a solicitar los permisos correspondientes e indicar la referencia y cita correspondiente de donde son tomadas. En caso de que las figuras se modifiquen, indicarlo con la leyenda "Fig. modificada de (...)".

Además de las figuras incorporadas en el texto en Word, éstas se enviarán en archivos separados en alta resolución, cada uno identificado por el autor y con la numeración correspondiente a la figura. Serán numeradas consecutivamente con números arábigos y referidas al texto en forma secuencial. Las leyendas deberán escribirse con mayúsculas y minúsculas. El tamaño máximo para una figura o grupo de figuras será de 17 cm de longitud y 13 cm de ancho; el mínimo permitido será de 8 X 8 cm. Letras y números tendrán como máximo 10 puntos y como mínimo 8. Las figuras a escala deberán acompañarse de una escala gráfica. Todos los términos, símbolos y abreviaturas serán los empleados en el texto. **Es indispensable que las figuras o dibujos se envíen como archivos TIFF o JPG, con una definición mínima de 300 ppp., por ejemplo: Figura_1_Meave_dinos.jpg**

Fotografías

Sólo las estrictamente indispensables y con buen contraste. Cuando se realicen composiciones se dejará un pequeño espacio entre foto y foto. Las dimensiones máximas y mínimas se apegarán a las mencionadas en el inciso de figuras. Los números y letras no serán mayores de 10 puntos ni menores de 8 puntos. Las fotografías deben ser enviadas por separado y con buena calidad. Se numerarán como figuras en orden consecutivo a su referencia en el texto. **Se aceptarán figuras, o fotografías a color, cuando su uso sea indispensable y su costo será cubierto por los autores al momento de pagar los gastos de publicación.**

FORMATO DE PRESENTACIÓN PARA NOTAS CIENTÍFICAS

Para la elaboración de notas, los autores deberán seguir el formato: **TÍTULO** en el idioma del trabajo, **TÍTULO** traducido al inglés o al español, **AUTORES, INSTITUCIONES DE ADSCRIPCIÓN, RESUMEN, ABSTRACT** (resumen en inglés), **Palabras clave y Keywords, AGRADECIMIENTOS y REFERENCIAS**. Éstas se apegarán a las normas editoriales de los artículos de investigación, **aunque sin apartados en el cuerpo de la nota**. Se ajustará el texto a un mínimo de cinco cuartillas y un máximo de siete, a doble espacio. Se recomienda la presentación de una sola tabla o figura.

FORMATO DE PRESENTACIÓN PARA ARTÍCULOS DE REVISIÓN

Este tipo de artículo podrá llevar el mismo formato que los artículos científicos o al menos los encabezados de **INTRODUCCIÓN, DISCUSIÓN** y **REFERENCIAS**, incluyendo en ellos los subtemas que los autores consideren pertinentes.

La recepción y aceptación final de los artículos de revisión estarán sujetas a la decisión final por parte del Comité Editorial.

FORMATO DE PRESENTACIÓN PARA MONOGRAFÍAS TAXONÓMICAS

Este tipo de artículos podrá tener el mismo formato que los artículos científicos, en la porción de resultados incluirá la descripción de especies. La extensión de estos trabajos podrá ser de hasta 2/3 partes de un volumen (aprox. 60 páginas del formato Word a doble espacio).

Derechos de autor

La aceptación final de un manuscrito para su publicación **implica la cesión de los derechos de autor a la casa editorial de la revista Hidrobiológica, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa**.

Pruebas de galera

Las pruebas serán revisadas por los autores y devueltas al Editor en jefe **tres días después de haber sido recibidas**. Si las pruebas no se entregan a tiempo, su contribución se publicará sin las correcciones correspondientes.

Dirección Postal

Departamento de Hidrobiología, DCBS, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco N° 186. Col. Vicentina, Iztapalapa, 09340, Apartado Postal 55-535, Ciudad de México, México. Edificio AS, cubículo 305.

Teléfono: 01 (55) 5804 4600 Ext. 3053. Desde otro país: 52 (55) 5804 4600, Ext. 3053.

INSTRUCTIONS FOR AUTHORS

HIDROBIOLÓGICA is a peer-reviewed research journal published every four months by the Departamento de Hidrobiología de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa (UAM-I). The journal publishes original papers related to aquatic environments. Data previously published in works with ISSN or ISBN (proceedings, extensive abstracts, books, etc.) will not be accepted. Contributions can be in Spanish or English. In both cases an abstract in Spanish and English must be included.

HIDROBIOLÓGICA publishes four types of documents: **scientific papers, scientific notes, review papers, and taxonomic monographs**. Periodically, the Editorial Board decides to publish special issues on specific topics or themes. Preliminary or unfinished works will not be accepted. Similarly, research presented in serial parts or small contributions are not accepted.

Various associate editors participate with the Journal to cover a wide variety of topics within the following four general areas:

- 1 Morphology, Systematics, and Phylogenetics
- 2 Environment
- 3 Aquatic Resources Management
- 4 Ecology

All articles received **will go through a review process guided by a member** of the Editorial Committee or an Editorial Board Advisor. This evaluation will consider:

- 1) Originality and scientific rigor
- 2) Advances in knowledge of the different areas of hydrobiology
- 3) Coherence, continuity, and consistency of presentation
- 4) Appropriate use of tables, figures, and photographs in the text

Manuscripts and figures that do not comply with the following instructions will be returned to the authors without evaluation so that appropriate changes can be made.

All manuscripts received by the Editors will be immediately acknowledged. Correspondence during the editorial process will be directed to the first author unless otherwise indicated in the manuscript.

Once manuscripts have been reviewed and found to comply fully with the editorial instructions, they will be included in the Hidrobiológica Open Journal System to begin the evaluation process.

Publishing in HIDROBIOLÓGICA has a recovery cost of \$500 Mexican pesos per page in black and white (27 USD, approximately) and \$1000 Mexican pesos per page in color (54 USD, approximately).

ORIGINAL PAPERS

Several types of papers can be submitted:

- a) Scientific article
- b) Scientific note
- c) Review article
- d) Taxonomical monograph

Contributions should be submitted through the portal Open Journal System (OJS) of HIDROBIOLÓGICA, also sending a notice to:

Hidrobiológica: rehb@xanum.uam.mx

Assistant editor: enlacerevistahidrobiologica@gmail.com

Editor-in-chief: mem@xanum.uam.mx

AUTHOR GUIDELINES

Authors must adjust the structure of their paper to the type of manuscript being submitted.

Text files (manuscript, figure legends, tables) must be presented in Word format, while figures (photographs, maps, compositions) should be in good-quality **JPG** or **TIFF** format, equal or higher than 300 dpi.

SUBMISSION FORMAT FOR A SCIENTIFIC PAPER

All manuscripts must be submitted in **letter format**, single column, **double spaced**, without tabs, in **Universo Condensed** or **Arial 12** font.

Texts will have **3 cm margins on each side**. Manuscripts written in Word or RTF word processors **should not be justified**, but rather aligned to the left with **no space between paragraphs**. The final version of accepted manuscripts must be accompanied by relevant electronic updates.

Title

The title should be concise, no longer than 20 words, and indicative of the nature of the paper. It must be written in English and Spanish in capital and lower-case letters. A short title of up to six words should also be provided in the same language as the rest of the manuscript. Both titles must be submitted on a separate sheet that includes authors' names. These should include the last name and one first name of each author spelt in full, clearly indicating the order in which credits must appear and their institutional address, including the email of the corresponding author.

For postal addresses, follow the pattern:

(Laboratory/Area/Department), (Faculty/Institute/Center), (University/Campus), (Address with street and number), (City, State or Province), (ZIP Code), (Country)

For punctuation, follow the example:

Laboratorio de Biología Acuática, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Avenida Francisco J. Mújica s/n, Ciudad Universitaria, col. Felicitas del Río, Morelia, Michoacán, 58040, México

Abstract

We require a one-paragraph abstract in English and a one-paragraph "resumen" in Spanish, each with a **maximum length of 250 words**. Both must be submitted on a separate sheet. **Background., Goals., Methods., Results., Conclusions.**

Keywords

Appropriate **keywords** (4-5) should be provided in English and Spanish in alphabetical order.

Main text

The following sections must be included in a bold center title: **INTRODUCTION**. This should state the investigated problem, the aim of the work, and previous relevant work with appropriate references. The **MATERIALS AND METHODS** used should be stated clearly in sufficient detail to permit others to repeat the research, if so desired. **RESULTS** should be presented concisely, with tables or illustrations for clarity. **DISCUSSION** should cover the significance of the findings without repetition of material in the Introduction and Results sections. This section must contain the conclusions of the work, **ACKNOWLEDGEMENTS**, and **REFERENCES**. It is very important that references be checked carefully. Subheadings should be avoided but if necessary they must be in bold and continuously written within the paragraph.

Pages should be numbered consecutively with Arabic numerals. **Please number all lines in the manuscript consecutively** in order to facilitate the review process by allowing reviewers to pinpoint specific references more easily.

The decimal metric system should be used for symbols and units.

Latin names of **biological species should be written in italics**. The first mention of a species in the text should include the **nomenclature authors without abbreviation**. In the case of **animal species, the year of publication of the description** should be indicated.

References in the text that include two authors should incorporate the ampersand (&) symbol, whereas three or more authors should include *et al.* (in italics).

New taxa

Description should follow the international code of nomenclature.

References

References should adhere to the following guidelines:

- a) In alphabetical order by the first author's last name.
- b) Citations of works by the same author in chronological order, then those published by two authors in the same order (alphabetically by the second author's last name and chronologically in case of coincidence).
- c) References in the text with **et al.** should be ordered chronologically.

Authors' names should be written in capital and lower-case letters, not in capital letters exclusively. Initials of the first author will follow the last name. For additional authors, initials will precede the last name. In the case of two or more initials these should be separated by a period and a space. **Journal titles should not be abbreviated**.

Book and journal titles should be in italics. The total number of cited authors in the text should coincide with the total number of references. Citations of the same author, published in the same year, or with the same co-authors (last name followed by *et al.*), should use the small letters (a, b, c) within the text and in the reference section. Never use indentations.

Examples of the most common citations are presented below:

Periodical publishing

Ahmad, V. U. & M. S. Ali. 1991. Pinnatifinone, a new halogenated chami-grene from the red alga *Laurencia pinnatifida* (Lamour). *Scientia Pharmaceutica* 59 (2): 243-246.

Ahmad, V. U., M. S. Ali & S. Bano. 1990a. Marine natural products. XII: laurol, a new Metabolite from the red alga *Lauren-cia pinnatifida* (Lamour). *Scientia Pharmaceutica* 58 (2): 299-301.

Ahmad, V. U., S. Bano, W. Shaikh, S. Uddin & M. Shameel. 1990b. Isolation and structure determination of 1,1,6,6-tetrachloro, 3,4-diphenyl hexane from brown alga *Dictyota dichotoma*. *Pakistan Journal of Scientific and Industrial Research* 33 (3): 428-430. (Please note that this citation and the one before, should be mentioned in the text as Ahmad *et al.* 1990a and Ahmad *et al.* 1990b).

Ahmad, V. U., M. S. Ali, S. Bano & M. Shameel. 1991. Pinnatifolide, a new metabolite from red alga *Laurencia pinnatifida* Lamour. *Pakistan Journal of Scientific and Industrial Research* 34 (1): 161-162. 4

Books

Lind, O. T. 1985. *Handbook of common methods in limnology*. Ken-dall-Hunt Publishing Company, Dubuque. 199 p.

Eaton, A. D., L. S. Clesceri & A. E. Greenberg (eds.). 1995. *Standard methods for the examination of water and wastewater*. 19th ed. American Public Health Association (APHA). Maryland. Varied folio.

Book chapter

Litter, M. M. & D. S. Litter. 1998. Structure and role of algae in tropical reef communities. In: Lembi, C. A. & J. R. Waaland (eds.). *Algae and human affairs*. Cambridge University Press, pp. 29-56.

Suárez-Morales, E. & M. Elías-Gutiérrez. 1992. Cladóceros (Crustacea: Branchiopoda) de la reserva de la biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo y zonas adyacentes. In: Navarro, D. y E. Suárez-Morales (eds.). *Diversidad biológica en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo. Vol. 2.* Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Chetumal, pp. 145-161.

Thesis

Ibáñez-Aguirre, A. L. 1995. Algunos aspectos de la dinámica de poblaciones de *Mugil cephalus* (Linneo, 1758) y *M. curema* (Valenciennes, 1836) (Pisces: Mugilidae) en la Laguna de Tamiahua, Veracruz. Tesis de Doctorado en Ciencias (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM. CDMX, México. 216 p.

Others

CNA (Comisión Nacional del Agua). 2003. *Ley Federal de Derechos Normas Aplicables en materia de Aguas Nacionales y sus Bienes Públicos Inherentes 2003*. Diario Oficial de la Federación. CDMX, México. Enero 2: 173-191.

Systematics Agenda 2000. 1994. *Systematics Agenda 2000: Charting the Biosphere*. Technical Report. New York. 34 p.

Online citations

References to online-only journals and books should include the author (or the responsible agency, i.e., FAO, FDA, WHO, etc.), title, website, and date of access, followed by:

In Spanish: Disponible en línea: http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Litopenaeus_vannamei/en (consultado el 19 febrero 2010).

In English: Available online at: http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Litopenaeus_vannamei/en (downloaded February 19, 2010).

Examples:

FAO. 2004. El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2004 (SOFIA). Available on line at: <http://www.fao.org/docrep/007/y5600e/y5600e00.htm> (downloaded february 19, 2010).

WHO. 2004. Vitamin and mineral requirements in human nutrition. 2nd ed. World Health Organization, Geneva. Available online at: <http://whqlibdoc.who.int/publications/2004/9241546123.pdf> (downloaded February 19, 2010).

Citations available in both printed and online sources should be cited as follows: First with a complete citation and then the website address, as in the following example:

SAGARPA-CONAPESCA. 2006. *Anuario estadístico de acuacultura y pesca 2006*. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Comisión Nacional de Pesca. Mazatlán. 219 p. Also available at: http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/cona_anuario_estadistico_de_pesca

Addition of DOI to References

The references of books and articles that have DOI (digital object identifier), it must be added at the end, as shown below:

Calor, A. 2009. Considerações About da Filogenia de Trichoptera Kirby 1813: da Análise dos Dados for Hipóteses ace or dos Cenários for Dados. *Entomobrasilis* 2 (1): 01-10. DOI:10.12741 / ebrasili.v2i1.24

Tabular material

Tabular material must be clearly set out with the number of columns in each table kept to a minimum and **vertically oriented** using double spacing **without tabs**, Universe Condensed or Arial 10 font. Tables, numbered consecutively with Arabic numerals, must be typed on separate sheets, leaving sufficient space around the copy for printer's instructions. Tables must have **concise headings at the top** that enable comprehension without reference to the main text. Please ensure that the data in columns are consistent in the number of significant figures. Footnotes should be kept to a minimum and indicated by asterisks and daggers (*, †) at the bottom of the table with type 8. **Vertical and horizontal lines should be avoided**.

Figures

Figures should be originals. If you intend to use previously published figures, you must obtain written permission and indicate the reference and citation of their original appearance. If the figure was changed, indicate this with the legend "Figure modified by (...)".

In addition to the figures included in the Word file, each one should be **sent as a separate high-resolution file**. Number illustrations with Arabic numerals consecutively, in order of appearance in the text. Legends should be written in capital and lower-case letters. **Maximum size** of a figure or group of figures will be **17 cm length and 13 cm width** with a minimum size of 8X8 cm. Numbers and letters in the figure must be 10 points maximum and 8 points minimum. **Figures with scale must be accompanied with a graph scale**. Terms, symbols, and abbreviations will be the same as in the text. **Suitable file types include Joint Photographic Experts Group (JPEG), Tagged Image File Format (TIFF) with a minimum resolution of 300 dpi. Example: Figure_1_Meave_dinos.jpg**

Photographs

Keep photographs to a minimum. They should be of good quality and well contrasted. Number photographs with Arabic numerals consecutively, in order of appearance in the text. When using compositions, leave a small space between each photo. Photographs should follow the same size instructions as figures. Photographs should be placed in separate files.

The Journal will accept color figures and photographs only when essential to the paper. Authors must cover the additional production costs of color printing.

SUBMISSION FORMAT FOR SCIENTIFIC NOTES

The format of a Scientific Note is as follows: **TITLE (in Spanish and English)**, **AUTHORS**, **INSTITUTIONS**, **ABSTRACT** (with keywords in alphabetic order), **RESUMEN** (abstract in Spanish with keywords ("palabras clave") in alphabetic order), **ACKNOWLEDGEMENTS**, and **REFERENCES**. The same format as a scientific paper should apply, but without **separate sections in the body of the note**. The minimum and maximum total manuscript length is 5-7 letter-sized, double-spaced pages. Please refrain from including more than one table or figure.

SUBMISSION FORMAT FOR A REVIEW PAPER

Review papers will have the same format as original manuscripts with at least the **INTRODUCTION**, **DISCUSSION**, and **REFERENCES** headings, and any headings and subheadings that authors consider pertinent.

Reception and final acceptance of review papers will be decided by the Editorial Board.

Publishing in Hidrobiológica implies that all authors agree to transfer the article's copyright to the Editorial Board of Hidrobiológica Journal, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.

Monographs should have the same format as a scientific paper. The results section should include a description of the species. The length of a monograph can be up to two-thirds of a volume (60 double spaced Word pages).

Copyright

Final acceptance of a manuscript for publication implies **the transfer of all rights to the Editorial Board of Hidrobiológica, Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa**.

Proofs

Author's proofs will be emailed to the corresponding author. Proofs must be corrected and returned to the Associate Editor **within 72 hours after receipt**; failure to do so will result in publication without corrections.

Postal address

Departamento de Hidrobiología, DCBS, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco No. 186. Col. Vicentina, Iztapalapa, 09340, Apartado Postal 55-535, Ciudad de México, México. Edificio AS, cubicle 305.

Telephone: +52 55-5804 4600, Ext. 3053.

HIDROBIOLOGICA

Revista del Departamento de Hidrobiología

VOLUMEN 28

Número 2

2018

Mandujano-Camacho H., Y. Hénaut, R. B. Crocroft y K. A. Vliet

Duración y éxito de eclosión en diferentes tamaños de nidadas de *Crocodylus moreletii*
(Crocodylia: Crocodylidae)

157-162

Bustamante-González J. D., A. Cortés-García y M. Rodríguez-Gutiérrez

Crecimiento y calidad espermática en trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* (Teleostei: Salmonidae)
durante la temporada reproductiva

163-170

Peralta-Martínez M. de los Á., S. Romo García, M. E. Kjelland y H. González-Márquez

Efecto del pH de cinco soluciones extensoras sobre la movilidad espermática en trucha arcoíris
(*Oncorhynchus mykiss*)

171-178

Marchamalo M., M. Springer, R. Acosta, B. González-Rodrigo and D. Vásquez

Responses of aquatic macroinvertebrates to human pressure in a tropical highland volcanic basin:
Birris River, Irazú Volcano (Costa Rica)

179-190

Jurado-Molina J., O. Gutiérrez-Benítez and A. Roldan-Heredia

Model uncertainty and Bayesian estimation of growth parameters of Yellowtail Snapper (*Ocyurus chrysurus*) from Veracruz, Mexico

191-199

Páramo Pérez M. E., R. Lindig-Cisneros y P. Moreno-Casasola

Potencial de invasión de *Phragmites australis* en comunidades dominadas por especies nativas ante
disturbios por fuego en condiciones controladas

201-207

Ruiz-González L. E., O. B. Del Rio-Zaragoza, A. Tintos-Gómez, M. Hernández-Rodríguez,**L. Guzmán-Dávalos, D. Badillo Zapata y F. Vega-Villasante**

El uso de hongos macroscópicos como inmunoestimulantes en peces teleósteos: estado
del arte al 2018

209-217

NOTA CIENTÍFICA**Navarro-González J. A., U. Rubio-Rodríguez, P. A. Mejía-Falla y V. H. Cruz-Escalona**

Descripción morfológica del aparato bucal de adultos de *Urotrygon nana* y *U. rogersi* (Urotrygonidae):
diferencias intraespecíficas e interespecíficas

219-222

Instrucciones para autores

223-226

Instructions for authors

227-230