



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

FECUNDIDAD POR DESOVE Y COMPORTAMIENTO
REPRODUCTIVO EN EL GOBIO DE CABEZA ROJA,
Elacatinus puncticulatus.

T E S I S

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en Biología Marina)

P r e s e n t a

Miguel Trujillo García

La Paz, Baja California Sur, enero de 2018

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 13 horas del día 05 del Mes de diciembre del 2017, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste,

S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"FECUNDIDAD POR DESOVE Y COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO EN EL GOBIO DE CABEZA ROJA, *Elacatinus puncticulatus*."

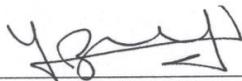
Presentada por el alumno:

MIGUEL TRUJILLO GARCÍA

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **BIOLOGÍA MARINA**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

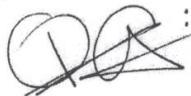
LA COMISIÓN REVISORA



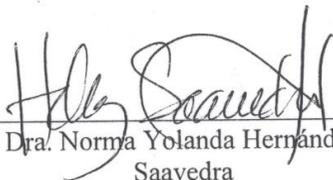
Dr. Eduardo Francisco Balart
Páez
Director de tesis



Dr. Raúl Octavio Martínez
Rincón
Co-Tutor



Dra. Palestina Guevara Fiore
Co-tutor



Dra. Norma Yolanda Hernández
Saavedra
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos

Conformación de comités.

Comité tutorial:

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez

Director

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.

Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón

Co-tutor

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.

Dra. Palestina Guevara Fiore

Co-tutor

Benemérita Universidad Autónoma de Puebla

Comité revisor:

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez

Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón

Dra. Palestina Guevara Fiore

Jurado de examen:

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez

Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón

Dra. Palestina Guevara Fiore

Suplente:

Dra. Bertha Patricia Ceballos Vázquez

Resumen

La reproducción es el mecanismo mediante el cual las especies se perpetúan, y ésta involucra diversos aspectos como la fecundidad y adaptaciones conductuales. El presente estudio se enfocó en determinar la fecundidad por desove y caracterizar el comportamiento reproductivo del gobio de cabeza roja (*Elacatinus puncticulatus*). Este gobio es un pequeño pez de arrecife que debido al diseño de su coloración tiene importancia en el mercado de peces de ornato, por lo que el estudio de los aspectos reproductivos adquiere singular importancia.

El estudio se realizó en condiciones de laboratorio. Las parejas se formaron de acuerdo a la talla (el macho fue siempre más grande que la hembra por al menos 1 mm). De las parejas se registró el tiempo que tardan en desovar por primera vez (TD), el intervalo entre desoves (ID), y la fecundidad por desove (número de huevos: FD). Mediante observaciones en vivo y registro en video se identificaron las unidades que componen el comportamiento de cortejo y cuidado parental. Finalmente, evaluando el número de huevos desde el desove hasta la eclosión, se presenta una breve revisión del canibalismo filial (CF).

TD tuvo una duración promedio de 65 días, mostrando una disminución en parejas donde la hembra era 6 mm menor que el macho. El ID tuvo un promedio de 14 días, sin embargo, el intervalo más común fue de 11. FD varió entre 86 y 412 huevos, con un promedio de 204. La longitud de la hembra se correlacionó positivamente con FD en todos los desoves analizados (8), pero decreció en los desoves sucesivos de cada pareja.

En la fase de cortejo se observaron cambios de coloración en ambos sexos. Los comportamientos registrados en el gobio cabeza roja fueron similares a los de otros gobios. Se registraron comportamientos considerados como *preparación del nido* además del *cortejo*, sin embargo, esas fases estuvieron mezcladas temporalmente. Las unidades de comportamiento de cuidado parental del macho coinciden con reportes en otras especies, sin embargo, el hecho de que el macho ayude a salir del nido a las larvas y las expulse a la columna de agua, no ha sido registrado, hasta donde sabemos, en otras especies congénicas. A lo largo de la fase reproductiva los machos presentaron canibalismo filial *parcial* y *total*. El CF parcial fue más pronunciado sobre huevos más desarrollados comparado con el canibalismo en huevos jóvenes. En las observaciones en acuarios con agua considerada como *fría* (20-23°C), el evento de CF estuvo relacionado con la cantidad de huevos inicial.

Palabras clave: *Elacatinus puncticulatus*, fecundidad por desove, cortejo, cuidado paternal, canibalismo filial.

Vo. Bo.

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez
Director de tesis

Summary

Reproduction is the mechanism by which species perpetuate. It involves aspects such as fecundity and behavioral adaptations. The aim of this study was to evaluate batch fecundity and to describe the reproductive behavior in the redhead goby (*Elacatinus puncticulatus*). Redhead goby, also known as *cerillo* in Mexico, is a small reef fish that has become an important commercial ornamental species because of its colorful body; consequently, the evaluation of reproductive features of this species acquire relevance.

Animals were paired in laboratory by standard length (male always bigger than female at least 1 mm). We recorded the time elapsed until first spawning (TD), inter-spawning interval (ID), and batch fecundity (number of eggs spawned, FD). By direct observations and video recordings behavioral units in courtship and parental care were identified and described. Finally, a brief analysis of filial cannibalism (number of eggs per day of development, CF) is presented.

TD had a mean duration of 65 days and tended to decrease in pairs in which female was 6 mm smaller than male. ID had a mean duration of 14 days but the most common interval was 11. FD varied from 86 to 412 with an average of 204 eggs. Female standard length was positively correlated with FD in all analyzed spawning events (8), but FD decreased with each successive spawning event.

Courtship phase was dominated by changes in coloration in both sexes. The behavioral units identified in the redhead goby have been reported in other gobiid species. Some behavioral units observed in that phase were previously classified as *nest preparation* and *courtship*, but both phases weren't separated along time. Behavioral units in *paternal care* phase were similar to those described for other fish species yet, to our knowledge, the report of a male helping larvae to leave the nest site by capturing and blowing them from nest to the water column hadn't been observed in other species of this genus.

CF was observed as *partial* and *total* along the breeding season. Partial CF was higher on younger than older eggs. In water considered as *cold* (20-23°C), CF was related with the initial number of eggs.

Key words: *Elacatinus puncticulatus*, batch fecundity, courtship, paternal care, filial cannibalism.

Vo. Bo.

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez
Director de tesis

Dedicatoria

A las personas que son el combustible de mi vida:

A mi madre, Josefina García Hernández, por darnos autonomía al elegir lo que consideramos mejor en nuestra vida. Siempre estás en el momento indicado y agradezco que sepas sobrellevar mi necesidad.

A mi hermano, Fausto Trujillo, por los consejos, la ayuda en la parte de programación con Sublime Text y por simplemente todo.

A la memoria de mi abuela, Camerina Zavaleta, ¡estás presente siempre!

A B.T.Z.

A mi prima Itzel, mi tía Bertha y su esposo Tikio. Por el apoyo y cariño de siempre: son mi segundo hogar.

A la comunidad LGBTTTIQ.

You'll only find us followin' our dreams

Rules are only for the dead, asleep

We light up in the dark, we fight for who we are

We got those rebel hearts

Hilary Duff - Rebel Hearts



Agradecimientos

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)** por el apoyo otorgado en estos años de estudio (**Núm. de beca: 590654**), sin él, no habría sido posible acceder a parte del material utilizado para la culminación de este trabajo.

Al **Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR)** por brindar los espacios y la disposición para que lograra culminar este esfuerzo.

A mi *comité tutorial*:

Al **Dr. Eduardo F. Balart Páez**, por permitirme y apoyarme en el desarrollo de mi propuesta de investigación.

Al **Dr. Raúl Martínez**, por sus comentarios.

A la **Dra. Palestina Guevara Fiore** por seguir de cerca mi investigación, por sus sugerencias, comentarios y la dedicación demostrada hacia los alumnos. ¡Gracias por ser parte del segundo escalón!

A la **Dra. Bertha Patricia Ceballos Vázquez**, por su amabilidad de siempre, por ser parte importante también de este proyecto.

Al **Programa de Ecología Pesquera** del CIBNOR por el apoyo logístico, infraestructura y financiamiento para el desarrollo de este estudio.

A la **C. Dra. Sayuri Muñoz Arroyo**, por todo el apoyo en la captura de los peces y por los comentarios extra hacia mi trabajo, por las discusiones respecto a mis dudas, ¡gracias por hacerme crecer y por tu amistad!

A **Enrique Calvillo Espinoza, Jorge Angulo Calvillo, Andrés González Peralta** por su apoyo en la recolecta de organismos en campo.

A **Pablo Monsalvo y Gabriel Robles** por su ayuda en el área experimental de trabajo.

A **Ana Silvia Pedrazzani** por disipar dudas del mantenimiento del gobio de cabeza roja en el laboratorio.

A **Franziska Hübner** por sugerirme utilizar el software BORIS; me facilitaste mucho trabajo.

A **Claudia Jeannette Pérez Estrada**, del Laboratorio de Ecología Pesquera Cuantitativa por el apoyo con material de laboratorio y por cuestionar mi trabajo; sin ello no podría haber mejorado.

Al personal de la biblioteca del CIBNOR, especialmente a **Susana Luna García y María Esther Ojeda Castro**, quienes demostraron dedicación a su trabajo y disposición para

proporcionar información difícil de obtener; sin ese esfuerzo extra el presente trabajo estaría incompleto. ¡Gracias!

Al técnico del Laboratorio de Reproducción de Peces Marinos, **Marcos Fabián Quiñones Arreola**, por su ayuda para complementar el objetivo 1.

A la **M. en C. Roxana Bertha Inohuye Rivera** del Laboratorio de Diagnóstico Parasitológico, por su amplia ayuda y disposición para mantener a los peces libres de parásitos.

Al **C. Dr. Emigdio Marín Enríquez** por su ayuda al evaluar la robustez de los GLMM.

Al **M. en C. Mauricio Montoya** por sus comentarios extra oficiales.

A la **Dra. Carolina Galván** por sus comentarios extra oficiales además de su amistad. Gracias también por ser mi “uber” al CIBNOR en fines de semana.

Al **Dr. Juan García** y la **M. en C. Ana Lucía Castillo**, porque sus enseñanzas fueron ampliamente utilizadas en la elaboración de este documento. Gracias por ser de esa élite de profesores que se preocupan realmente por el aprendizaje de los alumnos: *¡Pa’ que amarre!*

Al **Lic. en Computación Horacio Sandoval** de Posgrado por el apoyo en las reuniones para la evaluación trimestral y el soporte adicional en la sala de cómputo.

Al **Mtro. Daniel Isaac Hernández Espíndola** por la revisión del *summary* y por su amistad. Gracias.

A la **Ing. Marlene Anahi Tello Olea**, colega-amiga, realmente aprendí mucho de ti, personas como tú son difíciles de encontrar. Tu curiosidad es como la de un pequeño que apenas está explorando el mundo: eres admirable. Gracias por tus críticas constructivas que enriquecieron el presente trabajo.

A la **Ing. Catalina Magallanes** por las duras críticas y por las “terapias”.

A los compañeros de maestría, especialmente a **Carmen Pasos, Karina Alejandra, Jeb Rabadan** y **César Salinas**, quienes de alguna u otra manera me ayudaron a mejorar mi trabajo.

A **Guillermo Pottillo Hurtado** por su ayuda para con transporte en fines de semana y vacaciones.

A **Mayela Vargas, Carmen Vacio** y **Tai Coh Ley** por su amistad.

Thanks to **Tanaka Hideki** for helping me to improve my English skills and for being a real friend.

Al **Dr. Francisco García de León** por su ayuda cuando recién llegue a La Paz, por sus consejos y por confiar en mi trabajo.

A mis amigos, **ahora colegas, de la licenciatura que siempre están de lejos apoyando** de formas peculiares: **Anali González, Miguel Ángel Pérez, Yasmín Juárez, Diana Ahuatzin, Andrea Sánchez, Mónica García, Alma Vázquez y Margarita De Gante.**

Agradezco profundamente a **Gabriela Moreno** (colega-hermana-amiga); hemos pasado tantas aventuras y siempre eres parte de ellas, gracias por los consejos a lo largo de esta montaña rusa de emociones.

A **Rafael Avendaño**, colega y amigo, gracias por estos años de amistad y consejos.

Al **Arq. Bernardo García** por apoyarme al conseguir parte del material de laboratorio, por las veces que supervisó el estilo de mis presentaciones y sobre todo por su curiosa amistad.

Contenido

Resumen.....	i
Summary.....	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos.....	v
Contenido.....	viii
Lista de figuras.....	x
Lista de tablas.....	xii
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Fecundidad.....	1
1.2 Comportamiento reproductivo.....	2
1.2.1 Comportamiento de cortejo	4
1.2.2 Cuidado parental y canibalismo filial	5
1.3 El gobio de cabeza roja: <i>E. puncticulatus</i>	8
2. ANTECEDENTES.....	11
2.1 Fecundidad.....	11
2.2 Comportamiento de cortejo	13
2.3 Cuidado parental y canibalismo filial	15
3. JUSTIFICACIÓN.....	19
3.1 Implicaciones socio-económicas	19
3.2 Implicaciones científicas.....	19
4. HIPÓTESIS.....	21
5. OBJETIVOS.....	22
5.1 General.....	22
5.2 Particulares.....	22
6. MATERIAL Y MÉTODOS	23
6.1 Área de muestreo, extracción y mantenimiento de organismos	23
6.2 Consideraciones generales y observaciones preliminares	24
6.3 Fecundidad por desove	25
6.4 Etograma.....	25
6.4.1 Comportamiento de cortejo	26
6.4.2 Cuidado paterno y canibalismo filial	27
6.5 Manejo de datos y análisis estadísticos.....	29
7. RESULTADOS	30
7.1 Fecundidad por desove	30
7.2 Cortejo	37
7.3 Cuidado paterno.....	44
7.3.1 Canibalismo filial.....	49
7.3.1.1 Canibalismo filial parcial de acuerdo al día de desarrollo de las larvas ...	50
7.3.1.2 Canibalismo filial y número de huevos inicial	56

8. DISCUSIÓN	58
8.1 Fecundidad por desove	58
8.2 Comportamiento de cortejo	61
8.3 Cuidado paternal	65
8.3.1 Canibalismo filial.....	68
9. CONCLUSIONES	71
10. LITERATURA CITADA	73

Lista de figuras

Figura 1. Macho de <i>E. puncticulatus</i> (gobio de cabeza roja).	10
Figura 2. Cápsulas de huevos de <i>E. puncticulatus</i>	28
Figura 3. Diferencia de tallas en relación con el intervalo de días desde la formación de la pareja hasta el registro del primer desove ($\chi \pm ES$).	31
Figura 4. Macho cuidando un desove de 5 días de desarrollo.	33
Figura 5. Huevos de <i>E. puncticulatus</i> a) en desarrollo (2 días) y, b) no viables.	34
Figura 6. Número de huevos por desove de acuerdo al número de desove. La línea azul representa el estimado y el área sombreada representa el error estándar.	36
Figura 7. Cambio de coloración del macho: a) Macho con coloración en la región oral y, b) macho con coloración en la cabeza, c) Macho (lado derecho) y hembra (lado izquierdo), el cambio de coloración sólo es del macho y d) Desove donde no se observó cambio de coloración en el macho	40
Figura 8. Hembra del gobio de cabeza roja con abdomen distendido.	40
Figura 9. Diagrama de transición del cortejo. a) Presenta los comportamientos desplegados en la etapa denominada <i>preparación del nido</i> y, b) representa las transiciones del <i>cortejo</i> hacia el <i>desove</i> . Las flechas azules indican que no son actividades separadas, sino que se presentan así para mayor comprensión. <i>E</i> : entrada al nido; <i>S</i> : salida del nido; <i>Fr</i> : frotamiento; <i>M</i> : Mordisqueo; <i>An</i> : acercamiento al nido, <i>Ajn</i> : alejamiento del nido; <i>En</i> : entrada al nido; <i>T</i> : temblor y <i>Dv</i> : desove. Se indica la probabilidad de transición entre comportamientos y las flechas indican la dirección.....	41
Figura 10. Duración promedio de los comportamientos en la fase <i>preparación del nido</i> (N.p) y de <i>cortejo</i> (Ctj) en el gobio de cabeza roja. Las barras verticales indican el error estándar. <i>Col</i> : coloración; <i>En</i> : entrada al nido; <i>F</i> : aireación; <i>M</i> : mordisqueo; <i>T</i> : temblor; <i>Ten</i> : tiempo en la entrada del nido; <i>Tn</i> : tiempo en el nido.....	42
Figura 11. Desove de <i>E. puncticulatus</i> . Papila genital prominente en el macho (en punta), encerrada en el círculo azul.	43
Figura 12. Diagrama de Markov del cuidado paternal en <i>E. puncticulatus</i> . a) Esquema de transición antes de la eclosión y, b) Diagrama de flujo de la eclosión. <i>E</i> : entrada al nido; <i>S</i> : salida del nido; <i>F</i> : aireación, <i>Th</i> : región oral en contacto con los huevos; <i>Apx</i> : aproximación, <i>C</i> : captura de las larvas y <i>L</i> : expulsión de las larvas.	46
Figura 13. Porcentaje de tiempo en el nido a lo largo del periodo de cuidado paternal en <i>E. puncticulatus</i> en un periodo de observación de 10 minutos.	47
Figura 14. Tiempo que los machos parentales pasaron desplegando el comportamiento de aireación en un lapso de 10 minutos.	48
Figura 15. Tiempo en contacto con los huevos de acuerdo al día de desarrollo de la progenie.	48
Figura 16. Evento de canibalismo en <i>E. puncticulatus</i> en las parejas observadas de acuerdo al número de desove y a la temperatura del agua.	49
Figura 17. Porcentaje de cada evento de canibalismo en los desoves -en agua cálida, fría y en total- de <i>E. puncticulatus</i>	50
Figura 18. Número de huevos en agua cálida de acuerdo a la longitud estándar del macho parental de <i>E. puncticulatus</i> . La línea horizontal en negritas representa la mediana. Las cajas son el primer y tercer cuartil (50% de los datos), el bigote superior se extiende va desde el	

tercer cuartil hasta el valor más alto no más allá de $1.5 * IQR$ (rango inter-cuartil), el bigote inferior se extiende desde el primer cuartil hasta el valor más pequeño no más allá de $1.5 * IQR$. Los datos más allá de los bigotes son los valores extremos y están representados por puntos.....53

Figura 19. Número de huevos en agua fría de acuerdo a la longitud estándar del macho parental de *E. puncticulatus*. La línea horizontal en negritas indica la mediana. Las cajas son el primer y tercer cuartil (50% de los datos), el bigote superior se extiende va desde el tercer cuartil hasta el valor más alto no más allá de $1.5 * IQR$ (rango inter-cuartil), el bigote inferior se extiende desde el primer cuartil hasta el valor más pequeño no más allá de $1.5 * IQR$.

.....55

Figura 20. Número de huevos inicial de acuerdo al evento de canibalismo en agua cálida. La línea horizontal en negritas indica la mediana. Las cajas son el primer y tercer cuartil (50% de los datos), el bigote superior se extiende va desde el tercer cuartil hasta el valor más alto no más allá de $1.5 * IQR$ (rango inter-cuartil), el bigote inferior se extiende desde el primer cuartil hasta el valor más pequeño no más allá de $1.5 * IQR$. Los datos más allá de los bigotes son los valores extremos y están representados por puntos.56

Figura 21. Número de huevos inicial de acuerdo al evento de canibalismo en agua fría. La línea horizontal en negritas indica la mediana. Las cajas son el primer y tercer cuartil (50% de los datos), el bigote superior se extiende va desde el tercer cuartil hasta el valor más alto no más allá de $1.5 * IQR$ (rango inter-cuartil), el bigote inferior se extiende desde el primer cuartil hasta el valor más pequeño no más allá de $1.5 * IQR$. Los datos más allá de los bigotes son los valores extremos y están representados por puntos.57

Lista de tablas

Tabla I. Categorías de comportamiento de cortejo reportadas en diversas especies de peces con énfasis hacia los góbidos.....	13
Tabla II. Unidades de comportamiento reportadas en el cuidado paternal de diversas especies de peces.	16
Tabla III. Estadísticos descriptivos de los coeficientes del GLM que explica el número de días que pasan desde la formación de la pareja hasta el primer desove en función de la diferencia de la talla del macho y la hembra. El intercepto representa el tiempo promedio cuando la diferencia es de 0.2 cm, los otros coeficientes están en relación a este.	31
Tabla IV. Rango del intervalo entre desoves y número de huevos de acuerdo al desove. ...	32
Tabla V. Estimados del GLMM para la cantidad de huevos en función de la longitud estándar de la hembra y el número de desove.....	35
Tabla VI. Etograma identificado en la fase de cortejo de <i>E. puncticulatus</i>	37
Tabla VII. Etograma del cuidado paternal de <i>E. puncticulatus</i>	44
Tabla VIII. GLMM del número de huevos en respuesta al día y la longitud estándar del macho en agua cálida.	52
Tabla IX. GLMM del número de huevos en respuesta al día y la longitud estándar del macho en agua fría.....	54

1. INTRODUCCIÓN

La reproducción es un proceso que emplean las especies para perpetuarse (Miller y Kendall, 2009), para que se lleve a cabo se requiere energía y adaptaciones ecológicas, fisiológicas, anatómicas, bioquímicas y endocrinológicas (João Rocha *et al.*, 2008). Conocer los aspectos implícitos en la reproducción de las especies como la temporada reproductiva, el tamaño de la puesta, el número de desoves, la talla de madurez sexual, la fecundidad y el comportamiento nos permiten planear mejor un trabajo de investigación y tomar decisiones sobre la especie objetivo (Amundsen, 2003). Dichas decisiones pueden ser en el ámbito de la acuicultura, biología del desarrollo, toxicología, entre otros ámbitos (João Rocha *et al.*, 2008). En este sentido, los resultados del presente trabajo tienen por objeto esclarecer aspectos de reproducción en cautiverio para implementar un futuro cultivo y, describir el comportamiento reproductivo para dar pie a estudios multidisciplinarios, todo ello en un pequeño pez de arrecife.

1.1 Fecundidad

En peces, se distinguen al menos tres tipos de reproducción: unisexual (partenogenética), hermafrodita (ya sea simultánea o secuencial) y sexual (gonocorismo, el patrón más común; Lagler *et al.*, 1990; Miller y Kendall, 2009). Sin embargo, para que se lleven a cabo los procesos reproductivos, es necesario que los individuos posean gametos maduros. En el caso de las hembras, el proceso de formación de los gametos recibe el nombre de ovogénesis y, para los machos, la formación de espermatozoides recibe el nombre de espermatogénesis (Miller y Kendall, 2009). Ambos procesos surgen mediante divisiones celulares meióticas (Miller y Kendall, 2009; Schulz *et al.*, 2010).

Una vez maduros los gametos, se puede medir la capacidad reproductiva de las especies mediante la *fecundidad*, que se refiere al número de huevos producidos (Lagler *et al.*, 1962). Ésta puede ser *fecundidad absoluta* (número de huevos maduros producidos por una hembra en una temporada reproductiva o año), *fecundidad relativa* (número de huevos producidos en una temporada reproductiva por unidad de peso del pez), *fecundidad poblacional* (la suma

de la fecundidad de todas las hembras) (Miller y Kendall, 2009) o *fecundidad por desove* (número de huevos producidos y la frecuencia en la que los producen (*batch fecundity*; Hubbs *et al.*, 1968; Wootton, 1990).

La fecundidad es un fenómeno que responde a diversos factores: la salinidad del agua, las diferencias genéticas (Agarwal, 2008), el peso y la edad del pez (Wootton, 1979), aunque también con peso y volumen de la gónada (Agarwal, 2008), el estado nutricional de la hembra (Miller y Kendall, 2009) y el tamaño de la hembra (Wootton, 1979).

El tamaño del cuerpo es un carácter muchas veces relacionado positivamente con características como la supervivencia y la fecundidad (Johnson y Hixon, 2011). En el caso de las hembras, entre más grande sea su tamaño se considera que tienen mayor espacio en su cavidad corporal para almacenar huevos o para producirlos (Monroe *et al.*, 2015), aunque el número de huevos que una hembra desova en un periodo de tiempo definido depende del número de huevos por desove y el número de desoves (Wootton, 1990).

En este trabajo se aborda la fecundidad por desove en relación al tamaño de la hembra de un pez de la familia Gobiidae de importancia en el mercado de especies marinas de ornato.

1.2 Comportamiento reproductivo

El comportamiento consiste de un flujo continuo de movimientos y eventos (Martin y Bateson, 2014) y, en la naturaleza, los individuos tienen a comportarse de manera determinada para acceder a los recursos. En el caso de la reproducción, los individuos tienen que ajustar su comportamiento para moverse hacia el lugar de crianza, elegir, preparar y defender el sitio de desove; cortejar, aparearse y desplegar el cuidado parental (actividades que en conjunto forman el *comportamiento reproductivo*; Wootton, 1990). Para lograr concretar el acceso a los gametos del sexo opuesto, los organismos utilizan *caracteres sexuales secundarios* (Clutton-Brock, 2009), los cuáles, según Darwin, no están conectados directamente con el acto de reproducción en sí, sino que distinguen a los sexos y les ayudan a competir (Andersson, 1994) por las parejas, ya sea entre individuos del mismo sexo o de sexos separados y también en ocasiones, ayudan a realizar tareas de crianza (como el caso de las glándulas mamarias de las hembras en los mamíferos; Darwin, 1871). Para explicar el

uso de los caracteres sexuales secundarios en la reproducción, Darwin propuso el concepto de *selección sexual*, el cual se define como la habilidad diferencial de diferentes fenotipos para obtener parejas y reproducirse o, entendido de manera más simple, es la competencia por parejas y apareamientos (Andersson y Iwasa, 1996; Trivers, 1972). La selección sexual puede ser explicada a partir de conceptos como la *inversión parental* (Trivers, 1972) y el *principio de Bateman* (Bateman, 1948). La *inversión parental* se define como cualquier inversión hecha por el padre en una sola descendencia para incrementar sus oportunidades de sobrevivir a costa de la habilidad del padre de invertir en reproducciones futuras (Stiver y Alonzo, 2009; Trivers, 1972). Esta inversión, también incluye la inversión metabólica en los gametos, la cual es mucho mayor en las hembras, pues producen relativamente pocos gametos de tamaño mayor que los machos (Andersson, 1994; Davies *et al.*, 2012). De esta manera, la tasa reproductiva potencial (PRR), es decir, el número de prole que cada individuo lograría producir si no estuviera limitado por la cantidad de parejas (Ahnesjö *et al.*, 2001), ocasiona un sesgo en los individuos que están disponibles para la reproducción (OSR, proporción sexual operativa; Emlen y Oring, 1977). Esto último es debido a que los machos pueden producir gametos a una tasa mayor que las hembras, y ello ocasiona que las hembras sean más cuidadosas al escoger pareja (Andersson, 1994).

La selección sexual es un proceso ampliamente extendido que impone fuerte presión selectiva sobre los caracteres morfológicos y conductuales (Baldauf *et al.*, 2011) y opera principalmente, desde dos mecanismos: competencia con individuos del mismo sexo para acceder a las parejas o a los recursos necesarios para aparearse (*selección intrasexual*) o, mediante la elección de pareja entre los sexos (*selección intersexual*) (Clutton-Brock, 2007; Davies *et al.*, 2012; Sargent *et al.*, 1998). Sin embargo, se considera que la *selección sexual* siempre involucra competencia intrasexual pues incluso cuando, por ejemplo, una hembra escoge a un macho, existe competencia en atractivo con los otros machos, aunque sea de manera indirecta (Andersson, 1994, Andersson y Iwasa, 1996). La selección sexual opera mediante diversos mecanismos: *contiendas*, *elección de pareja* y *competencia espermática*, entre otros (Andersson y Iwasa, 1996). En la *elección de pareja* se favorecen los caracteres morfológicos y conductuales que atraen y estimulan a la pareja (Andersson, 1994), y a esas características de atracción de pareja se denominan *cortejo*.

1.2.1 Comportamiento de cortejo

El *cortejo* se considera como un sistema de comunicación reproductiva heterosexual que conduce a consumar el acto sexual (Bastock, 1967) y cuyas funciones pueden ser mejorar el éxito en competir por las parejas, reducir la respuesta de escape o agresión en la pareja, sincronizar las funciones endocrinas reproductivas, coordinar el comportamiento de las parejas en espacio y tiempo para la cópula (Andersson, 1994; Tinbergen, 1954; Yahner, 2012), identificar la condición reproductiva (Yahner, 2012) y reducir el apareamiento con individuos de otras especies (Tinbergen, 1954). Así, en el caso de los machos, el éxito del cortejo puede depender de lo atractivo de su exhibición y de la habilidad del individuo para modificarlo en respuesta de las señales de la hembra (Guevara-Fiore *et al.*, 2010; Patricelli *et al.*, 2002) o de la intensidad de la exhibición para que la hembra pueda evaluarlo (Shamble *et al.*, 2009).

El cortejo comúnmente está estructurado por una secuencia rítmica o repetitiva de movimientos. Se considera una conducta de comunicación que ocurre para iniciar el apareamiento, y con frecuencia incluye elaboradas demostraciones (Katsiadaki y Sebire, 2011). Estos movimientos coordinados incluyen estímulos auditivos, táctiles, olfatorios (feromonas) y visuales; los cuáles son percibidos, procesados, interpretados y actuados por ambos sexos (Amorim *et al.*, 2013; Jiménez, 2012). Comúnmente, el cortejo es visto como un despliegue mediante el cual los individuos demuestran su calidad reproductiva (Santangelo, 2005) y con frecuencia se interrumpe si hay una respuesta inapropiada, por ejemplo, la *indecisión* de la hembra para iniciar las actividades sexuales (Rainwater y Miller, 1967).

Los animales usan una amplia gama de modalidades durante el cortejo, y la efectividad de las señales varía con las condiciones ambientales; por ejemplo, bajo condiciones de turbidez, las señales de cortejo visual podrían ser obstaculizadas y, bajo cambios de pH, habría modificaciones en los canales químicos (Blom *et al.*, 2016).

En muchas especies hay evidencia mostrando que el cortejo no es meramente comportamiento sexual; por ejemplo, en un par recién formado de garzas reales existe entremezclado de comportamiento sexual con agresiones repentinas (Tinbergen, 1952).

1.2.2 Cuidado parental y canibalismo filial

El *cuidado parental* se refiere a cualquier forma de comportamiento de los padres, después de la fertilización, que incrementa la adecuación de los descendientes (Royle *et al.*, 2013; Smith y Wootton, 1995); es una inversión en tiempo y energía para aumentar la supervivencia de las crías después de la puesta, eclosión o nacimiento (Clutton-Brock, 1991; Gross, 2005; Mary *et al.*, 2001) mediante la protección de las crías y promoviendo su desarrollo (Smith y Wootton, 1995). Esos objetivos se logran mediante el despliegue de dos tipos de cuidado parental: el cuidado *depreciable*, que no se puede compartir con toda la progenie ya que los beneficios disminuyen a medida que la descendencia aumenta; y el cuidado *no depreciable*, el cual no se ve afectado por el tamaño de la progenie (Smith y Wootton, 1995).

El surgimiento del cuidado parental está estrechamente relacionado a la historia de vida (patrón de vida de crecimiento, desarrollo y reproducción de un individuo; Begon *et al.*, 2005; Smith y Smith, 2012) de los organismos. Varios caracteres de la historia de vida se han hipotetizado que influyen el surgimiento del cuidado parental, por ejemplo: mortalidad a un estadio específico, fecundidad y el modo de fertilización (João Rocha *et al.*, 2008; Klug y Bonsall, 2010; Miller y Kendall, 2009; Royle *et al.*, 2013). Para explicar el cómo el modo de fertilización influye en el sexo encargado de proveer cuidado parental se han propuesto tres hipótesis. La primera es la hipótesis de la *certeza de la paternidad*, la cual establece que, en la fertilización externa, como la liberación del esperma ocurre al mismo tiempo que la ovoposición, la certeza de la paternidad para los machos es mayor que en la fertilización interna por lo cual estarán más predispuestos que las hembras a proveer cuidado parental. La hipótesis del *orden de liberación de los gametos*: en la fertilización externa y, debido a que los gametos masculinos son ligeros, el macho debe esperar a que la hembra libere los ovocitos para empezar a liberar el esperma o podría disiparse con el agua, y este hecho permite a las hembras huir mientras el macho aún está fertilizando; de este modo, el macho queda más propenso a desplegar cuidado parental. Por último, la hipótesis de *asociación*, señala que, el sexo que esté más relacionado con la progenie es el que cuidará a la misma; por ejemplo, en la fertilización externa, las hembras generalmente liberan sus huevos en el territorio de un macho y, en este caso, es él quien está más relacionado con la

progenie (Balshine y Sloman, 2011; Clutton-Brock, 1991; Davies *et al.*, 2012; Gross y Sargent, 1985; Smith y Wootton, 1995).

El cuidado parental en peces está presente en cerca del 30% de las 500 familias, el cual se sesga hacia el cuidado uniparental (78%) y se lleva a cabo usualmente por el macho (50% y que se denomina *cuidado paternal*), aunque también se presenta el cuidado maternal (30%) y biparental (20%) (Balshine y Sloman, 2011). El cuidado parental varía desde sólo el entierro de los huevos hasta la gestación interna y liberación de crías vivas (Gross y Sargent, 1985). Algunos peces, llevan a cabo el *resguardo* de la progenie (*guarders*), que consiste en atender a los huevos, embriones o a las larvas hasta que eclosionan (Balshine y Sloman, 2011). Algunos otros, además de cuidar, también airean los huevos utilizando las aletas pélvicas o pectorales (Balshine y Sloman, 2011; Blumer, 1982) y, en otras especies, los padres también limpian los huevos posicionando su boca contra los huevos y removiendo el detritus o removiendo huevos muertos o infectados por hongos (Balshine y Sloman, 2011; Lissåker *et al.*, 2002). A pesar de existir diferentes formas de cuidado, la predominancia es hacia el resguardo, el cual ocurre en cerca del 95% de las familias que proporcionan cuidado (Gross y Sargent, 1985). Esta forma de cuidado involucra el despliegue o persecución activa de depredadores de huevos o larvas incluyendo a los conoespecíficos y heteroespecíficos (Gross y Sargent, 1985; Lissåker *et al.*, 2002).

El cuidado parental no es uniforme, ya que se ajusta de acuerdo a los costos (término aquí empleado para indicar que un individuo puede disminuir su supervivencia o tasa de crecimiento debido a la inversión actual en la reproducción; Begon *et al.*, 2005) y los beneficios. Dentro de los costos del cuidado parental en peces se encuentran: la depredación y la limitación en la alimentación, así como la pérdida de oportunidades reproductivas, pues en algunas especies, los machos dejan de aparearse cuando están cuidando la progenie (Smith y Wootton, 1995; Thünken *et al.*, 2010). Dentro de los beneficios del cuidado parental se encuentran: la protección de la progenie ante los depredadores (mediante comportamiento de defensa, incrementando la vigilancia, transporte de la descendencia, por mencionar algunos ejemplos; Klug y Bonsall, 2014), incremento de la oxigenación de los huevos (mediante la aireación o bombeo a la progenie; Balshine y Sloman, 2011; Torricelli *et al.*, 1985), protección contra los parásitos, parasitoides o enfermedades (por ejemplo, en

el gallerbo, *Salaria pavo*, los padres producen secreciones que protegen a los huevos de infecciones bacterianas) entre otros beneficios (Klug y Bonsall, 2014). Para ajustar la cantidad de cuidado, los padres deben encontrar el mejor balance entre los costos y los beneficios, pues, debido a que los recursos son limitados, si se invierte en un carácter no se podrá invertir en otro, generándose lo que se conoce como *trade-off* o *disyuntiva biológica* (Begon *et al.*, 2005). Para resolver dichas *disyuntivas*, un padre debe evaluar el *valor reproductivo* de la progenie y el *valor reproductivo residual* (RRV, por sus siglas en inglés). El primer concepto es una medida de cómo las características de la descendencia actual pueden contribuir a la adecuación o eficacia biológica de un padre, y esas características incluyen el número de la descendencia, tasa de maduración, sexo de la descendencia, edad de la descendencia, relación genética de los padres con la descendencia, entre otras (Clutton-Brock, 1991; Davies *et al.*, 2012; Royle *et al.*, 2013; Thünken *et al.*, 2010). Por otro lado, el RRV es el número esperado de descendencia que un individuo de una edad determinada puede generar después del intento reproductivo actual (Smith y Wootton, 1995) y dentro de este concepto, se engloban características tales como la disponibilidad de pareja, la supervivencia esperada si no se provee cuidado, entre otras (Davies *et al.*, 2012; Royle *et al.*, 2013).

La resolución de dichas disyuntivas se puede lograr mediante el despliegue de ciertas *tácticas* o patrones de comportamiento. Dentro de dichas tácticas podemos mencionar el abandono de la pareja, que se suele dar en especies con cuidado biparental con el fin de incrementar la frecuencia de crianza de un individuo; reduciendo el nivel de cuidado; usando camuflaje y mediante el abandono o canibalismo de la progenie (Smith y Wootton, 1995). El canibalismo de la progenie, mejor conocido como *canibalismo filial*, es el acto mediante el cual los padres matan y consumen su propia descendencia (FitzGerald y Whoriskey, 1992; Manica, 2002b; Okuda *et al.*, 2004), este acto se divide en dos categorías: *canibalismo parcial* (cuando sólo se consume una parte de los huevos del nido) y *canibalismo total* (cuando se consume toda la progenie; Kvarnemo *et al.*, 1998; Manica, 2002b). El *canibalismo filial total* debería ocurrir cuando el valor reproductivo de la puesta es rebasado por el costo del cuidado parental, esto es, cuando la puesta es demasiado pequeña (Kvarnemo *et al.*, 1998; Manica, 2002a) y además relativamente joven (FitzGerald, 1992). Sin embargo,

el *canibalismo filial* no sólo surge para proveer energía para seguir el cuidado de la progenie y mantener la supervivencia del caníbal (Klug *et al.*, 2006; Rohwer, 1978; Vallon y Heubel, 2016) (hipótesis *basada en la energía*), sino que también se puede deber a otras explicaciones: a) la hipótesis del *control de infecciones* que establece que el canibalismo es una medida de los padres para controlar las infecciones de los huevos (Bandoli, 2016; Klug, 2009; Kvarnemo *et al.*, 1998), b) hipótesis del *canibalismo filial selectivo* hacia huevos de características particulares (más jóvenes o de desarrollo lento; Klug, 2009), c) la hipótesis *basada en la historia de vida*, que predice que ciertos factores, como una condición somática pobre de los padres (Okuda *et al.*, 2004), el tamaño del desove (valor reproductivo), y una baja paternidad acelerarán el canibalismo filial (Tomohiro *et al.*, 2013) y, d) la hipótesis *mediadora de oxígeno* que predice que 1) el canibalismo se incrementará a medida que el oxígeno disminuye (debido a una supervivencia menor cuando el oxígeno es relativamente bajo); 2) el canibalismo se incrementará a medida que la densidad de los huevos se incrementa (debido a que una disminución de la disponibilidad de oxígeno y la supervivencia cuando la densidad de los huevos es alta) y, 3) no hay expectativa *a priori* de que la condición del macho afectará la incidencia del canibalismo filial (Klug, 2009; Klug *et al.*, 2006), la explicación del canibalismo puede incluir la interacción de varias hipótesis.

En el presente estudio se describe el comportamiento de cortejo y cuidado parental, así como también, se presenta una pequeña revisión del canibalismo filial, poniendo a prueba la hipótesis basada en caracteres de historia de vida (valor reproductivo de la progenie), en un pez perteneciente a la familia Gobiidae: *Elacatinus puncticulatus* (Ginsburg, 1938).

1.3 El gobio de cabeza roja: *E. puncticulatus*

El gobio de cabeza roja es un pequeño pez marino que taxonómicamente se localiza dentro de la familia Gobiidae. Este pez, pertenece al género *Elacatinus*, que es popular debido a que incluye a los denominados *gobios neón*, y porque habitualmente eliminan ectoparásitos de peces o invertebrados (Humann y Deloach, 2004; Pedrazzani *et al.*, 2014). Este género engloba también a especies monógamas (Pereira Shei *et al.*, 2010; Whiteman y Côte, 2004).

Son iteróparos, presentando largas temporadas reproductivas con eventos reproductivos repetidos por individuo (Pereira Shei *et al.*, 2010).

Particularmente, el gobio de cabeza roja o *E. puncticulatus* (Ginsburg, 1938; Fig. 1), cuya distribución va desde el Golfo de California y la costa del Pacífico (Humann y Deloach, 2004) hasta el Ecuador (Froese y Pauly, 2016), se encuentra en aguas poco profundas, de 1.5 a 6 m en áreas tropicales (Froese y Pauly, 2016; Thompson *et al.*, 1979) y, habita arrecifes rocosos y de coral en grietas, cuevas u otros lugares de protección: hábitos crípticos (Humann y Deloach, 2004; Thompson *et al.*, 1979).

Alcanza una longitud máxima de 4.4 a 5 cm (Balart *et al.*, 2006; Froese y Pauly, 2016; Thompson *et al.*, 1979). En cuanto a la morfología, posee coloración amarillenta con cuerpo traslúcido ocasionalmente con un sombreado oscuro y posee aletas casi transparentes y, la característica más importante, que hace alusión a su nombre común, es que su cabeza tiene una coloración naranja o roja (Allen y Robertson, 1994; Pedrazzani *et al.*, 2014); no hay dimorfismo sexual aparente.

Dentro de sus hábitos alimentarios se encuentra su función como limpiadores, pues remueven parásitos, tejido muerto y desechos de otros peces, principalmente de morenas (Humann y Deloach, 2004), aunque no son limpiadores obligados como otras especies del género (Thompson *et al.*, 1979). En cuanto a la distribución espacial, se encuentra en solitario o formando pequeños grupos; son una especie territorial y agresiva.

En condiciones de acuario, se puede alimentar con pellets e invertebrados, mantenerse bajo luz brillante pero no luz del sol, además, esta especie tolera la convivencia con otras más. La temperatura óptima es a los 26°C (Burgess *et al.*, 2000). Dichas condiciones hacen que sea una especie fácil de mantener en laboratorio.



Figura 1. Macho de *E. puncticulatus* (gobio de cabeza roja).

2. ANTECEDENTES

2.1 Fecundidad

En peces, varios trabajos se han enfocado en reportar aspectos reproductivos de las especies, evaluando variables como: días que transcurren hasta el primer desove, frecuencia de desoves, número de huevos desovados, número de ovocitos maduros en la gónada y tamaño de los huevos, por nombrar algunos ejemplos (Coward y Bromage, 1999; Gale y Deutsch, 1985; Hubbs *et al.*, 1968; Quiñones-Arreola *et al.*, 2015; Wootton, 1974). En el presente trabajo se abordarán los días hasta el primer desove, intervalo entre desoves y número de huevos (fecundidad por desove).

En el caso de los gobios, las variables objeto de estudio se han reportado en especies de los géneros *Coryphopterus*, *Priolepis* y *Elacatinus*. Por ejemplo, una vez que se colocan las parejas, en *Priolepis nocturna* se ha observado que transcurren 41 días para registrar el primer desove (Wittenrich *et al.*, 2007) y, en *Elacatinus figaro* de 24 a 31 días (Pereira Shei *et al.*, 2010) o, un promedio de 20.3 (Meirelles *et al.*, 2009). Sin embargo, hay especies donde el desove se lleva a cabo en un tiempo mucho menor, por ejemplo, en *Rhinogobius flumineus*, donde se ha reportado un promedio de 2.21 días (Takeyama *et al.*, 2013).

En cuanto a los días entre desoves (intervalo entre desoves), en *Coryphopterus dicrus* se ha observado que, en promedio, transcurren 5, en *Coryphopterus eidolon*, 8, y en *Coryphopterus thrix*, 12 (Kramer *et al.*, 2009). Esa variable en *P. nocturna* se ha registrado que varía de 5 a 10 días (Wittenrich *et al.*, 2007), por su parte, en *E. figaro*, el intervalo entre desoves se ha reportado que va desde los 8 hasta los 10 días a temperatura de 26°C (Pereira Shei *et al.*, 2010) y, por otro lado, en *E. puncticulatus*, se han observado los desoves a intervalos que van desde los 7 hasta los 10 días (Pedrazzani *et al.*, 2014).

En la mayoría de los gobios, los huevos suelen estar adheridos al techo en la parte interna del nido; por ejemplo, en *Lythrypnus dalli* (Pradhan *et al.*, 2015), *Lythrypnus pulchellus* (Muñoz-Arroyo, en proceso) y *E. figaro* (Pereira Shei *et al.*, 2010). Además, existe evidencia de que la fecundidad por desove no suele ser una constante; en *P. nocturna*, por ejemplo, se

ha registrado que varía de 268 a 3121 huevos (Wittenrich *et al.*, 2007), en *C. dicrus*, de 423 a 1265 huevos (Kramer *et al.*, 2009) y para *E. puncticulatus*, se ha registrado un promedio de 152.9 con un mínimo de 45 y un máximo de 240 huevos (Pedrazzani *et al.*, 2014). Esas variaciones, en algunas especies se han relacionado con la talla de la hembra reproductora tal como lo señala Wootton (1990); ejemplo de ello está el caso del gobio pintado, (*Neogobius melanostomus*; MacInnis y Corkum, 2000), *Pomatoschistus marmoratus* (Mazzoldi *et al.*, 2002) y, *Rhinogobius giurinus* (Tamada, 2005), donde se ha reportado una relación lineal positiva. En otras especies, se han utilizado caracteres sexuales para relacionarlos con la fecundidad por desove, como en el caso de *Knipowitschia panizzae*, donde se tomó la coloración del abdomen de la hembra (área de la coloración del abdomen) y se observó una relación del positiva con la cantidad de huevos desovados (Massironi *et al.*, 2005).

La fecundidad por desove también suele variar a lo largo de la época reproductiva, aunque pocos son los reportes de ello; hay evidencia de que la cantidad de huevos producida por desove varía a lo largo de la época reproductiva en especies como el opistobranquio *Haminaea callidegenita* (Gibson y Chia, 1995), donde se han registrado cambios en la cantidad de huevos a lo largo de tres años de observación; y en el cangrejo ermitaño *Pagurus minutus*, donde las hembras no presentaron cambios en la talla, las mayores cantidades de huevos se registraron en febrero (Nakano *et al.*, 2016). Particularmente en peces, en *P. nocturna*, se ha observado que la cantidad de huevos aumenta en los desoves consecutivos (Wittenrich *et al.*, 2007), sin embargo, esos datos no fueron sometidos a prueba con algún análisis estadístico. En *E. puncticulatus*, este patrón no se ha observado (Pedrazzani *et al.*, 2014) y tampoco se han realizado análisis al respecto.

2.2 Comportamiento de cortejo

De acuerdo a la revisión bibliográfica, los comportamientos identificados en otras especies de peces se enlistan en la tabla I.

Tabla I. Categorías de comportamiento de cortejo reportadas en diversas especies de peces con énfasis hacia los góbidos.

Comportamiento	Sexo	Descripción	Especie
Cortejo del macho (<i>male courtship</i>), exhibición de las aletas (<i>fin display</i> , <i>fin flaring display</i>)	M	Erección de la aleta dorsal. ^{1, 5} Despliegues laterales de las aletas e intentos de que las hembras entren al nido. ² Expansión de las aletas dorsal y anal (ennegrecimiento). ³ El macho despliega una coloración negra, con los bordes de las aletas impares de coloración blanca y completamente erectas. ⁴ Erección de todas las aletas mientras se muestra a la hembra. ¹⁷ El macho se aproxima a la hembra extendiendo las aletas. ¹⁹	<i>Gobiusculus flavescens</i> , ^{1, 2, 5} <i>Chlamydogobius eremius</i> , ³ <i>Gobius cobitis</i> , ⁴ <i>Pomatoschistus minutus</i> , <i>Pomatoschistus microps</i> , ¹⁷ <i>Padogobius nigricans</i> . ¹⁹
Exhibición dirigida (<i>leading display</i> , <i>lead swim</i>)	M	El macho nada hacia el nido (a veces entrando) de una manera ondulatoria particular. ⁵ Movimiento hacia la hembra y de vuelta al nido. ⁶ Después de que la hembra se aproxima ligeramente hacia el macho, el cuál da vuelta en dirección al nido mostrando la aleta caudal. ⁴	<i>G. flavescens</i> , ^{5,1} <i>Padogobius martensi</i> , ⁶ <i>G. cobitis</i> . ⁴
Temblor (<i>quiver</i> , <i>quivering</i>)	M	Vibración del cuerpo en forma perpendicular a la hembra. ¹ El individuo se posiciona de forma vertical respecto a un objeto elegido y comienza a temblar el cuerpo. ¹⁸	<i>G. flavescens</i> , ¹ <i>Hemichromis bimaculatus</i> . ¹⁸
Cortejo (<i>male courtship/lateral display</i>)	M	Nados rápidos hacia la hembra, despliegue lateral con las coloridas aletas dorsales erectas. ⁵	<i>G. flavescens</i> . ⁵
Entrada al nido (<i>nest entry</i>)	M	Entrada al nido. ¹	<i>G. flavescens</i> . ¹

Aproximación (<i>approach</i>)	M	Nado rápido hacia la hembra. ¹	<i>G. flavescens</i> . ¹
Cortejo visual	M	Exhibiciones conspicuas fuera del nido como aproximación a la hembra, temblores, dejar a la hembra en el nido, empujar de lado a la hembra, y exhibiciones del nido que incluyen movimientos en zigzag o temblores del cuerpo mientras el macho alza las aletas pélvicas con la cabeza en la entrada del nido. ⁷	<i>Pomatoschistus pictus</i> . ⁷
Estimulación (<i>stimulation</i>)	M	El macho da pequeñas mordidas sobre el costado de la hembra. ⁴	<i>G. cobitis</i> . ⁴
Fase de seducción (<i>enticement phase</i>)	M	El macho permanece inmóvil y, luego realiza nados exagerados hacia la hembra. A medida que la hembra se acerca, el cortejo se incrementa. Si la hembra muestra comportamientos de evasión, el macho con frecuencia ataca. ⁸	<i>Coryphopterus nicholsi</i> . ⁸
Cortejo (<i>female courtship, sigmoid display, belly display</i>)	H	Las hembras doblan su cuerpo en forma de S (sigmoideo) para exponer su abdomen colorido (naranja). ^{1, 2, 5, 15} Nado lento con exhibición lateral de los colores nupciales del abdomen. ⁹ Exhibición del abdomen hacia el macho. ¹⁷	<i>G. flavescens</i> , ^{1, 2, 5, 15} <i>Gymnogobius isaza</i> , ⁹ <i>P. microps</i> , <i>P. minutus</i> . ¹⁷
Solicitud (<i>solicitation</i>)	H	La hembra debe estar orientada perpendicular al macho para mostrar el grado de distensión del abdomen (gravidez) al macho. La hembra debe estar en posición en frente al macho. ¹⁰	<i>L. dalli</i> . ¹⁰
Nado en zig-zag (<i>jerk</i>)	M	Tipo de nado en zigzag que involucra movimientos laterales rápidos y entrecortados. Desplegados hacia el nido o hacia el individuo del sexo opuesto. ¹¹	<i>L. dalli</i> , <i>L. pulchellus</i> . ¹¹
Cortejo	M	Si hay una hembra pre-ovulatoria, el macho incrementa la coloración de la región oral (negro), mordisquea y persigue a la hembra y aumenta el comportamiento de limpieza del nido. Cuando una hembra grávida entra al nido, aumenta el cortejo. ¹²	<i>Bathygobius soporator</i> . ¹²
Entrada al nido (<i>entry of female into nest/ visit</i>)	H	De 12 a 24 horas antes del desove, la hembra entra varias veces al nido. Las primeras entradas resultan en la expulsión de la hembra del nido después de unos	<i>B. soporator</i> , ¹² <i>Ophioblennius atlanticus</i> . ²⁰

segundos o un minuto, mientras que las últimas se caracterizan por la permanencia de una hora o más dentro del nido.¹²
La hembra entra al nido después de ser cortejada.²⁰

Cortejo	M	Hacia la pareja, movimientos bruscos de las aletas (<i>tail flip</i>), orientación al nido. ¹³	<i>Rhinogobius sp.</i> ¹³
Desove	H	La hembra frota su abdomen contra el techo del cielo del nido. ¹³	<i>Rhinogobius sp.</i> ¹³
Cuerpo hacia arriba (<i>body upward</i>)	M	El macho dobla la parte frontal del cuerpo hacia arriba desde la entrada del nido. ¹⁴	<i>Rhabdoblennius nitidus.</i> ¹⁴
Aireado (<i>display-fanning</i>)	M	Abanicando las aletas pectorales en una posición del cuerpo hacia arriba. ¹⁴	<i>R. nitidus.</i> ¹⁴
Sacudida de la cabeza (<i>head shaking</i>)	M	El macho mueve la cabeza arriba y abajo mientras abanica las aletas pectorales. ¹⁴	<i>R. nitidus.</i> ¹⁴
Cortejo	M	Se presenta un oscurecimiento de la cabeza y la región oral. Esas áreas llegan a ser de color negro en los casos extremos. ^{16, 21} Los machos atraen a las hembras a sus refugios aproximándose a ellas, después <i>tiemblan</i> y giran bruscamente de regreso a sus refugios. ²¹	<i>E. puncticulatus.</i> ^{16, 21}

Referencias: ¹(de Jong *et al.*, 2009), ²(Forsgren *et al.*, 2004), ³(Wong y Svensson, 2009), ⁴(Faria *et al.*, 1998), ⁵(Amundsen y Forsgren, 2001), ⁶(Bisazza *et al.*, 1989), ⁷(Amorim *et al.*, 2013), ⁸(Cole, 1982), ⁹(Morimoto *et al.*, 2010), ¹⁰(Pradhan *et al.*, 2015), ¹¹(Muñoz Arroyo, en proceso), ¹²(Tavolga, 1954), ¹³(Okuda *et al.*, 2004), ¹⁴(Matsumoto *et al.*, 2012), ¹⁵(Svensson *et al.*, 2006), ¹⁶(Miles, 1975), ¹⁷(Blom *et al.*, 2016), ¹⁸(Bastock, 1967), ¹⁹(Zerunian *et al.*, 1988), ²⁰(Côte y Hunte, 1989), ²¹(Thompson *et al.*, 1979).

2.3 Cuidado parental y canibalismo filial

En peces, en cuanto al cuidado parental se han observado diferentes unidades de comportamiento, las cuáles en muchos casos se comparten entre especies (tabla II).

Tabla II. Unidades de comportamiento reportadas en el cuidado paternal de diversas especies de peces.

Comportamiento	Sexo	Descripción	Especie
Aireado/ oxigenación (<i>fanning</i>)	M	Movimiento de batida de las aletas pectorales (entre 5 segundos y 1 minuto). ¹ Movimiento de las aletas pectorales, pélvicas, anales o caudal sobre la masa de huevos para airear o remover el sedimento. ⁸ Movimientos de las aletas dorsal y caudal. ⁹ Batidos largos de las aletas pectorales y movimientos sinusoides. ¹⁰	<i>C. eremius</i> , ¹ <i>G. flavescens</i> , ^{2,3} <i>Rhinogobius sp.</i> , ⁷ <i>Gobius niger</i> , ⁹ <i>P. martensi</i> . ¹⁰
Limpieza (<i>cleaning</i>)	M		<i>G. flavescens</i> . ^{2,3}
Defensa (<i>defense</i>)	M		<i>G. flavescens</i> . ^{2,3}
Mordedura (<i>biting/niping</i>)	M	Raspar los huevos del cielo del nido en posición vertical. ⁷ Morder la superficie del nido. ¹¹	<i>Rhinogobius sp.</i> , ⁷ <i>Amblyglyphidodon leucogaster</i> . ¹¹
Defender (<i>guarding</i>)		Activamente perseguir a los conspecíficos y heteroespecíficos que se aproximan a la masa de huevos o al sitio donde están localizados. ⁸ Mantener una posición estacionaria dentro de un cuerpo de distancia del nido. ¹¹	<i>A. leucogaster</i> . ¹¹
Cuidado paternal	M	Aireación (<i>fanning</i>), tocar los huevos con la boca, frotar la aleta dorsal o el abdomen contra la masa de huevos.	<i>G. cobitis</i> . ⁴
Cuidado del nido (<i>nest care</i>)	M	Aireando usando las aletas pectorales y la caudal. Movimientos de frotación usando la parte ventral del cuerpo. ⁵	<i>L. dalli</i> . ⁵
Defensa del nido	M	Un macho permanece dentro o en la entrada del nido. Frecuentemente el macho dentro del nido mueve rápidamente las aletas dorsal, lateral y caudal. Cuando un individuo pasa frente o se acerca al nido el macho entra rápidamente a este. ⁶	<i>L. dalli</i> , <i>L. pulchellus</i> . ⁶
Cuidado parental	M	Mediante la limpieza y aireación de los huevos fertilizados. ¹²	<i>E. puncticulatus</i> . ¹²

Referencias: ¹(Symons *et al.*, 2011), ²(Amundsen y Forsgren, 2001), ³(Forsgren *et al.*, 2004), ⁴(Faria *et al.*, 1998), ⁵(Pradhan *et al.*, 2015), ⁶(Muñoz Arroyo, en proceso), ⁷(Okuda *et al.*, 2004), ⁸(Blumer, 1982), ⁹(Immler *et al.*, 2004), ¹⁰(Torricelli *et al.*, 1985), ¹¹(Goulet, 1998), ¹²(Pedrazzani *et al.*, 2014).

Como ya se mencionó, el cuidado parental varía en función de diversos factores como el valor reproductivo residual, las limitaciones del individuo, el ambiente y el valor reproductivo de la progenie.

Respecto al *valor reproductivo residual*, la disponibilidad de parejas es la variable más representativa pues, por ejemplo, en *R. flumineus*, se observó que la disponibilidad de hembras grávidas aumenta la proporción de canibalismo filial, aunque sólo durante los primeros días de desarrollo de la progenie (Takeyama *et al.*, 2013).

Por otro lado, dentro de las limitaciones de un individuo para cuidar a la progenie encontramos el tamaño del padre y las reservas energéticas; por ejemplo, en el blénido lucio (*O. atlanticus*) se ha observado que los machos de mayor tamaño pierden menos lotes de huevos (Côte y Hunte, 1989), en la mojarra oreja azul (*Lepomis macrochirus*) los machos en mejor condición fisiológica muestran menor probabilidad de canibalizar su descendencia (Neff, 2003) y, en *Rhinogobius* sp, se ha observado que el canibalismo filial se presenta con mayor facilidad cuando la condición somática del padre es pobre (Okuda *et al.*, 2004).

En cuanto a las restricciones que supone el ambiente, la cantidad de oxígeno disuelto y la disponibilidad de alimento han mostrado ser variables determinantes en el cuidado parental. Por ejemplo, en el gobio (*P. microps*), cuando los padres están sometidos a condiciones bajas de oxígeno, muestran más dedicación a conductas de aireación de los huevos desde el inicio de la etapa parental, contrario a los padres en condiciones normales (Jones y Reynolds, 1999), de modo similar a lo reportado en el gobio de arena (*P. minutus*; Lissåker y Kvarnemo, 2006). En cuanto a la disponibilidad de alimento, en el gobio (*P. microps*) se ha observado que, cuando los padres tienen escasez de alimento, tienen mayor probabilidad de perder parte de la puesta (Kvarnemo *et al.*, 1998). En el caso del pez damisela cola de tijera (*Abudefduf sexfasciatus*), el alimento extra afectó positivamente el cuidado parental, pues los machos pasaron más tiempo cerca del nido además de que atacaron una mayor cantidad de intrusos; así mismo, los machos que fueron alimentados con comida extra canibalizaron menos (Manica, 2004).

Por último, otro elemento que tiene implicaciones en el cuidado parental es el valor *reproductivo de la progenie*, dentro del cual vamos a centrar la atención en el tamaño del desove y la edad de la progenie. En *A. sexfasciatus* (damisela cola de tijera), se ha observado que cuando se reduce la puesta experimentalmente, los machos pasan menos tiempo cuidando los huevos, ahuyentan menos a los depredadores y dan menos mordisqueos a los huevos que los machos cuyos desoves no son reducidos (Manica, 2002a). Una respuesta similar se ha observado en la mojarra convicto (*Amatitlania nigrofasciata*; Lavery y Keenleyside, 1990). Por otra parte, cuando un desove es grande las actividades parentales aumentan, como el caso del pez damisela de vientre amarillo (*A. leucogaster*; Goulet, 1998) o en lo reportado para la damisela cola de tijera (*A. sexfasciatus*; Manica, 2003).

El tamaño del desove (número de huevos), además de modular la cantidad de cuidado, también se ha considerado como un factor que propicia el *canibalismo filial*, pues, por ejemplo, en *Etheostoma flabellare* se observó que los caníbales parciales tienen en promedio más huevos que los caníbales totales (Lindström y Sargent, 1997), y algo similar se ha reportado para el gobio *P. microps* (Svensson *et al.*, 1998). Con desoves grandes, el canibalismo filial también se ve reducido, como se ha observado en el gobio de arena (*P. minutus*; Forsgren *et al.*, 1996).

Siguiendo con la idea de que la progenie adquiere mayor valor para los padres cuando está cercana a la eclosión, se ha observado que en algunas especies un desove más viejo recibe mayor cuidado parental; por ejemplo, en *A. nigrofasciata* se encontró que conforme transcurre el desarrollo de la progenie los padres aumentan su esfuerzo parental en comportamientos como: latencia para morder (a los depredadores) y latencia para exhibirse (amenaza a depredadores; Lavery y Colgan, 1991). Por otro lado, la edad de la progenie también influye en el *canibalismo filial*: se ha observado que hay mayor canibalismo hacia progenie más joven; por ejemplo, en el espinoso de cinco espinas (*Culaea inconstans*; Salfert y Moodie, 1985) o en el gobio *P. microps*, donde la progenie joven consumida es en promedio mayor que la más desarrollada (127.3 contra 57; Vallon y Heubel, 2016).

3. JUSTIFICACIÓN

3.1 Implicaciones socio-económicas

Se calcula que la industria de la acuariofilia genera ganancias cercanas a los 300 millones de dólares, con una tasa de crecimiento anual del 14%. Un kilogramo de peces de arrecife destinado para los acuarios puede alcanzar un precio de mercado de 500 a 1800 dólares, mientras que un kilogramo de peces marinos destinado para el consumo humano puede oscilar entre 6 y 16.5 dólares (Lango Reynoso *et al.*, 2012).

Contrario a los peces dulceacuícolas donde más del 90% son producidos en granjas, sólo el 2% de peces marinos se producen en cautiverio. La familia Gobiidae es responsable del 5 a 7% de las ventas (Pereira Shei *et al.*, 2010). En el Golfo de California se captura 5% de las especies marinas que se extraen en el mundo (Lango Reynoso *et al.*, 2012), además, las especies de esta familia tiene un potencial para mantenerse en acuario debido a sus colores brillantes, comportamiento pacífico, fácil domesticación y adaptación al alimento comercial (Pedrazzani *et al.*, 2014).

En este sentido, el presente estudio pretende aportar fundamentos para el mantenimiento y reproducción en cautiverio de *E. puncticulatus* y, dicha información podría ser utilizada de base para implementar el posible cultivo de la especie con un potencial ornamental, ya que actualmente la comercialización de esta especie se deriva totalmente de la pesca de ornato. La Cooperativa “Mujeres del Golfo”, situada en Ligüi, lugar cercano a Loreto en el Golfo de California, tiene una cuota de 1309 individuos anuales (Germain *et al.*, 2015); esto habla del potencial latente en el mercado de la acuariofilia para esta especie de llegar a concretarse su cultivo a gran escala, además de bajar la presión sobre las poblaciones naturales.

3.2 Implicaciones científicas

Los peces presentan una amplia variedad de formas de vida, morfologías, comportamientos y plasticidad (cambio de sexo, cuidados parentales diversos, etc.), aunado a la idea de que trabajar con ellos en cautiverio permite manipular variables que puedan causar confusión (Amundsen, 2003) lo que los convierte en un grupo de estudio potencial.

Hablando de manera más puntual, los gobios como especies de trabajo son muy valorados debido a que se aclimatan con rapidez a condiciones de cautiverio; en estudios conductuales han mostrado que su comportamiento es prácticamente similar al observado en la naturaleza (Amundsen y Forsgren, 2001). Este grupo ha servido para dilucidar aspectos de selección sexual como la elección de pareja, por ejemplo, cómo eligen las hembras (Lindström y Lehtonen, 2013), los beneficios de elegir características relacionadas con los machos (Forsgren, 1997; Lindström *et al.*, 2006) y sus recursos (Forsgren *et al.*, 1996; Lehtonen y Wong, 2009). Incluso se han enfocado esfuerzos esclareciendo las decisiones parentales enfocadas a incrementar el esfuerzo parental (Lissåker *et al.*, 2002) o el canibalismo filial (Lindström, 1998). Sin embargo, gran mayoría de las preguntas teóricas planteadas se han desarrollado en pocas especies de la familia, principalmente del género *Pomatoschistus*, en el cual impera el sistema de apareamiento poligínico, por lo que los resultados podrían variar en especies con otros sistemas de apareamiento. Por ejemplo, Manica (2003) argumenta que las especies con sistema de apareamiento monogámico pueden ser objetivos de estudio del *canibalismo filial* a lo largo del desarrollo, debido a que tienen cantidades de huevos reducidas en comparación con especies poligínicas. En este sentido, y asociado a la idea de que no hay dimorfismo sexual aparente, en el presente trabajo se propone a *E. puncticulatus* como la especie de estudio. No obstante, todos esos trabajos tienen un carácter cuantitativo que sólo se puede concretar basado en lo que se conoce como etograma (McDonnell y Poulin, 2002), el cuál puede estar basado en comportamientos de diferentes categorías, por ejemplo: el alimenticio, locomotor o reproductivo. Este último es de los más importantes pues está involucrado en la perpetuación de las especies, por lo cual es el objeto de estudio de este trabajo.

4. HIPÓTESIS

El tamaño del cuerpo de la hembra, al ser un carácter considerado componente de una mejor adecuación (*fitness*) de los individuos, estará relacionado con la fecundidad.

Predicción 1:

Las hembras de mayor tamaño producirán mayor cantidad de huevos que las pequeñas en general, y a lo largo de los eventos reproductivos.

El cuidado paternal, al ser un comportamiento costoso, estará modulado por el valor reproductivo de la descendencia.

Predicción 1:

Si el valor reproductivo de la progenie aumenta conforme avanza el desarrollo, el canibalismo filial disminuirá a medida que la descendencia está más cerca de eclosionar.

Predicción 2:

Si el canibalismo total surge cuando el valor reproductivo de la progenie es muy bajo (número de huevos), se espera que haya una diferencia entre el número de huevos inicial en desoves canibalizados de manera parcial de los canibalizados totalmente.

5. OBJETIVOS

5.1 General

Estimar la fecundidad por desove, así como caracterizar cuantitativamente el comportamiento reproductivo en el gobio de cabeza roja.

5.2 Particulares

Establecer el número de huevos por desove, la frecuencia del mismo, y su relación con la talla de la hembra.

Describir el comportamiento de cortejo, estableciendo el diagrama de transición entre unidades de conducta del mismo.

Describir el cuidado paternal, estableciendo el diagrama de transición entre unidades de conducta del mismo.

Evaluar el canibalismo filial en esta especie, basado en el valor reproductivo de la progenie.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Área de muestreo, extracción y mantenimiento de organismos

La colecta de organismos se llevó a cabo en Punta Diablo (24°18'45.02''O y 110°20'11.01''N), que se encuentra al sureste de la Bahía de La Paz (Calderón Parra, 2009) dentro de la Granja Submarina del CIBNOR. El sitio presenta afloramientos arrecifales rocosos, con corales principalmente de la especie *Pocillopora verrucosa*, y parches de zona arenosa. Presenta, además, paredes rocosas de distintas dimensiones, variando de 3 a 8 m (Romero Ponce, 2004).

Los organismos se extrajeron directamente de cajas de cultivo Nestier (Balart *et al.*, 2006) y de las grietas y corales después de rociar una solución de aceite de clavo y etanol, al igual que lo reportado en trabajos anteriores (Whiteman y Côté, 2003). Posteriormente, los organismos colectados fueron transportados en bolsas de plástico al laboratorio de *Aclimatación y mantenimiento de organismos acuáticos* del CIBNOR.

Un día después de haber extraído a los organismos del campo se les proporcionó un tratamiento preventivo. Dicho tratamiento consistió en un *baño de formol* en una solución de 0.875 ml en 5 L de agua (con temperatura de 25°C) durante 30 minutos, para eliminar los ectoparásitos. Además, el tratamiento fue combinado con recambios de agua cada tres días por tres ocasiones, para interrumpir el ciclo de vida de los ectoparásitos (*Cryptocaryon sp.*; Muñoz Arroyo, tesis en proceso).

Los peces se mantuvieron en 3 acuarios, denominados *stock* o *reservorios*, donde se colocaron individuos de ambos sexos. Fueron alimentados en dos momentos del día: uno comprendido entre las 8:00 y las 10:00, y otro entre las 14:00 y las 16:00 horas, utilizando nauplios de artemia (*Artemia sp.*; Symons *et al.*, 2011) y pellets comerciales (Thera +A)®. Se mantuvieron a temperatura constante (24°C \pm 1.5°C) y salinidad constante (36 UPS). Dentro de los acuarios se colocó una cantidad suficiente de tubos de PVC de ½ pulgada (diámetro interior de 1.27 cm) de 6 a 8 cm de longitud que sirvieron como refugios.

6.2 Consideraciones generales y observaciones preliminares

Como resultado de complicaciones de logística, los experimentos se llevaron a cabo en acuarios de 20 x 20 x 30 cm (largo x ancho x alto) con el fondo cubierto con una capa de 1 a 2 cm de grava (de Jong *et al.*, 2009); las paredes laterales fueron cubiertas de un plástico negro que evitó el contacto visual de los peces entre acuarios. Un tubo de PVC de 7 cm de largo dispuesto a la mitad del acuario funcionó como nido. Dentro de cada tubo se colocó un acetato enrollado para poder remover los huevos y realizar el conteo de los mismos; cuando se removía el acetato el macho rápidamente regresaba al nido, al igual que el gobio del desierto (*C. eremius*; Symons *et al.*, 2011). La idea de trabajar con un tubo de PVC en esta especie se basa en observaciones en el medio natural, donde se ha reportado que vive en grietas y, se sabe que especies similares se adaptan bien a los tubos de PVC en laboratorio, por ejemplo, *Elacatinus louisae* y *Elacatinus xanthiprora* (Colin, 1973). En cuanto a las variables ambientales, se midieron y mantuvieron constantes la salinidad (36 ‰) y el oxígeno (5.67 – 6.20 mg/L), sin embargo, la temperatura y el ciclo luz/oscuridad variaron estacionalmente. La temperatura, salvo que se indique lo contrario, osciló de 20 a 26°C, variando de 20 a 23°C en los meses de diciembre a abril y, de 24 a 26°C de mayo a noviembre.

Debido a que no se conoce la talla de primera madurez de *E. puncticulatus*, para la elección de los individuos que formarían las parejas se tomó en cuenta la talla reportada para reproductores de la especie (3.5-5 cm; Pedrazzani *et al.*, 2014) así como observaciones preliminares de ejemplares de la especie capturados en octubre de 2015. Además, debido a que *E. puncticulatus* no presenta un claro dimorfismo sexual, antes de cada observación se corroboró el sexo mediante la observación de la papila genital, siguiendo descripciones de la morfología de dicha estructura (Cole, 1983, 1990; Cole y Robertson, 1988; Muñoz Arroyo, en proceso); adicionalmente se consideró el comportamiento desplegado (Pereira Shei *et al.*, 2010; Reavis, 1997), en caso de ser necesario.

Del 28 y 29 de octubre de 2015, se obtuvieron los ejemplares para las pruebas piloto de aclimatación en condiciones de laboratorio. Así mismo, se utilizaron estos organismos para conocer aspectos básicos de la reproducción de la especie, tales como: el tiempo transcurrido desde la formación del grupo hasta el registro del primer desove, rango de temperatura de desove, número de huevos (primer desove) y tiempo entre desoves. Los datos obtenidos de

esta fase del proyecto no se reportan en este trabajo debido a que las condiciones de mantenimiento no fueron homogéneas (algunos estaban agrupados en acuarios con 3 o 4 individuos). Sin embargo, a partir de estas pruebas se empezó a obtener una idea del comportamiento reproductivo de la especie y de la metodología necesaria para realizar los objetivos particulares.

6.3 Fecundidad por desove

Del 27 al 30 de septiembre de 2016, se obtuvieron nuevos ejemplares para formar parejas. De ellas, se registraron los mismos aspectos reproductivos que en las observaciones preliminares (el tiempo transcurrido desde la formación del grupo hasta el registro del primer desove, rango de temperatura de desove, fecundidad por desove e intervalo entre desoves). En este trabajo la fecundidad es considerada como el número de huevos desovados, tal como lo sugiere Wootton (1979) para especies con desoves múltiples. El conteo de los huevos se llevó a cabo mediante fotografías que se tomaron a los desoves (en el acetato) con ayuda de una cámara SONY Cyber-Shot DSC-W530 14.1 MP, para ser posteriormente analizadas en el programa ImageJ (Schneider *et al.*, 2012).

A partir de aquí, en todos los casos, se colocó un macho en cada pecera y, posteriormente se añadió una hembra de talla menor al macho (en al menos 1 mm). Se registró la longitud estándar (SL) y longitud total (TL) en centímetros (cm) en todas las parejas.

6.4 Etograma

Antes de que sea medido, el comportamiento debe ser dividido en categorías o unidades (Martin y Bateson, 2014) y, esas unidades terminan recopiladas en lo que se conoce como *etograma*, el cual es una descripción formal del repertorio conductual de patrones discretos, o de un segmento de éstos, de una especie (Martin y Bateson, 2014; McDonnell y Poulin, 2002). Los datos etológicos comparativos pueden suplementar los datos morfológicos, contribuyendo substancialmente a dilucidar los problemas taxonómicos (Miles, 1975).

Existen dos maneras para formular un etograma: la *aproximación sistémica* y la *situacional*. La primera de ellas involucra identificar y describir todos los comportamientos en todos los contextos (locomoción, eliminación, reproducción, conducta social inter e intraespecífica, etcétera). Por otro lado, la aproximación situacional se da cuando los investigadores definen

los comportamientos de acuerdo a la naturaleza del experimento y se aclara la forma de medida de cada uno de ellos (Overall, 2014), y ésta fue la forma en la que se desarrollaron los etogramas de los diferentes contextos en el presente trabajo.

Se realizaron observaciones de los organismos destinadas a definir las unidades de comportamiento y desarrollar el panorama general de sus secuencias. Para definir las unidades de comportamiento se realizó una revisión bibliográfica (Tablas I y II), además de las observaciones en vivo que se llevaron a cabo en las parejas formadas. Así, la descripción del comportamiento se realizó en términos de la *relación espacial de un individuo* con características del ambiente o de otros individuos (Martin y Bateson, 2014). Posteriormente, para obtener el tipo de medición de cada comportamiento, se consideraron los *estados* (patrones de comportamiento de, relativamente, larga duración como actividades prolongadas o posturas del cuerpo) o *eventos* (patrones de comportamiento de, relativamente, corta duración, por ejemplo, los movimientos discretos del cuerpo y las vocalizaciones; Martin y Bateson, 2014).

En todos los casos, el registro del comportamiento fue en video, lo cual sirvió para hacer las cuantificaciones del comportamiento en el software **BORIS** v. 3.11 (Friard y Gamba, 2016). Posteriormente, en el caso del comportamiento de cortejo y cuidado parental del macho, se realizó un *análisis de Markov* para determinar la secuencia de los comportamientos y conocer si el comportamiento tiene un grado de predictibilidad (denominado *probabilístico o estocástico*; Martin y Bateson, 2014). Dicho análisis se llevó a cabo con ayuda de los programas Sublime Text versión 3 y GraphViz versión 2.38 (Gansner y North, 1999).

Tomando en consideración que en *Elacatinus evelynae* hay una mayor actividad entre las 8:30 y las 16:30 (Whiteman y Côté, 2003) y, que hay reportes de que otras especies de gobio permanecen inactivas sobre las cabezas del coral en la noche (*Elacatinus oceanops*, *Elacatinus illecebrosus*; Colin, 1973), las filmaciones se realizaron en un ciclo diurno por lapsos de 10 minutos cada 2 horas, comenzando desde las 8:00 am hasta las 6:00 pm.

Las filmaciones de comportamiento se llevaron a cabo en temperatura de 25 a 26°C.

6.4.1 Comportamiento de cortejo

Las filmaciones del comportamiento de cortejo iniciaron el día siguiente a la eclosión del anterior desove y concluyeron hasta que se registró un desove siguiente (alrededor de 3 días).

Dichas filmaciones se llevaron a cabo con ayuda de una cámara Canon EOS Rebel T5i mediante el método considerado como *registro de comportamiento conspicuo*, el cual se refiere a filmar a todos los organismos implicados y registrar un tipo particular de comportamiento, junto con detalles de que individuos estuvieron involucrados (Martin y Bateson, 2014). Las categorías de los comportamientos medidos como *tiempo* se presentan como duración promedio ($\bar{x} \pm ES$).

6.4.2 Cuidado paternal y canibalismo filial

Las observaciones del cuidado parental se realizaron desde el día de recién puesta de los huevos en el nido hasta la eclosión de los mismos. Las filmaciones se llevaron a cabo con el mismo equipo utilizado para el *cortejo* y, además, utilizando el mismo método de filmación. Los datos de comportamientos fueron agrupados por cada día, considerando 10 minutos de grabación en las horas seleccionadas (8, 10, 12, 14, 16 y 18 h.), por lo tanto, en total cada día cuenta con 60 minutos de grabación por pareja. Por ello, se decidió presentar la duración de cada comportamiento restringida a un lapso de 10 minutos por día. Para el comportamiento de *tiempo en el nido*, primero se realizó una transformación de la duración total, de segundos a minutos. Posteriormente, se utilizó una fórmula (Fórmula 1) para conocer la duración que tendrían esas categorías de comportamiento en un lapso de 10 minutos (que fue la duración de cada sesión de observación). Por último, debido a que el *tiempo en el nido* fue un comportamiento de larga duración, se decidió presentar como porcentaje de tiempo, es decir, ¿qué porcentaje del tiempo pasan los machos en el nido en una sesión de observación de 10 minutos? (Fórmula 2).

$$Dur = (Total \times 10) / Tt \quad (1)$$

Donde *Dur* es la duración del comportamiento en 10 minutos, *Total* la duración de la categoría de comportamiento en 60 minutos (1 día) de observación y *Tt*, el tiempo total de observación (60 minutos).

$$Porcentaje = (Dur \times 10) \quad (2)$$

De donde *Porcentaje* es el porcentaje de *tiempo en el nido* en 10 minutos y *Dur* es la duración del comportamiento en 10 minutos.

En cuanto al *canibalismo filial*, se contabilizaron los huevos desde el desove hasta que se dejaron de observar; para ello se usaron algunos desoves de las parejas del objetivo *Fecundidad por desove*. Dependiendo de la magnitud del canibalismo, los desoves fueron categorizados en *canibalismo parcial*, *canibalismo total*, y *sin información*. Los denominados *canibalismo parcial* cumplían con al menos una de las dos condiciones siguientes: a) se observaron las larvas eclosionar y b) se observaron las cápsulas de los huevos vacías (Fig. 2). Las larvas de *E. puncticulatus* eclosionan alrededor de 6-7 días después del desove (a temperatura 26°C) y se retrasa la eclosión a temperatura más fría; por ello el *canibalismo total* se consideró si el desove desaparecía antes del día 5. Como su nombre lo indica, los desoves considerados *sin información* fueron aquellos donde por alguna razón no se contó con información para determinar a cuál de las dos categorías anteriores perteneció.

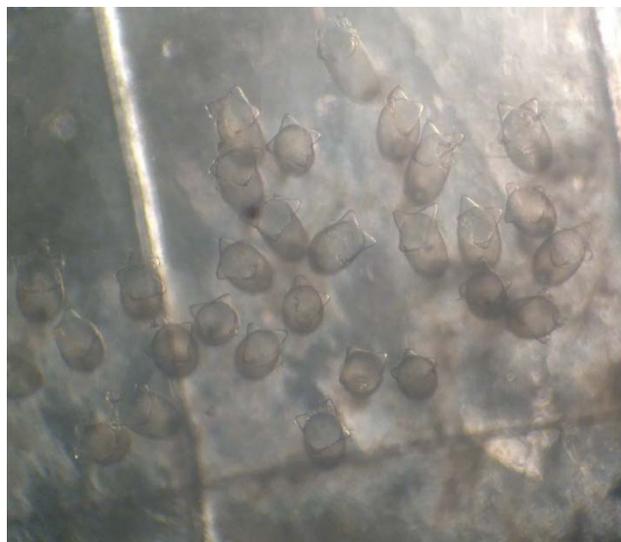


Figura 2. Cápsulas de huevos de *E. puncticulatus*.

6.5 Manejo de datos y análisis estadísticos

La base de datos y las modificaciones pertinentes se realizaron en el software Microsoft Excel®.

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo con ayuda del software R versión 3.4.0 (R Core Team, 2016). Debido a que no se cumplieron los supuestos estadísticos de las pruebas paramétricas, se procedió a realizar estadística no paramétrica: modelos lineales generalizados (GLM, por sus siglas en inglés), modelos lineales generalizados mixtos (GLMM, por sus siglas en inglés; Bates *et al.*, 2014), así como pruebas de Wilcoxon. Los análisis estadísticos se efectuaron con un nivel de significancia (α) de 0.05.

Además, posteriormente a las pruebas estadísticas se crearon gráficas complementarias para mostrar los resultados de las mismas. Las gráficas utilizadas para esto se realizaron con los paquetes estadísticos *effects* (Fox y Hong, 2009) y *ggplot2* (Wickham, 2009).

7. RESULTADOS

7.1 Fecundidad por desove

En total se monitorearon 27 parejas, de las cuales sólo 3 no llegaron a desovar. El rango de tallas de las parejas fue de 2.2 a 3.2 cm SL en los machos y, de 1.8 a 2.8 cm SL en las hembras. Sin embargo, el rango de tallas de las parejas que desovaron fue de 2.5 a 3.2 cm SL en machos y, de 1.9 a 2.8 cm SL en las hembras.

Desde que se colocaron las parejas en los acuarios se contabilizó el tiempo que les tomó llegar a desovar por primera vez (intervalo para registrar un primer desove) de donde se obtuvo una variación que va desde los 17 hasta los 128 días. En promedio transcurren 68 ± 16.31 días ($\bar{x} \pm ES$) para obtener un primer desove. Para explicar esa variación en los días transcurridos hasta el primer desove, se aplicó un GLM donde se relacionó dicha variable con la diferencia de tallas entre el macho y la hembra; se obtuvo que entre más grande sea la diferencia de tallas en la pareja menor es el tiempo que les toma desovar por primera vez. Es decir, entre más grande sea el macho, las hembras desovan más rápido (Tabla III, Fig. 3). Además, con una diferencia de tallas de 0.6 cm se registró el tiempo mínimo en que ocurre el primer desove (Tabla III, Fig. 3). El modelo explicó el 48% de la variación de los datos (devianza). Cabe señalar que en el análisis se excluyeron las parejas cuyas hembras presentaron signos de abdomen distendido (2), debido a que esa característica indica que están listas o casi listas para desovar y eso influiría acortando el intervalo de días transcurridos hasta el primer desove, pues en parejas cuyas hembras presentaron esa característica sólo les llevó 8 - 9 días desovar.

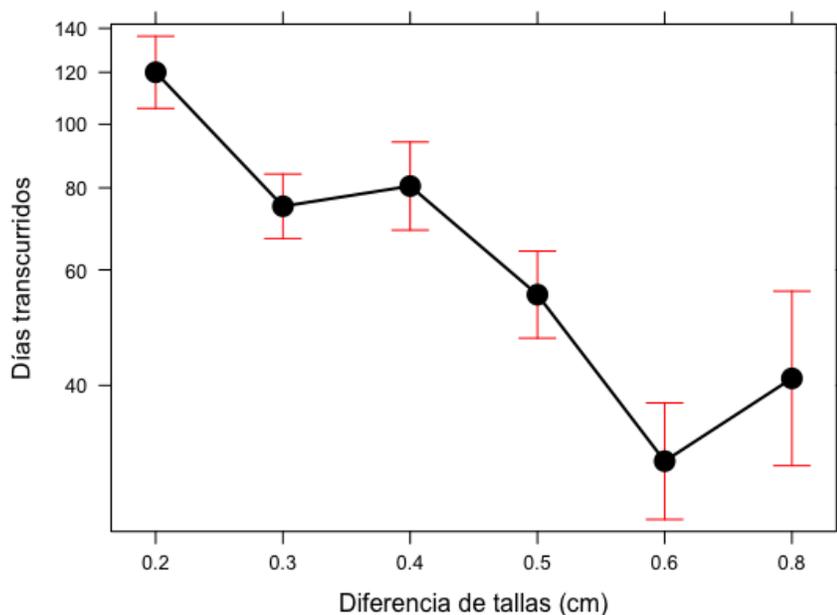


Figura 3. Diferencia de tallas en relación con el intervalo de días desde la formación de la pareja hasta el registro del primer desove ($\bar{x} \pm ES$).

Tabla III. Estadísticos descriptivos de los coeficientes del GLM que explica el número de días que pasan desde la formación de la pareja hasta el primer desove en función de la diferencia de la talla del macho y la hembra. El intercepto representa el tiempo promedio cuando la diferencia es de 0.2 cm, los otros coeficientes están en relación a este.

Coefficientes	Estimado	Error estándar	Valor de z	P
Intercepto	4.78749	0.06455	74.168	< 2e-16
Diferencia 0.3	-0.47000	0.08660	-5.427	5.73e-08
Diferencia 0.4	-0.39923	0.10187	-3.919	8.89e-05
Diferencia 0.5	-0.78016	0.10113	-7.714	1.22e-14
Diferencia 0.6	-1.36432	0.12262	-11.126	< 2e-16
Diferencia 0.8	-1.07392	0.16899	-6.355	2.08e-10

Nota: Los estimados de los coeficientes están en escala logarítmica.

En total se obtuvieron 133 desoves de los cuáles 44 se presentaron en un rango de temperatura de 20 a 23°C, referido como *temperatura fría* y, 89 entre 24 y 26°C referidos como *temperatura cálida*. La categorización de la temperatura se basó en la temperatura registrada de desove óptimo según la literatura (26°C; Burgess *et al.*, 2000).

Una vez que se comenzaron a registrar los desoves, se anotaron las fechas de éstos y, posteriormente, se calcularon los días que transcurrían entre uno y otro. En este sentido, se tomó el *intervalo entre desoves* (excluyendo los días transcurridos desde que se formaron las parejas hasta el registro de un primer desove, considerando 8 desoves consecutivos). El intervalo entre desoves varió de un mínimo de 7 días a un máximo de 97 (Tabla IV), con un promedio de 14 ± 2.41 días ($\bar{x} \pm ES$), sin embargo, el intervalo más común fue de 11 días.

Tabla IV. Rango del intervalo entre desoves y número de huevos de acuerdo al desove.

Número de desove	Intervalo entre desoves			Número de huevos		
	Mín	\bar{x}	Máx	Mín	\bar{x}	Máx
1 (n = 24)	-	-	-	100	198	412
2 (n = 24)	8	13	55	86	195	371
3 (n = 22)	8	12	37	68	181	310
4 (n = 20)	7	16	76	28	192	356
5 (n = 18)	8	13	52	94	202	368
6 (n = 12)	7	21	97	18	190	282
7 (n = 8)	9	12	17	39	178	246
8 (n = 5)	12	16	28	159	191	225

Nota: Los promedios están redondeados.

Los huevos desovados se observaron siempre aglomerados en una monocapa adherida a la base de la cara interna del nido (Fig. 4). Siempre presentaron protuberancias en el extremo posterior a los filamentos de fijación (Fig. 5a) y, en ocasiones, se lograron observar huevos cuya morfología permitía ver que no se iba a desarrollar la larva (Fig. 5b).

En promedio, por cada desove se contabilizaron 192 ± 11.98 huevos ($\bar{x} \pm ES$) con un mínimo de 18 y un máximo de 412; la cantidad mínima correspondió a un evento de desove 6 y, la máxima, a un primer desove (Tabla IV).



Figura 4. Macho cuidando un desove de 5 días de desarrollo.

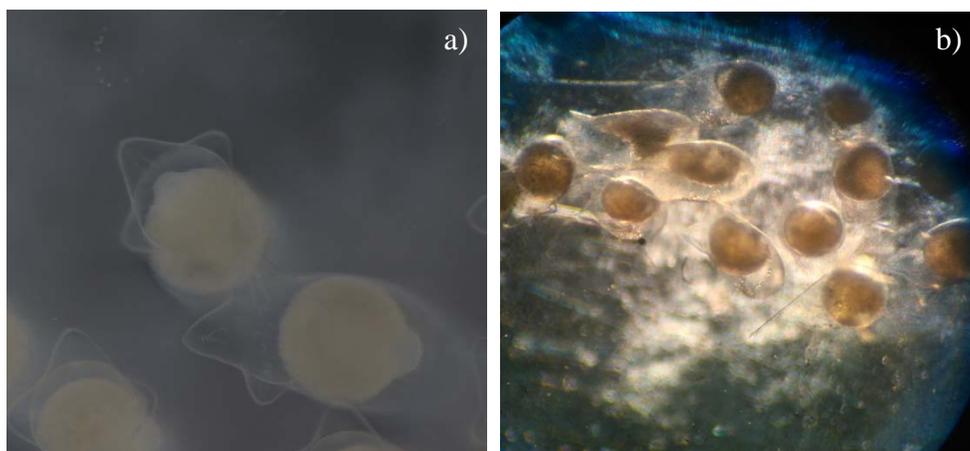


Figura 5. Huevos de *E. puncticulatus* a) en desarrollo (2 días) y, b) no viables.

Posteriormente, se verificó si el número de huevos estaba relacionado con la talla de la hembra y por el número de desove. Para ello se construyó un GLMM donde la variable dependiente fue el número de huevos y las variables independientes: la longitud estándar de la hembra en interacción con el número de desove. Además, el número de desove también fungió como el efecto azaroso.

Los resultados sugieren que la talla de la hembra influye en el número de huevos de manera positiva, es decir, que entre más grande es una hembra mayor cantidad de huevos produce. En cuanto a los desoves, en el desove 6 fue donde las cantidades de huevos disminuyeron comparado con los primeros 5 desoves. En los desoves 7 y 8 fue donde se contabilizaron más huevos. La interacción de la longitud de la hembra y el desove indicó que en el desove 6, hay un aumento de la cantidad de huevos conforme las hembras son más grandes respecto a las cantidades de huevos obtenidas en el desove 1. En el desove 6 es donde se obtuvo que las hembras pequeñas producen muy pocos huevos (Tabla V, Fig. 6). Por otra parte, en el desove 8 es donde las hembras grandes comienzan a producir menos huevos respecto al desove 1 (Tabla V, Fig. 6).

Tabla V. Estimados del GLMM para la cantidad de huevos en función de la longitud estándar de la hembra y el número de desove.

Efectos fijos	Estimado	Error estándar	z	p
Intercepto	1.40959	0.22705	6.208	5.36e-10
Longitud estándar ♀	1.64937	0.09373	17.596	< 2e-16
Desove 2	0.23635	0.30852	0.766	0.443630
Desove 3	0.30299	0.33698	0.899	0.368576
Desove 4	0.44651	0.30901	1.445	0.148465
Desove 5	0.18120	0.33386	0.543	0.587320
Desove 6	-1.47431	0.42497	-3.469	0.000522
Desove 7	1.13302	0.36623	3.094	0.001976
Desove 8	2.66261	0.46720	5.699	1.20e-08
Long. est. ♀ * Desove 2	-0.10845	0.12764	-0.850	0.395495
Long. est. ♀ * Desove 3	-0.14154	0.14073	-1.006	0.314551
Long. est. ♀ * Desove 4	-0.19371	0.12851	-1.507	0.131734
Long. est. ♀ * Desove 5	-0.10323	0.13787	-0.749	0.453971
Long. est. ♀ * Desove 6	0.53220	0.17364	3.065	0.002177
Long. est. ♀ * Desove 7	-0.54518	0.15234	-3.579	0.000345
Long. est. ♀ * Desove 8	-1.15671	0.19229	-6.015	1.79e-09
Efectos azarosos	Varianza	Desviación estándar		
Número de desove	3.297e-20	1.816e-10		

Nota: Los estimados de los coeficientes están en escala logarítmica.

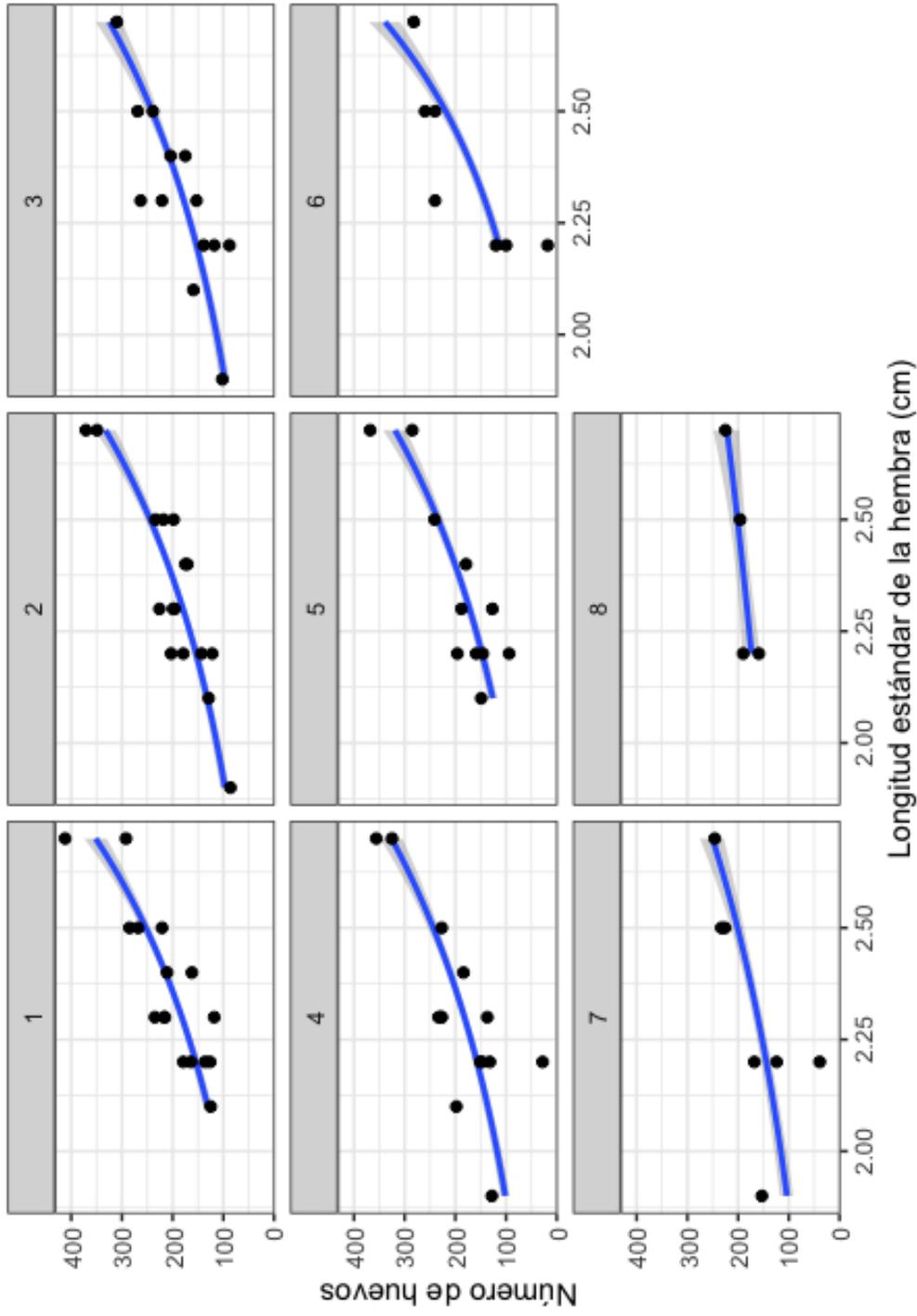


Figura 6. Número de huevos por desove de acuerdo al número de desove. La línea azul representa el estimado y el área sombreada representa el error estándar.

7.2 Cortejo

Los comportamientos observados durante la fase de cortejo del gobio cabeza roja se enlistan y describen en la tabla VI.

Tabla VI. Etograma identificado en la fase de cortejo de *E. puncticulatus*.

Comportamiento	Sexo	Descripción	Tipo de medición
Aireación*	M	El macho se posiciona estacional y comienza a mover las aletas pectorales de un lado a otro junto con movimientos sinusoides del cuerpo (de la parte media hacia la cola solamente). Puede estar dentro o en la entrada del nido.	S
Mordisqueo*	M	El macho posiciona la región oral en contra de las paredes internas del nido y, abre y cierra la mandíbula. Esta actividad no está sesgada a la base del nido, puede ser sobre cualquier parte de la superficie interna del nido.	E
Frotamiento*	M	El macho pasa la región ventral contra la superficie interna del nido, avanzando con movimientos en zigzag pequeños.	E
Acercamiento al nido	H	La hembra se acerca a la entrada del nido, y permanece allí. Suele permanecer inmóvil o nadar de un lado al otro de la entrada y con movimientos sigmoideos.	E, S
Entrada al nido	H	La hembra, después de pasar tiempo en la entrada del nido,	E, S
Tiempo en el nido	M	El macho avanza de un lado a otro del tubo de PVC (nido) actividad que puede asemejar el patrullaje del sitio, aunque también puede permanecer inmóvil en la parte final, media o delantera del nido. En ésta última, el macho podría sacar la cabeza mientras tiene el cuerpo dentro o permanecer fuera de la entrada del nido con la cabeza dirigida hacia la entrada o hacia fuera de la entrada.	S

Coloración	M	El macho se torna a una coloración oscura (negruzca). El cambio de coloración puede ser de diferentes grados de intensidad comenzando en la región oral y extendiéndose en el resto del cuerpo (Fig. 7).	S
Temblor	A	El individuo sacude el cuerpo completo.	S
Desove	A	La hembra comienza a depositar los huevos en la base del nido tomando una posición un tanto arqueada, con la papila genital prominente y en contacto con la superficie del nido. En muchas ocasiones la hembra permanece inmóvil de la región media hacia la cabeza y va moviendo la región genital de un lado a otro pegándola y despegándola de la superficie. El macho se mueve de un lado a otro desplegando una coloración oscura intensa (Fig. 7c). Además, suele frotar la región genital varias veces sobre la superficie de los huevos.	S

Nota: Los comportamientos denotados por un asterisco (*) no son parte del cortejo, sino que se consideran parte de las actividades de mantenimiento del nido.

En esta etapa del *cortejo*, el macho presentó cambios de coloración en diferentes grados de intensidad (Fig. 7). La duración promedio de esos cambios fue de 4.7 minutos excepto en el *desove* (Fig. 7c), donde duró más allá de los 10 minutos de observación (> 20 minutos). Esos cambios de coloración ocurrieron casi siempre que la hembra se acercaba al nido, sin embargo, hubo registro de un caso de *desove* donde el macho jamás se tornó a coloración oscura (Fig. 7d). La hembra también presentó cambios de coloración pues, a medida que se acercaba el *desove*, adquirió una coloración rojo-cereza en el abdomen del cual, en ocasiones, se lograban distinguir los huevecillos (Fig. 8).

Después de obtener las unidades de comportamiento, se procedió a construir un diagrama de transición (análisis de Markov), en donde se plasmaron comportamientos de *mantenimiento o preparación del nido* y de *cortejo*, en transiciones separadas (Fig. 9). Sin embargo, todos esos comportamientos se presentan de manera intercalada. Para el análisis de transición se tomaron solamente los videos de aquellas parejas donde se observó actividad de *cortejo* o *mantenimiento del nido*. En total, de las 5 parejas videograbadas, se analizaron 18 videos de

entre las 8, 10 y 12 horas (debido a que no se observó ningún desove más allá de las 12 horas). Además, se eliminaron las transiciones menos frecuentes y las transiciones no significativas para el contexto.

Considerando que hay varias especies donde la reproducción se lleva a cabo en varias etapas (por ejemplo, *B. soporator* donde se han reportado: la preparación del nido, comportamiento predesove, desove y empollado; Tavoilga, 1956), y con la finalidad de que presentar una idea más clara del cortejo de *E. puncticulatus*, se presenta el comportamiento de *cortejo* separado de la *preparación del nido*.

Tan pronto eclosionan las larvas, el macho despliega comportamientos considerados de limpieza y dispersión de olores (*preparación del nido*, Tabla VI). Una vez que el macho se encuentra en el nido, la probabilidad de que despliegue *mordisqueos* a la cara interna del nido es mayor que la probabilidad de que se *frote* contra ella. Esos dos comportamientos se suscitan de manera consecutiva y, una vez que se presenta uno, es altamente probable que el macho siga desplegándolo (Fr \supset o M \supset ; Fig. 9). Además, en esta etapa, cada vez que la hembra se acerca al nido, el macho suele alejarla de él (An \rightarrow Apx; Fig. 9a).

A medida que la hembra obtiene una mayor gravidez, los comportamientos mencionados en el párrafo anterior se vuelven menos evidentes y el cortejo comienza a ser más conspicuo. En esta fase, según el análisis de secuencias y los patrones observados (Fig. 9): a) el macho puede comenzar a *temblar* el cuerpo (T) y continuar desplegando ese comportamiento, posteriormente la hembra comienza a *acercarse al nido* (An) y *entrar* al mismo (En) y, si está lista para desovar, comienza la liberación de los gametos (Dv); de lo contrario, se *aleja del nido* (Ajn; Fig. 9b: línea roja). Por otra parte, b) cuando el macho está dentro del nido, la hembra puede *acercarse* (An) y *entrar* al mismo (En) mientras que el macho inicia a *temblar* el cuerpo (T) para después iniciar el *desove* (Dv), aunque ésta última transición (T \rightarrow Dv) no se observó en los videos (Fig. 9b, línea rosa oscuro) pero sí en las observaciones en vivo. Aun cuando el cortejo era mayor en esta etapa, no siempre que el macho tenía cerca a la hembra comenzaba a cortejarla (E \rightarrow S \rightarrow Apx \rightarrow H; Fig. 9b, línea gris).

Es importante mencionar además que, en repetidas ocasiones se observó que otras parejas (no filmadas) cuando la hembra se *acercaba al nido*, ésta podía desplegar también el comportamiento de *temblor*. Además, antes del desove también se ha observado que el macho acerca la región oral hacia el abdomen distendido de la hembra.

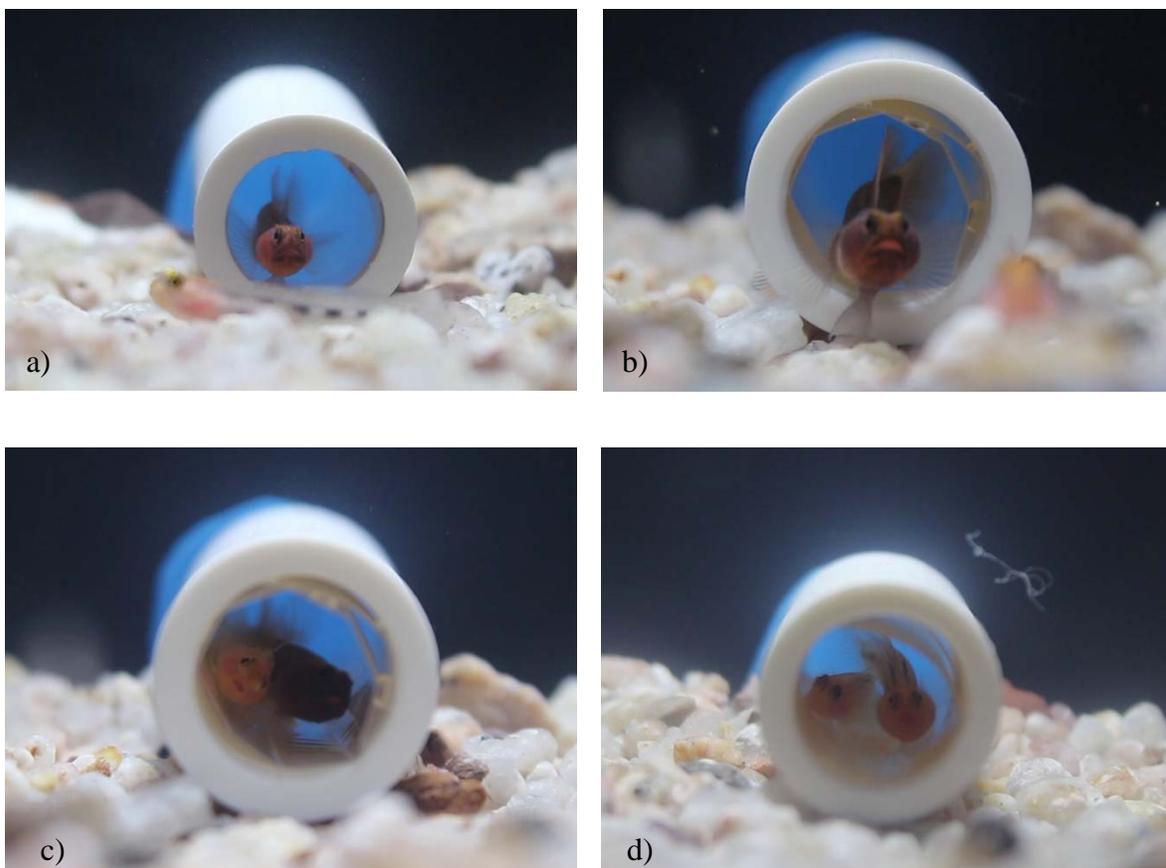


Figura 7. Cambio de coloración del macho: a) Macho con coloración en la región oral y, b) macho con coloración en la cabeza, c) Macho (lado derecho) y hembra (lado izquierdo), el cambio de coloración sólo es del macho y d) Desove donde no se observó cambio de coloración en el macho



Figura 8. Hembra del gobio de cabeza roja con abdomen distendido.

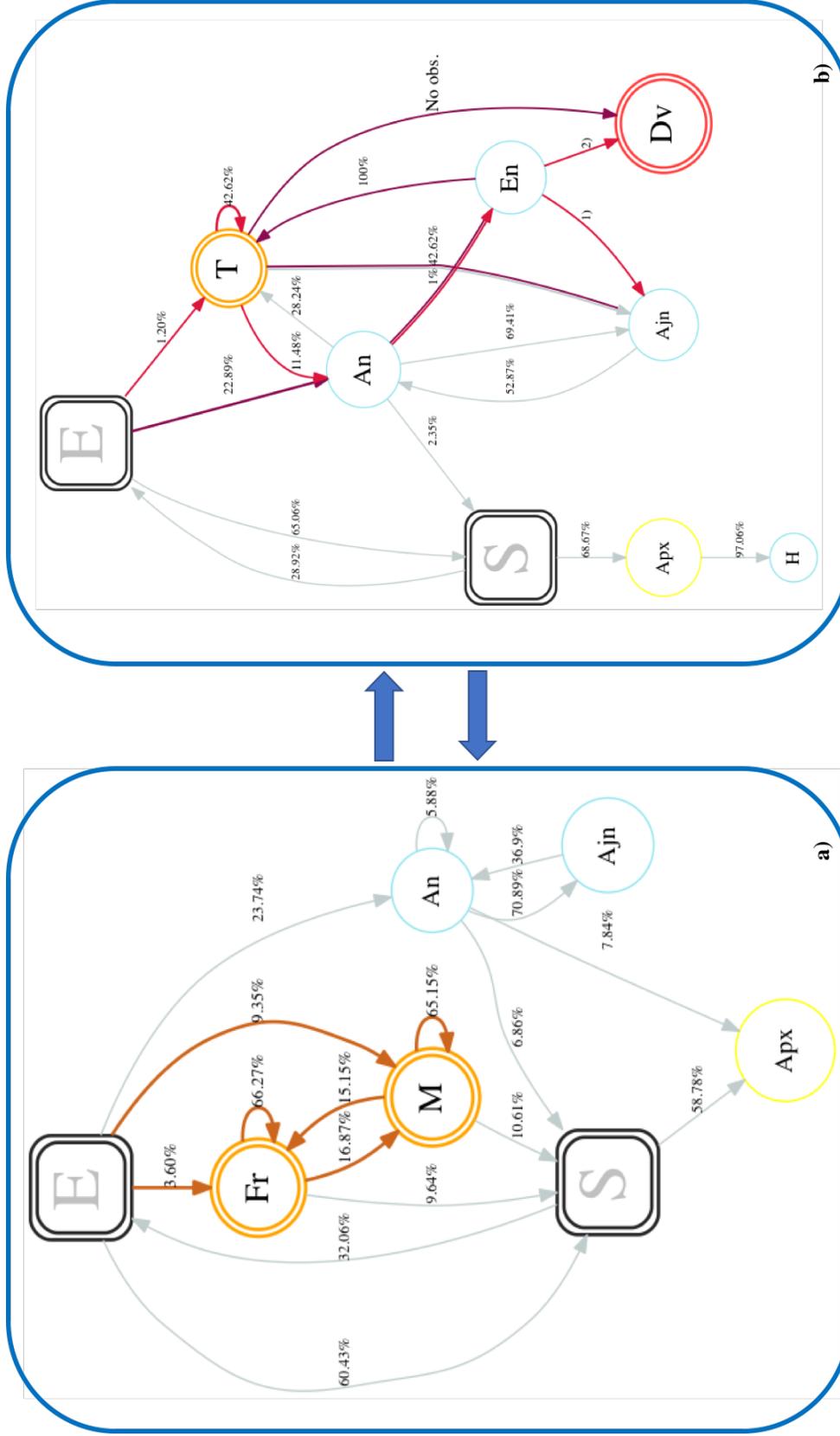


Figura 9: Diagrama de transición del cortejo. a) Presenta los comportamientos desplegados en la etapa denominada *preparación del nido* y, b) representa las transiciones del *cortejo* hacia el *desove*. Las flechas azules indican que no son actividades separadas, sino que se presentan así para mayor comprensión. *E*: entrada al nido; *S*: salida del nido; *Fr*: frotamiento; *M*: Mordisqueo; *An*: acercamiento al nido; *Ajn*: alejamiento del nido; *T*: temblor y *Dv*: desove. Se indica la probabilidad de transición entre comportamientos y las flechas indican la dirección.

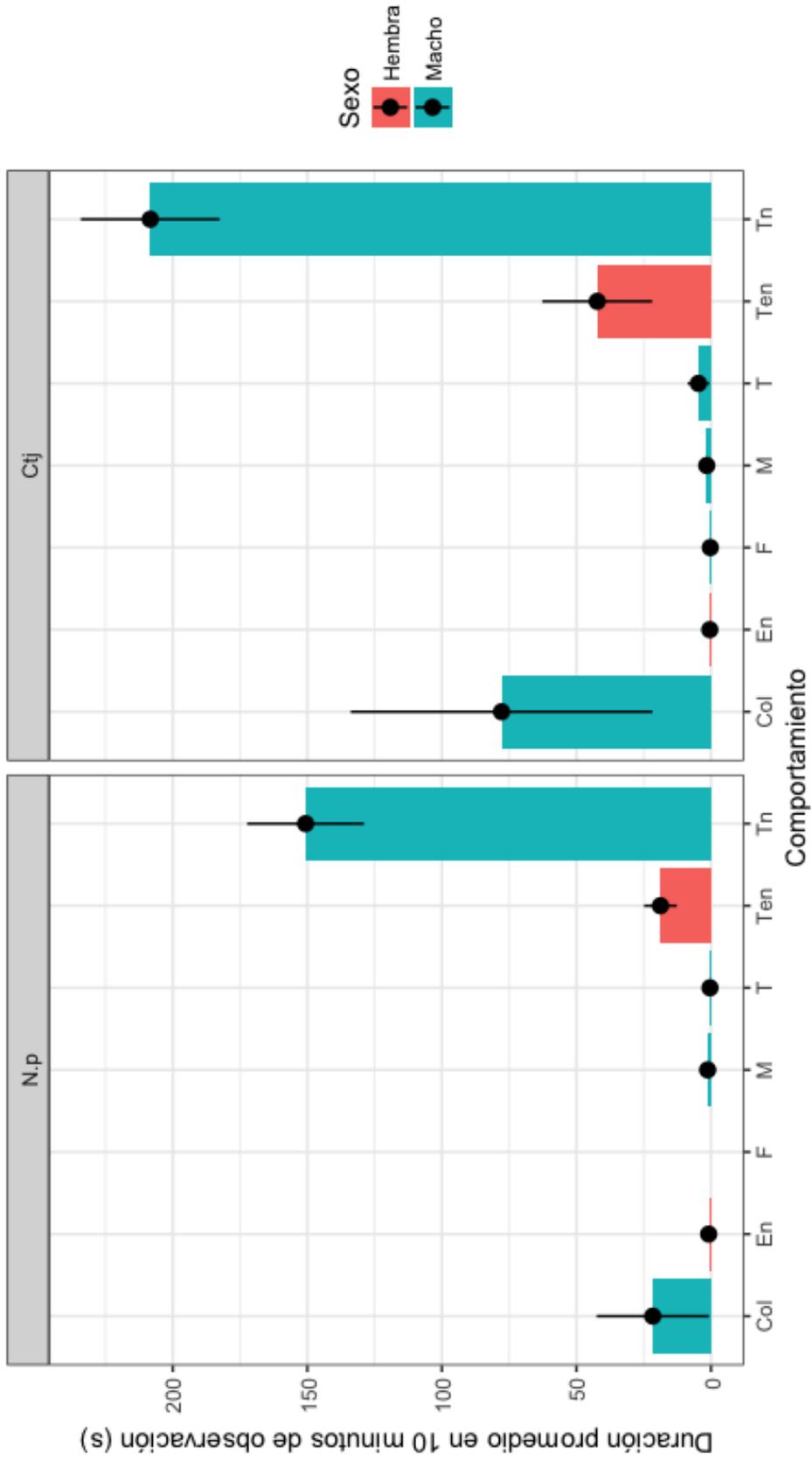


Figura 10. Duración promedio de los comportamientos en la fase *preparación del nido* (N.p) y de *cortejo* (Ctj) en el gobio de cabeza roja. Las barras verticales indican el error estándar. Col: coloración; En: entrada al nido; F: aireación; M: mordisqueo; T: temblor; Ten: tiempo en la entrada del nido; Tn: tiempo en el nido.

Tanto en la *preparación del nido* como en el *cortejo*, los comportamientos más duraderos fueron los desplegados por el macho. En la fase considerada como *preparación del nido*, el tiempo que el macho pasó en el nido fue de 150.6 segundos, la *coloración del macho* se tornó negruzca con una duración promedio de 21 segundos y, el mordisqueo duró 1.23 segundos. La hembra permaneció en la entrada del nido alrededor de 18.8 segundos (Fig. 10).

La fase considerada como *cortejo* presentó un aumento evidente en la duración de los comportamientos pues el tiempo que el macho pasaba en el nido fue mayor (208 segundos en promedio), la *coloración* 77.8 segundos y el *temblor* aumentó a 4.67 segundos (mientras que en la *preparación del nido* duró 1 segundo). La hembra comenzó a pasar más tiempo en la entrada del nido (42.2 segundos en promedio; Fig. 10).

Una vez que el desove daba comienzo, se podía observar que ambos peces presentaban una dilatación de la papila genital (Fig. 11).



Figura 11. Desove de *E. puncticulatus*. Papila genital prominente en el macho (en punta), encerrada en el círculo azul.

7.3 Cuidado paternal

Las observaciones corroboran que el papel de la hembra en el cuidado de la progenie es nulo. El etograma que se construyó sobre el cuidado paternal se describe en la tabla VII.

Tabla VII. Etograma del cuidado paternal de *E. puncticulatus*.

Comportamiento	Descripción	Tipo de medición
Aireación	El macho se posiciona sobre la masa de huevos, o en uno de sus límites, y comienza a mover las aletas pectorales de un lado a otro junto con movimientos sinusoides del cuerpo (de la parte media hacia la cola solamente).	S
Región oral en contacto con los huevos	El individuo posiciona la región oral contra la masa de huevos y, en un ángulo agudo, comienza a moverse sobre la masa de huevos. En ocasiones, el individuo puede abrir y cerrar las mandíbulas.	S
Frotamiento	El macho se coloca sobre la masa de huevos y, en seguida pone en contacto su región abdominal (especialmente la región urogenital) moviéndola de un lado a otro contra los huevos deslizándose por la masa de huevos.	E
Liberación de las larvas	Una vez que las larvas están listas para eclosionar y ya han empezado la eclosión, el macho nada hacia los huevos con las larvas y comienza a mordisquearlos provocando la liberación de las mismas, las cuáles acumula en su cavidad oral para luego salir a la entrada del nido y expulsarlas.	S

Nota: el tipo de medición correspondió a evento (E) o estado (S).

Una vez identificadas las unidades de comportamiento, se construyó el diagrama de transición (Fig. 12). Para realizar la cadena de Markov se analizaron videos de todas las parejas observadas (5) de entre las 8, 12 y 18 horas, pues se consideró que las larvas se observaron eclosionar en la mañana o en la tarde. Se analizaron 290 minutos en total. Mientras los huevos se van desarrollando, el macho despliega comportamientos considerados como limpieza y protección. Así, una vez *dentro del nido*, hay una alta probabilidad de que el macho *airee* los huevos (F), *salga del nido* (S) para *aproximarse* a la hembra y alejarla del nido (Apx) o, que *disponga la región oral en dirección a los huevos* (Th; Fig. 12a). Como puede observarse, hay una relación entre una y otra categoría de comportamiento y, la probabilidad más alta de ocurrencia se presenta en el comportamiento de *aireación* (F).

Por otro lado, una vez que las larvas están listas para salir del huevo, se presenta el fenómeno de *eclosión* (Fig. 12b). En dicho fenómeno, el macho ayuda a las larvas a salir del nido recogiénolas y, desplegando lo que se denominó como *liberación de las larvas* (Tabla VII). Para lograr este propósito, el macho puede seguir dos posibles caminos: a) Mientras el macho está *dentro del nido* (E) *captura* a las larvas mediante mordisqueos a los huevos (C) para luego irse a la entrada del nido y expulsarlas (L) (línea roja, Fig. 12b) o, por otro lado, b) cuando la hembra está cerca del nido, en lugar de liberar las larvas cerca de la entrada, el macho se aleja del nido (S) y es en ese momento cuando decide liberar las larvas (L) (línea morada, Fig. 12b). En ocasiones, antes de liberar las larvas por la vía b), suele dar vueltas alrededor del acuario.

Como se observa, la figura 12 presenta una doble flecha del diagrama a hacia el b; ello debido a que, en ocasiones no todas las larvas eclosionan al mismo tiempo. Así, el macho pasa de **a** a **b** cuando hay larvas que están eclosionando, si no eclosionan todas, regresa a desplegar los comportamientos del diagrama **a**.

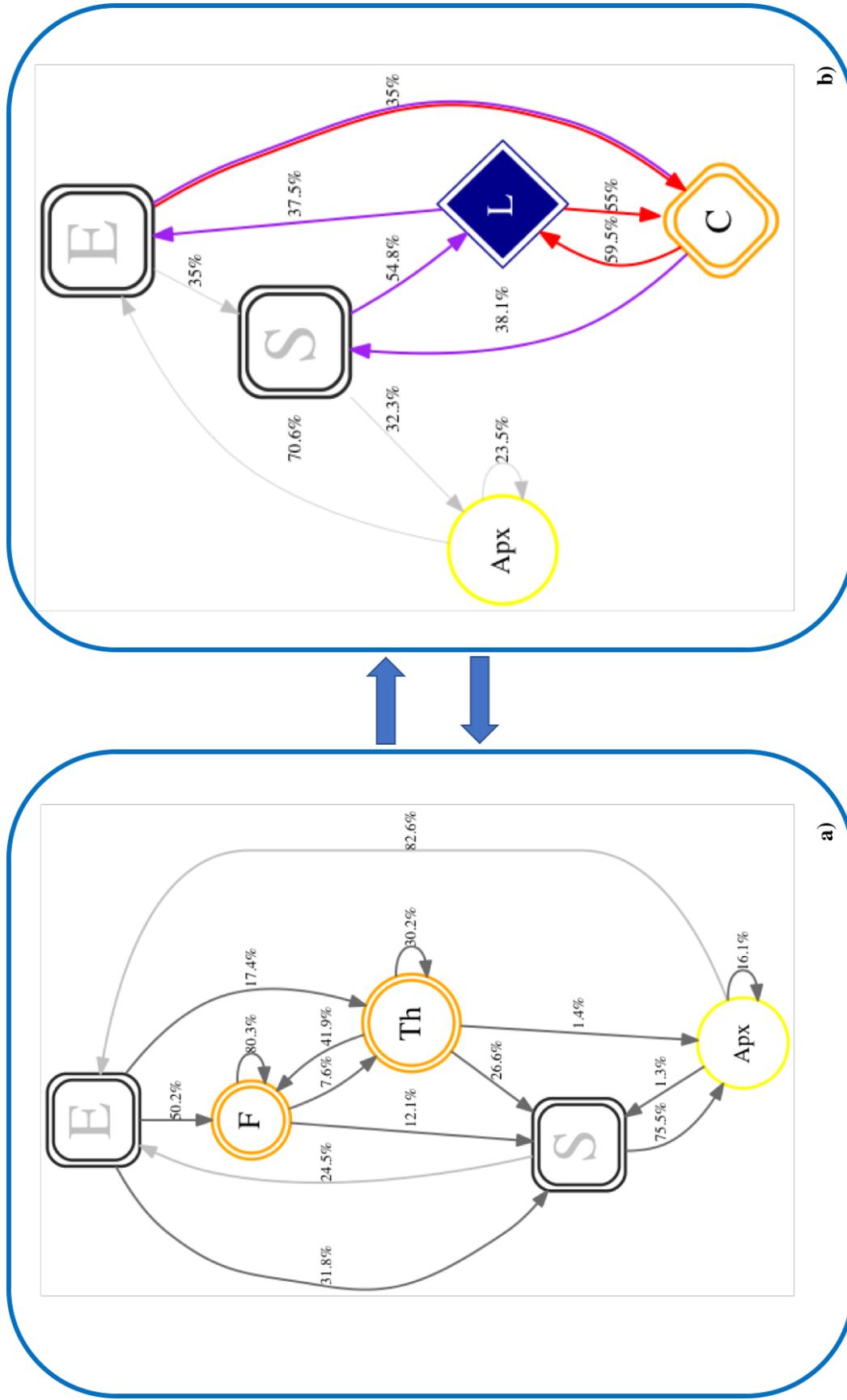


Figura 12. Diagrama de Markov del cuidado paternal en *E. puncticulatus*. a) Esquema de transición antes de la eclosión y, b) Diagrama de flujo de la eclosión. *E*: entrada al nido; *S*: salida del nido; *F*: aireación, *Th*: región oral en contacto con los huevos; *Apx*: aproximación, *C*: captura de las larvas y *L*: expulsión de las larvas.

De las 5 parejas observadas, se documentó a los machos pasar entre 7 y 10 minutos en el nido por sesión de observación, lo cual representa más del 70% del tiempo (Fig. 13). En promedio, cada macho pasó más de 8.3 minutos en su nido (por sesión de observación).

En cuanto a la *aireación*, casi todos los machos observados pasaron menos de 60 segundos (1 minuto) desplegando ese comportamiento en los 10 minutos de cada sesión de observación (Fig. 14). Este comportamiento varió desde un segundo, hasta 88.7, lo cual representó apenas poco más del 10 % de la sesión de observación.

El *tiempo que la región oral* de los machos pasó en contacto con los huevos fue menor de 30 segundos en casi todos los casos, excepto en la pareja 19 en los primeros 4 días del cuidado parental (Fig. 15). Este comportamiento osciló desde 1 hasta 79 segundos, con un promedio de 11 segundos.

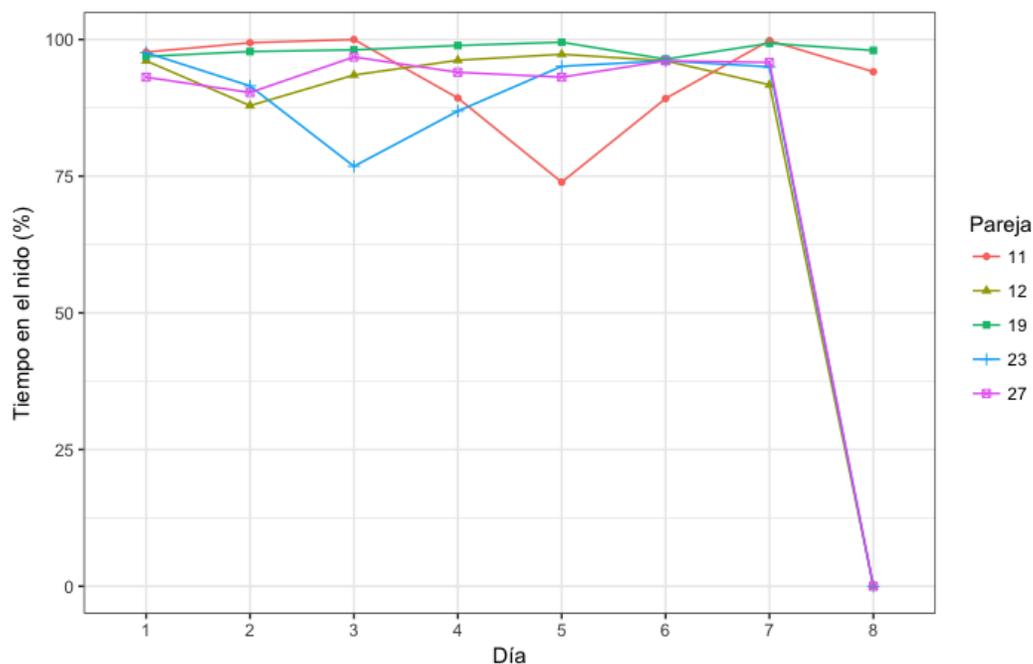


Figura 13. Porcentaje de tiempo en el nido a lo largo del periodo de cuidado parental en *E. puncticulatus* en un periodo de observación de 10 minutos.

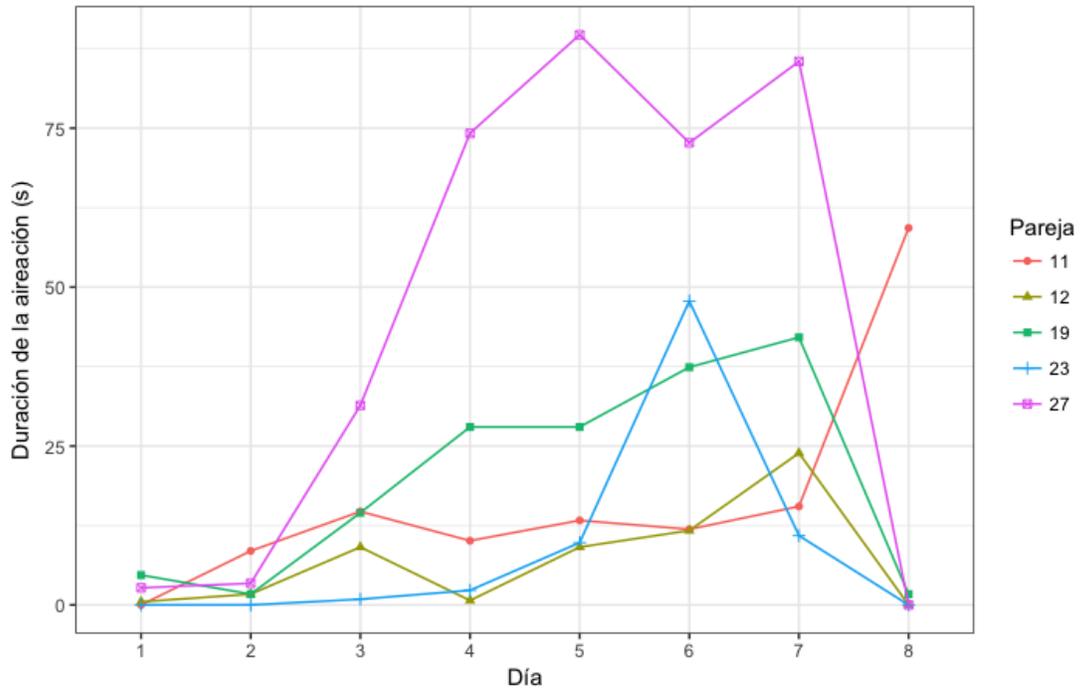


Figura 14. Tiempo que los machos parentales pasaron desplegando el comportamiento de aireación en un lapso de 10 minutos.

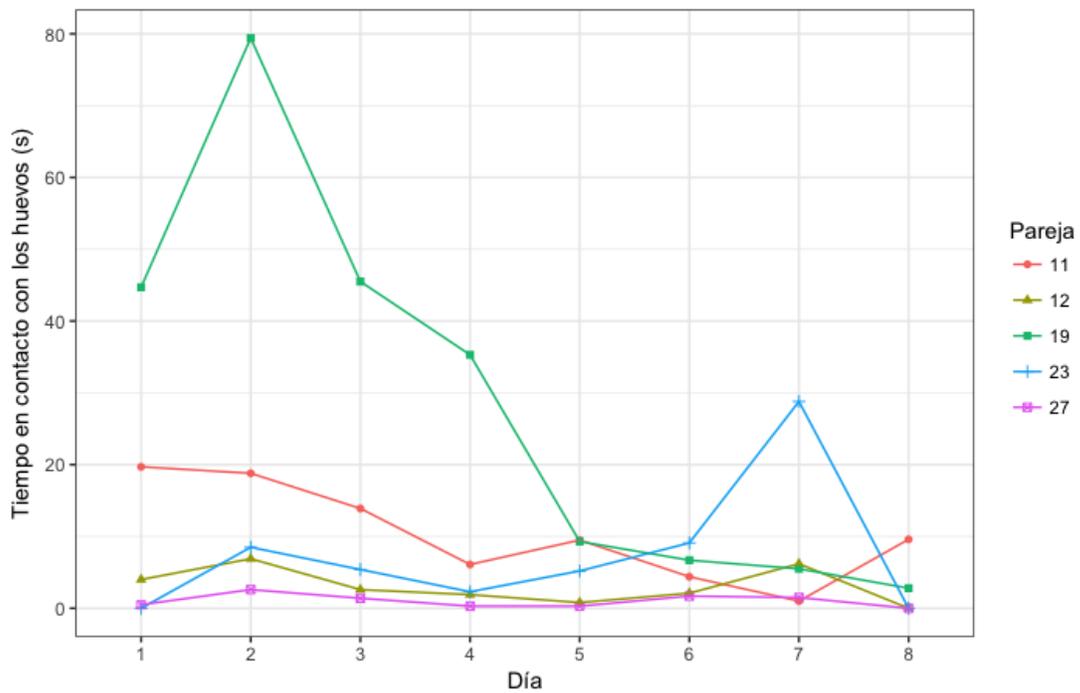


Figura 15. Tiempo en contacto con los huevos de acuerdo al día de desarrollo de la progenie.

7.3.1 Canibalismo filial

Desde que empezaron las observaciones se pudo apreciar que, en muchos casos, los padres tendían a consumir a su progenie en diferente grado, ya sea parcialmente o totalmente (*canibalismo filial parcial* o *total*, respectivamente). Utilizando registros diarios del número de huevos (del objetivo 1), se presenta un análisis del fenómeno mencionado.

Tanto el *canibalismo filial total* como el *parcial* se presentaron en ambas categorías de temperatura, *cálida* y *fría*. Cada pareja, incluso, mostró la ocurrencia de ambos fenómenos a lo largo de los diferentes desoves (Fig. 16). Por ejemplo, en la pareja 18, se observó que había *canibalismo total* durante los primeros desoves y, después ese fenómeno se turnó hacia el *canibalismo parcial* a partir del desove 4 (Fig. 16).

El *canibalismo filial total* en agua *cálida* puede acabar con un desove desde el día 2 hasta el día 5, siendo este último el día más común donde se registró este fenómeno. Ahora bien, el *canibalismo total* en agua *fría*, por otro lado, se puede presentar a partir del día 2 y hasta el día 6, sin embargo, el día 3 y 4 fueron los más comunes (2 casos cada uno de un total de 7, Fig. 16).

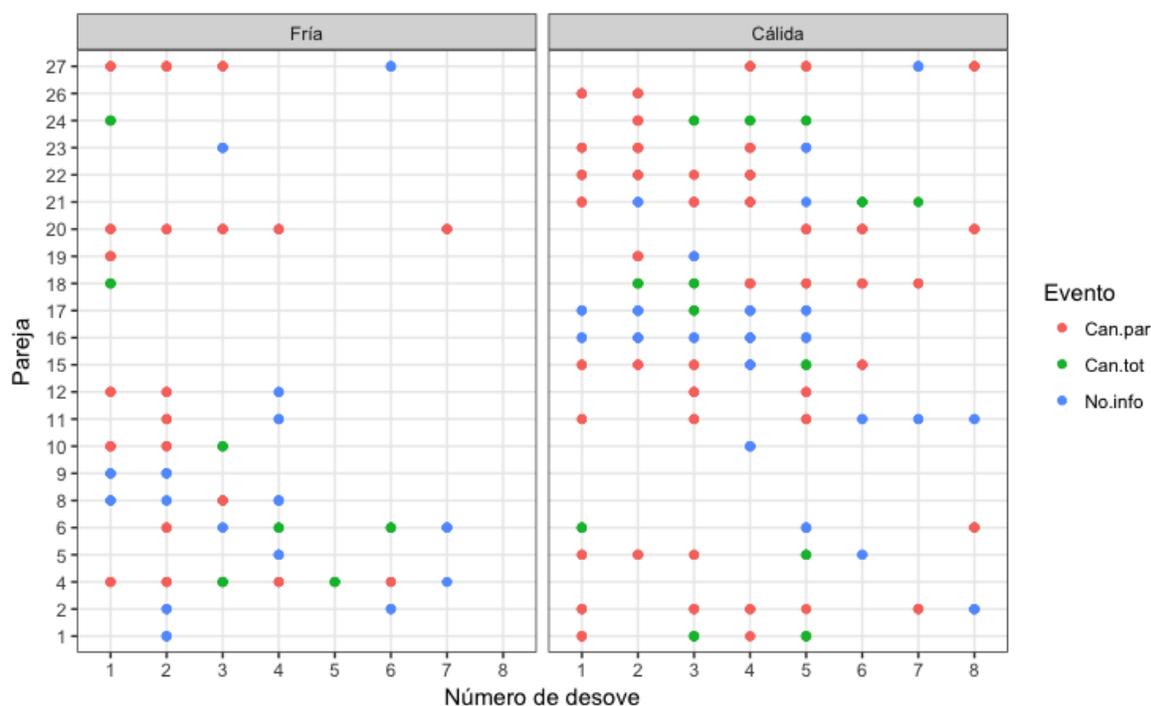


Figura 16. Evento de canibalismo en *E. puncticulatus* en las parejas observadas de acuerdo al número de desove y a la temperatura del agua.

Los desoves se catalogaron en *canibalismo parcial*, *canibalismo total* y *sin información* (ver *Material y métodos* para detalles), observándose que los desoves con *canibalismo parcial* fueron más frecuentes presentándose en más del 40% de los desoves. El *canibalismo parcial* se observó más veces en agua considerada como *cálida*. El *canibalismo filial total* se presentó en el 16.5% de los desoves totales (121).

Los análisis se realizaron sólo tomando en consideración los desoves que se pudieron adjudicar a algún evento de *canibalismo* (78 para temperatura catalogada como *cálida* y 43 para temperatura considerada *fría*, Fig. 17).

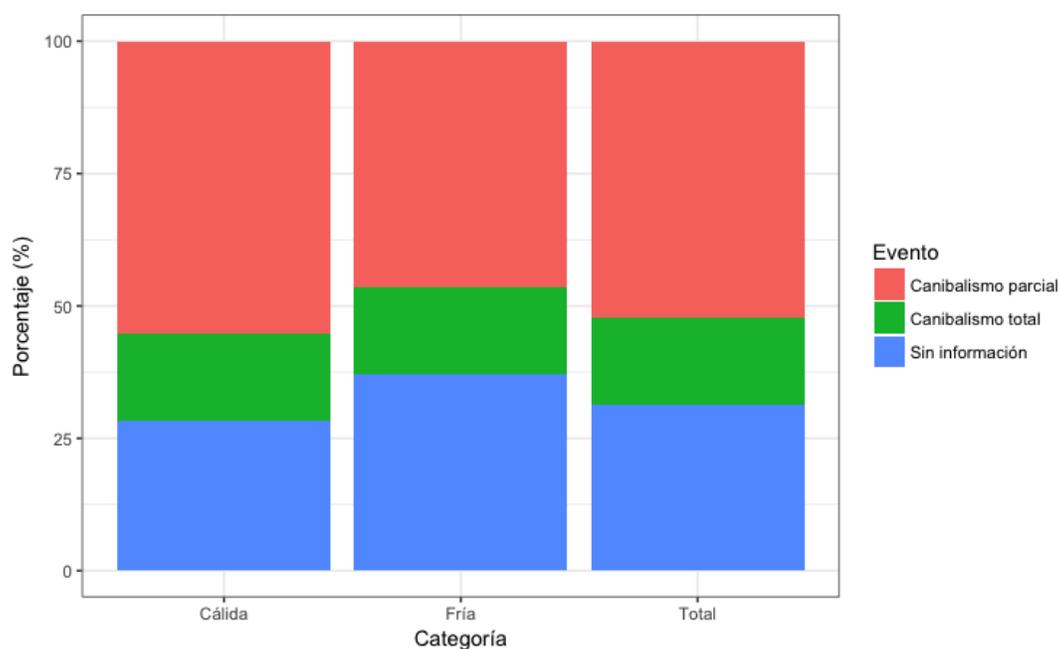


Figura 17. Porcentaje de cada evento de canibalismo en los desoves -en agua cálida, fría y en total- de *E. puncticulatus*.

7.3.1.1 Canibalismo filial parcial de acuerdo al día de desarrollo de las larvas

Para corroborar si el *canibalismo filial* disminuye a medida que se desarrollan las larvas (predicción 1 del cuidado paternal), se construyeron dos GLMM, uno que contenía los datos de desoves en agua *fría* y el otro con datos de agua *cálida*. En ambos casos, la variable dependiente fue el número de huevos y, las variables independientes: el día de desarrollo en

interacción con la longitud estándar del macho. Como efectos azarosos se colocaron: la talla de la hembra y el número de desove.

En el caso de los huevos que se desarrollaron en agua *cálida*, se obtuvo que, como era de esperarse, la cantidad de huevos tiende a disminuir en el transcurso de los días; sin embargo, la única diferencia significativa fue entre el día de desarrollo 1 y el 5 (Tabla VIII). El número de huevos del día 1 prácticamente es el mismo en el día 2. En los días 3 y 4, sólo los machos de talla 3 cm presentan reducciones significativas en la cantidad de huevos respecto a los del día 1 de los machos de 2.5 cm. Sin embargo, para el día 5, casi todas las tallas de machos presentaron reducciones en sus números de huevos respecto al día 1 de los machos de 2.5 cm, excepto los machos de 2.9 cm (Tabla VIII, Fig. 18).

Los desoves que se desarrollaron en agua considerada como *fría* presentaron una disminución en la cantidad de huevos con el transcurso de los días de desarrollo. Sin embargo, la única diferencia significativa se presentó entre el día 1 y el 4. Además, cabe mencionar que los machos de longitud 2.9 cm presentaron una mayor cantidad de huevos (Tabla IX).

Así mismo, el *canibalismo* en los primeros días no fue significativo; sin embargo, en el día 3, los machos de longitud 2.7 cm presentaron una disminución significativa en la cantidad de huevos respecto a la cantidad de huevos del día 1 de los machos de 2.5. En cuanto al día de desarrollo 5, son los machos de 2.8 cm los que presentan las menores cantidades de huevos (Tabla IX, Fig. 19).

Tabla VIII. GLMM del número de huevos en respuesta al día y la longitud estándar del macho en agua cálida.

Efectos fijos	Estimado	Error estándar	z	p
Intercepto	5.212837	0.173530	30.040	< 2e-16
Día 2	-0.046534	0.065039	-0.715	0.47431
Día 3	-0.064002	0.065332	-0.980	0.32726
Día 4	-0.090783	0.065787	-1.380	0.16760
Día 5	-0.109040	0.066103	-1.650	0.09904
Longitud 2.7 cm	-0.015014	0.051981	-0.289	0.77270
Longitud 2.8 cm	-0.107133	0.059659	-1.796	0.07253
Longitud 2.9 cm	0.292847	0.067141	4.362	1.29e-05
Longitud 3.0 cm	0.008226	0.078598	0.105	0.91665
Longitud 3.2 cm	-0.068334	0.058564	-1.167	0.24328
Día 2*Long. 2.7 cm	-0.063035	0.069949	-0.901	0.36750
Día 3*Long. 2.7 cm	-0.119349	0.071047	-1.680	0.09298
Día 4*Long. 2.7 cm	-0.099129	0.070869	-1.399	0.16188
Día 5*Long. 2.7 cm	-0.232952	0.071573	-3.255	0.00114
Día 2*Long. 2.8 cm	-0.039226	0.074776	-0.525	0.59988
Día 3*Long. 2.8 cm	-0.103789	0.075407	-1.376	0.16870
Día 4*Long. 2.8 cm	-0.115827	0.075990	-1.524	0.12745
Día 5*Long. 2.8 cm	-0.178418	0.076675	-2.327	0.01997
Día 2*Long. 2.9 cm	0.043158	0.084467	0.511	0.60939
Día 3*Long. 2.9 cm	0.124857	0.088943	1.404	0.16038
Día 4*Long. 2.9 cm	0.003901	0.085773	0.045	0.96372
Día 5*Long. 2.9 cm	-0.042433	0.083952	-0.505	0.61324
Día 2*Long. 3.0 cm	-0.022748	0.095932	-0.237	0.81256
Día 3*Long. 3.0 cm	-0.270215	0.098242	-2.750	0.00595
Día 4*Long. 3.0 cm	-0.726107	0.112125	-6.476	9.43e-11
Día 5*Long. 3.0 cm	-0.513447	0.101697	-5.049	4.45e-07
Día 2*Long. 3.2 cm	0.005884	0.075209	0.078	0.93764
Día 3*Long. 3.2 cm	-0.004199	0.074669	-0.056	0.95515
Día 4*Long. 3.2 cm	-0.005435	0.076347	-0.071	0.94325
Día 5*Long. 3.2 cm	-0.138228	0.078531	-1.760	0.07838
Efectos azarosos	Varianza	Desviación estándar		
Número de desove	0.05	0.23		
Longitud estándar de la hembra	0.13	0.35		

Nota: Los estimados de los coeficientes están en escala logarítmica.

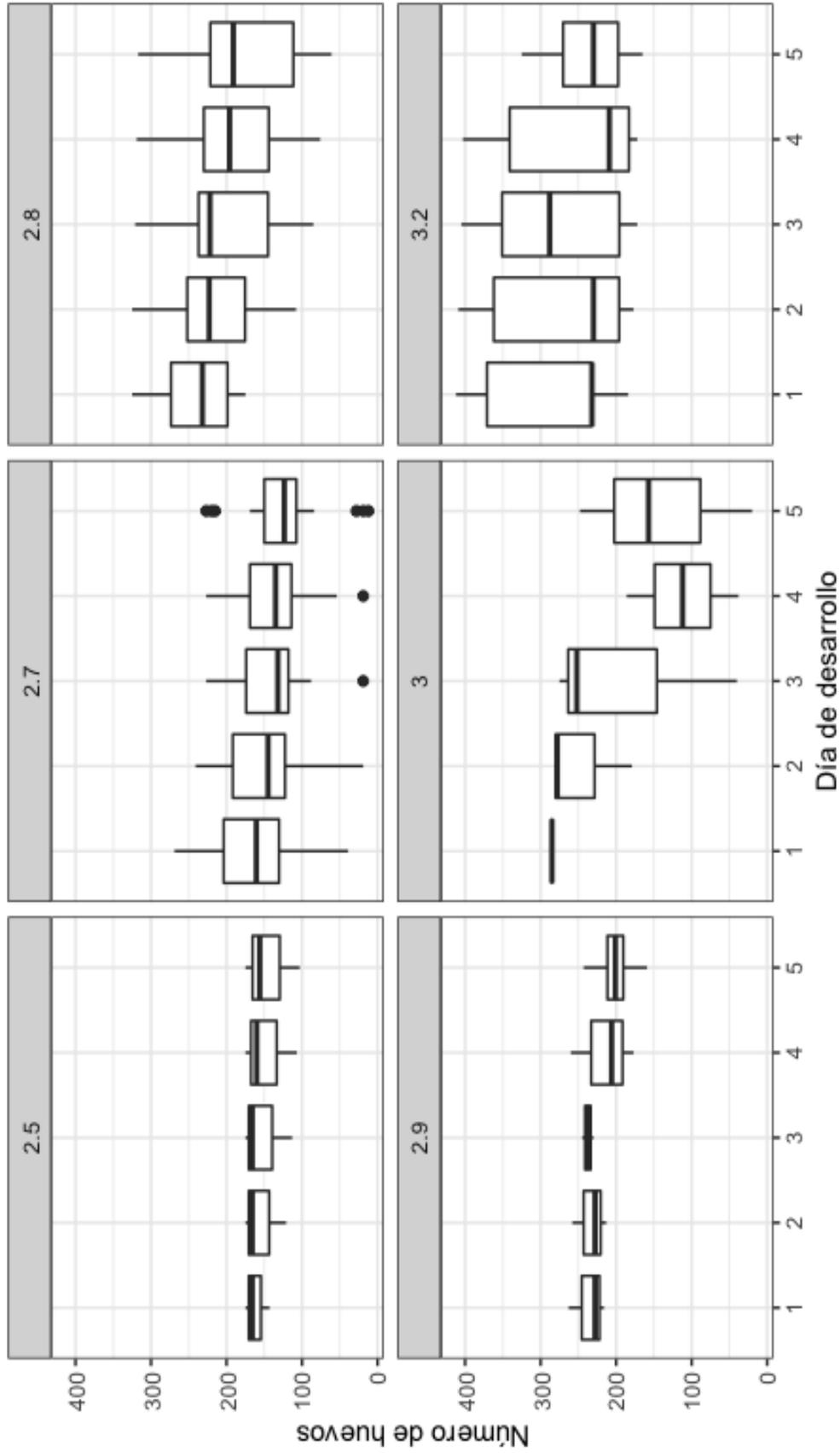


Figura 18. Número de huevos en agua cálida de acuerdo a la longitud estándar del macho parental de *E. puncticulatus*. La línea horizontal en negritas representa la mediana. Las cajas son el primer y tercer cuartil (50% de los datos), el bigote superior se extiende hasta el tercer cuartil hasta el valor más alto no más allá de $1.5 * IQR$ (rango inter-cuartil), el bigote inferior se extiende desde el primer cuartil hasta el valor más pequeño no más allá de $1.5 * IQR$. Los datos más allá de los bigotes son los valores extremos y están representados por puntos.

Tabla IX. GLMM del número de huevos en respuesta al día y la longitud estándar del macho en agua fría.

Efectos fijos	Estimado	Error estándar	z	p
Intercepto	5.02317	0.50040	10.038	< 2e-16
Día 2	-0.09970	0.12390	-0.805	0.42099
Día 3	-0.11596	0.12443	-0.932	0.35138
Día 4	-0.28526	0.13036	-2.188	0.02865
Día 5	-0.24717	0.12896	-1.917	0.05529
Long. 2.6 cm	0.53063	0.67811	0.783	0.43391
Long. 2.7 cm	0.54629	0.52981	1.031	0.30249
Long. 2.8 cm	0.32148	0.52759	0.609	0.54231
Long. 3.2 cm	0.36638	0.52818	0.694	0.48789
Día 2*Long. 2.6 cm	0.08979	0.14968	0.600	0.54860
Día 3*Long. 2.6 cm	0.09770	0.14159	0.690	0.49020
Día 4*Long. 2.6 cm	0.24132	0.14703	1.641	0.10074
Día 5*Long. 2.6 cm	0.06122	0.14703	0.416	0.67713
Día 2*Long. 2.7 cm	-0.22209	0.14177	-1.567	0.11722
Día 3*Long. 2.7 cm	-0.34787	0.14329	-2.428	0.01519
Día 4*Long. 2.7 cm	-0.26881	0.15151	-1.774	0.07602
Día 5*Long. 2.7 cm	-0.28685	0.14925	-1.922	0.05461
Día 2*Long. 2.8 cm	-0.02083	0.12842	-0.162	0.87113
Día 3*Long. 2.8 cm	-0.16787	0.12967	-1.295	0.19545
Día 4*Long. 2.8 cm	-0.06448	0.13558	-0.476	0.63435
Día 5*Long. 2.8 cm	-0.44559	0.13900	-3.206	0.00135
Día 2*Long. 3.2 cm	0.08172	0.13439	0.608	0.54314
Día 3*Long. 3.2 cm	0.08893	0.13223	0.672	0.50127
Día 4*Long. 3.2 cm	0.27803	0.14064	1.977	0.04806
Día 5*Long. 3.2 cm	0.15728	0.13675	1.150	0.25007
Efectos azarosos		Varianza		Desviación estándar
Número de desove		0.1		0.32
Longitud estándar de la hembra		0.22		0.47

Nota: Los estimados de los coeficientes están en escala logarítmica.

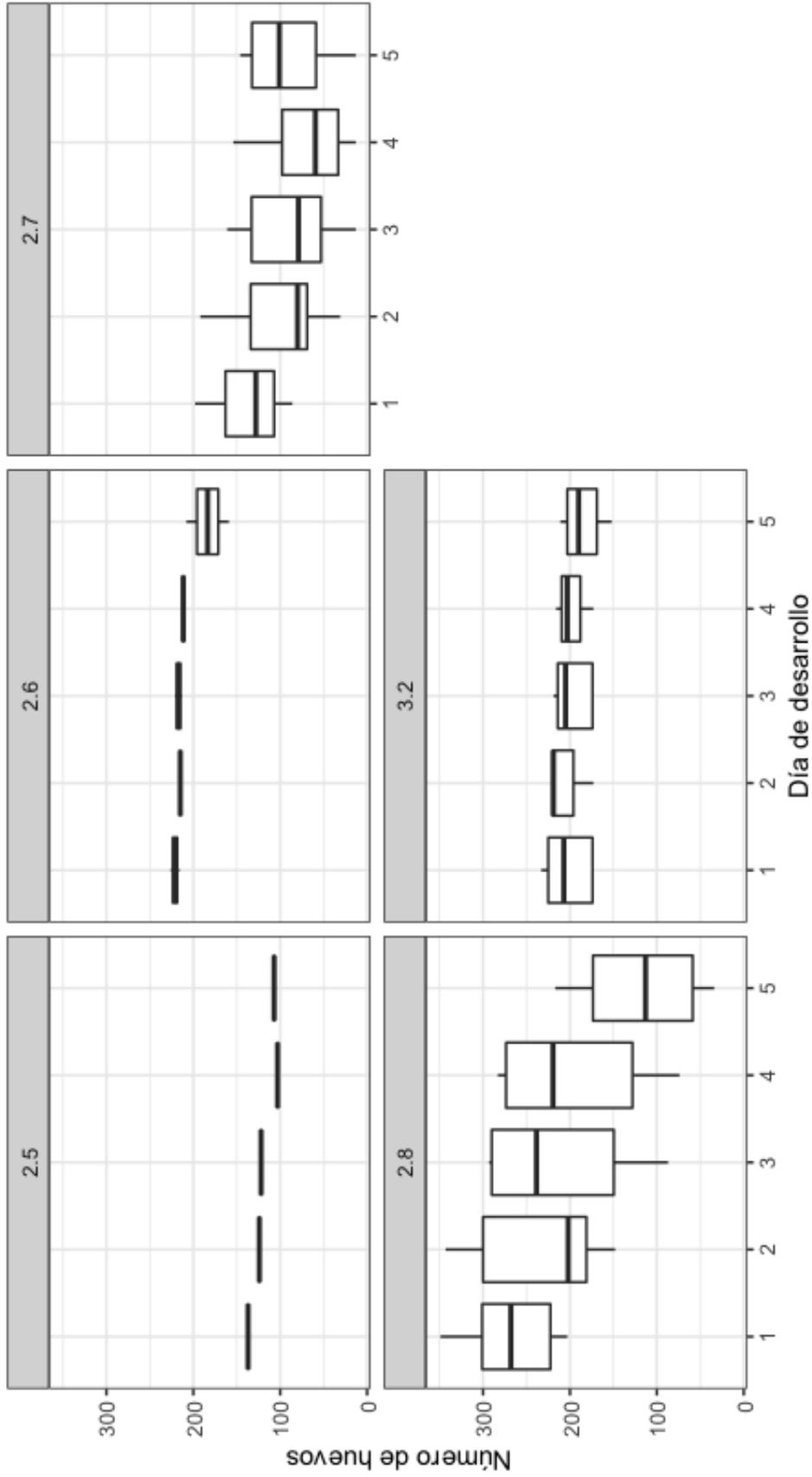


Figura 19. Número de huevos en agua fría de acuerdo a la longitud estándar del macho parental de *E. puncticulatus*. La línea horizontal en negritas indica la mediana. Las cajas son el primer y tercer cuartil (50% de los datos), el bigote superior se extiende desde el tercer cuartil hasta el valor más alto no más allá de $1.5 * IQR$ (rango inter-cuartil), el bigote inferior se extiende desde el primer cuartil hasta el valor más pequeño no más allá de $1.5 * IQR$.

7.3.1.2 Canibalismo filial y número de huevos inicial

A fin de corroborar si la predicción 2 del cuidado parental se cumplía, se tomó la cantidad de huevos de primer día (recién desovados) de los desoves catalogados como *canibalismo filial total* y *canibalismo filial parcial* de los desoves que se consideraron obtenidos en agua *cálida* y *fría* para proceder a realizar una prueba de Wilcoxon.

En la temperatura considerada como *cálida*, la cantidad inicial de huevos que obtuvieron los machos no difirió entre ambos eventos de canibalismo ($W = 164.5$, $p = 0.07631$; Fig. 20).

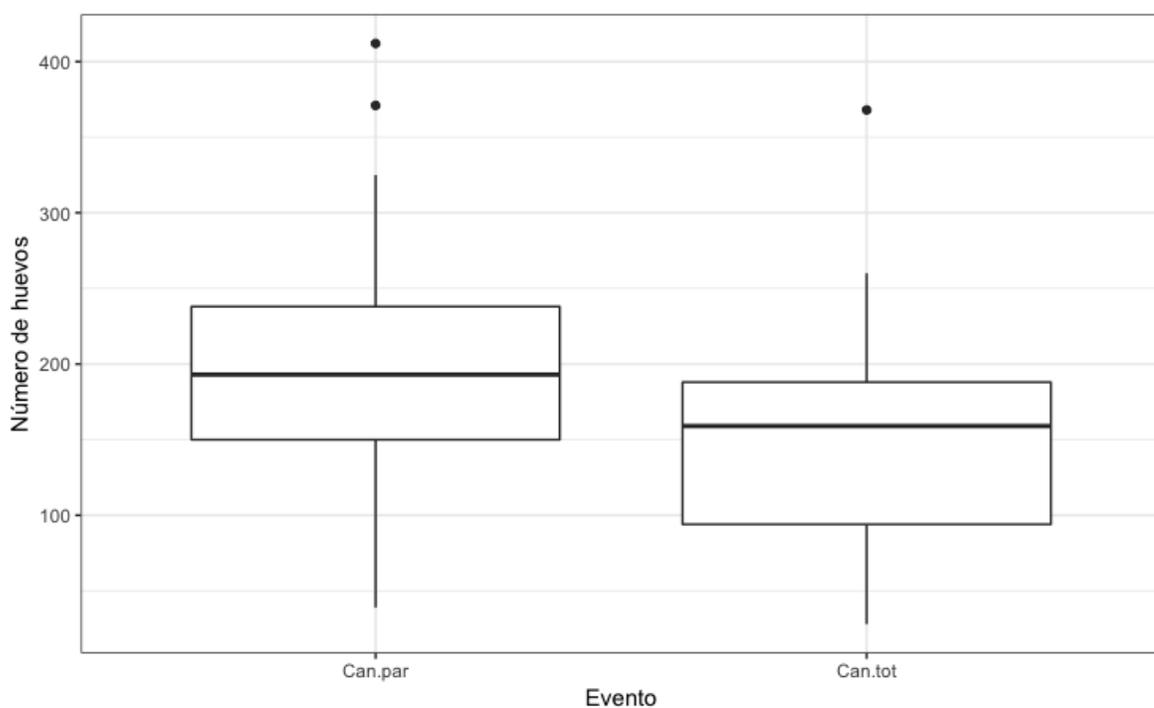


Figura 20. Número de huevos inicial de acuerdo al evento de canibalismo en agua cálida. La línea horizontal en negritas indica la mediana. Las cajas son el primer y tercer cuartil (50% de los datos), el bigote superior se extiende desde el tercer cuartil hasta el valor más alto no más allá de $1.5 * IQR$ (rango inter-cuartil), el bigote inferior se extiende desde el primer cuartil hasta el valor más pequeño no más allá de $1.5 * IQR$. Los datos más allá de los bigotes son los valores extremos y están representados por puntos.

Por otro lado, el número de huevos inicial en agua *fría*, difirió entre desoves de *canibalismo parcial* y *total* ($W = 21$, $p = 0.0273$; Fig. 21), siendo mayor en los desoves con *canibalismo filial parcial*, pues, en promedio, los desoves canibalizados completamente contaron con 135 huevos mientras que los canibalizados parcialmente tenían 215.

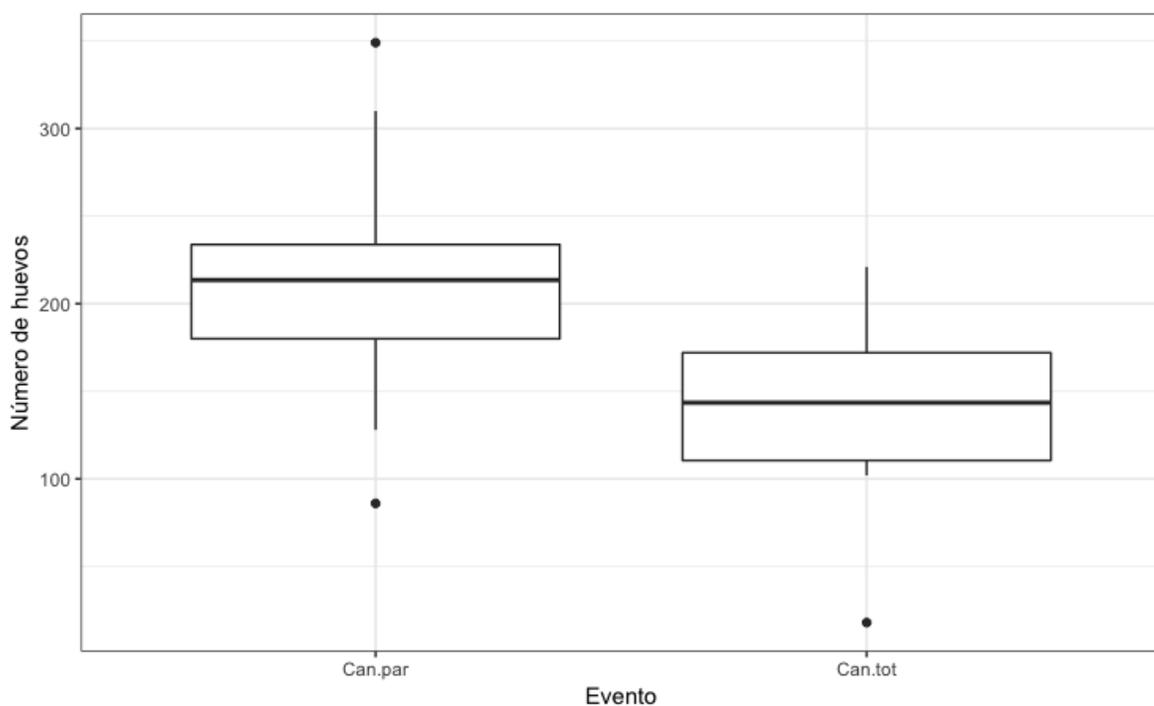


Figura 21. Número de huevos inicial de acuerdo al evento de canibalismo en agua fría. La línea horizontal en negritas indica la mediana. Las cajas son el primer y tercer cuartil (50% de los datos), el bigote superior se extiende va desde el tercer cuartil hasta el valor más alto no más allá de $1.5 * IQR$ (rango inter-cuartil), el bigote inferior se extiende desde el primer cuartil hasta el valor más pequeño no más allá de $1.5 * IQR$. Los datos más allá de los bigotes son los valores extremos y están representados por puntos.

8. DISCUSIÓN

8.1 Fecundidad por desove

El rango de tamaño en las parejas empleadas para las observaciones (2.2-4 cm TL) se encuentra por debajo del empleado por Pedrazzani *et al.* (2014), quienes emplearon individuos de 3.5 hasta los 5 cm de longitud total. La talla más pequeña correspondió a una hembra y, esa talla está englobada en la talla mínima para hembras maduras en otra especie del mismo género, *E. illecebrosus* (Colin, 1973).

Respecto a los días que les tomó para comenzar a desovar, en *E. puncticulatus* se registró un promedio de 68 días, el cual es mayor al documentado en otras especies, por ejemplo, *E. figaro* (Pereira Shei *et al.*, 2010), en la cual los desoves ocurren de 24 a 31 días después de formadas las parejas o, en *P. nocturna*, donde ocurren después de 41 días (Wittenrich *et al.*, 2007). Además, cabe destacar que en el caso de *E. figaro*, el rango de talla de los ejemplares empleados fue más restringido (3.3 – 4.1 cm; Pereira Shei *et al.*, 2010) que el empleado en el presente estudio (2.2 – 4.0 cm TL) y, quizá esta variabilidad en las tallas podría estar relacionada con la capacidad para madurar ovocitos o la energía requerida para ello. Otro aspecto que pudo haber influido en que las pares reproductivos demoraran en desovar es el método de formación de las parejas, pues en diferentes estudios se colocan más de 2 individuos en un solo acuario en periodo de prueba para que escojan con quien formar pareja (por ejemplo: Meirelles *et al.*, 2009; Pereira Shei *et al.*, 2010). Esta libertad de poder elegir pareja se ha observado que influye en el tiempo que le toma a una hembra desovar, como en un estudio en el gobio de arena (*P. minutus*), donde a las hembras que se les dio a elegir entre dos machos, desovaron en un periodo de tiempo menor a las primeras 24 horas de haber sido colocados juntos, mientras que a las hembras que no se les dio la libertad de elegir, desovaron en el doble de tiempo (Lindström y Kangas, 1996). Por otra parte, el estado reproductivo también es un factor a considerar, pues existen trabajos donde las hembras utilizadas en la formación de parejas corresponden a hembras con ovocitos maduros (Järvi-Laturi *et al.*, 2011) o con la presencia de algún carácter indicativo de su condición, como la coloración nupcial rojiza en el caso de *Pelvicachromis taeniatus*, la cual entre más grande sea, mayor es

la probabilidad de desove (Baldauf *et al.*, 2011). En el presente trabajo se observó que el menor tiempo en desovar ocurrió en las 2 parejas cuyas hembras tuvieron señales de ovocitos maduros (abdomen redondeado). Dejando de lado esa variable (madurez de la hembra), las demás parejas mostraron una reducción en el tiempo de desove cuando estuvieron emparejadas con un macho más grande y, el menor tiempo para desovar fue donde la hembra estuvo con un macho 0.6 cm mayor (Tabla III, Fig. 3); ejemplos donde la talla del macho facilita el éxito de apareamiento han sido documentados en el blenio de labios rojos (*O. atlanticus*; Côte y Hunte, 1989).

El intervalo de días entre desoves mostró una variación de 7 hasta 97 días, con un promedio de 14 días, intervalo mayor al reportado para la misma especie por Pedrazzani *et al.* (2014), donde el máximo fue de 10 días. en el caso del presente estudio, ese intervalo fue muy amplio inclusive en el desove 2, pues hubo una pareja que tardó 55 días en desovar de nuevo. Este intervalo entre desoves, fue incluso mayor que en otros góbidos como *C. dicrus* (5 días; Kramer *et al.*, 2009), *E. figaro* (8 – 10 días; Pereira Shei *et al.*, 2010). La variación registrada pudo ser consecuencia de que se llevó seguimiento de más de dos eventos de desove por pareja y, los costos de producción de huevos podrían ser distintos para cada hembra.

La disposición de los huevos desovados en el gobio de cabeza roja (*E. puncticulatus*) en una sola capa parece ser común entre los góbidos, como ha sido registrado en *C. dicrus*, *C. eidolon* y *C. thrix* (Kramer *et al.*, 2009), *P. martensi* (Torricelli *et al.*, 1985), *E. figaro* (Pereira Shei *et al.*, 2010), entre muchas otras especies de la familia Gobiidae. Sin embargo, lo que difirió fue el lugar de adhesión, ya que en *E. puncticulatus* los desoves se observaron en la base de la cara interna del nido al igual que lo reportado en *N. melanostomus* (Wickett y Corkum, 1998) y, contrario a lo que se ha reportado en otras especies donde se han observado en el techo del nido, por ejemplo: *N. melanostomus* (Meunier *et al.*, 2009), *E. oceanops* (Valenti, 1972) y *P. microps* (Magnhagen, 1995). Los huevos adheridos al techo es un patrón común en los gobios y, junto con una forma ovoide, presumiblemente ayudan para que el macho pueda mover el agua a través de la superficie de los huevos y así las partículas de sedimento pueden ser fácilmente removidas (Wickett y Corkum, 1998). Wickett y Corkum (1998) sugieren que colocar los huevos en la base del nido podría afectar la

supervivencia si se requiere un esfuerzo mayor por parte de los machos para el mantenimiento del nido.

Como se mencionó, se observaron protuberancias en la región distal de los huevos del gobio de cabeza roja difiriendo de otras especies donde las cápsulas pueden tener formas distintas: redondeadas como es el caso de *P. nocturna* (Wittenrich *et al.*, 2007) o fusiformes como es el caso de *Gobius paganellus* (Borges *et al.*, 2003). Dichas protuberancias han sido registradas en otras especies del mismo género, por ejemplo, *Elacatinus genie*, *E. evelinae*, *E. horsti*, *E. louisae*, *E. xanthiprora* (Colin, 1973) y *E. oceanops* (Colin, 1973; Feddern, 1967), con 5 a 6 protuberancias. Además, se considera que la forma del huevo puede ser un carácter distintivo de *Elacatinus* (Colin, 1973). Aunado a ello, la forma del huevo podría tener también un carácter adaptativo pues, en los engráulidos los huevos con forma de elipsoide se consideran como un mecanismo para reducir el canibalismo por parte de los padres filtradores inmediatamente después del desove (Blaxter, 1988). Por otro lado, algunos de los huevos de *E. puncticulatus* presentaron forma oblonga (Fig. 5b), morfología también registrada en *E. oceanops* (Feddern, 1967) y *C. inconstans*, donde se consideraron como *anormales* y presentaron coloración blanca, opaca o el embrión deformado (Salfert y Moodie, 1985).

El número de huevos promedio por desove fue de 192, cantidad mayor que la encontrada por Pedrazzani *et al.* (2014) en la misma especie ($\bar{x}=152$), pero dentro del rango de otras especies del género como *E. evelynae* de quien reportan un rango aproximado de 200 a 250 (Olivotto *et al.*, 2005). Las diferencias en la cantidad de huevos entre lo reportado por Pedrazzani *et al.* (2014) y el presente trabajo podrían deberse a la temperatura y el fotoperiodo, que son elementos influenciando la madurez de la gónada (Smith, 1969). La temperatura fue uno de los elementos que difirió entre ambos trabajos pues, ellos la mantuvieron casi constante a 26°C, mientras que, en este trabajo, ese factor varió con la temperatura ambiental (20.5 – 26°C), sin embargo, sería lógico pensar que una variación mayor en la temperatura traería influencias negativas en el número de huevos y no al revés. Otro factor a tomar en consideración es la alimentación, ya que ellos utilizaron camarón, carne de pescado y crustáceos picados, mientras que nosotros utilizamos nauplios de *Artemia* sp y,

esporádicamente, Thera +A®. Así mismo, tales diferencias también pueden responder a variaciones entre poblaciones como se observó en *Cotus gobio*, donde el número de lotes de huevos producidos al año y la fecundidad absoluta registraron variación entre diferentes hábitats (Mann *et al.*, 1984), sin embargo, no se sabe si los ejemplares utilizados por Pedrazzani *et al.* (2014) son una población distinta a la empleada en el presente trabajo, pues la empresa Proaquatix® de donde obtuvieron sus ejemplares no especifica el lugar de colecta de los reproductores.

La cantidad de huevos en función de la talla de la hembra del gobio cabeza roja tendió a aumentar. El aumento de la cantidad de huevos con un aumento en la talla se ha corroborado en diversas especies, por ejemplo, *N. melanostomus* (MacInnis y Corkum, 2000), *R. giurinus* (Tamada, 2005), *Rhinogobius sp.* CB (variedad bandas cruzadas; Tamada y Iwata, 2005) y *G. flavescens* (Pélabon *et al.*, 2003), aunque también hay especies donde esa relación no existe, como el caso de *L. dalli* (Pradhan *et al.*, 2015) y de *P. taeniatus* (Baldauf *et al.*, 2011). Por otro lado, el número de huevos por evento de desove tendió a disminuir con el tiempo (en desoves posteriores). Esa tendencia a la disminución en la cantidad de huevos conforme se presentan los desoves siguientes ya había sido reportada por Colin (1973), quien además afirmó que tal disminución puede ser de 10 a 20 huevos en *Elacatinus*.

Si bien la mayoría de las parejas observadas lograron desovar, utilizando el método de *no elección de pareja (apareamiento forzado)* podría traer posibilidad de estudiar aspectos tales como el tamaño de los huevos, la producción de los mismos y la supervivencia de la descendencia tal como lo proponen Møller y Thornhill (1998).

8.2 Comportamiento de cortejo

En contexto de *cortejo*, se identificaron varias categorías de comportamiento (9), las cuáles se han observado en otras especies de peces y no sólo pertenecen al cortejo en sí, sino también a actividades relacionadas con la *preparación del sitio de anidación* por parte del macho (Tabla VI, comportamientos señalados con asterisco); esos comportamientos son *frotamiento*, *mordisqueo* y *aireación*.

A la acción de *frotamiento* de la región urogenital se han atribuido diferentes funciones, tales marcar el territorio de ovoposición, fijar los huevos al sustrato, y la formación de una capa

de esperma sobre el sustrato antes de la ovoposición, siendo este el caso para *Zosterisessor ophiocephalus*, el cual mantiene elongada la papila contra la cara del nido (Marconato *et al.*, 1996). El *frotamiento*, se ha observado como una actividad de limpieza del sitio de anidación en *E. oceanops* (Valenti, 1972) y *E. evelynae*, donde no sólo se realiza con el vientre sino también con la aleta anal (Olivotto *et al.*, 2005). En *B. soporator* (Tavolga, 1956) y *N. melanostomus* (frotamiento contra el cielo de la cara interna del nido; Meunier *et al.*, 2009) no se reporta su posible función. Para el caso particular del gobio de cabeza roja, proponemos que el *frotamiento* podría tener un rol en la adhesión del esperma pues el acetato que recubría las paredes internas del nido era removido constantemente, sin embargo, no se descarta totalmente la posible función de limpieza.

Para el caso del comportamiento de *mordisqueo*, se ha reportado en otras especies como *E. oceanops*, donde se ha propuesto como mecanismo de remoción de partículas (Valenti, 1972), y es posible que opere del mismo modo en *E. puncticulatus*, aunque el cambio constante del acetato dentro del nido hace pensar que no es así.

Otro comportamiento observado es la *aireación* sin huevos en el nido, que se ha reportado en otros góbidos como *P. microps*, *P. minutus* (Blom *et al.*, 2016), *N. melanostomus* (Meunier *et al.*, 2009) y *Rhinogobius* sp. (Okuda *et al.*, 2004), siendo en esas dos últimas especies donde se ha propuesto que ese comportamiento tiene la finalidad de atraer a la pareja y de dispersión de olores (Meunier *et al.*, 2009; Okuda *et al.*, 2004). En el caso de *N. melanostomu*, la *aireación* con las aletas pectorales se plantea con la función de remover las partículas en el nido, mientras que la *aireación* con las aletas caudales (con la cola en la entrada del nido) podría bombear los olores y residuos fuera del nido; dicho comportamiento se ha hipotetizado que aumenta como respuesta a extractos gonadales y feromonas de la hembra (estrona; Meunier *et al.*, 2009). La posible función de dicho comportamiento en *E. puncticulatus* queda aún como incógnita.

Por otro lado, entrando a la parte más conspicua del *cortejo*, se evaluaron los comportamientos de *temblor*, *acercamiento* y *entrada al nido*. La hembra que se *acercaba al nido* podía permanecer quieta o nadar de un lado a otro con movimientos sigmoideos. Cuando la hembra permanecía quieta, no se descarta la posibilidad de que estuviera

ocurriendo comunicación sonora como se ha reportado en otras especies de gobios como *P. pictus* (Amorim *et al.*, 2013); o química, mediante la liberación de feromonas como en el caso de las hembras de guppy (Guevara-Fiore *et al.*, 2010). Los movimientos sigmoideos de la hembra en la entrada del nido podrían ser vistos como un mecanismo mediante el cual la hembra hace ver al macho la redondez de su abdomen como un signo de cortejo al igual que lo observado en *G. flavescens*, donde las hembras curvean su cuerpo para demostrar la redondez y el color naranja de su abdomen (Sköld *et al.*, 2008) o, como en *L. dalli* donde la hembra adquiere una posición estacionaria perpendicular al macho para mostrar su estado de gravidez (Pradhan *et al.*, 2015).

El cortejo del macho consistió en despliegues denominados *temblor*, los cuales se han observado en *G. flavescens* (de Jong *et al.*, 2009; Wacker *et al.*, 2012), *H. bimaculatus* (Bastock, 1967) y *E. evelynae* (Olivotto *et al.*, 2005). Es importante mencionar que no siempre que el macho comenzaba el *cortejo* (*temblor*) la hembra permanecía cerca o respondía entrando al nido, pues hubo ocasiones (Fig. 9b) en las que la hembra se alejaba cuando el macho comenzaba el cortejo. Este último suceso puede obedecer a 1) que la hembra esté evaluando la calidad del *cortejo* que despliega el macho antes de desovar con él (Amorim *et al.*, 2013), probando su vigor y tenacidad o, 2) a la falta de receptividad o interés (Cole y Endler, 2016; Cox y Le Boeuf, 1977) el cual se haría menos notorio a medida que la hembra se vuelve más receptiva (Estes, 1991).

La coloración nupcial es comúnmente influenciada por hormonas sexuales. Aunque la coloración nupcial del cuerpo en peces teleósteos es generalmente más pronunciada en machos, las hembras de algunas especies también desarrollan patrones de coloración a medida que se vuelven sexualmente receptivas (Sköld *et al.*, 2008). En *E. puncticulatus*, en varias ocasiones que el macho comenzaba el cortejo, se notó un cambio de *coloración* hacia lo negrozco (Fig. 7), pero la forma de observación de las parejas falló en detectar la duración total de dicho cambio pues, cuando el macho dirigía su cabeza hacia el fondo del nido la cámara no podía captar esos cambios debido a que siempre comenzaron en la región oral. El cambio de *coloración* en esta especie ya había sido mencionado por Thompson *et al.* (1979). El cambio de coloración en machos que cortejan ha sido documentado en varias especies de

gobios, por ejemplo: *C. dicrus*, donde la coloración del macho cambia a un gris oscuro y las aletas transparentes presentan un margen de color plateado azulado (Kramer *et al.*, 2009); *G. cobitis*, donde el macho despliega una coloración negra, con los bordes de las aletas impares de coloración blanca y completamente erectas (Faria *et al.*, 1998), y *B. saporator* donde los machos también se tornan negruzcos y, la porción de coloración negra indica si es fase pre combate (coloración completa) o fase de cortejo (coloración en la región oral; Tavolga, 1956). El significado del cambio de coloración en el gobio de cabeza roja podría estar obedeciendo a una fase de atracción (*cortejo*), aunque también podría servir de advertencia a intrusos pues en una ocasión, en las *observaciones preliminares*, se observó que una hembra entró al nido cuando el macho estaba cuidando a su progenie y, rápidamente cambió a una coloración completamente negra y la ahuyentó del nido.

Las hembras de *E. puncticulatus* también presentaron cambios de *coloración*, pero en la región urogenital (Fig. 8), tal como lo habían reportado Pedrazzani *et al.* (2014). El cambio de coloración, a medida que se acerca el desove, se ha reportado en hembras de *Pomatoschistus canestrinii*, donde dicho cambio consiste tornar el abdomen amarillo y de rayas oscuras alrededor de los ojos (Malavasi *et al.*, 2009); en *G. flavescens*, la coloración del vientre se torna naranja a consecuencia de tres componentes: la transparencia de la piel, la coloración de la piel y la coloración de la gónada (Sköld *et al.*, 2008); y en *K. panizzae*, donde las hembras listas para desovar desarrollan un parche amarillo en su vientre, y el área de este parche indica la fecundidad de la hembra (Svensson *et al.*, 2006). La importancia de esos cambios de coloración vistos desde la perspectiva de selección sexual radica en que, bajo el supuesto del hándicap (Zahavi, 1975), esos caracteres muestran la calidad reproductiva de los individuos, así, un macho o hembra más colorida podría ser signo de una pareja de mayor calidad; por ejemplo: con menor carga parasitaria o con mayor función inmune (Cole y Endler, 2016), pues, se ha observado, por ejemplo, que las hembras de *N. melanostomus* pasan más tiempo cerca de los machos pigmentados que con los machos sin pigmento (Meunier *et al.*, 2009). En machos también se ha reportado una preferencia hacia hembras coloridas, por ejemplo, en *G. flavescens* (Pélabon *et al.*, 2003).

En este trabajo, y debido al método de filmación, no se logró captar la duración total del desove, pero sí podemos afirmar que ocurrió en las primeras horas del día y que duró más de 20 minutos. El desove confinado a las primeras horas del día se ha reportado en *O. atlanticus*, donde ocurre en las 3 primeras horas de la luz del día (Côte y Hunte, 1989) y en *Stegastes rectifraenum*, en el cual aproximadamente el 90% de los desoves observados ocurrieron durante las dos primeras horas del día (Petersen y Marchetti, 1989); y lo mismo en *E. evelynae* (Olivotto *et al.*, 2005) y *E. oceanops* (Valenti, 1972).

En *E. puncticulatus*, el acto de desove se llevó a cabo con los dos peces mostrando una elongación de la papila genital y con el macho mostrando una coloración negra intensa, excepto en un caso (Fig. 7d). El macho, pasaba mucho tiempo vibrando el cuerpo y tocando a la hembra con la cola, y esta vibración en el desove también se ha registrado en *E. evelynae* (Olivotto *et al.*, 2005).

Como es evidente, dada la técnica de investigación utilizada, en el presente estudio sólo se consideraron las características visuales que conforman el acto del cortejo. Se puede concluir que las hembras y los machos presentan ornamentación sexual durante la época de apareamiento, patrón que también se ha observado en especies como *G. flavescens* (Pélabon *et al.*, 2003). Sin embargo, está bien documentado que los peces envían y reciben señales químicas, eléctricas, acústicas y mecano-sensoriales, además de las visuales, sugiriendo que hay una comunicación multimodal frecuente (Malavasi *et al.*, 2009), con lo cual se plantea aún un campo amplio de trabajo futuro para poder comprender el cortejo en su totalidad en esta especie.

8.3 Cuidado paternal

En peces, han evolucionado diferentes comportamientos con la finalidad de proveer cuidado, protección o ambas hacia la progenie en desarrollo (Mertz y Barlow, 1966). Dentro de los comportamientos de cuidado paternal en *E. puncticulatus*, se identificaron: *la aireación, boca en contacto con los huevos, la liberación de las larvas* y, posiblemente, *el frotamiento*. Dentro de los comportamientos de protección, se consideró *la aproximación* rápida hacia la hembra cuando ésta se acercó al nido con huevos.

La *aireación*, es el comportamiento más ampliamente distribuido entre los peces, como por ejemplo en *Jordanella floridae* (Mertz y Barlow, 1966), *A. leucogaster* (Goulet, 1998), *R. nitidus* (Matsumoto *et al.*, 2012), *P. martensi* (Torricelli *et al.*, 1985), *P. microps*, *P. minutus* (Svensson *et al.*, 1998), *C. eremius* (Symons *et al.*, 2011), y *G. flavescens* (Amundsen y Forsgren, 2001; Forsgren *et al.*, 2004). Sin embargo, a pesar de ser un comportamiento ampliamente distribuido, no todas las especies lo despliegan de la misma manera: algunos utilizan las aletas pectorales, como el caso de *A. leucogaster* (Goulet, 1998), *R. nitidus* (Matsumoto *et al.*, 2012) y *C. eremius* (Symons *et al.*, 2011); otros, la aleta dorsal y la caudal como el caso de *G. niger* (Immler *et al.*, 2004); y otros más, utilizan las aletas pectorales y movimientos sinusoides como en *P. martensi* (Torricelli *et al.*, 1985), siendo éste último patrón el más parecido a *E. puncticulatus*. La función atribuida al despliegue de este comportamiento es la oxigenación, mediante la circulación de nuevas corrientes de agua entre la progenie, o remoción del sedimento (Blumer, 1982; Lissåker *et al.*, 2002; Mertz y Barlow, 1966). En nuestras observaciones se pudo constatar que la *aireación* se incrementó ligeramente a medida que se acercaba la eclosión de las larvas (Fig. 14), un mecanismo similar registrado en *P. martensi* (Torricelli *et al.*, 1985) sin embargo nuestras observaciones no se pusieron a prueba con algún estadístico.

En el presente trabajo se considera que, el comportamiento de *boca en contacto con los huevos*, corresponde a una fusión de comportamientos: *inspección* y *mordisqueo a los huevos*. La *inspección* u *olfateo* de los huevos se ha reportado en machos de *N. melanostomus* donde, después de la *inspección*, el macho mordisqueaba los huevecillos (Meunier *et al.*, 2009). El *mordisqueo* se ha observado también en *Rhinogobius sp* (Okuda *et al.*, 2004) y *B. saporator* (Tavolga, 1954), aunque a este comportamiento también se le ha denominado *remoción* y, su despliegue suele ser para eliminar los huevos muertos o enfermos (Blumer, 1979; Lissåker *et al.*, 2002) como el caso de *G. isaza* (Takahashi *et al.*, 2004) y *P. minutus* (Lissåker *et al.*, 2002). En *P. martensi* el tiempo en contacto con los huevos tendió a ser menos frecuente en el curso del cuidado parental, por lo cual se sugirió que dicha actividad tiene que ver con la limpieza de los huevos, o que sirve para despegar y eliminar huevos que pudieron haber degenerado (Torricelli *et al.*, 1985); en *N. melanostomus* se sugiere como una

técnica para encontrar huevos muertos o no saludables (Meunier *et al.*, 2009). En el caso del gobio de cabeza roja, el despliegue de la boca en contacto con los huevos parece ser similar a lo ya mencionado para *P. martensi* y *N. melanostomus*, pero también cumpliendo una función de limpieza pues, en algunas ocasiones se observó que el macho sólo abría las mandíbulas, pero no removía a los huevos. Sólo en una pareja se observó que el tiempo de la boca en contacto con los huevos disminuía a lo largo del cuidado parental, pero en las demás este tiempo fue muy similar en todos los días de observación.

En *E. puncticulatus*, así como en otras especies con genéricas, no se tienen registros del macho ayudando a las larvas recién eclosionadas a salir del nido, por lo que este estudio corresponde a la primera documentación de este comportamiento. Sin embargo, en *B. soporator*, se sabe que las larvas eclosionan con ayuda del macho, el cual despliega movimientos rápidos hacia los huevos (Tavolga, 1956) pero no se menciona que los ayude a nadar hacia la columna de agua.

Respecto al comportamiento catalogado como *frotamiento*, se ha observado como parte del cuidado parental en *G. cobitis* (Faria *et al.*, 1998) y *L. dalli* (Pradhan *et al.*, 2015; Solomon-Lane *et al.*, 2014). La finalidad de este comportamiento podría consistir en limpiar la superficie de los huevos y, cuando se despliega justo después del desove también podría estar siendo parte del mecanismo de liberación de esperma como se ha planteado en la fase de preparación del nido (ver *Cortejo*).

La *aproximación* o *persecución* hacia los intrusos es un comportamiento que se ha registrado en especies como *N. melanostomus* (Meunier *et al.*, 2009) y *Pimephales promelas* (Sargent, 1988). En el caso de las observaciones en *E. puncticulatus*, la hembra pasa a ser un posible depredador de huevos pues, en algunas ocasiones se observó entrando al nido y mordisqueando la masa de huevos hasta que el macho la sacó del nido, lo cual sugiere que la hembra no es capaz de reconocer su propia progenie, contrastando con lo documentado en *A. leucogaster* donde se reporta que las hembras observan la masa de huevos, pero nunca la mordisquean (Goulet, 1998). Además, también han sido reportados casos donde la hembra se acerca, entra al nido y el macho no la ahuyenta de nido, como ocurre con *E. oceanops* (Feddern, 1967).

En *E. puncticulatus*, a los machos en fase parental se les observó en tonalidad negruzca pero no durante todo el desarrollo de la prole. Esta observación no concuerda con Colin (1973), quien reporta que los individuos de *Elacatinus* spp cuando cuidan la prole cambian a un color oscuro y sus coloridas líneas llegan a ser casi invisibles.

8.3.1 Canibalismo filial

Hay diversos mecanismos de reducción de la prole: enfermedades, depredación o *canibalismo filial* (Sargent, 1988). En este trabajo con *E. puncticulatus* se observó solamente el último fenómeno.

El porcentaje de desoves canibalizados totalmente por *E. puncticulatus* no superó el 25% del total en agua *cálida* o *fría* (Fig. 17). El porcentaje de desoves *canibalizados* es variable entre las especies: en *E. flabellare*, se encontró que los machos fueron caníbales de desoves completos en más del 50% de los casos (56.1% del total de machos observados; Lindström y Sargent, 1997); en *S. rectifraenum* se encontró que 52 lotes desaparecieron antes de la eclosión (28.3%), de un total de 184 observados (Petersen y Marchetti, 1989); y, en *A. sexfasciatus*, el *canibalismo total* se observó en el 7.9% de los desoves (11 de un total de 139; Manica, 2002a). En cuando al gobio de cabeza roja, el *canibalismo filial total* no superó el 25% del total, ni en agua considerada *cálida* o *fría*, aunque ese porcentaje podría estar sujeto a cambios si se hubieran logrado catalogar en algún evento de *canibalismo* a los desoves considerados como *sin información* (Fig. 17).

Cuando existió *canibalismo filial total*, tanto en desoves de agua *cálida* y *fría*, los huevos duraban en el nido menos de 6 días. En otras especies como *E. flabellare*, se reporta que los machos caníbales acababan con la masa de huevos completa en 4.6 días en promedio. (Lindström y Sargent, 1997); en *S. rectifraenum* el desove se pierde dentro de los primeros días de desarrollo (Petersen y Marchetti, 1989).

En el presente estudio con *E. puncticulatus*, la hipótesis *basada en la energía* (ver *Introducción – Cuidado parental*) no explica el canibalismo debido a que, contrario a lo que

reportan Pedrazzani *et al.* (2014), los machos siguen alimentándose, aunque estén en fase parental, lo cual impediría que su condición energética disminuyera.

Por otro lado, se registró en *E. puncticulatus* que el *canibalismo parcial* aumenta conforme transcurren los días de desarrollo, siendo pronunciada en los días 4 y 5 tanto en agua *cálida* como agua *fría*, contrario a la hipótesis de Rohwer (1978), quien predice que los machos prefieren consumir los huevos más jóvenes debido a que tienen el más bajo valor reproductivo. También contrasta con el reporte en *P. promelas*, donde la mortalidad diaria de los huevos disminuyó con el desarrollo de los mismos, registrando la mayor mortalidad en el día 1 (Sargent, 1988). En *P. microps* también se reporta un menor *canibalismo* de los huevos más desarrollados (Vallon y Heubel, 2016). Estos resultados permiten rechazar parcialmente la predicción 1 del cuidado parental, este inusual patrón permanece a la espera de nuevos trabajos.

La cantidad de huevos inicial fue mayor en los desoves catalogados como *canibalismo parcial*, sin embargo, esto sólo se observó en agua *fría*. Esto podría estar ligado al hecho de que las larvas tardan más en desarrollarse en temperaturas bajas por lo que el macho debe valorar más el tamaño del desove en esas condiciones que en aguas cálidas.

Adicionalmente, se sugiere que la hipótesis *del control de infecciones* y el *canibalismo selectivo* podrían ponerse a prueba en futuros trabajos debido a que se observaron huevos que no eran viables (Fig. 5b), incluso el macho podría estar seleccionando también a aquellos huevos que no se hayan fertilizado, pues se ha reconocido en *Hippoglossus hippoglossus* que el porcentaje de fertilización es diferente en los huevos producidos por hembras que desovan por primera vez a aquellas que ya han tenido desoves previos (56% contra 81%; Evans *et al.*, 1996); de aquí, surgen interrogantes como ¿existe el canibalismo selectivo por esta morfología de huevos?

Como se pudo observar, el *canibalismo filial* cambió a lo largo de los desoves. El presente trabajo demostró mayor *canibalismo* en huevos más viejos, sin embargo, aún falta discernir el rol que pudieran presentar comportamientos previos al cuidado parental (como el cortejo) (Svensson *et al.*, 2004), las características del sitio de anidación (Côte y Hunte, 1989), la

edad del individuo (Takeyama *et al.*, 2002) y la calidad del huevo, entre otras características con el hecho de presentar o no esta conducta.

9. CONCLUSIONES

El intervalo para registrar el primer desove fue de 8 a 128 días y mostró estar influenciado por el tamaño del macho con el que la hembra fue colocada.

El intervalo entre desoves varió de 7 a 97 días.

La cantidad de huevos osciló entre 18 y 412, siendo las hembras más grandes las que produjeron más huevos. La cantidad de huevos producida disminuyó con cada evento de desove.

El tamaño de la hembra mostró ser un carácter importante en la fecundidad.

La preparación del nido estuvo mezclada con el cortejo. Se observó al macho más activo que a la hembra.

Se confirmó que los machos son los únicos que cuidan a la progenie y que el canibalismo filial también lo lleva a cabo la hembra.

Un macho parental registró eventos de canibalismo filial total y parcial a lo largo de los desoves observados.

El canibalismo filial en *E. puncticulatus* no estuvo regido por la hipótesis basada en la energía.

El canibalismo filial fue más pronunciado en el día 4 del desarrollo de la progenie.

La cantidad inicial de huevos en *agua cálida* no difirió entre canibalismo filial parcial y total, sin embargo, sí lo hizo en los desoves de *agua fría*.

Trabajos a futuro con *E. puncticulatus*...

Dilucidar si el tiempo hasta el primer desove está influenciado por las experiencias reproductivas pasadas de la hembra o con la elección de pareja.

Conocer si el intervalo entre desoves es diferente entre hembras de tamaños distintos.

Determinar la calidad del huevo por evento reproductivo (tamaño, contenido lipídico, de aminoácidos).

Conocer si el cortejo del macho está influenciado por las características de la hembra.

Determinar las características que evalúan los sexos al elegir con quien aparearse.

¿La calidad del cuidado parental (esfuerzo parental) cambia?, si es así, ¿está influenciado por el individuo, con la calidad de la progenie o con las experiencias reproductivas pasadas?

Determinar si existe canibalismo filial selectivo (por ejemplo, hacia los huevos deformes).

10. LITERATURA CITADA

- Agarwal, N. K. 2008. Fish reproduction. APH Publishing Corporation. New Delhi. 157p.
- Ahnesjö, I., C. Kvarnemo, S. Merilaita. 2001. Using potential reproductive rates to predict mating competition among individuals qualified to mate. *Behav. Ecol.* 12(4):397–401.
- Allen, G. R., D. R. Robertson. 1994. Fishes of the Tropical Eastern Pacific. University of Hawaii Press. Hong Kong. 332p.
- Amorim, M. C. P., A. N. da Ponte, M. Caiano, S. S. Pedroso, R. Pereira, P. J. Fonseca. 2013. Mate preference in the painted goby: the influence of visual and acoustic courtship signals. *J. Exp. Biol.* 216:3996–4004.
- Amorim, M. C. P., S.S. Pedroso, M. Bolgan, J. M. Jordão, M. Caiano, P. J. Fonseca. 2013. Painted gobies sing their quality out loud: acoustic rather than visual signals advertise male quality and contribute to mating success. *Funct. Ecol.* 27(2):289–298.
- Amundsen, T. 2003. Fishes as models in studies of sexual selection and parental care. *J. Fish Biol.* 63:17–52.
- Amundsen, T., E. Forsgren. 2001. Male mate choice selects for female coloration in a fish. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98(23):13155–13160.
- Andersson, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey. 599p.
- Andersson, M., Y. Iwasa. 1996. Sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 11(2):53–58.
- Balart, E. F., A. González-Cabello, R. C. Romero-Ponce, A. Zayas-Álvarez, M. Calderón-Parra, L. Campos-Dávila, L. T. Findley. 2006. Length–weight relationships of cryptic reef fishes from the southwestern Gulf of California, México. *J. Appl. Ichthyol.* 22:316–318.
- Baldauf, S. A., T. C. M. Bakker, H. Kullmann, T. Thünken. 2011. Female nuptial coloration and its adaptive significance in a mutual mate choice system. *Behav. Ecol.* 22:478–485.
- Balshine, S., K. A. Sloman. 2011. Parental care in fishes. In: Farrell, A. (ed.). *Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment*. Academic Press. San Diego, California. pp 670–677.
- Bandoli, J. H. 2016. Filial cannibalism in spottail darters (*Etheostoma squamiceps*) includes the targeted removal of infected eggs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 70(4):617–624.
- Bastock, M. 1967. Courtship: an ethological study. Aldine Transaction. Chicago, U.S.A. 220p.

- Bateman, A. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*. 2:349-368.
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker, S. Walker. 2014. Fitting linear mixed-effects models using lme4. 67(1):1-48.
- Begon, M., C. R. Townsend, J. L. Harper. 2005. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Wiley-BlackWell. Fourth Edition. Malden, U.S.A. 750p.
- Bisazza, A., A. Marconato, G. Marin. 1989. Male competition and female choice in *Padogobius martensi* (Pisces, Gobiidae). *Anim. Behav.* 38(3):406–413.
- Blaxter, J. H. S. 1988. Pattern and variety in development. In: Hoar, W. S., D. J. Randall (eds.). *Fish physiology*. Academic Press. London. pp 1–58.
- Blom, E.-L., I. Mück, K. Heubel, O. Svensson. 2016. Acoustic and visual courtship traits in two sympatric marine Gobiidae species – *Pomatoschistus microps* and *Pomatoschistus minutus*. *Environ. Biol. Fishes.* 99:999–1007.
- Blumer, L. S. 1979. Male parental care in the bony fishes. *Q. Rev. Biol.* 54(2):149–161.
- Blumer, L. S. 1982. A bibliography and categorization of bony fishes exhibiting parental care. *Zool. J. Linn. Soc.* 76:1–22.
- Borges, R., C. Faria, F. Gil, E. J. Gonçalves, V. C. Almada. 2003. Embryonic and larval development of *Gobius paganellus* (Pisces: Gobiidae). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 83(5):1151–1156.
- Burgess, W. E., H. R. Exelrod, R. E. Hunziker. 2000. *Dr Burgess's atlas of marine aquarium fishes*. T.F.H. Publications. Third Edition. Neptune, New Jersey. 736p.
- Calderón Parra, M. 2009. Análisis comparativo de la biología reproductiva y algunos aspectos de dinámica poblacional de *Lythrypnus dalli* (Gilbert, 1890) y *L. pulchellus* (Ginsburg, 1938) (Perciformes: Gobiidae) en la Bahía de La Paz, B.C.S. Tesis (Maestría en Ciencias). La Paz, México. Universidad Autónoma de Baja California Sur.
- Clutton-Brock, T. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press. United States of America. 352p.
- Clutton-Brock, T. 2007. Sexual selection in males and females. *Science*. 318:1882–1885.
- Clutton-Brock, T. 2009. Sexual selection in females. *Anim. Behav.* 77(1):3–11.

- Cole, G. L., J. A. Endler. 2016. Male courtship decisions are influenced by light environment and female receptivity. *Proc. Royal Soc. B*, 283. <http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.0861>
- Cole, K. S. 1982. Male reproductive behaviour and spawning success in a temperate zone goby, *Coryphopterus nicholsi*. *Can. J. Zool.* 60:2309–2316.
- Cole, K. S. 1983. Protogynous hermaphroditism in a temperate zone territorial marine goby, *Coryphopterus nicholsi*. *Copeia*. 3:809–812.
- Cole, K. S. 1990. Patterns of gonad structure in hermaphroditic gobies (Teleostei: Gobiidae). *Environ. Biol. Fish.* 28:125–142.
- Cole, K. S., D. R. Robertson. 1988. Protogyny in the Caribbean reef goby, *Coryphopterus personatus*: gonad ontogeny and social influences on sex-change. *Bull. Mar. Sci.* 42(2):317–333.
- Colin, P. L. 1973. Comparative biology of the gobies of the genus *Gobiosoma*, subgenus *Elacatinus* in the Western North Atlantic Ocean. Tesis (Doctor in Philosophy) Coral Gables, Florida. University of Miami.
- Côte, I. M., W. Hunte. 1989. Male and female mate choice in the redlip blenny: why bigger is better. *Anim. Behav.* 38(1):78–88.
- Coward, K., N. R. Bromage. 1999. Spawning periodicity, fecundity and egg size in laboratory-held stocks of a substrate-spawning tilapiine, *Tilapia zillii* (Gervais). *Aquaculture*. 171(3–4):251–267.
- Cox, R. C., B. J. Le Boeuf. 1977. Female incitation of male competition: a mechanism in sexual selection. *Am. Nat.* 111(978): 317–335.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Penguin Classics. London, U.K. 791p.
- Davies, N. B., J. R. Krebs, S. A. West. 2012. *An introduction to behavioural ecology*. Wiley-BlackWell. Singapur. 506p.
- de Jong, K., S. Wacker, T. Amundsen, E. Forsgren. 2009. Do operational sex ratio and density affect mating behaviour? An experiment on the two-spotted goby. *Anim Behav.* 78(5):1229–1238.
- Emlen, S. T., L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*. 197:215-223.
- Estes, R. 1991. *The behavior guide to African mammals*. University of California Press.

Londres, U.K. 611p.

Evans, R. P., C. C. Parrish, J. A. Brown, P. J. Davis. 1996. Biochemical composition of eggs from repeat and first-time spawning captive Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Aquaculture*. 139(1–2):139–149.

Faria, C., V. C. Almada, E. J. Gonçalves, M. F. Gil, C. Baptista, H. Carreiro. 1998. Notes on the social behaviour of *Gobius cobitis* (Pisces, Gobiidae). *Acta Ethologica*. 1(1–2):49–56.

Feddern, H. A. 1967. Larval development of the neon goby, *Elacatinus oceanops*, in Florida. *Bull. Mar. Sci.* 17(2):367–375.

FitzGerald, G. J. 1992. Filial cannibalism in fishes: why do parents eat their offspring? *TREE*. 7(1):7–10.

FitzGerald, G. J., F. G. Whoriskey. 1992. Empirical studies of cannibalism in fish. En M. A. Elgar, B. J. Crespi (eds.). *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa*. Oxford University Press. New York, U.S.A. pp 238–255.

Forsgren, E. 1997. Female sand gobies prefer good fathers over dominant males. *Proc. Biol. Sci.* 264:1283–1286.

Forsgren, E., T. Amundsen, Å. A. Borg, J. Bjelvenmark. 2004. Unusually dynamic sex roles in a fish. *Nature*. 429(3):551–554.

Forsgren, E., A. Karlsson, C. Kvarnemo. 1996. Female sand gobies gain direct benefits by choosing males with eggs in their nests. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39:91–96.

Fox, J., J. Hong. 2009. Effect displays in R for multinomial and proportional-odds logit models: extensions to the effects package. *J. Stat. Softw.* 32(1):1–24.

Friard, O., M. Gamba. 2016. BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods Ecol. Evol.* 7(11):1324–1330.

Froese, R., D. Pauly. 2016. FishBase. World Wide Web electronic publication. <http://fishbase.org>

Gale, W. F., W. G. Deutsch. 1985. Fecundity and spawning frequency of captive tessellated darters – fractional spawners. *Trans. Am. Fish Soc.* 114(2):220–229.

Gansner, E. R., S. C. North. 1999. An open graph visualization system and its applications to software engineering. *Softw. Pract. Exper.* 0:1–5.

- Germain, N., H. J. Hartmann, F. J. Fernández-Rivera Melo, H. Reyes-Bonilla. 2015. Ornamental reef fish fisheries: new indicators of sustainability and human development at a coastal community level. *Ocean Coast Manag.* 104:136–149.
- Gibson, G. D., F.-S. Chia. 1995. Developmental variability in the poecilogonous opisthobranch *Haminaea callidegenita*: life-history traits and effects of environmental parameters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 121:139–155.
- Goulet, D. 1998. Spawning success in the damselfish *Amblyglyphidodon leucogaster*: the influence of eggs in the nest. *Anim. Behav.* 55(3):651–664.
- Gross, M. R. 2005. The evolution of parental care. *Q. Rev. Biol.* 80(1):37–45.
- Gross, M. R., R. C. Sargent. 1985. The evolution of male and female parental care in fishes. *Amer. Zool.* 25(3):807–822.
- Guevara-Fiore, P., J. Stapley, P. J. Watt. 2010. Mating effort and female receptivity: how do male guppies decide when to invest in sex? *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 64(10):1665–1672.
- Hubbs, C., M. M. Stevenson, A. E. Peden. 1968. Fecundity and egg size in two central Texas darter populations. *Southwest Nat.* 13(3):301–323.
- Humann, P., N. Deloach. 2004. Reef fish identification: Baja to Panama. New World Publications. Florida, E.U.A. 343p.
- Immler, S., C. Mazzoldi, M. Berica Rasotto. 2004. From sneaker to parental male: change of reproductive traits in the Black Goby, *Gobius niger* (Teleostei, Gobiidae). *J. Exp. Zool.* 301(2):177–185.
- Järvi-Laturi, M., K. Lindström, C. Kvarnemo, O. Svensson. 2011. Sand goby males trade off between defence against egg predators and sneak intrusions. *J. Zool.* 283(4):269–275.
- Jiménez, G. L. 2012. Aspectos de la biología reproductiva y conducta del caballito de mar *Hippocampus erectus*. Tesis (Maestría en Ciencias). Mérida, Yucatán. Universidad Nacional Autónoma de México.
- João Rocha, M., A. Arukwe, B. G. Kapoor (eds.). 2008. Fish reproduction. Science Publishers. New Hampshire, U.S.A. 632p.
- Johnson, D. W., M. A. Hixon. 2011. Sexual and lifetime selection on body size in a marine fish: the importance of life-history trade-offs. *J. Evol. Biol.* 24(8):1653–1663.
- Jones, J., J. Reynolds. 1999. Costs of egg ventilation for male common gobies breeding in conditions of low dissolved oxygen. *Anim. Behav.* 57(1):181–188.

- Katsiadaki, I., M. Sebire. 2011. Sexual behavior in fish. En A. P. Farrell (ed.). Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment. Academic Press. San Diego, California. pp. 656–661.
- Klug, H. 2009. Relationship between filial cannibalism, egg energetic content and parental condition in the flagfish. *Anim. Behav.* 77:1313–1319.
- Klug, H., M. B. Bonsall. 2010. Life history and the evolution of parental care. *Evolution.* 64:823–835.
- Klug, H., M. B. Bonsall. 2014. What are the benefits of parental care? The importance of parental effects on developmental rate. *Ecol. Evol.* 4(12):2330–2351.
- Klug, H., K. Lindström, C. M. St. Mary. 2006. Parents benefit from eating offspring: density-dependent egg survivorship compensates for filial cannibalism. *Evolution.* 60(10):2087–2095.
- Kramer, A., J. L. Van Tassell, R. A. Patzner. 2009. Aspects of spawning behaviour in five gobiids of the genus *Coryphopterus* (Pisces: Gobiidae) in the Caribbean Sea. *Open Fish Sci. J.* 2(1):50–54.
- Kvarnemo, C., O. Svensson, E. Forsgren. 1998. Parental behaviour in relation to food availability in the common goby. *Anim Behav.* 56(5):1285–1290.
- Lagler, K. F., J. E. Bardach, R. R. Miller. 1962. *Ichthyology*. John Wiley & Sons. New York. 545p.
- Lagler, K. F., J. E. Bardach, R. R. Miller, D. R. May Passino. 1990. *Ictiología*. AGT Editor. Primera Edición. México. 489p.
- Lango Reynoso, F., M. Castañeda-Chavez, J. E. Zamora-Castro, G. Hernández-Zarate, M. A. Ramírez-Barragan, E. Solis-Morán. 2012. La acuariofilia de especies ornamentales marinas: un mercado de retos y oportunidades. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 40(1):12–21.
- Lavery, R. J., P. W. Colgan. 1991. Brood age and parental defence in the covict cichlid, *Cichlasoma nigrofasciatum* (Pisces: Cichlidae). *Anim. Behav.* 41(6):945–951.
- Lavery, R. J., M. H. A. Keenleyside. 1990. Parental investment of a biparental cichlid fish, *Cichlasoma nigrofasciatum*, in relation to brood size and past investment. *Anim. Behav.* 40(6):1128–1137.
- Lehtonen, T.K, B.B.M. Wong. 2009. Should females prefer males with elaborate nests? *Behav. Ecol.* 20:1015–1019.
- Lindström, K. 1998. Effects of costs and benefits of brood care on filial cannibalism in the

sand goby. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42:101–106.

Lindström, K., N. Kangas. 1996. Egg presence, egg loss, and female mate preferences in the sand goby (*Pomatoschistus minutus*). *Behav. Ecol.* 7(2):213–217.

Lindström, K., T. K. Lehtonen. 2013. Mate sampling and choosiness in the sand goby. *Proc. R. Soc. B.* 280:1–6.

Lindström, K., C. M. St. Mary, C. Pampoulie. 2006. Sexual selection for male parental care in the sand goby, *Pomatoschistus minutus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 60:46–51.

Lindström, K., R. C. Sargent. 1997. Food access, brood size and filial cannibalism in the fantail darter, *Etheostoma flabellare*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40(2):107–110.

Lissåker, M., C. Kvarnemo. 2006. Ventilation or nest defense-parental care trade-offs in a fish with male care. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 60(6):864–873.

Lissåker, M., C. Kvarnemo, O. Svensson. 2002. Effects of a low oxygen environment on parental effort and filial cannibalism in the male sand goby, *Pomatoschistus minutus*. *Behav. Ecol.* 14(3):374–381.

MacInnis, A. J., L. D. Corkum. 2000. Fecundity and reproductive season of the round goby *Neogobius melanostomus* in the upper Detroit river. *Trans. Am. Fish. Soc.* 129(1):136–144.

Magnhagen, C. 1995. Sneaking behaviour and nest defence are affected by predation risk in the common goby. *Anim. Behav.* 50:1123–1128.

Malavasi, S., C. Valerio, P. Torricelli. 2009. Courtship sounds and associated behaviours in the Canestrini's goby *Pomatoschistus canestrinii*. *J. Fish Biol.* 75(7):1883–1887.

Manica, A. 2002a. Alternative strategies for a father with a small brood: mate, cannibalise or care. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51(4), 319–323.

Manica, A. 2002b. Filial cannibalism in teleost fish. *Biol. Rev.* 77(2):261–277.

Manica, A. 2003. The effect of brood size and age on partial filial cannibalism in the scissortail sergeant. *J. Fish Biol.* 63(1):37–47.

Manica, A. 2004. Parental fish change their cannibalistic behaviour in response to the cost-to-benefit ratio of parental care. *Anim. Behav.* 67(6):1015–1021.

Mann, R. H. K., C. A. Mills, C. A., D. T. Crisp. 1984. Geographical variation in the life-history tactics of some species of freshwater fish. In: Potts, G. W., R. J. Wootton (eds.). *Fish reproduction: strategies and tactics*. Academic Press. London. pp 171–186.

- Marconato, A., M. B. Rasotto, C. Mazzoldi. 1996. On the mechanism of sperm release in three gobiid fishes (Teleostei: Gobiidae). *Environ. Biol. Fishes.* 46:321–327.
- Martin, P., P. Bateson. 2014. *Measuring behaviour: an introductory guide*. Cambridge University Press. Third Edition. New York. 176p.
- Mary, C. M. S., C. G. Noureddine, K. Lindström. 2001. Environmental effects on male reproductive success and parental care in the Florida flagfish *Jordanella floridae*. *Ethology.* 107:1035–1052.
- Massironi, M., M. B. Rasotto, C. Mazzoldi. 2005. A reliable indicator of female fecundity: the case of the yellow belly in *Knipowitschia panizzae* (Teleostei: Gobiidae). *Mar. Biol.* 147(1):71–76.
- Matsumoto, Y., A. Yabuno, S. Kiros, K. Soyano, T. Takegaki. 2012. Changes in male courtship intensity and androgen levels during brood cycling in the blennioid fish *Rhabdoblennius nitidus*. *J. Ethol.* 30:387–394.
- Mazzoldi, C., C. Poltronieri, M. B. Rasotto. 2002. Egg size variability and mating system in the marbled goby *Pomatoschistus marmoratus* (Pisces: Gobiidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 233:231–239.
- McDonnell, S. M., A. Poulin. 2002. Equid play ethogram. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 78(2–4):263–290.
- Meirelles, M. E., M. Y. Tsuzuki, F. F. Ribeiro, R. C. Medeiros, I. D. Silva. 2009. Reproduction, early development and larviculture of the barber goby, *Elacatinus figaro* (Sazima, Moura & Rosa 1997). *Aquacult. Res.* 41(1):11–18.
- Mertz, J. C., G. W. Barlow. 1966. On the reproductive behavior of *Jordanella floridae* (Pisces: Cyprinodontidae) with special reference to a quantitative analysis of parental fanning. *Z. Tierpsychol.* 23(5):537–554.
- Meunier, B., S. Yavno, S. Ahmed, L. D. Corkum. 2009. First documentation of spawning and nest guarding in the laboratory by the invasive fish, the round goby (*Neogobius melanostomus*). *J. Great Lakes Res.* 35(4):608–612.
- Miles, P. S. 1975. Agonistic behavior of some gobiid fishes from the Gulf of California. Thesis (Doctor in philosophy). Arizona. University of Arizona. 158p.
- Miller, B. S., A. W. Kendall. 2009. Fish reproduction. In: *Early life history of marine fishes*. University of California Press. Berkeley, California. pp 9–37.
- Møller, A. P., R. Thornhill. 1998. Male parental care, differential parental investment by

females and sexual selection. *Anim. Behav.* 55(6):1507–1515.

Monroe, M. J., S. H. South, S. H. Alonzo. 2015. The evolution of fecundity is associated with female body size but not female-biased sexual size dimorphism among frogs. *J. Evol. Biol.* 28(10):1793–1803.

Morimoto, Y., J. Shibata, M. Takahata, O. Myint, M. Kohda. 2010. Male isaza (*Gymnogobius isaza*, Gobiidae) prefer large mates: a counterstrategy against brood parasitism by conspecific females. *J. Ethol.* 28(3):429–436.

Nakano, R., C. I. Yasuda, T. Koga. 2016. Temporal changes in egg number and size during a single breeding season in the hermit crab *Pagurus minutus*. *Japanese J. Benthol.* 71:32–36.

Neff, B. D. 2003. Paternity and condition affect cannibalistic behavior in nest-tending bluegill sunfish. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54(4):377–384.

Okuda, N., S. Ito, H. Iwao. 2004. Mate availability and somatic condition affect filial cannibalism in a paternal brooding goby. *Behaviour.* 141(3):279–296.

Olivotto, I., A. Zenobi, A. Rollo, B. Migliarini, M. Avella, O. Carnevali. 2005. Breeding, rearing and feeding studies in the cleaner goby *Gobiosoma evelynae*. *Aquaculture.* 250(1–2):175–182.

Overall, K. L. 2014. The ethogram project. *J. Vet. Behav.* 9(1):1–5.

Patricelli, G. L., J. A. Uly, G. Walsh, G. Borgia. 2002. Male displays adjusted to female's response. *Nature.* 415:279–280.

Pedrazzani, A. S., N. K. Pham, J. Lin, A. O. Neto. 2014. Reproductive behavior, embryonic and early larval development of the red head goby, *Elacatinus puncticulatus*. *Anim. Reprod. Sci.* 145(1–2):69–74.

Pélabon, C., Å. A. Borg, J. Bjelvenmark, E. Forsgren, I. Barber, T. Amundsen. 2003. Do male two-spotted gobies prefer large fecund females? *Behav. Ecol.* 14(4):787–792.

Pereira Shei, M. R., K. C. Miranda-Filho, R. Vieira Rodrigues, L. André Sampaio. 2010. Production of juvenile barber goby *Elacatinus figaro* in captivity: developing technology to reduce fishing pressure on an endangered species. *Mar. Biodivers. Rec.* 3:1–7.

Petersen, C. W., Marchetti, K. 1989. Filial cannibalism in the Cortez damselfish *Stegastes rectifraenum*. *Evolution.* 43(1):158–168.

Pradhan, D. S., M. C. Willis, T. K. Solomon-Lane, K. Thonkulpitak, M. S. Grober. 2015. Simultaneous courtship and parenting in males and sex role reversal in females of the harem bluebanded goby, *Lythrypnus dalli*. *Behaviour.* 152:917–940.

- Quiñones-Arreola, M. F., G. F. Arcos-Ortega, V. Gracia-López, R. Casillas-Hernández, C. Weirich, T. Morris, M. Díaz-Tenorio, C. Ibarra-Gámez. 2015. Reproductive broodstock performance and egg quality of wild-caught and first-generation domesticated *Seriola rivoliana* reared under same culture conditions. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 43(5):953–962.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Australia: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Rainwater, F. L., R. J. Miller. 1967. Courtship and reproductive behavior of the siamese fighting fish *Betta splendens* Regan (Pisces, Belontiidae). *Proc. Okla. Acad. Sci.* 47:98–114.
- Reavis, R. H. 1997. The natural history of a monogamous coral-reef fish, *Valenciennea strigata* (Gobiidae): 2. behavior, mate fidelity and reproductive success. *Environ. Biol. Fish.* 49(2):247–257.
- Rohwer, S. 1978. Parent cannibalism of offspring and egg raiding as a courtship strategy. *Am. Nat.* 112:429–440.
- Romero Ponce, R. C. 2004. Ecología trófica y dinámica poblacional de *Scorpaenodes xyris* (Jordan y Gilbert, 1882) (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) en la comunidad arrecifal de peces crípticos de la Bahía de La Paz, Baja California Sur. Tesis (Mestría en Ciencias). La Paz, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 79 p.
- Royle, N. J., Smiseth, P. T., & Kölliker, M. (eds.). 2013. The evolution of parental care. Oxford University Press. First Edition. New York. 356p.
- Salfert, I. G., G. E. Moodie. 1985. Filial egg-cannibalism in the brook stickleback, *Culea inconstans* (Kirtland). *Behaviour.* 93(1/4):82–100.
- Santangelo, N. 2005. Courtship in the monogamous convict cichlid; what are individuals saying to rejected and selected mates? *Anim. Behav.* 69(1):143–149.
- Sargent, R. C. 1988. Paternal care and egg survival both increase with clutch size in the fathead minnow, *Pimephales promelas*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23(1):33–37.
- Sargent, R. C., V. N. Rush, B. D. Wisenden, H. Y. Yan. 1998. Courtship and mate choice in fishes: integrating behavioral and sensory ecology. *Amer. Zool.* 38(1):82–96.
- Schneider, C. A., W. S. Rasband, K. W. Eliceiri. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat. Methods.* 9:671–675.
- Schulz, R. W., L. R. de França, J.-J. Lareyre, F. LeGac, H. Chiarini-Garcia, R. H. Nobrega, T. Miura. 2010. Spermatogenesis in fish. *Gen. Comp. Endocrinol.* 165(1):390–411.

- Shamble, P. S., D. J. Wilgers, K. A. Swoboda, E. A. Hebets. 2009. Courtship effort is a better predictor of mating success than ornamentation for male wolf spiders. *Behav. Ecol.* 20(6):1242–1251.
- Sköld, H. N., T. Amundsen, P. A. Svensson, I. Mayer, J. Bjelvenmark, E. Forsgren. 2008. Hormonal regulation of female nuptial coloration in a fish. *Horm. Behav.* 54(4):549–556.
- Smith, C., R. J. Wootton. 1995. The costs of parental care in teleost fishes. *Rev. Fish Biol. Fisher.* 5(1):7–22.
- Smith, R. J. F. 1969. Control of prespawning behavior of sunfish (*Lepomis gibbosus* and *L. megalotis*). I. Gonadal androgen. *Anim. Behav.* 17(2):279–285.
- Smith, T. M., R. L. Smith. 2012. *Elements of ecology*. Pearson Benjamin Cummings. Eighth Edition. 612p.
- Solomon-Lane, T. K., D. S. Pradhan, M. C. Willis, M. S. Grober. 2014. Female, but not male, agonistic behaviour is associated with male reproductive success in stable bluebanded goby (*Lythypnus dalli*) hierarchies. *Behaviour.* 151(10):1367–1387.
- Stiver, K. A., S. H. Alonzo. 2009. Parental and mating effort: is there necessarily a trade-off? *Ethol.* 115(12):1101–1126.
- Svensson, O., C. Magnhagen, E. Forsgren, C. Kvarnemo. 1998. Parental behaviour in relation to the occurrence of sneaking in the common goby. *Anim. Behav.* 56:175–179.
- Svensson, O., A. Nyman, C. Kvarnemo. 2004. Costly courtship or dishonest display? Intensely displaying sand goby males have lower lipid content. *J. Fish Biol.* 64(5):1425–1429.
- Svensson, P. A., C. Pélabon, J. D. Blount, P. F. Surai, T. Amundsen. 2006. Does female nuptial coloration reflect egg carotenoids and clutch quality in the two-spotted goby (*Gobiusculus flavescens*, Gobiidae)? *Funct. Ecol.* 20(4):689–698.
- Symons, N., P. A. Svensson, B. B. M. Wong. 2011. Do male desert gobies compromise offspring care to attract additional mating opportunities? *PLoS ONE.* 6(6):e20576. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0020576>
- Takahashi, D., H. Asada, T. Takeyama, M. Takahata, R. Katoh, S. Awata, M. Kohda. 2004. Why egg-caring males of Isaza (*Gymnogobius isaza*, Gobiidae) refuse additional females: preliminary field observations. *J Ethol.* 22:153–159.
- Takeyama, T., N. Namizaki, M. Kohda. 2013. Mate availability accelerates male filial cannibalism in a nest brooding fish: effects of number and fecundity of females. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67(3):421–428.

- Takeyama, T., N. Okuda, Y. Yanagisawa. 2002. Seasonal pattern of filial cannibalism by *Apogon doederleini* mouthbrooding males. *J. Fish Biol.* 61(3):633–644.
- Tamada, K. 2005. Egg and clutch sizes of a goby *Rhinogobius giurinus* in the Aizu River, Kii Peninsula, Japan. *Ichthyol. Res.* 52(4):392–395.
- Tamada, K., K. Iwata. 2005. Intra-specific variations of egg size, clutch size and larval survival related to maternal size in amphidromous *Rhinogobius* goby. *Environ. Biol. Fish.* 73(4):379–389.
- Tavolga, W. N. 1954. Reproductive behavior in the gobiid fish *Bathygobius saporator*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 104:427–460.
- Tavolga, W. N. 1956. Pre-spawning behavior in the gobiid fish, *Bathygobius saporator*. *Behaviour.* 9(1):53–74.
- Thompson, D., L. Findley, A. Kertitch. 1979. Reef fishes of the Sea of Cortez. John Wiley & Sons. New York. 302p.
- Thünken, T., D. Meuthen, T. C. M. Bakker, H. Kullmann. 2010. Parental investment in relation to offspring quality in the biparental cichlid fish *Pelvicachromis taeniatus*. *Anim. Behav.* 80(1):69–74.
- Tinbergen, N. 1952. A note on the origin and evolution of threat display. *Ibis.* 94(1):160–162.
- Tinbergen, N. 1954. The origin and evolution of courtship and threat display. In Huxley, J. S. (Ed.). *Evolution as a process*. George Allen and Unwin. London. pp 233–250.
- Torricelli, P., M. Lugli, G. Gandolfi. 1985. A quantitative analysis of the fanning activity in the male *Padogobius martensi* (Pisces: Gobiidae). *Behaviour.* 92(3/4):288–301.
- Trivers, R. 1972. Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B (ed.). *Sexual Selection and the Descent of Man*. Aldine. Chicago. pp 52–95.
- Valenti, R. J. 1972. The embryology of the neon goby, *Gobiosoma oceanops*. *Copeia.* 3:477–482.
- Vallon, M., K. U. Heubel. 2016. Old but gold: males preferentially cannibalize young eggs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 70(4):569–573.
- Wacker, S., K. de Jong, E. Forsgren, T. Amundsen. 2012. Large males fight and court more across a range of social environments: an experiment on the two spotted goby *Gobiusculus flavescens*. *J. Fish Biol.* 81(1):21–34.

- Whiteman, E. A., I. M. Côte. 2004. Monogamy in marine fishes. *Biol. Rev.* 79(2):351–375.
- Whiteman, E. A., I. M. 2003. Social monogamy in the cleaning goby *Elacatinus evelynae*: ecological constraints or net benefit? *Anim. Behav.* 66(2):281–291.
- Wickett, R. G., L. D. Corkum. 1998. Nest defense by the non-indigenous fish, the round goby, *Neogobius melanostomus* (Gobiidae), on a shipwreck in Western Lake Erie. *Can. Field-Nat.* 112(4):653–656.
- Wickham, H. 2009. *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag. New York, U.S.A. 267p.
- Wittenrich, M. L., R. G. Turingan, R. L. Creswell. 2007. Spawning, early development and first feeding in the gobiid fish *Priolepis nocturna*. *Aquaculture*. 270(1–4):132–141.
- Wong, B. B. M., P. A. Svensson. 2009. Strategic male signalling effort in a desert-dwelling fish. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63(4):543–549.
- Wootton, R. J. 1974. The inter-spawning interval of the female threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *J. Zool.* 172(3):331–342.
- Wootton, R. J. 1979. Energy costs of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 44:133–159.
- Wootton, R. J. 1990. *Ecology of teleost fishes*. Chapman and Hall. New York, U.S.A. 404p.
- Yahner, R. H. 2012. *Wildlife behavior and conservation*. Springer. New York, U.S.A. 173p.
- Zahavi, A. (1975). Mate selection - a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53:205–214.
- Zerunian, S., E. D'Onofrio, G. Gibertini. 1988. The biology of *Gobius nigricans* (Osteichthyes, Gobiidae). I. Observations on the reproductive behaviour. *Boll. Zool.* 55:293–298.