



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México



ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y CONDUCTA DEL CABALLITO DE MAR *Hippocampus erectus*

T E S I S
que para obtener el grado académico de

**Maestro en Ciencias
(Biología Marina)**

Presenta:

Guadalupe Leticia Jiménez García.

**Director de Tesis:
Dra. Maité Mascaró Miquelajáuregui.**

**Comité tutorial:
Dra. Guillermina Alcaráz Zubeldia.
Dr. Carlos Rosas Vázquez.
Dr. Alberto Sánchez Martínez.
Dr. Oscar Ríos Cárdenas.**

Mérida, Yuc. Méx. 2012.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

**ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y CONDUCTA
DEL CABALLITO DE MAR *Hippocampus erectus***

Presenta:
Guadalupe Leticia Jiménez García

COMITÉ JURADO

Dra. Guillermina Alcaráz Zubeldía
(Presidente)

Dra. Maité Mascaró Miquelajáuregui
(Secretario)

Dr. Carlos Rosas Vázquez
(Vocal)

Dr. Alberto Sánchez Martínez
(Suplente)

Dr. Oscar Ríos Cárdenas.
(Suplente)

Asesores externos: Dr. Miquel Planas Oliver

Dr. David Flores Goncalves

DEDICATORIA

A mis hijos Javier y Gustavo, que son la mayor parte de mis motivos para hacer este esfuerzo, por el tiempo que hemos sacrificado separados y como un estímulo para luchar por sus sueños, aun los más lejanos se pueden alcanzar solo tienen que ser constantes y tener mucho amor por la camiseta.

A mi esposo Jaime por estar junto a mí siempre apoyándome, por el calor de su abrazo, por ser el polo opuesto que da balance a mi vida y por ser un buen padre.

A mis padres, hermanos y abuelos por todos los sacrificios que han hecho por mí, aunque lo que yo pueda regresarles siempre será poco ante su ejemplo de lucha.

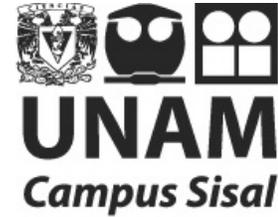
Y a todos mis familiares consanguíneos y políticos quienes siempre tienen una oración para mí, palabras de aliento y desinteresadamente ofrecen su apoyo. A los más pequeños quienes están iniciando por el largo camino del aprendizaje.

Y a quienes hacen la verdadera ciencia, apegados no solo en aplicar los métodos sino también a la ética, por defenderla y por sembrar en mí todos esos valores.

A mi profesor de Oceanografía Física quien desde que comenzó a darme clases sabía que iba ser nombrado en esta tesis aunque nunca imaginé que de esta manera, a la memoria del Dr. Gilberto Jerónimo Moreno (1976-2011) como un pequeño tributo a su entrega y pasión por impartir su clase pero sobre todo por su gran calidad humana, gracias por permitirme conocerlo y por dejarme tan grata impresión. Y con profundo cariño y admiración a mi compañera de licenciatura Durvin Ramírez D. (Ago./2012, QPD).



AGRADECIMIENTOS



A todo el personal académico, técnico y administrativo de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación de la Facultad de Ciencias de la UNAM con Sede en Sisal, Yuc. Méx. Muy especialmente a los técnicos:

- M.C. Gemma Leticia Martínez Moreno, técnico responsable del área experimental de Ecología y Conducta.
- M.C. Alfredo Gallardo Torres, por el apoyo técnico en Salidas al Campo.
- M.C. Maribel Badillo Alemán y a la Dra. Patricia Guadarrama Chávez, responsables del Laboratorio de Ecología.
- Biol. Javier Eduardo Apodaca Hernández quien fungió como técnico del área de Tecnologías de la información y comunicaciones a su vez sucedido por el M.C. Cesar Omar Chiyeán Cámara a quién también agradezco.
- M.C. Iveth Gabriela Palomino Albarrán, técnico responsable del área de alimento vivo y al técnico auxiliar Patricia M. Balam Uc.
- Biol. J. Gabriel Taboada Domínguez responsable de equipo en el área de alimento.
- Dr. Jaime Zaldívar Rae, docente e investigador en Ecología Conductual.
- Dr. Nuno Simões coordinador del programa PIECEMO.
- Sr. Francisco Pech González, miembro de la Cooperativa de Lancheros de la laguna de Chelem, Yuc. Méx.

Al equipo de Estudiantes del Proyecto Caballito por su apoyo incondicional en la logística de campo, Biol. Sayuri Muñoz A., Pas. Biol. Hugo E. Ponce M., Pas. Biol. Radha Flores Z, M.C. Nicolás Vité G. y ocasionalmente al Biol. Melissa Silva R., y a los LMZC. Jorge Carmona, Manuel Castilla y Yolanda Ocampo. El financiamiento del Proyecto estuvo a cargo de Papit No. IN208009 y Conacyt ciencia básica 101610, bajo la dirección de la Dra. Maité Mascaró. A el Conacyt que otorgó la beca 226136 (Becario) por concepto de estudios de Maestría (2009-2011).

Al programa de Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, y su coordinadora Dra. Gloria Vilaclara F. y a sus colaboradoras en las oficinas del Ins. Ccs. del Mar y Limn. UNAM.

Gracias a Dios por el regalo de su compañía que me da todas las fuerzas y esperanzas y me hace notar que la otra parte me corresponde a mí, Gracias por iluminar mi vida porque con su ayuda he logrado seguir adelante.

A mi asesora Maité Mascaró por aceptarme como alumna, por su protección y sus palabras frecuentes de ánimo, por su guía y sus manzanas.

A mi comité tutor por dedicar mucho de su tiempo en mi formación, por procurar que los cimientos sean firmes y los detalles todos claros.

A mis profesores Dr. Jaime Zaldívar, Dra. Maité Mascaró, quienes me introdujeron al mundo de la conducta animal dotándome de las primeras herramientas que continuarán vigentes. A mis profesores Dra. Rosa Florido y Dr. Alberto Sánchez que temprano me integraron a su equipo de laboratorio y campo, porque la confianza que me inyectaron me ayudo a cubrir parte de este trabajo de investigación, por su trato amable y respetuoso, por los gratos recuerdos y el cariño.

A mis queridos amigos Sayu, Radha, Hugo y Yola por tanto trabajar, pero sobre todo gracias por llegar a hacerme compañía, por su confianza, por su cariño, porque fue muy grato trabajar con ustedes y sin dudarlo me gustaría mucho volver a hacerlo. También a Nico y Moni y a sus pequeños, a el Mauricio Mascherini por compartir con ustedes.

A mi grupo de clases Emmanuel, Nicolás, Lennin, Yaki y Marijo en especial a Nancy, Esther y Claudia por su compañía durante el semestre, por la unidad, apoyo y por formar un mismo barco, por explicarme, por muchos chats desvelados y por su amistad, muy muy especialmente a Esther que me hacía sentir segura y me daba fuerzas para seguir adelante en los momentos adversos pero también en los otros, en los que no puedes dejar de reírte de las curiosidades que tiene la vida. Entre materias y salas, a JGamboa por ofrecerme una mano amiga siempre dispuesta a ayudar, a Magy, Cinthya, Reina, Ana y a muchas personas más en los pasillos, en las oficinas, que me han ofrecido su amistad y que guardo conmigo. A mis amigas(o) HB de la UJAT Morvi, Lupita, Yessi, Thelma, Claudia, Juan y Toño que continúan a mi lado a pesar de la distancia, gracias por sus palabras de ánimo y por hacerme saber que cuento con ustedes siempre.

ÍNDICE

DEDICATORIA	III
AGRADECIMIENTOS	IV
INDICE	VI
INDICE DE FIGURAS	VIII
INDICE DE TABLAS	X
ABREVIATURAS	XII
RESUMEN	XIII
ABSTRACT	XIV
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	3
Distribución y Hábitat	3
Morfología y Tamaño	5
Ecología reproductiva y patrón de apareamiento	7
Selección sexual	9
Generalidades de <i>Hippocampus erectus</i>	12
OBJETIVOS E HIPÓTESIS	14
MATERIALES Y MÉTODOS	17
I Área de estudio	17
II Características del hábitat y de la población de <i>H. erectus</i> en Chelem	18
Muestras mensuales	18
Densidad, distribución y morfometría de <i>H. erectus</i>	21
III Conducta de <i>H. erectus</i> en los contextos social y reproductivo	23
Obtención y mantenimiento de organismos	23
Observaciones preliminares y repertorio de conductas	24
Cuantificación de conductas	25

RESULTADOS	28
I Características del hábitat	28
Temperatura, salinidad y profundidad	28
Cobertura y biomasa de la vegetación sumergida	28
II Densidad y Abundancia de <i>H. erectus</i>	31
Distribución espacial	34
Número de machos por hembra y su variación espacio-temporal	34
Variación espacio-temporal de la morfometría de <i>H.erectus</i>	34
Variación entre sexos y condición reproductiva de la morfometría <i>H. erectus</i> ...	36
III Observaciones de laboratorio	44
Repertorio de conductas	44
Frecuencia de ocurrencia de conductas de cortejo	55
DISCUSIÓN	60
Variaciones temporales	60
Variaciones espaciales	63
Densidad, dispersión y proporción sexual	65
Variaciones morfológicas entre individuos	67
Conducta sexual	69
CONCLUSIONES	72
ANEXO 1.	74
BIBLIOGRAFÍA CITADA	76

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Ubicación de la zona A y B (líneas rojas) en la Laguna de Chelem, Yucatán, México, Los puntos representan los diferentes sitios donde se llevaron a cabo los arrastres de febrero a julio de 2010. 20
- Figura 2. Medidas morfométricas registradas en *Hippocampus erectus* (tomado de Lourie, 2003 y modificado para el presente trabajo). 22
- Figura 3. (A) Temperatura (°C), (B) salinidad (ups) en la Zona A (—) y Zona B (---) y (C) profundidad de la columna de agua (cm), Zona A (barras blancas) y Zona B (barras oscuras) en la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de febrero a julio de 2010. Los valores son medias de $n = 4$ arrastres en cada zona \pm error. 29
- Figura 4. Barras representando la cobertura de pastos marinos, Rhodofitas y *Dasycladus* spp de cuadrantes (100 x 100 cm) en la Zona A y B en la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de marzo a julio de 2010. Los valores son % de cobertura de cada tipo de vegetación en 4 cuadrantes en cada uno de 4 arrastres en cada zona. (SSSV) = sustrato suave sin vegetación). 30
- Figura 5. Carbón orgánico libre de cenizas (COLC g) de pastos marinos, Rhodofitas y *Dasycladus* spp. colectados a partir de cuadrantes (25 x 25 cm) en las zona A y B en la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de mayo a julio de 2010. Los valores son la suma acumulada en gramos del peso de cada tipo de vegetación en un total de 4 cuadrantes en cada uno de los arrastres realizados durante los muestreos. Representado por una barra negra- *Dasycladus*, una barra blanca - Rhodofitas y barra gris – los pastos marinos. 31
- Figura 6. Densidad de *H. erectus* (número de individuos /m²) capturados mediante arrastres de chinchorro (50 x 50 m) en la Zona A (barras blancas) y Zona B (barras oscuras) en la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de febrero a julio de 2010. Los valores son medias de $n = 4$ arrastres en cada zona \pm error estándar. 33
- Figura 7. Número de individuos de *H. erectus* machos preñados y vacíos (A) y únicamente vacíos (B) por cada individuo hembra capturados mediante arrastres de chinchorro (50 x 50 m) y con la mano en la zona A (—) y B (---) en la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de febrero a julio de 2010. 36
- Figura 8. (A) Altura (mm), (B) peso (g) y (C) proporción cola:tronco de todos los *H. erectus* capturados mediante arrastres de chinchorro (50 x 50 m) y con la mano en la Zona A (barras blancas) y Zona B (barras grises) en la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de febrero a julio de 2010. Los valores son medias \pm error estándar; n son números totales como en la Tabla 4. 38

Figura 9. (A) Altura total (AT mm), (B) peso húmedo (PH g) y (C) proporción cola:tronco (ppCT) de hembras (barras blancas) y machos vacíos (barras grises) de *H. erectus* capturados mediante arrastres de chinchorro (50 x 50 m) y con la mano en las zonas A y B de la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de febrero a julio de 2010. Los valores son medias \pm error estándar. 42

Figura 10. (A) Longitud de la cabeza (LC mm), (B) ancho de la cabeza (AC mm) y (C) altura de la corona (CO mm) de hembras (barras blancas), machos preñados (barras negras) y machos vacíos (barras grises) de *H. erectus* capturados mediante arrastres de chinchorro (2500 m²) y con la mano exclusivamente en la zona A de la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de febrero a julio de 2010. Los valores son medias \pm error estándar. 43

Figura 11. Estructuras morfológicas de *H. erectus* cuyos nombres fueron utilizados en la descripción del cortejo (tomado de Choo y Liew 2006, modificado para el presente trabajo) 45

Figura 12. Conductas ejecutadas por en *H. erectus* durante las observaciones de laboratorio. Se muestran las estructuras y posiciones morfológicas mientras se lleva a cabo A) Sujetar, B) Caravana, C) Apuntar, por parte del organismo de enfrente y D) Bombeo (Ilustraciones propias del autor). 50

Figura 13. Conducta observada en *H. erectus* mientras se alojaban dos hembras y dos machos. El individuo focal (al frente) realiza la conducta denominada “Golpear”. ... 51

Figura 14. Frecuencia de conductas de *H. erectus* en condiciones de laboratorio, presentado por hembras (barras blancas) y machos (barras grises), durante el primer día de cortejo (A) y durante el tercer día de cortejo (B). Las barras representan el promedio \pm error estándar ($n = 14$). 56

Figura 15. Duración total de conductas “coloración 1” y “coloración 3” de *H. erectus* en condiciones de laboratorio, presentado por hembras (barras blancas) y machos (barras grises), durante una hora de observación. Primer día de cortejo (A) y tercer día de cortejo (B). Las barras representan el promedio (\pm error estándar, $n = 14$). 58

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Carbón orgánico libre de cenizas (COLC g) de los diferentes tipos de vegetación colectada a partir de cuadrantes (25 x 25 cm) en la Zona A y B en la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de mayo a julio de 2010. Los valores son la suma del COLC en 4 cuadrantes en cada uno de los arrastres realizados durante los muestreos. Entre paréntesis están los porcentajes relativos del total en cada mes. 32

Tabla 2. Número de hembras, machos preñados y machos vacíos de *H. erectus* capturados mediante arrastres de chinchorro (2500 m²) y con la mano en la zonas A y B en la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de febrero a julio de 2010. Los números entre paréntesis corresponden a individuos considerados juveniles y no contribuyen para el total de individuos adultos registrados. 33

Tabla 3. Número de arrastres en los que se encontró más de 1 individuo de *H. erectus* junto con la proporción sexual (1H:1M, H>M o M>H) para la zona A y B en cada caso. 37

Tabla 4. Variables morfológicas de *H. erectus* adultos obtenidas de febrero a julio de 2010 en ambas zonas de la laguna de Chelem, se incluyen los promedios obtenidos (\pm DE); el tamaño de muestra (*n*), el rango de valores y el coeficiente de variación (CV). 39

Tabla 5. Resultados de ANOVA de dos vías para comparar la altura total, peso húmedo y proporción cola:tronco entre hembras y machos vacíos (no preñados) de *H. erectus*, entre las zonas A y B en la laguna Chelem y en el término de la interacción sexo:zona. 41

Tabla 6. Resultados de ANOVA de una vía para comparar la longitud de la cabeza, ancho de la cabeza, y altura de la corona de hembras, machos preñados y machos vacíos que fueron capturados únicamente a la zona A de la laguna de Chelem. 41

Tabla 7. Conductas presentadas por *Hippocampus erectus* durante observaciones realizadas en un contexto social y reproductivo, y cuya descripción involucra a un único individuo macho o hembra (individuo focal). Se incluye información sobre el contexto y el nombre (entre paréntesis) con el que las conductas han sido reportadas para otras especies. (1) Vincent 1994a, (2) Vincent y Sadler 1995, (3) Faleiro *et al.* 2008, (4) Naud *et al.* 2009, (5) Wilson y Martin-Smith 2007, (6) Mattle y Wilson 2009, (7) Masonjones y Lewis 2000, (8) Fiedler, 1954, citado por Colson *et al.* 1998 46

Tabla 8. Conductas presentadas por *Hippocampus erectus* durante observaciones realizadas en un contexto reproductivo y cuya descripción involucra a dos individuos, uno macho y uno hembra (pareja focal). Estas conductas incluyen una serie de acciones. Se incluye información sobre la categoría de la conducta, así como los contextos y el nombre (entre paréntesis) en los que han sido reportados para otras especies de caballitos de mar. (1) Vincent 1994, (2) Vincent y Sadler 1995, (3) Faleiro *et al.* 2008, (4) Naud *et al.* 2009, (5) Wilson y Martin-Smith, 2007; (6) Mattle y Wilson 2009, (7) 52

Tabla 9. Situaciones en las que tres *Hippocampus erectus* (una pareja, macho y hembra, y un tercer individuo focal, que puede ser macho o hembra) coinciden efectuando varias conductas (descritas en las Tablas 7 y 8) simultáneamente. Se incluye información sobre el contexto y nombre (entre paréntesis) y en los que han sido reportados para otras especies de caballitos de mar. (1) Vincent 1994, (2) Faleiro *et al.* 2008, (3) Wilson y Martin-Smith 2007. 54

Tabla 10. Resultados de las pruebas pareadas de Wilcoxon (de 1 cola) para comparar la frecuencia de conductas presentadas por los machos (M) y hembras (H) de *H. erectus* durante observaciones de 1 h. En cada caso se especifica el día de observación, la hipótesis, el valor del estadístico *T* calculado, el valor crítico correspondiente, así como la *n* válida (una vez eliminadas las diferencias iguales a 0) y entre paréntesis el número de parejas en que ninguno de los dos individuos presentaron la conducta.* = $p < 0.05$; ns = no significativo 57

Tabla 11. Resultados de las pruebas pareadas de Wilcoxon (de 1 cola) para comparar la frecuencia y duración de conductas presentadas por los machos y hembras de *H. erectus* en el día 1 y el día 3 de los experimentos. En cada caso se especifica el valor del estadístico *T* calculado, el valor crítico correspondiente, así como la *n* válida (una vez eliminadas las diferencias iguales a 0) y el número de individuos que no presentaron las conductas en ninguno de los dos días de observación. * = $p < 0.05$; ns = no significativo 59

ABREVIATURAS

AC – ancho de la cabeza.
ANOVA – Análisis de varianza.
AT – altura total en milímetros.
CO – altura de la corona.
COLC – carbono orgánico libre de cenizas.
Fig. – figura
H - Hembras.
ind./m² – individuos por metro cuadrado.
Ind./L – individuos por litro.
 I_p - índice de dispersión estandarizado de Morista
km/h – kilómetros por hora.
km² – kilómetros cuadrados.
LC – longitud de la cabeza.
M_p - machos preñados.
M_v - Machos vacíos
N – norte.
n - tamaño de muestra
ns – no significativo.
O - oeste
PH – peso húmedo.
ppCT - proporción Cola:tronco.
PSO – proporción sexual operativa.
S – sur.
SSSV – sustrato suave sin vegetación.
ups – unidades prácticas de salinidad.
°C – grados centígrados.
1:1 – un macho por cada hembra.

Siglas:

CITES - Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de flora y fauna silvestres. (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora).

IUCN - Unión Mundial para la Naturaleza (International Union for Conservation of Nature).

RESUMEN

Los factores abióticos y bióticos tienen un efecto sobre la distribución de los individuos y su comportamiento reproductivo. Este trabajo pretende explicar la distribución del caballito de mar *Hippocampus erectus* con base en las variaciones de algunos componentes abióticos en la laguna de Chelem, Yucatán, y relacionar esta información con su morfología y conducta de cortejo. A lo largo de seis muestreos mensuales en dos zonas de la laguna, se encontró a *H. erectus* en densidades bajas y en parejas o grupos de tres individuos. Se encontraron más y mayores individuos y a la totalidad de los machos preñados en la zona de menor complejidad cuantitativa de vegetación sumergida. Asimismo, hubo una mayor abundancia de machos preñados en los meses de febrero y marzo (temperatura promedio: 19°C; salinidad: 34 ups). La proporción sexual fue frecuentemente 1:1 y en ocasiones sesgado hacia las hembras. Los machos vacíos presentaron mayor peso y proporción cola:tronco que las hembras (ANOVA: $p < 0.05$); sin embargo, la altura total y algunas medidas de la cabeza no difirieron entre sexos ni condición reproductiva. En el laboratorio los machos presentaron mayor frecuencia y duración de conducta de cortejo que las hembras, indicando roles sexuales convencionales. Sin embargo no se observó un incremento de cortejo en el tiempo. Los resultados sugieren que la probabilidad de encontrar pareja disponible es baja, por consiguiente, el potencial para una selección sexual intensa también podría ser bajo. En este contexto, es posible que la importancia del cortejo sea más como un sincronizador reproductivo que ayuda a asegurar la permanencia de la pareja, que como mecanismo de competencia intra-sexual y selección de la pareja.

Palabras clave: *Hippocampus erectus*, densidad, cortejo.

ABSTRACT

Environmental and biological factors have an important effect on the spatial distribution of individuals and their reproductive behaviour. The aim of this study was to explain the distribution of the lined seahorse *Hippocampus erectus* in Chelem, Yucatán, taking into account the variation in a few relevant environmental factors, and to relate this information with the courtship behaviour and morphological features of adult males and females in the population. Sampling was conducted on a monthly basis in two different sites at the lagoon from February to July 2010, whereas courtship and agonistic behaviours of males and females were described in detail and quantified throughout laboratory experiments. *Hippocampus erectus* was generally found in low densities, forming sparse groups of 2-3 individuals. Seahorses were more abundant, larger and most males pregnant at the site with the lowest quantitative complexity in submerged vegetation. In addition, the highest abundance of pregnant males was recorded in February and March (mean temperature: 19°C; salinity: 34 ups). Sex ratio was frequently 1:1 and occasionally biased towards females. Males (not pregnant) were heavier and had a higher tail: trunk proportion than females (ANOVA: $p < 0.05$). However, total height and several measures of the head were similar amongst individuals with different sex and reproductive condition. Laboratory observations showed that males presented courtship behaviours in a higher frequency and duration than females, suggesting conventional sex roles. The frequency of courtship behaviours, however, remained constant throughout the 3-day experimental period. Results suggest that the probability of encountering individuals of the opposite sex that are ready to mate is low, and consequently, there is little potential for an intense sexual selection. In this context, it is possible that courtship plays a more important role as a synchronizer of the reproductive activity of males and females than as a mechanism for intra-sexual competition and selection.

Keywords: *Hippocampus erectus*, density, courtship.

INTRODUCCIÓN

Los mecanismos más comunes a través de los cuales se lleva a cabo la selección sexual son la competencia entre machos y la selección de pareja (Cunningham y Birkhead 1998). Una importante herramienta para predecir la dirección e intensidad de ésta es la proporción sexual operativa, definida como el número de hembras entre el número de machos sexualmente activos en un tiempo y lugar dados (Emlen y Oring 1977). Esta puede ser medida a través de la tasa reproductiva potencial, que es el número máximo de descendencia de un progenitor por unidad de tiempo (Clutton-Brock y Vincent 1991; Weir *et al.* 2011). Cuando la tasa reproductiva potencial está sesgada hacia los machos, estos compiten por el acceso a las hembras y se dice que existen roles sexuales llamados “convencionales”; mientras y en el caso contrario los roles sexuales están “invertidos” (Cunningham y Birkhead 1998). También ha sido incorporado el concepto de costo de reproducción como determinante de la dirección de la selección sexual (Kokko y Monaghan 2001; Fitzer y Le Gallard 2008). Como la selección sexual actúa sobre rasgos morfológicos, conductuales o fisiológicos, cuando se conjugan características que la intensifican, se puede observar un alto dimorfismo sexual, generalmente acompañado de elaborados rituales de cortejo, o un intenso comportamiento agonístico (Cunningham y Birkhead 1998).

Los roles sexuales pueden variar espacial y temporalmente (Kvarnemo *et al.* 1995; Forsgren *et al.* 2004) y en consecuencia, la conducta reproductiva varía al cambiar las condiciones sociales y ecológicas que modifican la tasa de encuentro entre conespecíficos, la tasa reproductiva potencial, o la mortalidad y que influyen indirectamente sobre la proporción sexual operativa (Owens y Thompson 1994; Kokko y Rankin 2006). De esta manera, la intensidad de la competencia entre machos o la selección de pareja pueden verse influenciadas por factores como la densidad de la población que genera un aumento o disminución en los eventos agonísticos, la intensidad del cortejo o los intentos de copula y se acentúa aún más si existe un sesgo en la proporción sexual operativa (Spence y Smith 2005; Smith 2007; De jong *et al.* 2009). La presencia de depredadores (Candolin 1998), el parasitismo (Kolluru *et al.* 2009), la defensa de un recurso o la distribución en relación a

éste (Lindstrom 2001; Forsgren *et al.* 2004; Cleveland e Itzkowitz 2009), así como la temperatura y la salinidad en especies acuáticas (Kvarnemo 1994; Jann *et al.* 2000; Alcaraz y García-Berthou 2007), son todos factores que influyen en el comportamiento reproductivo pues impactan de forma directa o indirecta la probabilidad de encuentro entre dos individuos sexualmente receptivos.

Este trabajo pretende describir las variaciones espacio-temporales de algunos de los principales componentes abióticos de la laguna de Chelem (Fig. 1), donde habita el caballito de mar *Hippocampus erectus* y relacionarlas con su densidad y distribución espacial y esto último a la vez, con diferencias en la morfología y conducta de cortejo entre machos y hembras de la especie. Los caballitos de mar o hipocampos, son peces teleósteos pertenecientes a la familia Syngnathidae. Se pescan incidentalmente por barcos de arrastre camareros (Baum *et al.* 2003) y son afectados por la degradación de los ambientes costeros (Walker *et al.* 1989; Dulvy *et al.* 2003). Asimismo, son cada vez más frecuentes entre las especies de ornato utilizadas en la acuarofilia (Koldewey y Martin-Smith 2010) y en mercados con otros fines comerciales (Meeuwing *et al.* 2006; Vincent *et al.* 2007). *Hippocampus erectus* ha sido clasificada como especie vulnerable (Código VU A4cd) en la lista de especies amenazadas del IUCN (Project Seahorse 2003) y el género *Hippocampus* fue incluido en el Apéndice II de la Convención Internacional de Comercio de Especies Amenazadas (CITES) desde noviembre de 2002. La importancia desde el punto de vista conservacionista y comercial de los Syngnatidos hace necesarias las investigaciones sobre la organización social, comportamiento social y reproductivo; las historias de vida, los patrones estacionales de reproducción de cada especie; además como éstas están determinadas por las condiciones variables de su hábitat. Esta información puede ser de gran utilidad a fin de generar información que contribuya a desarrollar programas exitosos de protección y manejo adecuados en cada localidad (Holt *et al.* 2003). Dichos programas ayudarán a contrarrestar los efectos de la presión de extracción de las poblaciones naturales, una amenaza creciente en la medida que se diversifica el mercado de peces marinos ornamentales en México y en el mundo (Baum y Vincent 2005; Simoes 2009; Olivotto *et al.* 2011).

ANTECEDENTES

Distribución y hábitat

Los caballitos de mar constituyen uno de los 55 géneros de la familia Syngnathidae (Kuitert 2000). Son peces teleósteos que habitan aguas marinas poco profundas (< 30 m, Foster y Vincent 2004) en regiones tropicales y templadas (hasta los 50° de latitud N y S; Lourie *et al.* 2004). Algunas especies como *H. capensis*, *H. abdominalis*, *H. kuda* habitan zonas estuarinas (Bell *et al.* 2003; Lourie *et al.* 2004; Martin-Smith y Vincent 2005), tolerando fluctuaciones de salinidad relativamente amplias (10- 20 unidades prácticas de salinidad (ups)). En algunas especies, como *H. trimaculatus*, los primeros signos de descompensación osmótica comienzan a mostrarse a partir de los 16 ups y generalmente mueren cuando el aporte dulceacuícola se incrementa hasta alcanzar valores por debajo de 10 ups. Otras especies, como *H. kuda*, tiene límites de salinidad máxima de 50 ups (Hilomen-García *et al.* 2003; Murrugan *et al.* 2009). A la vez el género también se distribuye a través de un amplio rango de temperatura que influye en variables importantes de su biología. Foster y Vincent (2004) mostraron una relación positiva entre la latitud y el tiempo que dura la gestación, sugiriendo que esta relación probablemente refleje los cambios latitudinales de la temperatura del agua. La variación de la temperatura también afecta el tiempo de desarrollo sus gónadas (Lin *et al.* 2006), evidenciando el papel importante que juega la temperatura en la regulación de la reproducción a nivel poblacional.

Los caballitos de zonas templadas ocupan hábitats de sustrato suave con pastos marinos y macroalgas (Curtis y Vincent 2006; Martin-Smith y Vincent 2005), mientras que algunos de zonas tropicales viven asociados a arrecifes con corales esponjas y algas (Perante *et al.* 1998). Al igual que muchas otras especies estuarinas (Guevara *et al.* 2007), la distribución y abundancia de caballitos está fuertemente asociada a la presencia de estructuras de vegetación sumergida ya que el desplazamiento de los caballitos es limitado y requieren sujetarse a estructuras sumergidas (Foster y Vincent 2004). Por otra parte, los pastos marinos ayudan a maximizar la densidad de presas al tiempo que minimizan el

riesgo de depredación (Bell y Westoby 1986; Flynn y Ritz 1999; Connolly y Hindell 2006). Variables morfológicas como la coloración, la presencia o ausencia de ornamentos y los hábitos de forrajeo pueden verse influenciados por el tipo de vegetación dominante (Curtis y Vincent 2005). La profundidad también es un elemento importante en la distribución de los hipocampos debido a que se requiere de cierta profundidad en la columna de agua para que se presenten los despliegues de cortejo, particularmente durante la etapa final cuando la pareja nada desde el fondo hacia la superficie para llevar a cabo la transferencia de huevos (Vincent 1994a).

Estudios previos muestran que los caballitos presentan una distribución en parches, con densidades promedio bajas (0.007 a 0.51 organismos /m²; Foster y Vincent 2004), pero poblaciones de algunas especies pueden llegar a encontrarse en agregaciones de hasta 1.5 organismos/m² (Curtis y Vincent 2006; Martin-Smith y Vincent 2005). Esta variabilidad en los reportes puede deberse en parte a los distintos métodos usados para determinar la densidad (e.g. los estudios con base en cuadrículas focales generan resultados de densidades mayores que los de transectos), pero también ha sido asociada a la presencia, densidad y tipo de vegetación sumergida (Bell *et al.* 2003; Curtis y Vincent 2006).

La mayoría de las poblaciones presentan agregaciones pequeñas, en grupos de 2-4 individuos, aunque hay algunos casos donde las agregaciones son numerosas (Naud *et al.* 2009). La mayoría de los autores reportan una proporción sexual de un macho por una hembra (1:1) que generalmente se mantiene a lo largo del período de estudio, aun en aquellas especies que llegan a formar grupos de 4 (Perante *et al.* 2002; Moreau y Vincent 2004). Sin embargo, existen poblaciones de *H. erectus*, *H. abdominalis* *H. subelongatus* en donde la proporción sexual se encuentra sesgada hacia las hembras (Teixeira y Musick 2001; Martín-Smith y Vincent 2005; Kvarnemo *et al.* 2007).

Algunas especies mantienen ámbitos hogareños relativamente pequeños de 1-14 m² (e.g., *H. comes*, Perante *et al.* 2002; *H. brevicarpis*, Moreau y Vincent 2004), pero se ha reconocido que el tamaño de éste puede variar considerablemente dependiendo de la escala temporal utilizada en el estudio. Asimismo, se ha visto que el tamaño del ámbito hogareño depende del hábitat (Foster y Vincent 2004) y del sexo como es el caso de las hembras *H.*

breviceps (Moreau y Vincent 2004) y *H. subelongatus*, cuyo ámbito hogareño es mayor que el de los machos (Kvarnemo *et al.* 2007).

A diferencia de otros peces con ámbito hogareño reducido, caballitos como *H. whitei* no muestran defensa territorial (Vincent *et al.* 2004). Al respecto, Foster y Vincent (2004) han considerado que los caballitos no necesitan defender la puesta de huevos, por lo que no resulta energéticamente viable defender el área donde sus parejas y/o comida se encuentran, consideran que una situación así sería de esperar si un individuo es capaz de asegurar a la pareja mediante otro mecanismo, si el alimento fuese indefendible, o bien, si este no estuviera limitado en relación a la población de caballitos.

Referente a la alimentación, los caballitos son depredadores que acechan a sus presas, generalmente pequeños invertebrados móviles (Texeira y Musick 2001; Kendrick y Hyndes 2005). La dieta varía entre juveniles y adultos (Teixeira y Musick 2001). Mientras que las diferencias de alimentación entre sexos no existen en la dieta natural (Wood 2007), la frecuencia con la que los machos preñados se alimenta es mayor a la de los machos vacíos (Felício *et al.* 2006).

Morfología y tamaño

Los caballitos de mar varían en tamaño desde < 20 mm altura total (AT) en *H. denise* hasta > 300 mm AT en *H. abdominalis* (Lourie *et al.* 2003). La morfología básica del cuerpo varía poco entre especies pero se caracterizan por poseer un cuerpo con placas óseas, que le proporciona un aspecto rígido y la falta de aleta caudal (Fig. 2). Estos peces nadan en posición vertical (cabeza hacia arriba), propulsándose con la aleta dorsal y estabilizándose con las aletas pectorales (Consi *et al.* 2003).

Los caballitos de mar presentan un dimorfismo sexual incipiente que de manera general, solo consiste en la posición de las aberturas genital y anal, el macho posee una estructura donde incuba los huevos comúnmente llamada marsupio (bolsa en la región abdominal; Foster y Vincent 2004). En general, machos y hembras tienen altura total similares, aunque las proporciones de ciertas partes del cuerpo difieren de un sexo al otro:

los machos consistentemente tienen la cola más larga, en tanto que las hembras presentan un tronco más largo (Lourie *et al.* 2004; Curtis y Vincent 2006). En estudios recientes en *H. abdominalis*, algunos autores han reportado diferencias de tamaño entre sexos, ya que las hembras resultaron mayores que los machos (Wilson y Martin-Smith 2007) y también se ha observado diferencia entre las hembras apareadas y aquellas sin aparear (Kvarnemo *et al.* 2007).

En los *Hippocampus* se reconoce que el tamaño, más que la edad, predicen mejor la primera madurez (Lin *et al.* 2009). En general en los teleósteos, la madurez sexual se mide como la talla a la cual el 50% de los individuos han adquirido la madurez sexual (es decir, poseen gónadas maduras; Froese y Binohlan 2000). Sin embargo, en los caballitos, el indicador de la madurez sexual más utilizado es la presencia en los machos de un marsupio completamente desarrollado ya que coincide con la presencia de testículos desarrollados (Boisseau 1967 citado por Curtis y Vincent 2006). Aun cuando esta definición permite inferir la madurez sin sacrificar a los organismos, es importante notar que un marsupio bien desarrollado no necesariamente indica madurez gonádica (Thangaraj *et al.* 2006).

En el caso de las hembras, los métodos para determinar la primera madurez han generado resultados todavía más variables que en los machos, e incluyen la talla de la hembra en la que aparecen los ovarios (Kanou y Kohno 2001), la hembra más pequeña con huevos hidratados (Nguyen y Do 1996) y la hembra más pequeña que haya transferido huevos (Cai *et al.* 1984). Mientras que para obtener una alta precisión en la estimativa de esta variable poblacional se requiere la disección de las gónadas en muchos ejemplares, la preocupación conservacionista sugiere que la presencia del marsupio debe seguir siendo el principal indicador de la madurez sexual en los machos, mientras que el abdomen hinchado indicando la presencia de huevos hidratados debería serlo para las hembras.

Para los teleósteos en general, la talla máxima (asintótica) predice con precisión la talla de primera madurez (Froese y Binohlan 2000). En los caballitos de mar la relación entre ambas variables es similar a la de otros teleósteos marinos, por lo que la talla es usada como un indicador de madurez, particularmente en aquellas especies en las que esta información está ausente (Foster y Vincent 2004).

Ecología reproductiva y patrón de apareamiento

El inicio y duración de la temporada reproductiva varía con el hábitat y puede estar influida por el fotoperiodo, la temperatura y la disponibilidad de alimento (Bye 1984; Lin *et al.* 2006; Planas *et al.* 2010). En algunas especies tropicales se encuentran machos preñados a lo largo de todo el año con abundancias máximas durante la época de lluvias (Perante *et al.* 2002). En contraste, las especies que habitan las zonas templadas se reproducen durante una corta temporada del año, cuando los promedios de temperatura se elevan por encima de los 20°C promoviendo el desarrollo de la gónada (Bye 1990; Texeira y Musick 2001; Curtis y Vincent 2006; Lin *et al.* 2006).

En todos los syngnátidos durante la cópula, la hembra transfiere los huevos ricos en vitelo al marsupio del macho, éstos son fertilizados mientras los huevos entran al marsupio (Watanabe y Watanabe 2000; Van Look *et al.* 2007). Después del apareamiento el macho sella el orificio del marsupio y asegura la paternidad de la descendencia (Stolting y Wilson 2007). Los estudios de paternidad utilizando técnicas de biología molecular establecen que todas las crías en una misma puesta (“brood”) comparten a la misma madre y al mismo padre (Jones *et al.* 2001; Kvarnemo *et al.* 2007), lo que constituye una evidencia de monogamia genética dentro de un mismo evento reproductivo.

Tanto el macho como la hembra presentan evidencias visibles de haber copulado, dado que el abdomen de la hembra disminuye (durante la hidratación de los huevos previo a la cópula, el abdomen femenino se ensancha), en tanto que el marsupio del macho se infla (Vincent y Sadler 1995) y a pesar de que no existen estudios de balance energético en caballitos de mar, se puede asumir que los machos de este género invierten mucha energía en el desarrollo de cada descendiente (Carcupino *et al.* 2002). El marsupio de los *Hippocampus* es la estructura reproductiva más compleja dentro de los Syngnathidae (Wilson *et al.* 2003) y permite que el desarrollo de los embriones se lleve a cabo con una correcta oxigenación, osmoregulación y excreción de desechos removidos a través de la sangre del padre (Carcupino *et al.* 2002; Stolting y Wilson 2007). La duración de la gestación varía entre 9 y 45 días dependiendo de la especie y de la temperatura (Foster y Vincent 2004), se presenta un decremento en la duración de la gestación conforme aumenta

la temperatura (Woods 2000; Vincent y Sadler 1995). En *H. kuda* por ejemplo el menor tiempo para el desarrollo de la gónada se presenta en rangos de temperatura de 26 a 30°C, fuera de estos rangos el tiempo para alcanzar el desarrollo de la gónada se incrementa o no ocurre (Lin *et al.* 2006).

La mayoría de los trabajos sobre caballitos de mar los describen como monógamos temporales. Muchos estudios sobre la estructura social de los caballitos señalan que éstos forman parejas (*H. comes*, Perante *et al.* 2002; *H. whitei*, Vincent y Sadler 1995; *H. zosterae*, Masonjones y Lewis 2000) y que la mayoría de éstas perduran a lo largo de varios eventos reproductivos, dentro de una misma estación (Vincent y Sadler 1995; Kvarnemo *et al.* 2000). Otros autores confirman que más del 50% de las parejas perduran de una estación reproductiva a la siguiente (Kvarnemo *et al.* 2000; Jones *et al.* 2003).

Algunos autores proponen que la eficiencia reproductiva puede incrementar al aparearse con la misma pareja, debido a una reducción en el tiempo de cortejo (Barlow 1984, 1988; Vincent y Sadler 1995; Vincent *et al.* 2004), así como en los intervalos entre eventos reproductivos (Kvarnemo *et al.* 2000). En el mismo sentido, varios autores han descrito la presencia de encuentros cotidianos (“daily greetings”) entre dos individuos que forman una pareja (Vincent 1995; Vincent y Sadler 1995) y les han adjudicado el papel de reforzar los lazos monógamos y sincronizar la gametogénesis de las hembras con el final de la preñez en los machos (Vincent y Sadler 1995). En este contexto, es posible que la monogamia incremente el éxito reproductivo de estos peces, que de otra manera se encuentran bajo circunstancias donde la probabilidad de encontrar una pareja potencial es baja (e.g. las poblaciones tienen una baja densidad, presentan baja movilidad y dependen del camuflaje como una defensa contra los depredadores).

De todas las especies de *Hippocampus*, las únicas donde se han observado casos de poligamia o cortejos con múltiples parejas coinciden con poblaciones en las que las agregaciones numerosas son parte de su estructura social como *H. abdominalis* y *H. guttulatus* (*ex situ*, Woods 2000; *in situ*, Wilson y Martin-Smith 2007; Naud *et al.* 2009); *H. subelongatus* presenta cambios de pareja (6 de 14 parejas) de un evento reproductivo a otro (Kvarnemo *et al.* 2000) y una proporción sexual sesgada (Kvarnemo *et al.* 2007). Por

ello, se ha sugerido que la relativamente alta densidad, en conjunto con una mayor movilidad incrementa la probabilidad de encuentro con individuos extra-pareja y promueve la promiscuidad sexual entre eventos reproductivos. Los autores que han estudiado estas poblaciones relativamente densas, han sugerido que los encuentros cotidianos (“daily greetings”) entre individuos con múltiples parejas podrían constituir un mecanismo de estimación del tamaño o alguna otra característica de calidad en posibles parejas (Naud *et al.* 2009).

Selección sexual

La inversión de los roles sexuales en la familia Syngnathidae ha sido explicada sobre la base de que los machos presentan una tasa reproductiva potencial (número de descendientes/unidad de tiempo) menor que la de las hembras, como resultado de una alta inversión en el cuidado parental a través de la gravidez masculina (Clutton-Brock y Vincent 1991). Considerando a la tasa reproductiva potencial como un factor que afecta la selección sexual, se esperaría una competencia más intensa entre hembras por los machos, así como una mayor selectividad de los machos sobre las hembras (Vincent *et al.* 1992; Berglund 2000; Matsumoto y Yanagisawa 2001). La mayor parte de las especies de *Hippocampus* estudiadas a la fecha presentan roles sexuales convencionales, con los machos compitiendo más intensamente por parejas y las hembras seleccionando a los machos: *H. fuscus* (Vincent 1994a), *H. subelongatus* (Jones *et al.* 1998), *H. zosterae* (Masonjones y Lewis 2000). A pesar del sesgo hacia las hembras en las proporciones sexuales de muchas poblaciones (Foster y Vincent 2004), los machos de caballito de mar que no están apareados tardan menos tiempo en prepararse para la gravidez que las hembras en preparar sus huevos y estos machos pueden permanecer listos para aparearse por periodos de tiempo más largos que las hembras (Vincent *et al.* 1992; Vincent 1994b; Masonjones y Lewis 2000). Esto podría explicar que los caballitos de mar tengan roles sexuales convencionales, dado que la proporción sexual operativa de individuos sexualmente receptivos estaría sesgada hacia los machos.

Modelos más recientes consideran que factores como el costo de la crianza, variaciones en la calidad de la pareja, tasas de mortalidad específicas de cada sexo y la tasa

de encuentro de parejas son importantes determinando la dirección e intensidad de la selección sexual (Kokko y Monaghan 2001; Kokko y Johnstone 2002). Se ha reconocido que los roles sexuales pueden variar marcadamente incluso entre poblaciones de una misma especie (Frosgen *et al.* 2004; Wilson y Martin-Smith 2007), como resultado del efecto de factores ambientales (e. g. la temperatura y la disponibilidad de alimento) en la tasa reproductiva potencial de ambos sexos. Asimismo, la densidad poblacional y la movilidad de los individuos pueden tener un fuerte efecto sobre los roles sexuales, promoviendo la plasticidad de estos rasgos dentro de una misma especie (Wilson y Martin-Smith 2007). Hay una creciente convicción de que los roles sexuales involucran tanto competencia como selección en ambos sexos, con la clasificación en los extremos de convencional e invertido dependiendo de la fuerza relativa de cada uno de estos comportamientos (Amundsen y Forsgren 2001; Berglund *et al.* 2005).

Al igual que en los peces pipa (Rispoli y Wilson 2008), la selección de pareja en los caballitos parece basarse en el tamaño de los individuos, con una alta frecuencia de parejas conformadas por machos y hembras de tamaño similar. El tamaño de la hembra es un buen indicador de la fecundidad, así como el tamaño del marsupio del macho también puede reflejar una condición saludable y mayor espacio para el desarrollo de los embriones (Vincent y Giles 2003). Utilizando microsatélites en un estudio sobre el patrón de apareamiento en poblaciones naturales de *H. subelongatus* y *H. whitei*, Jones *et al.* (2003) confirmaron que la mayor parte de la descendencia derivaba de parejas con tamaños similares. Asimismo, encontraron que el patrón de apareamiento consonante al tamaño coincidía con un reducido dimorfismo sexual con respecto a la talla. Otros autores han sustentado esta misma idea con base en la correspondencia del número de huevos en la gónada femenina y el número de embriones encontrados en el marsupio del macho (Teixeira y Musick 2001).

El dimorfismo sexual “generalmente” se asocia a una fuerte selección sexual, específicamente con una fuerte competencia intra-sexual por pareja, comúnmente entre machos (Emlen y Oring 1977; Jones y Avise 2001). Sin embargo, dicha competencia en los caballitos de mar, probablemente se limite exhibiciones de cortejo como parte de los

mecanismos que dan acceso a la formación de la pareja inicialmente (Foster y Vincent 2004).

El cortejo está formado por una serie de comportamientos que regularmente consisten en movimientos coordinados o secuencias de movimiento o sonidos, que involucran estímulos auditivos, táctiles, olfatorios y visuales, dichos estímulos serán percibidos, procesados, interpretados y actuados por ambos sexos (O'Dell 2003). La función principal del cortejo es el reconocimiento de la especie (Talyn y Dowse 2004), la estimulación sexual (Delaney *et al.* 2007) y juega un papel importante en la selección de la pareja, ya que ciertos rasgos del cortejo pueden ser un indicador realista de la calidad de la pareja (Rantala y Kortet 2003).

El cortejo de los caballitos de mar, ha sido detalladamente descrito para *H. fuscus* (ver a Vincent 1994a) por lo que ha sido tomado como base para la identificación de los comportamientos reproductivos para otras especies del género (Faleiro *et al.* 2008). Durante el cortejo el macho y la hembra aumentan su actividad desplazándose uno hacia el otro y modifican su coloración, cambiando rápidamente de un color oscuro a uno pálido-cremoso (Naud *et al.* 2009). En un macho receptivo el marsupio es inflado y se pone brillante. En cautiverio, se ha observado que individuos que no han estado juntos repiten el cortejo durante 2 a 3 días, con el apareamiento ocurriendo frecuentemente en la mañana del tercer día (Vincent 1994b; Masonjones y Lewis 2000).

Durante el apareamiento la pareja comienza a exhibir conductas específicas de cada sexo indicando receptividad. Los machos se mueven contrayendo el abdomen y doblando el cuerpo hacia delante, mientras que las hembras, alzan la cabeza hasta que la punta del hocico queda apuntando hacia la superficie del agua. Eventualmente ambos individuos se elevan a través de la columna de agua, mientras la hembra alinea el tronco con el marsupio abierto del macho. La pareja arquea el cuerpo alejando las colas y cabezas simultáneamente y la hembra inserta el ovopositor en la apertura del marsupio del macho. La transferencia de huevos tarda entre 6 y 10 segundos, después de lo cual el marsupio es sellado. La hembra abandona al macho y este se balancea para acomodar los huevos en la bolsa (Vincent 1994a; Vincent y Sadler 1995).

Generalidades de *Hippocampus erectus*

A diferencia de otras especies de hipocampos (*H. abdominalis*, *H. fuscus*, *H. guttulatus*; Vincent 1994a y b; Naud *et al.* 2009; Wilson y Martín-Smith 2007), la información sobre *Hippocampus erectus*, *Hippocampus zosterae*, *Hippocampus reidi* e *Hippocampus ingens*, las cuatro especies distribuidas en México es escasa (Teixeira y Musick 2001; Baum *et al.* 2003; Sandoval 2006; Ortega-Salas y Reyes-Bustamante 2006; Rosa *et al.* 2007; Masonjones *et al.* 2010).

En un estudio sobre la biología reproductiva de *H. erectus* en la bahía de Chesapeake Virginia, E.U. (Teixeira y Musick 2001), se describió abundancia baja, entre 7 y 84 organismos en los meses de mínima y máxima abundancia, respectivamente. Los autores discuten sobre la posibilidad de que las fluctuaciones en la abundancia de *H. erectus* se relacionen con las fluctuaciones de la vegetación sumergida en esa zona. La temperatura en la zona de muestreo tuvo rangos entre 5 y 28°C y no encontraron alguna relación entre este parámetro y la abundancia de los organismos. Sin embargo, el índice gonadosomático fue mayor de mayo a octubre cuando los registros de temperatura fueron más altos, indicando un período reproductivo bien delimitado para *H. erectus* en esa localidad. En dicho estudio *H. erectus* tuvo una proporción sexual sesgada hacia las hembras (1:0.6 hembras:macho) y se detectaron mayor número de hembras con ovarios maduros que machos preñados. Además existe una similitud entre el número de huevos producidos por hembra y los embriones encontrados en la bolsa del macho, lo que sugiere que individuos de tallas similares deben aparearse más frecuentemente que aquellos con tallas disímiles. Los autores destacan que en esta población natural de *H. erectus* el macho es un recurso limitante para el éxito reproductivo de las hembras (Teixeira y Musick 2001). En otro estudio realizado frente a la costa de Florida, E.U, los machos fueron más grandes que las hembras y que la proporción sexual estuvo sesgada hacia las hembras (Baum *et al.* 2003).

Considerando lo anteriormente expuesto, se puede pensar que variaciones temporales o espaciales en la salinidad, temperatura, profundidad y características de la vegetación sumergida comunes en zonas estuarinas subtropicales serán importantes en

determinar, por lo menos parcialmente, la abundancia y distribución de *H. erectus* en la laguna de Chelem. Asimismo, es de esperar que la densidad de la población y el patrón de agregación de *H. erectus* en esta laguna sean similares a los de poblaciones y especies en otras regiones. Si existen diferencias morfológicas, reproductivas o de hábitos alimentarios entre individuos de una misma población, sería de esperar que estos se encuentren distribuidos dependiendo de las características ambientales en ese lugar y tiempo.

En relación a la conducta de cortejo, Lin *et al.* (2008) describieron el comportamiento reproductivo de *H. erectus* en cautiverio previo al apareamiento basándose en la observación de seis parejas. En su trabajo, sin embargo, no especificaron el método de observación o registro, ni los criterios establecidos para hacer tal descripción. Los autores describieron de forma muy general que el macho es insistente, que sujeta a la hembra por la cola cuando ambos nadan juntos hacia la superficie previo a la copula.

Tomando en cuenta que la intensidad y dirección de la selección sexual dependen de la proporción de hembras y machos disponibles para la reproducción en un momento y lugar dados, las variaciones en la distribución y abundancia de *H. erectus* machos y hembras de distinta condición reproductiva ayudarán a explicar algunas características de la conducta sexual de esta población. Si la baja densidad se mantiene constante a lo largo de tiempo y en distintas zonas de la laguna, entonces la probabilidad de encuentro de una pareja potencial también será relativamente baja y constante. Bajo estas circunstancias se esperaría que los individuos compitan poco por el acceso al otro sexo, y que una vez establecida la pareja, la conducta ayude a asegurar la permanencia de la misma.

OBJETIVOS E HIPOTESIS

Objetivo general

Relacionar las características del hábitat y de la población de adultos de *H. erectus* en Chelem, Yucatán, con rasgos de su conducta reproductiva.

Hipótesis generales

La variación espacial y temporal en la temperatura, salinidad, profundidad, y cobertura de vegetación acuática sumergida en la laguna de Chelem, determina la abundancia y distribución de hembras, machos vacíos y machos preñados de *H. erectus*. A su vez, las diferencias en el número y tamaño relativo de hembras, machos vacíos y machos preñados en un lugar y tiempo dados influyen en la dirección e intensidad de la selección sexual en esa población.

Objetivos particulares

1. Relacionar la abundancia y distribución de hembras, machos vacíos y machos preñados de *H. erectus*, con las variaciones espacio-temporales en la temperatura, salinidad, profundidad, cobertura y tipo de vegetación acuática sumergida en la laguna de Chelem.

Hipótesis:

Las condiciones de temperatura y salinidad variarán a lo largo del año y con ellas cambiarán la abundancia de adultos reproductores, por lo tanto la población presentará periodos con una mayor actividad reproductiva. La profundidad, cobertura y tipo de vegetación variarán entre las distintas zonas de la laguna y con ellas cambiará la abundancia de adultos reproductores; por lo tanto se podrá identificar una zona con mayor actividad reproductiva.

Predicciones:

A lo largo de los muestreos mensuales, será posible identificar un periodo en el que el tamaño de los individuos capturados será mayor y aumentará el número de machos preñados.

De las dos zonas de la laguna muestreadas, será posible identificar una en la que el tamaño de los individuos capturados será mayor y aumentará el número de machos preñados.

2. Estimar la densidad y patrón de dispersión de la población de *H. erectus* en dos zonas de la laguna de Chelem, así como la proporción de hembras, machos vacíos y machos preñados y sus variaciones espacio-temporales y comparar diversas medidas corporales entre individuos de diferente sexo y condición reproductiva.
3. Describir la conducta de machos y hembras de *H. erectus* en cautiverio en los contextos social y reproductivo.
4. Cuantificar y comparar la conducta de cortejo de machos y hembras de *H. erectus* mantenidos en una proporción sexual 1:1 y relacionarlos con la abundancia, distribución y características morfométricas de hembras, machos vacíos y machos preñados en dos zonas de la laguna de Chelem.

Hipótesis

Tomando en cuenta que en otras especies de *Hippocampus* los roles sexuales son convencionales pero las hembras responden a los cortejos de los machos conforme avanza el tiempo, se espera que los machos de *H. erectus* cortejaran más que las hembras durante todo el apareamiento, pero la frecuencia de conductas de cortejo de ambos sexos se irá incrementando desde el inicio de su encuentro y hasta que se efectuó la transferencia de huevos.

Predicciones:

Los machos exhibirán mayor frecuencia de cortejos y por más tiempo que las hembras desde el primer encuentro (día 1) hasta el día de la cópula (aproximadamente el día 3).

El cortejo se incrementará conforme pasa el tiempo de tal manera que tanto hembras como machos mostrarán mayor frecuencia de conductas de cortejo el día 3 que el día 1.

MATERIALES Y MÉTODOS

I. Área de estudio

La laguna de Chelem (21°15'47"N y 89°43'40" O) es un ecosistema acuático permanente que tiene una extensión de 13 km de largo y entre 0.7 y 1.8 km de ancho, con un área aproximada de ~21 km² (Jerónimo 2010). En la región el clima es cálido seco y semi-seco; la temperatura anual promedio es de 26.5°C; la precipitación es del orden de 700 a 800 mm. Durante el año se definen tres épocas climáticas: 1) sequías (de marzo a mayo) con precipitaciones mínimas de 0-30 mm y 36° a 38°C de temperatura; 2) lluvias (junio a octubre) siendo septiembre el mes con mayor precipitación (125 mm); en septiembre y octubre es común el arribo de huracanes (precipitaciones de 350 mm al mes, vientos hasta 250 km/h); 3) nortes (noviembre a febrero) se caracteriza por la influencia de vientos polares, temperatura promedio de 23°C y precipitación de 40 mm (Echeverría y Piña 2003). Debido a la naturaleza cárstica de la península de Yucatán, los aportes de agua dulce a la laguna son por medio de descargas subterráneas (Herrera-Silveira *et al.* 2004).

La laguna de Chelem tiene baja profundidad (0.25 y 1.5 m) y un único canal de comunicación con el mar ubicado cerca del puerto de Yucalpetén de gran importancia pesquera para la región (Marino-Tapia y Enríquez 2010). Esta laguna tiene un sustrato principalmente arenoso y relativamente rico en materia orgánica, además de ser hiperhalina, con variaciones de salinidad en ocasiones despreciables, o bien, drásticas debido a la fuerte evaporación o al paso de huracanes. La salinidad para la zona central de la laguna Chelem tiene rangos promedios entre 36 y 39 unidades prácticas de salinidad (ups) (Marino-Tapia y Enríquez 2010) y en ocasiones extraordinarias se tienen registros desde 10 ups (Huracán Gilberto en 1988), a 65 ups en épocas donde la precipitación es nula (Agilar y Gómez 1982; Valdez *et al.* 1994). La temperatura en la zona central tiene promedios entre 22° y 30°C (Marino-Tapia y Enriquez 2010).

En la laguna de Chelem abundan las Rhodofitas (*Gracilaria spp.*; *Acanthophora spp.*, *Euchema spp.*; *Laurencia spp.*), las Chlorofitas (*Penicillus spp.*, *Dasycladus spp.*) y

los pastos marinos (monocotiledoneas: *Halodule* y *Syringodium spp*) (Jesus y Eúan-Avila 2007). Las macroalgas son comunes para la región tropical y presentan mayor porcentaje de cobertura y biomasa en temperaturas de 34 a 37 °C y buena disponibilidad de luz, por lo que están bien adaptadas a zonas poco profundas (Walaku 2006). En ocasiones la turbidez del agua puede variar marcadamente y la visibilidad disminuir notoriamente como resultado de la influencia de los manglares que rodean el borde la de laguna, especialmente durante la marea vaciante durante la época de lluvias y nortes.

II. Características del hábitat y de la población de *H. erectus* en Chelem

Muestreos mensuales

En la laguna Chelem se ubicaron dos zonas de estudio (Fig. 1) que fueron previamente seleccionadas por ser aquellas donde se capturó *H. erectus* durante los muestreos preliminares. Los muestreos mensuales se llevaron a cabo de febrero a julio de 2010, periodo durante el cual se presentan frecuentes nortes (febrero y marzo), características climáticas típicas de la temporada de sequías (abril y mayo) y características típicas del inicio de la temporada de lluvias (junio y julio). Los muestreos se realizaron durante la marea creciente.

En cada sitio de muestreo se realizaron cuatro arrastres cuadrangulares con una red tipo chinchorro de 50 m y 1.4 cm de luz malla. El muestreo consistió en la ubicación aleatoria de cuatro puntos dentro de cada zona de muestreo, cuyas coordenadas eran registradas mediante un GPS. El paño era arrastrado por dos personas, cubriendo una distancia de 50 m (~ 2500 m²). Una vez revisado el copo, la captura era llevada a la embarcación donde las muestras se procesaban. En cada arrastre se registró la temperatura del agua con un termómetro convencional de mercurio ($\pm 1^\circ$ C), la salinidad con un refractómetro (± 1 ups), la profundidad y transparencia con una barra de madera graduada (± 10 cm).

Los organismos capturados en cada arrastre fueron identificados como machos o hembras con base en la presencia de marsupio y en el caso de los machos, su condición

reproductiva fue categorizada según la apariencia del marsupio: vacío y preñado (ver Lourie 2003) nombrados aquí como machos vacíos (Mv) y machos preñados (Mp). Para cada individuo se registró su peso húmedo (± 0.01 g), altura total, largo del tronco y cola, largo y ancho de la cabeza y la altura de la corona (± 0.05 mm; Fig. 2). Una vez concluidos estos procedimientos, los organismos fueron devueltos al sitio donde fueron capturados.

Asimismo, el porcentaje de cobertura de vegetación acuática sumergida (VAS) presentes en cada arrastre se midió mediante cuatro replicas con un cuadrante de 1 m^2 . Se obtuvieron registros de la cobertura de cada tipo de macrófita comparándola con guías fotográficas (Ortegon-Aznar *et al.* 2001; Jesus y Eúan-Avila 2007; Herrera-Silveira y Morales-Ojeda 2009; Guiry y Guiry 2010; IAN 2010; McKenzie *et al.* 2006 – 2010).

Las muestras de biomasa de la VAS se tomaron sólo para los meses de mayo a julio las muestras se colectaron utilizando cuatro cuadrantes de 0.25×0.25 m lanzados aleatoriamente y paralelo a la dirección del arrastre con chinchorro. La VAS dentro de este cuadrante fue colectada manualmente mediante buceo libre, etiquetada y almacenada en hielo para su transporte al laboratorio. Una vez en el laboratorio las muestras fueron lavadas para eliminar el exceso de sedimento y cualquier organismo epifito, separadas en los distintos grupos taxonómicos según el mismo criterio utilizado en la determinación de la cobertura. Las muestras incluyeron solo la porción sobre el sedimento, excluyendo rizoides, raíces, tallos y estolones. Los grupos de VAS fueron secados en una estufa a 60°C durante 72 h para obtener el peso seco. Posteriormente, las muestras fueron llevadas a una mufla donde fueron quemadas durante una hora a 550°C . Todas las muestras fueron colocadas en un desecador con sílica gel para evitar la absorción de humedad y una vez fríos los crisoles se registró el peso de las cenizas. El carbono orgánico libre de cenizas (COLC) se obtuvo de la diferencia entre el peso seco y el peso de las cenizas (Zieman y Wetzel 1980) en una balanza marca Ohaus mod. Adventurer (± 0.0001 g).

Los valores promedio (\pm error estándar) de temperatura, salinidad, profundidad y cobertura de macrofitas se calcularon para cada zona y mes ($n = 4$), así como los porcentajes de cobertura y la sumatoria de la biomasa de los taxones de VAS identificados.

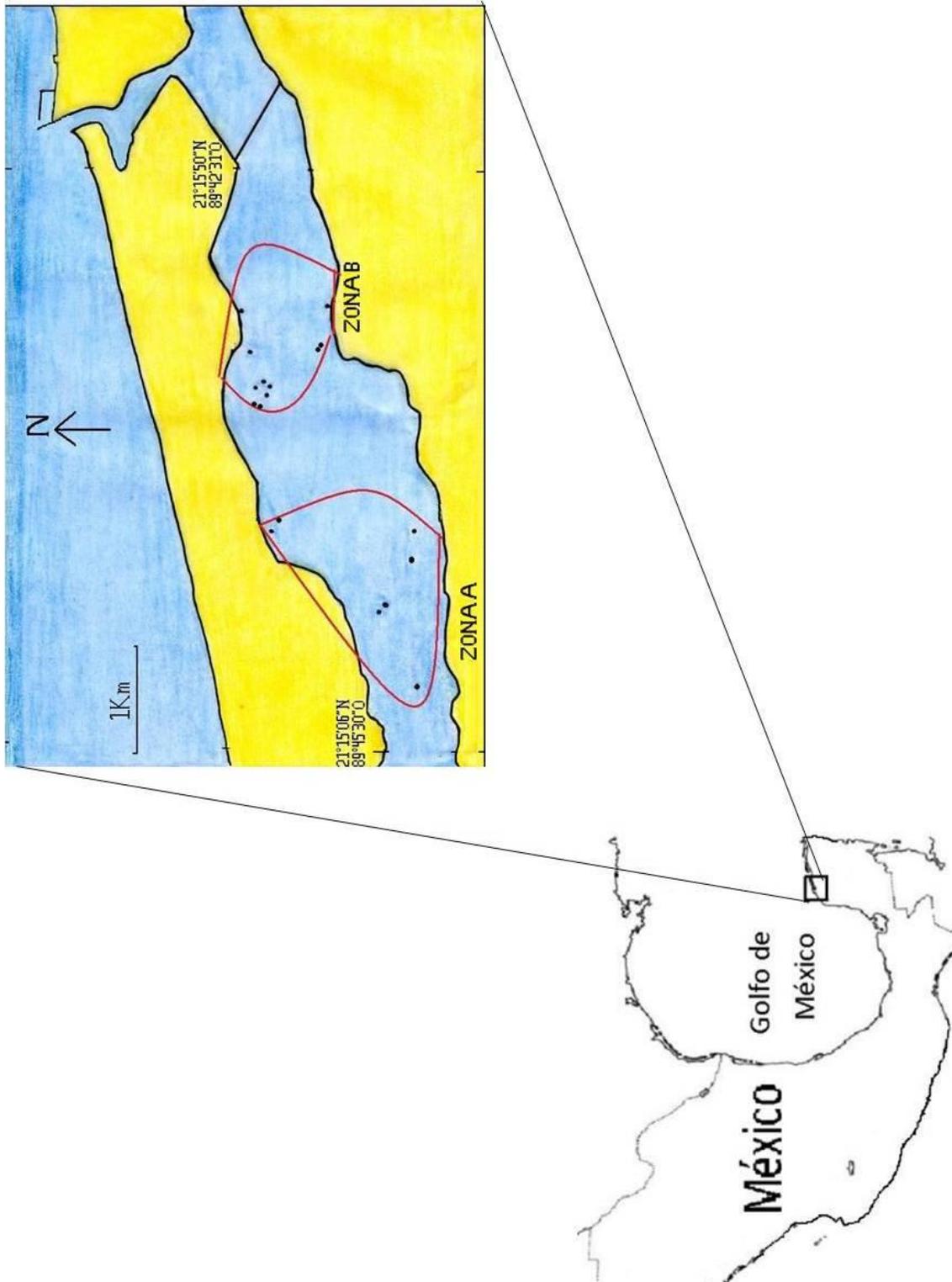


Fig. 1. Ubicación de la zona A y B (líneas rojas) en la Laguna de Chelem, Yucatán, México, Los puntos representan los diferentes sitios donde se llevaron a cabo los arrastres de febrero a julio de 2010.

Densidad, distribución y morfometría de *H. erectus*

La densidad promedio (\pm error estándar; $n = 4$ arrastres) se calculó con el número de individuos de *H. erectus* capturados durante los arrastres en cada zona y para cada mes y se compararon a lo largo de los 6 meses de duración del estudio. La heterogeneidad de las varianzas y el hecho de que los tamaños de muestra (números de individuos capturados) de los grupos fuesen muy distintos impidieron el uso de pruebas de hipótesis limitando dicha comparación a un método gráfico.

La distribución espacial de los caballitos de mar a lo largo del estudio fue estimada mediante el índice de dispersión estandarizado de Morista (I_p) utilizando la abundancia absoluta registrada únicamente con el total de individuos capturados con la red chinchorro ($n = 48$ arrastres, Anexo 1). El I_p va de -1.0 hasta +1.0, valores mayores de 0 representan patrones de distribución agregados, valores menores de 0 representan patrones uniformes y valores de 0 (± 0.5) representan patrones de distribución aleatorios (la prueba tiene $\alpha = 0.05$, grados de libertad $n-1$, donde n es el número de arrastres; Krebs 1999).

Valores promedio (\pm error estándar) de la altura total (AT), peso húmedo (PH) y la proporción cola:tronco (ppCT) de los individuos capturados durante los muestreos fueron obtenidos para cada mes y zona. En este caso se tomaron en cuenta tantas réplicas como individuos capturados en cada combinación mes-zona. La heterogeneidad de la varianzas y el fuerte desbalance de los modelos estadísticos impidieron el uso de pruebas de hipótesis convencionales para la comparación de las medias, tal como la t de Student, el ANOVA y pruebas no-paramétricas equivalentes (Underwood 1997), por lo que solo se describieron y compararon en términos de sus valores medios, varianzas y coeficientes de variación. Para el análisis de resultados relativos al tamaño se estableció 97 mm de AT como talla mínima (talla del macho más pequeño capturado) para ser considerado adulto.

Dado que no se capturaron machos preñados en la zona B, los rasgos morfométricos AT, PH, ppCT de individuos de distinto sexo se compararon utilizando ANOVAs de dos vías con los factores “sexo” (H vs M_V) y “zona” (Zonas A vs B). Se utilizaron pruebas de t de Student para comparar dichos rasgos entre los M_P vs M_V encontrados exclusivamente de la zona A.

Los rasgos morfométricos LC, AC y CO de los individuos capturados en la zona A se compararon usando ANOVAs de una vía (con el factor “sexo” con tres niveles H, Mv y Mp) y contrastes *a priori* (M_p vs M_v y M_v vs H; Underwood 1997). Tanto la homogeneidad de varianza, como la distribución normal de los datos fueron en este caso aseguradas mediante inspección visual de los residuales (Zuur *et al.* 2007).

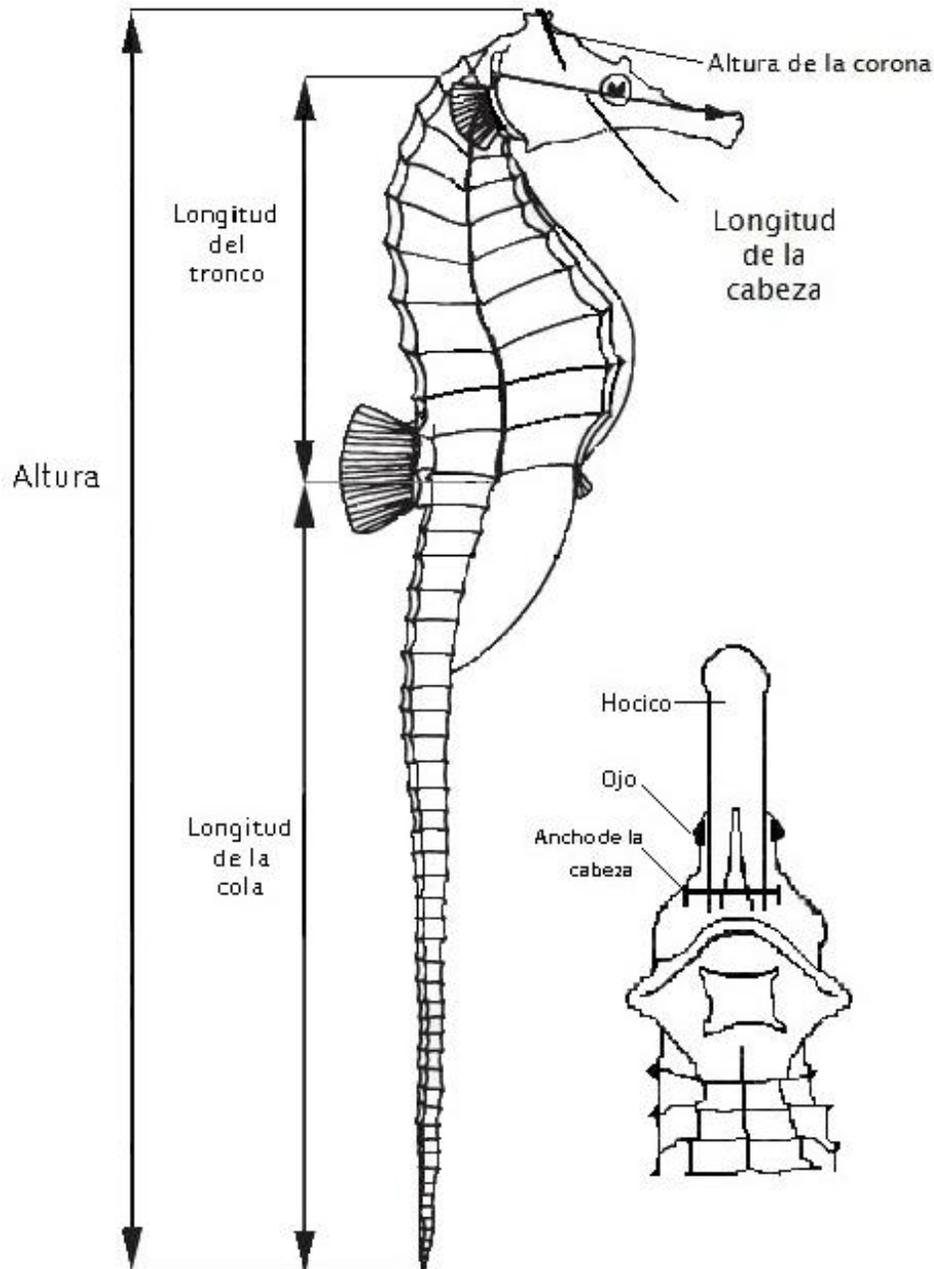


Figura 2. Medidas morfométricas registradas en *Hippocampus erectus* (tomado de Lourie 2003 y modificado para el presente trabajo).

III Conducta de *H. erectus* en los contextos social y reproductivo.

Obtención y mantenimiento de los organismos

Para elaborar el repertorio de conductas de *H. erectus* en el contexto social y reproductivo, los organismos se obtuvieron de las mismas zonas donde se realizaron los muestreos en la laguna Chelem. La captura se realizó mediante arrastres con chinchorro, o bien, detectando los caballitos desde la embarcación y tomándolos con la mano. El transporte de los organismos se realizó en bolsas de plástico, con agua de la localidad y suministro de aire por medio de una pequeña bomba portátil. Las bolsas fueron colocadas en hieleras para disminuir el metabolismo y transportadas al laboratorio.

En el laboratorio a cada organismo se le tomaron las mismas medidas morfométricas mencionadas anteriormente e identificadas en la Fig. 2. Los organismos fueron etiquetados individualmente utilizando cuentas de chaquiras de vidrio de distintos colores (similar a la coloración de los caballitos) atadas con un monofilamento 100% nylon alrededor del cuello de los caballitos. El uso de collares atados al cuello ha sido reportado como un procedimiento que no interfiere con el comportamiento reproductivo de los caballitos (Vincent y Sadler 1995) y ha sido recomendado para su uso en programas de monitoreo (Morgan y Bull 2005). Posteriormente, los organismos fueron alojados en acuarios de vidrio (6 mm de espesor de la hoja) 30 x 50 x 70 cm (ancho, largo y alto). Los caballitos fueron separados por sexo, permaneciendo de dos a cuatro organismos por acuario. Dichos acuarios formaban parte de un sistema cerrado de recirculación, conectados a un reservorio de 500 a 1000 l con agua de mar filtrada. Los recambios de agua del sistema se realizaron de acuerdo con las mediciones de los niveles de nitritos y amonio realizadas cada semana con un paquete comercial. Las condiciones físico-químicas generales del agua en los acuarios siguieron lo reportado por Lin *et al.* (2008) para el mantenimiento de esta especie en cautiverio. El fotoperiodo se mantuvo en 10 h oscuridad, 3 h media luz, 8 h de luminosidad total y 3 h de media luz. Los periodos de 3 h de media luz simulaban el amanecer y atardecer, respectivamente, ya que es durante las primeras horas posterior al amanecer los *Hippocampus* presentan la mayor actividad social y sexual (Vincent 1994b). En los acuarios se colocaron ocho estructuras de rafia trenzada para que los organismos se

sujetaran. Las estructuras de sujeción eran de colores similares a los que presentan los caballitos en condiciones naturales (café oscuro con café claro, café claro con beige, negros, blancos con gris, y anaranjados con café) y estaban amarradas a un tubo de PVC en el fondo del acuario, permitiendo su fácil limpieza.

Durante todo el estudio, los organismos fueron alimentados dos veces al día con *Artemia* spp. viva enriquecida con DHA-protein-Selco^{MR} (Hilome-Garcia 2003; Quintas *et al.* 2007) y ocasionalmente anfípodos de agua dulce y marinos, como *Melita planaterga*. Por las tardes, los restos de alimento no consumido y las heces fueron eliminadas mediante un sifón, siguiendo las recomendaciones de higiene y limpieza de otros autores (Faleiro *et al.* 2008; Planas *et al.* 2008).

Observaciones preliminares y repertorio de las conductas

Con la finalidad de registrar el mayor número y diversidad de conductas desplegadas por *H. erectus* en los contextos social y reproductivo, se realizaron observaciones preliminares comprendiendo un total de 20 organismos (10 parejas). Inicialmente (septiembre de 2009), cuatro machos vacíos (157 mm \pm 0.75) y cuatro hembras (165 mm \pm 0.79) se mantuvieron en dos parejas en cada uno de dos acuarios de observación (proporción sexual de 1:1). Se realizaron observaciones diarias de lunes a viernes de 8:00 a 10:00 hrs, periodo en el cual otras especies presentan una mayor actividad reproductiva (Vincent 1994b; Vincent y Sadler 1995). Posteriormente (octubre-noviembre de 2009), los acuarios de observación se mantuvieron con una pareja por acuario (proporción sexual de 1:1), rotando este mismo lote de individuos. Para estos últimos, no fueron definidos los periodos de observación, sino que los comportamientos fueron registrados de forma fortuita (“haphazardly”). Los registros se realizaron *ad libitum*, siguiendo lo indicado por Martin y Bateson (1993). En todos los casos, se usaron los acuarios descritos anteriormente y los organismos fueron mantenidos en las mismas condiciones de agua, luz, alimentación y limpieza.

Las observaciones en total tuvieron una duración de 84 horas, de cuyos registros derivó el repertorio de conducta para *H. erectus*, su descripción detallada y el sexo de los

individuos que fueron observados desplegando cada uno de ellos (machos, hembras o ambos). Ocasionalmente se tomaron registros fotográficos (Cámara Canon modelo Vixia hg21) de los individuos con la finalidad de contar con imágenes sobre las cuales se elaboraron esquemas de las posiciones de los individuos. Finalmente, se identificaron y describieron las conductas observadas en *H. erectus* con aquellas correspondientes en otras especies del género *Hippocampus* (los nombres en inglés de las conductas, en caso de que los autores lo especificaran), así como el tipo de contexto (cortejo, saludos diarios y competencia intra-sexual) en el que éstos fueron observados y descritos en la literatura.

Cuantificación de conductas

Para cuantificar y comparar las conductas del repertorio de *H. erectus* y establecer cuál es el sexo que corteja cuando están en una proporción sexual 1:1, se observaron 15 parejas de caballitos seleccionados previamente de acuerdo a su altura total. Las hembras tuvieron una altura total promedio de 142 ± 14 mm, los machos de 147 ± 13 mm y la diferencia entre cada pareja un promedio de 5 ± 3.9 mm. Todos los individuos que conformaron las parejas se mantuvieron aislados por un periodo de 15 días previo al experimento, de esta manera asegurando que la hembra no se hubiese apareado durante al menos ese periodo de tiempo y que el macho se encontrara vacío.

Todas observaciones se realizaron en un área aislada del laboratorio, en acuarios de observación con dimensiones similares a los acuarios de mantenimiento descritos anteriormente, pero con hule espuma delgado (0.3 mm de espesor “foamy”) de color azul entre las paredes de vidrio de los acuarios, para impedir la visibilidad entre individuos mantenidos en acuarios separados. Las condiciones del agua, fotoperiodo, alimentación fueron las mismas que las descritas anteriormente, así como el número y tipo de estructuras de sujeción. Frente a los acuarios de observación se colocó una lona con apertura de 118 x 15 cm cubierta por una doble hoja de tul oscuro, que servía como mirilla a través de la cual se realizaron las observaciones, mientras el observador se encontraba oculto. Esta lona cuenta con otra pared que hace de fondo oscuro, al igual que la vestimenta del observador.

Las observaciones se realizaron de 8:00 a 9:00 am durante tres días consecutivos para cada pareja. Diez minutos antes de las 8:00 am del primer día de observación, se colocó a una pareja dentro del acuario y el observador se ocultó detrás de la cortina esperando el inicio del fotoperiodo que simula el amanecer (hora en la cual son frecuentes los cortejos; Vincent y Sadler 1995). A partir de entonces y durante 1 hora, se registró la frecuencia de un conjunto de ocho conductas seleccionadas a partir del repertorio elaborado anteriormente (para descripción ver sección de Resultados). Dichas conductas se seleccionaron por ser unidades básicas del cortejo sencillas, fácilmente identificables y medibles y porque han sido previamente asociados al cortejo en otras especies de *Hippocampus* (Vincent 1994a, Masonjones y Lewis 2000; Faleiro *et al.* 2008; Naud *et al.* 2009). Para las conductas relacionadas con la coloración de los caballitos se registró la duración total (en segundos) en el período de observación. Las observaciones fueron siempre acompañados de una videograbación con una cámara Canon modelo Vixia hg21 (1024 x 768 pixeles) con la finalidad de revisar con detalle el material gráfico en caso que así se requiriera. Finalmente, se reportaron los valores promedio para las conductas (\pm error estándar).

Antes de la cuantificación de las frecuencias de cortejo y siguiendo lo recomendado por Martin y Bateson (1993), se realizaron pruebas de confiabilidad de las mediciones tanto en el mismo observador como entre observadores utilizando el índice de concordancia. El índice inició con valores de 0.65 y fue incrementando hasta alcanzar valores de 0.8, a partir del cual comenzaron los registros antes descritos. La cuantificación de la conducta la realizó un solo observador, sin embargo esta prueba de concordancia nos permite apreciar que dicho observador se apega a las especificaciones del repertorio de conductas de la especie y evita sesgos en la aplicación de los criterios.

Dado que existe una correlación entre la conducta de machos y hembras que conforman una pareja y con la finalidad de comparar la frecuencia y duración en la que machos y hembras de *H. erectus* presentan las conductas en el primer día, se utilizó la prueba pareada no paramétrica de Wilcoxon (Bart *et al.* 1998; Zar 1999). Para todos los casos se utilizaron pruebas de una cola, con el supuesto de que los machos presentarían mayor frecuencia de conductas que las hembras, siendo la única excepción las conductas

relacionadas con el rechazo por parte de las hembras cuya predicción era que ocurriese más frecuentemente en las hembras que en los machos. La frecuencia y duración de las conductas exhibidas también se examinaron a lo largo del tiempo (comparando entre día 1 y el día 3) mediante pruebas Wilcoxon para los dos sexos por separado (Bart *et al.* 1998; Zar 1999). A pesar de que el número total de parejas observadas para la cuantificación de las conductas fue de 14, las pruebas de Wilcoxon se efectuaron eliminando todos los casos de igualdad, es decir, tanto aquellos en los que la diferencia entre machos y hembras era 0, como aquellos en que ninguno de los dos sexos presentaba la conducta (doble ausencia). Así, la n válida en las pruebas estadísticas varió de un caso a otro. En este caso las pruebas fueron todas de una cola, con el supuesto de que la frecuencia y duración de las conductas se incrementaría con el tiempo.

RESULTADOS

I. Características del hábitat

Temperatura, salinidad y profundidad

La temperatura del agua en la laguna de Chelem presentó un promedio durante el mes de febrero de 19 ± 0 y 20 ± 0 °C para las zonas A y B y fue incrementándose hasta alcanzar valores de 31 ± 0 y 29.4 ± 0.1 °C para dichas zonas, respectivamente. El incremento de temperatura a lo largo del período fue similar en ambas zonas (Fig. 3A). La salinidad presentó promedios para el mes de febrero de 34 ± 1 y 35 ± 0 ups para la zona A y B respectivamente y en julio la salinidad decreció a valores de 22 ± 0 ups para la zona A y 25.3 ± 1 ups para la zona B. La salinidad presentó variaciones similares en ambas zonas a lo largo del período de muestreo (Fig. 3B).

La profundidad de la columna de agua y la transparencia fueron similares en todos los puntos de muestreo. El promedio de la profundidad fue de 87 ± 1 cm a lo largo del período de estudio, con variaciones menores entre la zona A y B (Fig. 3C), que reflejan al momento del muestreo en relación al ciclo de la marea en cada ocasión.

Cobertura y biomasa de la vegetación sumergida

La cobertura de la vegetación en ambas zonas de la laguna consistió en ejemplares de los mismos géneros de macroalgas y pastos marinos (Tabla 1). Los géneros que presentaron coberturas mayores a 10% fueron *Dasycladus*, Rhodofitas y los pastos marinos *Halodule* y *Syringodium* (Fig. 4). El género *Dasycladus* ocupó un mayor porcentaje de cobertura (30%) durante el mes de marzo. Las Rhodofitas se encontraron la mayoría de las veces en la zona B (a excepción de abril con 3%), la mayor cobertura de Rhodofitas se obtuvo durante el mes de junio (17%; Fig. 4). Los pastos marinos tuvieron un porcentaje de cobertura mayor a 30% en ambas zonas en los meses de marzo y abril, los meses de mayo y julio los mayores porcentajes se registraron principalmente en la zona B (> 50%).

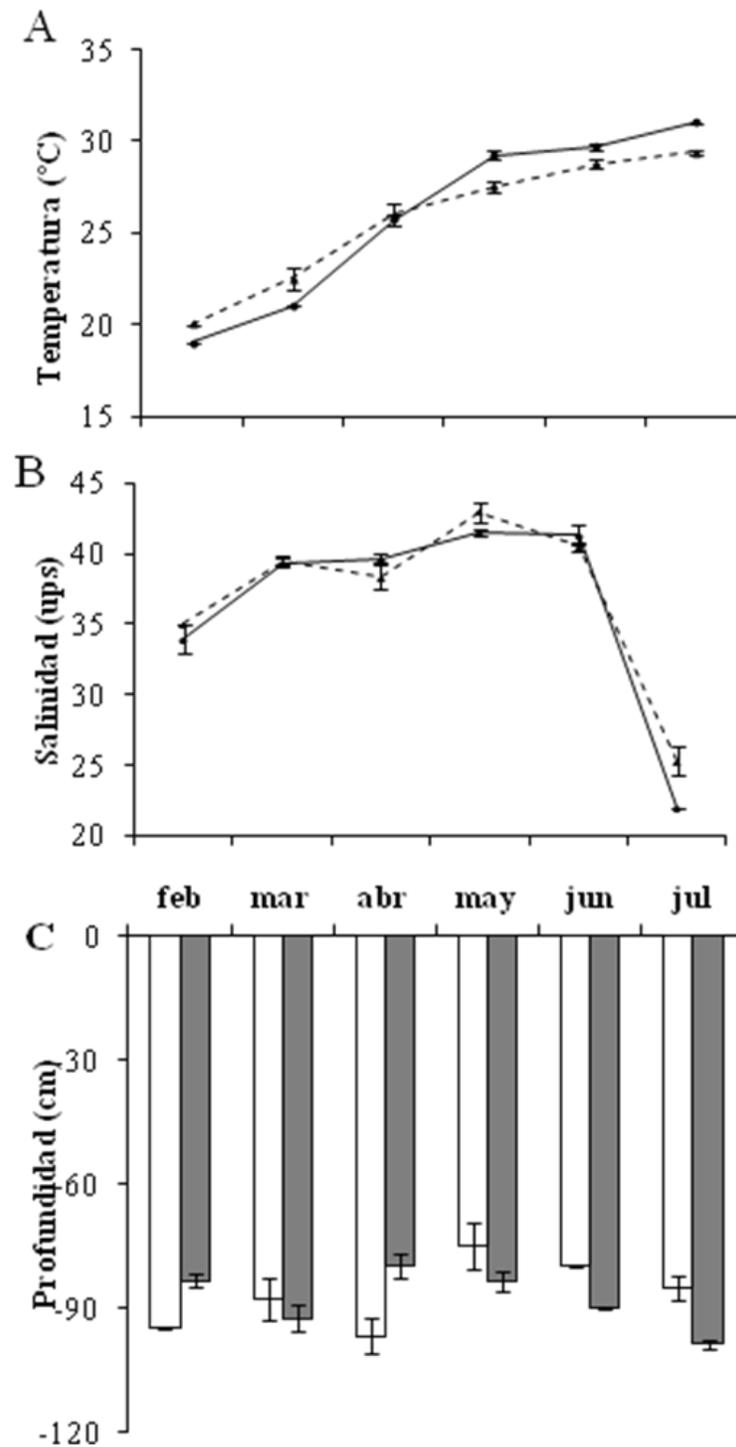


Figura 3. (A) Temperatura ($^{\circ}\text{C}$), (B) salinidad (ups) en la Zona A ($\text{---}\blacktriangle\text{---}$) y Zona B ($\text{---}\blacktriangle\text{---}$) y (C) profundidad de la columna de agua (cm), Zona A (barras blancas) y Zona B (barras oscuras) en la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de febrero a julio de 2010. Los valores son medias de $n = 4$ arrastres en cada zona \pm error.

Los géneros restantes fueron agrupados y obtuvieron porcentajes menores al 10% (Fig. 4). En todos los muestreos se observó sustrato suave sin vegetación (SSSV) ocupando distintas áreas de los cuadrantes. Exceptuando los meses de marzo y abril, cuando el SSSV ocupó más del 40% de los cuadrantes en ambas zonas, en general se registraron valores de SSSV mayores en la zona A que en la B.

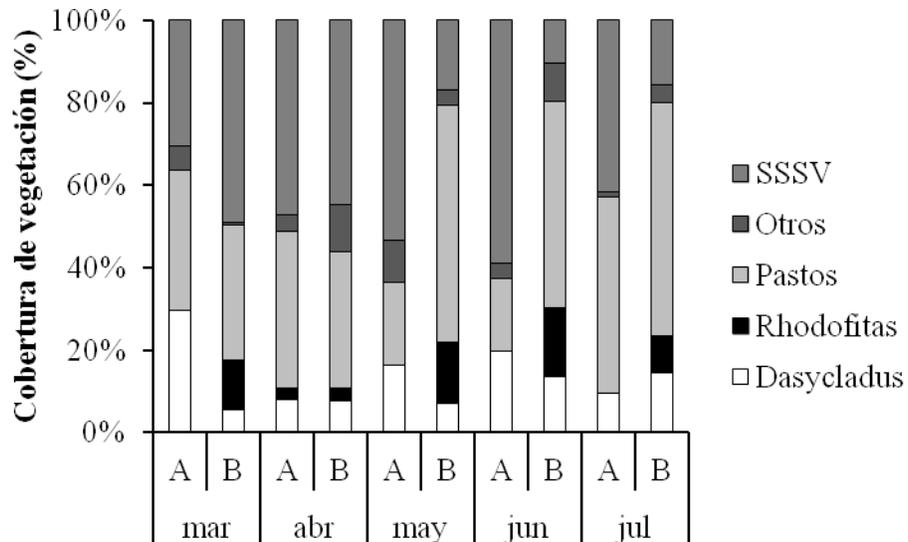


Figura 4. Barras representando la cobertura de pastos marinos, Rhodofitas y *Dasycladus* spp de cuadrantes (100 x 100 cm) en la Zona A y B en la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de marzo a julio de 2010. Los valores son % de cobertura de cada tipo de vegetación en 4 cuadrantes en cada uno de 4 arrastres en cada zona. (SSSV = sustrato suave sin vegetación).

Al igual que en la cobertura, la biomasa (COLC g) de la VAS también fue representada mayormente por los géneros *Dasycladus*, las algas Rhodofitas y los pastos marinos (*Halodule* y *Syringodium*), que en conjunto conformaron el 95% de la biomasa total (Tabla 1). De éstos, el género *Dasycladus* contribuyó con poca biomasa (8%) y en cantidades aproximadamente similares en ambas zonas de mayo a julio (Fig. 5).

Las Rhodofitas dominaron durante el mes de mayo en la zona B, con un total de 68 g de COLC, contrastando con su menor valor obtenido en julio (5 g) para la misma zona (Tabla 1). La zona A no presentó Rhodofitas durante los meses de junio y julio (Fig. 4 y 5). Los pastos marinos estuvieron presentes en ambas zonas durante todos los meses de colecta

(Fig. 5). Fue durante el mes de mayo en la zona A donde se obtuvo la mayor aportación de biomasa de este grupo con 42 g, en tanto que al mes siguiente (junio) se registró una disminución a tan solo 15 g de COLC. Su aportación en la zona B fue relativamente constante a lo largo de los meses con valores cercanos a 25 g de COLC.

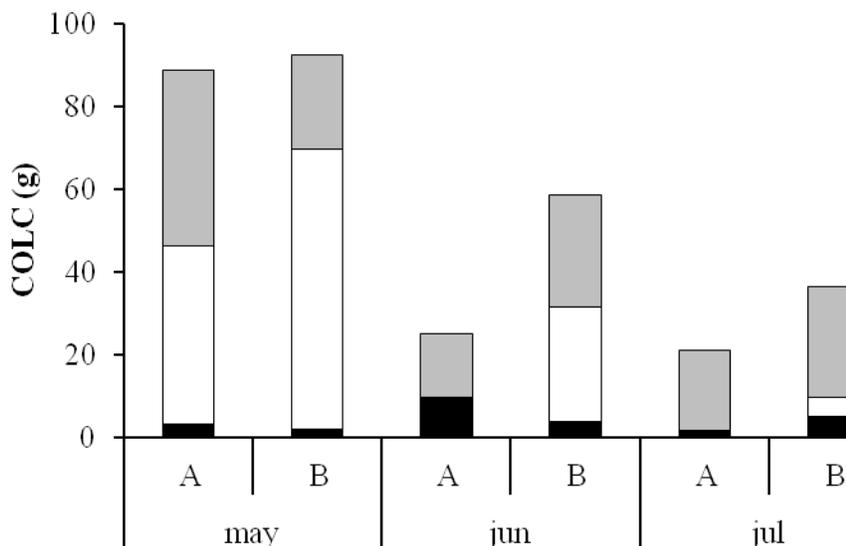


Figura 5. Carbono orgánico libre de cenizas (COLC g) de pastos marinos, Rhodofitas y *Dasycladus* spp. colectados a partir de cuadrantes (25 x 25 cm) en las zona A y B en la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de mayo a julio de 2010. Los valores son la suma acumulada en gramos del peso de cada tipo de vegetación en un total de 4 cuadrantes en cada uno de los arrastres realizados durante los muestreos. Representado por una barra negra- *Dasycladus*, una barra blanca - Rhodofitas y barra gris – los pastos marinos.

II. Densidad y abundancia de *H. erectus*

El número total de individuos de *H. erectus* capturados tanto con la red chinchorro (71%) como aquellos localizados visualmente (29%) fue de 73. En todos los meses se registró al menos un individuo en cada zona (a excepción de febrero en la zona B). Del total de registros, el macho más pequeño tuvo 97 mm AT, por lo que los 6 individuos con AT menores a ésta fueron considerados juveniles (ninguno tenía el marsupio desarrollado). Del total de adultos (67), 38 fueron hembras y 29 fueron machos.

Tabla 1. Carbón orgánico libre de cenizas (COLC g) de los diferentes tipos de vegetación colectada a partir de cuadrantes (25 x 25 cm) en la Zona A y B en la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de mayo a julio de 2010. Los valores son la suma del COLC en 4 cuadrantes en cada uno de los arrastres realizados durante los muestreos. Entre paréntesis están los porcentajes relativos del total en cada mes.

	Mayo		Junio		Julio	
	Zona A	Zona B	Zona A	Zona B	Zona A	Zona B
<i>Acetabularia</i>	0.2 (0.2)	1.2 (1)	0.1 (0.6)	0.8 (1)		0.8 (2)
<i>Dasycladus</i>	3.2 (3)	2 (2)	10 (38)	3.8 (6)	2 (8)	5 (13)
<i>Halimeda</i>	5.4 (5)	1.3 (1)	0.1 (0.5)	0.07 (0.1)		0.3 (0.8)
<i>Penicillus</i>	1.6 (2)	0.03 (0)				0.01 (0)
Rhodofitas	43 (43)	68 (70)		28 (46)		5 (13)
Pastos marinos	42 (42)	23 (24)	15 (60)	27 (45)	19 (92)	27 (70)
<i>Turbinaria</i>	0.2 (0.2)					
<i>Udotea</i>	1.4 (1)	0.09 (0.1)	0.2 (0.9)			
Especie si 1	2.3 (2)	0.08 (0)		0.9 (1)		0.3 (1)
Especie si 2	1 (1)					0.02 (0)
Total (g)	100.1	95.7	25.4	60.6	21	43.7
Total %	99.3	98.1	100	99.1	100	99.8

La abundancia de los organismos adultos en general fue mayor en junio con un total de 27 organismos capturados, en tanto que la menor se obtuvo en marzo con 4 adultos. En la zona A, las hembras fueron más abundantes en mayo y junio, los machos preñados abundaron más en febrero, mientras que durante mayo y junio no hubo machos preñados en esta zona, el mayor número de machos vacíos se registró en junio (Tabla 2). En la zona B el mayor número de hembras fue durante junio y estuvieron ausentes en febrero. La mayor abundancia de machos vacíos correspondió al mes de junio, ningún macho vacío fue registrado durante febrero y marzo. Los machos preñados nunca fueron capturados en esta zona (Tabla 2).

La densidad promedio general fue 0.0004 ± 0.0001 ind./m² ($n = 48$). La densidad fue mayor en la zona A que en la B (Fig. 6). En la zona A la densidad promedio fue mayor en febrero y posteriormente en mayo y junio y menor en abril. En la zona B la densidad promedio fue mayor en junio, mientras que los valores más bajos fueron registrados en marzo.

Tabla 2. Número de hembras, machos preñados y machos vacíos de *H. erectus* capturados mediante arrastres de chinchorro (2500 m²) y con la mano en la zonas A y B en la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de febrero a julio de 2010. Los números entre paréntesis corresponden a individuos considerados juveniles y no contribuyen para el total de individuos adultos registrados.

	Zona A			Zona B			Total
	Hembras	Machos preñados	Machos vacíos	Hembras	Machos preñados	Machos vacíos	
Febrero	4	3	1	0	0	0	8
Marzo	0	2	0	2	0	0	4
Abril	1(1)	2	1	2(1)	0	1	7
Mayo	7	0	3	2(1)	0	2	14
Junio	7(1)	0	8	8(2)	0	4	27
Julio	4	1	0	1	0	1	7
Total	23	8	13	15	0	8	67

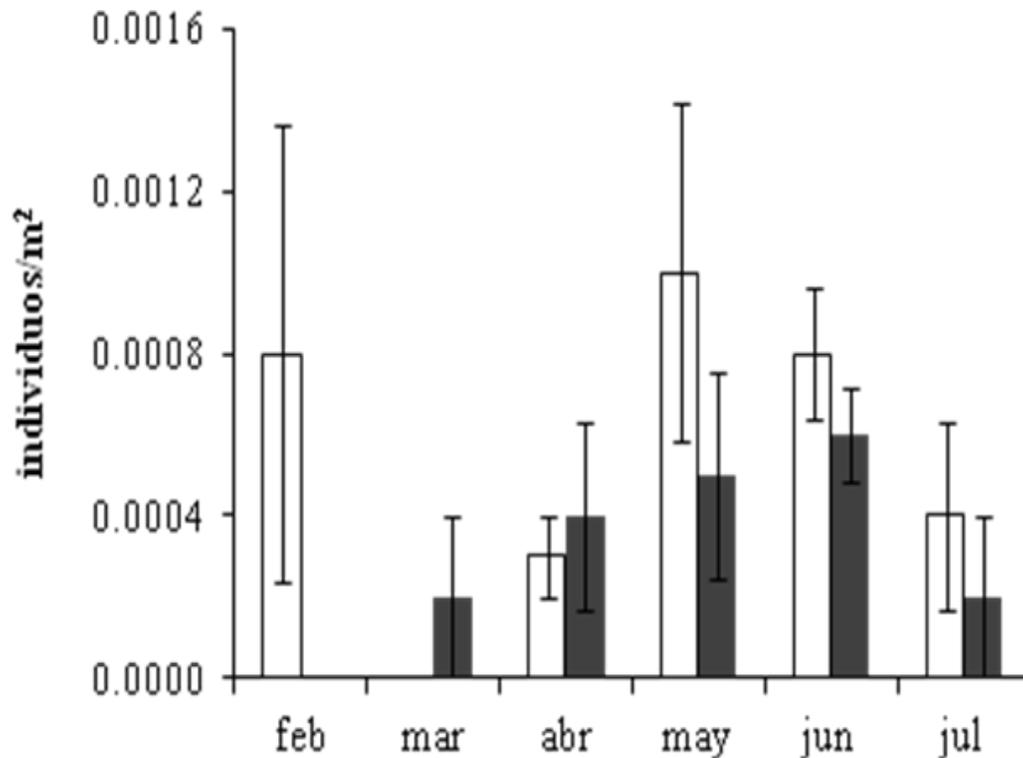


Figura 6. Densidad de *H. erectus* (número de individuos /m²) capturados mediante arrastres de chinchorro (50 x 50 m) en la Zona A (barras blancas) y Zona B (barras oscuras) en la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de febrero a julio de 2010. Los valores son medias de $n = 4$ arrastres en cada zona \pm error estándar

Distribución espacial

El índice estandarizado de Morisita (I_p) obtuvo un valor de 0.53, por lo tanto *H. erectus* presenta una distribución agregada. De los arrastres que contenían organismos, estos se encontraban frecuentemente en pares, solo el 17% del total de los arrastres presentaron individuos solitarios (Tabla 3).

Número de machos por hembra y su variación espacio-temporal.

En la zona A, el número total de machos por cada hembra fue máximo en abril (3) y mínimo en julio (0.3, Fig. 7A). En la zona B, el número total de machos por hembra más alto fue 1 y se obtuvo en los meses de mayo y julio, en tanto que el más bajo fue de 0.5 registrado en abril y junio. En marzo no se encontraron machos en la zona B.

El número máximo de machos vacíos por hembra capturada en la zona A fue de 1 y se obtuvo en el mes de abril y el mínimo fue de 0.3 registrado en febrero. No se registraron machos vacíos en julio en esa zona (Fig. 7B). En la zona B, el número de machos vacíos por hembra capturada fue similar al total de machos por hembra capturada, ya que en la zona B nunca se registró ningún macho preñado (Tabla 2).

El número de organismos capturados por arrastre tuvo rangos de 0 a 6 individuos (Tabla 3). Del total de arrastres en los que se encontraron más de un caballito (17), la mayoría (10) presentó una proporción sexual 1:1, seguido de arrastres caracterizados por presentar un sesgo hacia las hembras (6) y solo un arrastre estuvo sesgado hacia los machos (Tabla 3). Asimismo, en casi todos los arrastres caracterizados por una proporción sexual 1:1, se trataba de animales capturados en grupos de dos individuos (9 de 10 arrastres).

Variación espacio-temporal de la morfometría de *H. erectus*

La variación de la AT de *H. erectus* para los individuos de la zona A fue la mayor durante febrero, en tanto que aquellos con la menor AT lo fueron en julio. Para la zona B, los individuos con la mayor AT fueron capturados en abril y los individuos de menor AT lo

fueron también en julio (Tabla 4, Fig. 8A). Sin embargo la AT fue distinta entre las dos zonas estudiadas. En la zona A se capturaron individuos sistemáticamente más grandes que en la zona B, 157 ± 3 mm ($n = 44$) y 131 ± 4 mm ($n = 23$) respectivamente.

La AT de los individuos fue en general una medida corporal variable aun dentro de un mismo mes y zona. En algunos casos se registraron organismos entre los 180 y 190 mm y algunos alrededor de los 100 mm, por lo que las estimaciones de las medias en esos grupos fueron particularmente bajas (e.g. julio-zona B). Esto aunado al número de individuos poco constante y reducido, resultó en una variación heterogénea en ambas escalas (Fig. 8A). A pesar de ello y con base en los coeficientes de variación (2 a 23%, Tabla 4) se puede decir que la variación alrededor de la media de AT fue en general menor en la zona A que en la B, siendo los valores de AT mejor estimados.

El promedio mensual de PH de los caballitos oscilo de la siguiente manera, en la zona A el PH promedio más alto se registró en marzo y el más bajo en julio. En la zona B, el PH alcanzó el valor más alto en abril y el más bajo en julio (Tabla 4; Fig. 8B). La variación alrededor de la media del PH también cambió de un mes a otro y fue particularmente grande en los meses de abril y julio tanto en la zona A como la B (Tabla 4). Además, fue considerablemente mayor que aquella asociada a la AT (coeficientes de variación: 4-72%; Tabla 4). Los individuos de la zona A también tuvieron PH mayor que los de la zona B, 22 ± 1 g ($n = 44$), y 12 ± 1 g ($n = 23$), respectivamente. Las diferencias, sin embargo, fueron más marcadas que en talla, sobre todo en zonas.

A diferencia del PH y la AT, la proporción cola:tronco (ppCT) fue la única variable que se mantuvo constante a través de los meses de muestreo (Fig. 8C). En la zona A los valores más altos de ppCT correspondieron a los meses de marzo y abril, en tanto que los promedios más bajos se obtuvieron en los meses de mayo y julio. En la zona B los valores más alto y más bajo de ppCT fueron en abril y en marzo (Tabla 4, Fig. 8C). Los coeficientes de variación asociados a ppCT tuvieron los valores más bajos comparados con los de AT y PH (4 -14%; Tabla 4). Entre zonas los valores de ppCT fueron similares.

Variación entre sexos y condición reproductiva de la morfometría de *H. erectus*

La AT de hembras y machos vacíos de *H. erectus* fueron estadísticamente similares entre sí tanto en la zona A como en la B (Tabla 5; Fig.9A). Sin embargo, la diferencia entre zonas resultó significativa, con organismos de la zona A más altos que los organismos capturados en la zona B (Tabla 5).

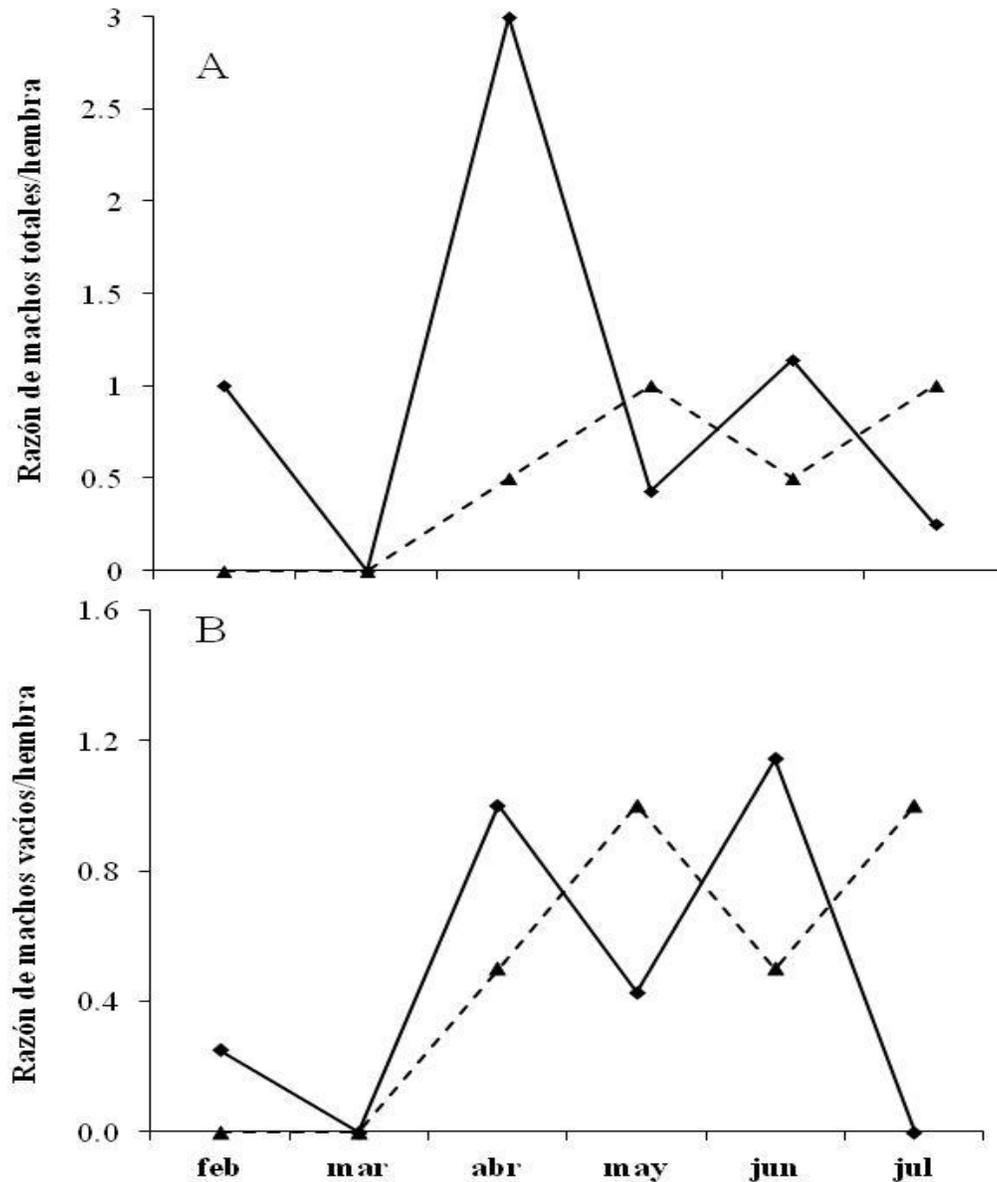


Figura 7. Número de individuos de *H. erectus* machos preñados y vacíos (A) y únicamente vacíos (B) por cada individuo hembra capturados mediante arrastres de chinchorro (50 x 50 m) y con la mano, en la zona A (—◆—) y B (---▲---) en la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de febrero a julio de 2010.

El PH de los machos vacíos fue significativamente mayor que el de las hembras tanto para la zona A como para la B y todos los individuos de la zona A tuvieron un PH mayor que los de zona B, independientemente de su sexo (Tabla 5; Fig. 9B). La interacción no fue significativa, mostrando que las diferencias entre sexos fueron similares para ambas zonas de estudio (Fig. 9B).

Las variaciones en la ppCT para las distintas zonas no resultó significativa, pero los machos mostraron tener una ppCT significativamente mayor que las hembras, la interacción tampoco resultó significativa y las diferencias entre sexos se mantuvieron constantes en ambas zonas (Tabla 5; Fig. 9C).

En lo que respecta a las variables morfométricas de la cabeza (LC, AC y CO) en ningún caso se encontraron diferencias significativas (Tabla 6), por lo que la morfología entre sexos y condición reproductiva (H, Mp y Mv) es similar para los individuos de la zona A (Fig. 10).

Tabla 3. Número de arrastres en los que se encontró más de 1 individuo de *H. erectus* junto con la proporción sexual (1H:1M, H>M o M>H) para la zona A y B en cada caso.

Número de individuos (x)	Arrastres con x número de organismos:		Grupos de individuos con proporción sexual:					
	A	B	1 : 1		Más hembras		Más machos	
			A	B	A	B	A	B
0	10	13	-	-	-	-	-	-
1	4	4	-	-	-	-	-	-
2	6	6	5	4	1	2	0	0
3	2	1	0	0	2	0	0	1
4	0	0	0	0	0	0	0	0
5	1	0	0	0	1	0	0	0
6	1	0	1	0	0	0	0	0

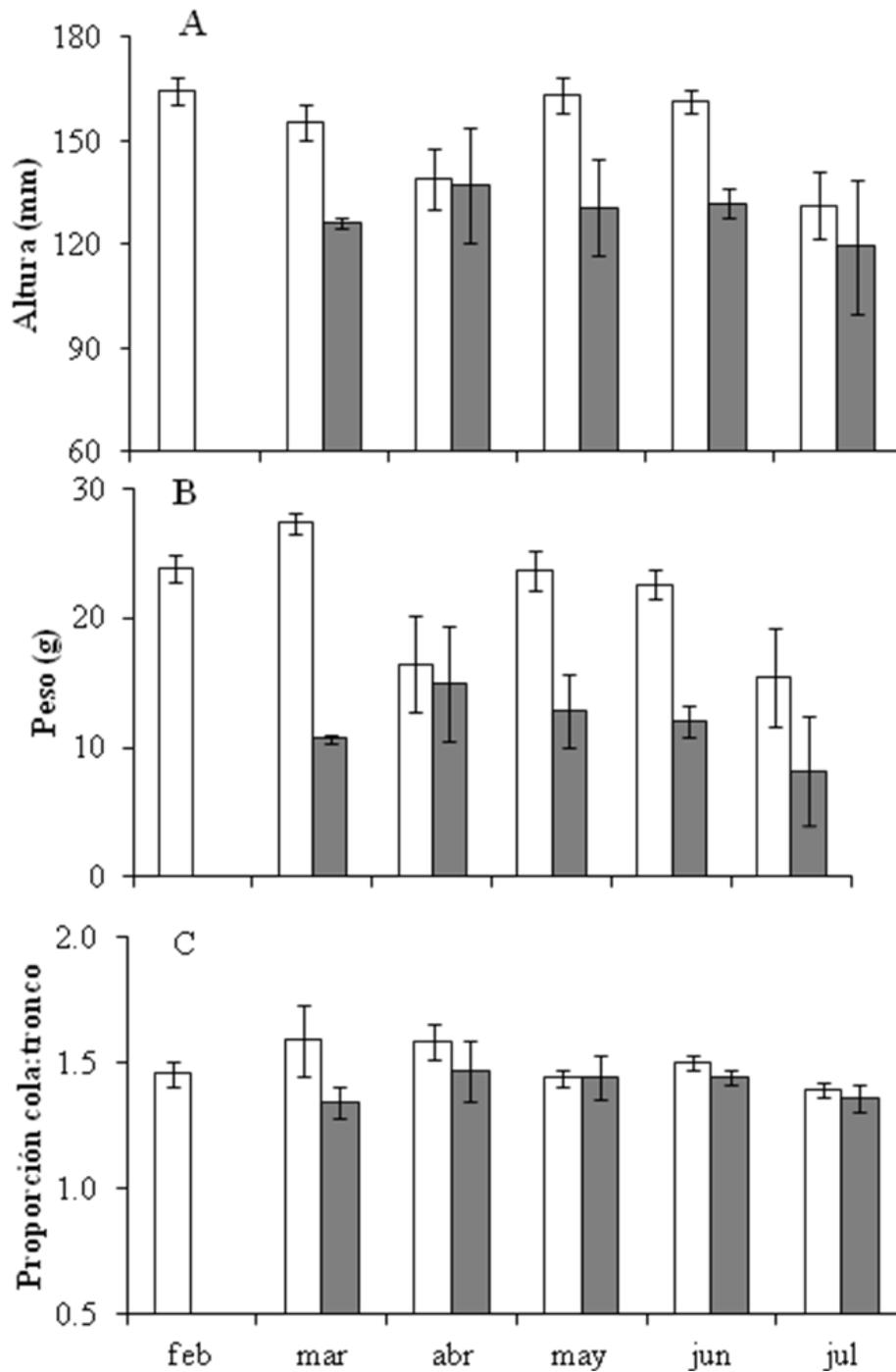


Figura 8. (A) Altura (mm), (B) peso (g) y (C) proporción cola:tronco de todos los *H. erectus* capturados mediante arrastres de chinchorro (50 x 50 m) y con la mano en la Zona A (barras blancas) y Zona B (barras grises) en la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de febrero a julio de 2010. Los valores son medias \pm error estándar.

Tabla 4. Variables morfológicas de *H. erectus* adultos obtenidas de febrero a julio de 2010 en ambas zonas de la laguna de Chelem, se incluyen los promedios obtenidos (\pm DE); el tamaño de muestra (n), el rango de valores y el coeficiente de variación (CV).

Mes	Zona	Altura total (mm)					Longitud de cabeza (mm)				
		Media \pm de	n	Max.	Min.	CV %	Media \pm de	n	Max.	Min.	CV %
Febrero	A	164.4 \pm 11.5	8	180	147	7	30.9 \pm 1.9	8	33	27.8	6
Marzo	A	155.3 \pm 7.4	2	160	150	5	29.3 \pm 0.4	2	29.6	29	1
Marzo	B	126.5 \pm 2.1	2	128	125	2	23.7 \pm 0.9	2	24.3	23	4
Abril	A	139.0 \pm 17.2	4	158	120	12	26.3 \pm 3.4	4	31.2	23.8	13
Abril	B	137 \pm 28.7	3	160	105	21	24.0 \pm 1.9	3	26	22.2	8
Mayo	A	163.2 \pm 16.1	10	186	143	10	30.8 \pm 1.9	10	33.7	28.1	6
Mayo	B	130.8 \pm 27.9	4	160	97	21	24.4 \pm 4.4	4	30.5	20.1	18
Junio	A	161.3 \pm 12.8	15	190	135	8	29.5 \pm 2.0	15	34	25	7
Junio	B	132.0 \pm 14.5	12	152	108	11	24.4 \pm 3.6	12	28	13.8	15
Julio	A	131.4 \pm 22.1	5	155	105	17	27.3 \pm 5.0	5	33	21	18
Julio	B	119.5 \pm 27.6	2	139	100	23	23.9 \pm 5.8	2	28	19.8	24

Continua....

Tabla 4. (continuación)

Mes	Zona	Peso húmedo (g)					Ancho de cabeza (mm)				
		Media ± de	n	Max.	Min.	CV %	Media ± de	n	Max.	Min.	CV %
Febrero	A	23.9 ± 3.0	8	29.11	21.01	13	7.3 ± 0.5	8	8	6.5	6
Marzo	A	27.3 ± 1.1	2	28.11	26.5	4	8.0 ± 0.4	2	8.2	7.7	4
Marzo	B	10.7 ± 0.5	2	11.04	10.4	4	5.5 ± 0.5	2	5.8	5.1	9
Abril	A	16.4 ± 7.4	4	26.74	10.48	45	6.2 ± 1.5	4	8.1	5	24
Abril	B	15.0 ± 7.8	3	23.3	8	52	5.4 ± 1.6	3	7.1	5.8	29
Mayo	A	23.7 ± 4.8	10	30.73	15.6	20	7.2 ± 0.6	10	8	5.8	9
Mayo	B	12.8 ± 5.7	4	17.81	7.6	44	5.9 ± 1.2	4	7.4	4.5	20
Junio	A	22.6 ± 4.3	15	31.6	16.36	19	7.2 ± 0.8	15	9	6	11
Junio	B	12.0 ± 4.1	11	18.45	5.2	34	5.8 ± 0.7	12	7	4.9	12
Julio	A	15.5 ± 8.5	5	24.8	5.3	55	7.0 ± 1.7	5	8.6	4.5	24
Julio	B	8.2 ± 5.9	2	12.4	4	72	5.2 ± 1.1	2	6	4.4	22

Tabla 4. (continuación)

Mes	Zona	Proporción cola : tronco					Altura de corona (mm)				
		Media ± de	n	Max.	Min.	CV %	Media ± de	n	Max.	Min.	CV %
Febrero	A	1.5 ± 0.1	8	1.6	1.3	10	9.7 ± 0.8	8	11	8.2	9
Marzo	A	1.6 ± 0.2	2	1.7	1.4	13	9.7 ± 1.4	2	10.7	8.7	15
Marzo	B	1.3 ± 0.1	2	1.4	1.3	7	9.4 ± 0.9	2	10	8.7	10
Abril	A	1.6 ± 0.1	4	1.7	1.4	9	9.1 ± 1.2	4	10.5	7.8	13
Abril	B	1.5 ± 0.2	3	1.6	1.2	14	8.3 ± 0.4	3	8.7	8	5
Mayo	A	1.4 ± 0.1	10	1.6	1.2	7	9.6 ± 1.2	10	11.5	8	12
Mayo	B	1.4 ± 0.2	4	1.7	1.2	12	8.6 ± 1.5	4	10.3	6.6	18
Junio	A	1.5 ± 0.1	15	1.7	1.3	8	9.4 ± 1.5	15	13.4	8	15
Junio	B	1.4 ± 0.1	12	1.6	1.3	6	7.7 ± 0.8	12	9	6.6	10
Julio	A	1.4 ± 0.1	5	1.5	1.3	4	8.6 ± 1.4	5	10	6.7	16
Julio	B	1.4 ± 0.1	2	1.4	1.3	6	6.1 ± 0.4	2	6.3	5.8	6

La AT de los machos preñados (154 ± 6 mm $n = 8$) fue similar estadísticamente a la de los vacíos (160 ± 4 mm $n = 13$; $t = -1.4$; $p = 0.17$). Tampoco se detectaron diferencias significativas entre el PH de los machos preñados (25 ± 2 g $n = 8$) y el de los machos vacíos (23 ± 2 g $n = 13$; $t = 0.19$; $p = 0.84$). La ppCT de los machos preñados y de los vacíos fue de 1.5 ± 0 $n = 8$ y 1.6 ± 0 $n = 13$ respectivamente y tampoco se encontraron diferencias significativas entre ellos ($t = -0.64$; $p = 0.52$; con $gl = 19$ igual en todos los casos).

Tabla 5. Resultados de ANOVA de dos vías para comparar la altura total, peso húmedo y proporción cola:tronco entre hembras y machos vacíos de *H. erectus*, entre las zonas A y B en la laguna Chelem y en el término de la interacción sexo:zona.

	Fuente	SS	g. l.	MS	F	p
Altura total (mm)	Zona	7467.5	1	7467.5	21.52	< 0.001
	Sexo	225.8	1	225.8	0.65	0.42
	Interacción	1.2	1	1.2	0.00	0.95
	Residual	17699.0	51	347.0		
Peso húmedo (g) *	Zona	16.4	1	16.4	35.45	< 0.001
	Sexo	2.3	1	2.3	4.89	< 0.05
	Interacción	0.1	1	0.1	0.27	0.60
	Residual	24.0	52	0.5		
Proporción cola:tronco	Zona	0.0	1	0.0	1.09	0.30
	Sexo	0.2	1	0.2	18.23	< 0.001
	Interacción	0.0	1	0.0	0.50	0.48
	Residual	0.5	51	0.0		

Tabla 6. Resultados de ANOVA de una vía para comparar la longitud de la cabeza, ancho de la cabeza, y altura de la corona de hembras, machos preñados y machos vacíos que fueron capturados únicamente en la zona A de la laguna de Chelem.

	Fuente	SS	g. l.	MS	F	p
Longitud de cabeza (mm)	Factor	0.70	2	0.35	0.040	0.96
	Residual	345.27	40	8.63		
Ancho de cabeza (mm)	Factor	0.604	2	0.302	0.332	0.71
	Residual	36.415	40	0.910		
Altura de corona (mm)	Factor	2.999	2	1.499	0.982	0.38
	Residual	61.091	40	1.527		

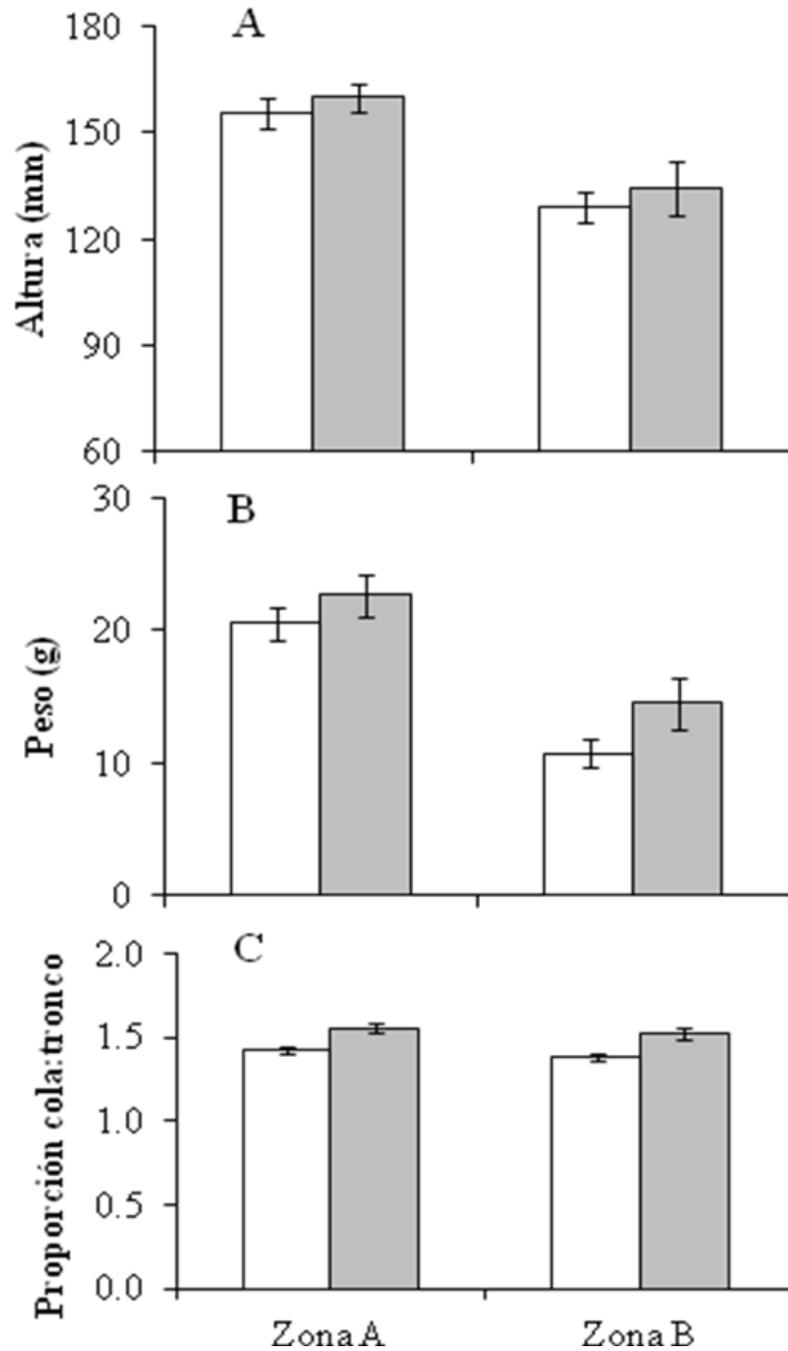


Figura 9. (A) Altura total (AT mm), (B) peso húmedo (PH g) y (C) proporción cola:tronco (ppCT) de hembras (barras blancas) y machos vacíos (barras grises) de *H. erectus* capturados mediante arrastres de chinchorro (50 x 50 m) y con la mano en las zonas A y B de la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de febrero a julio de 2010. Los valores son medias \pm error estándar.

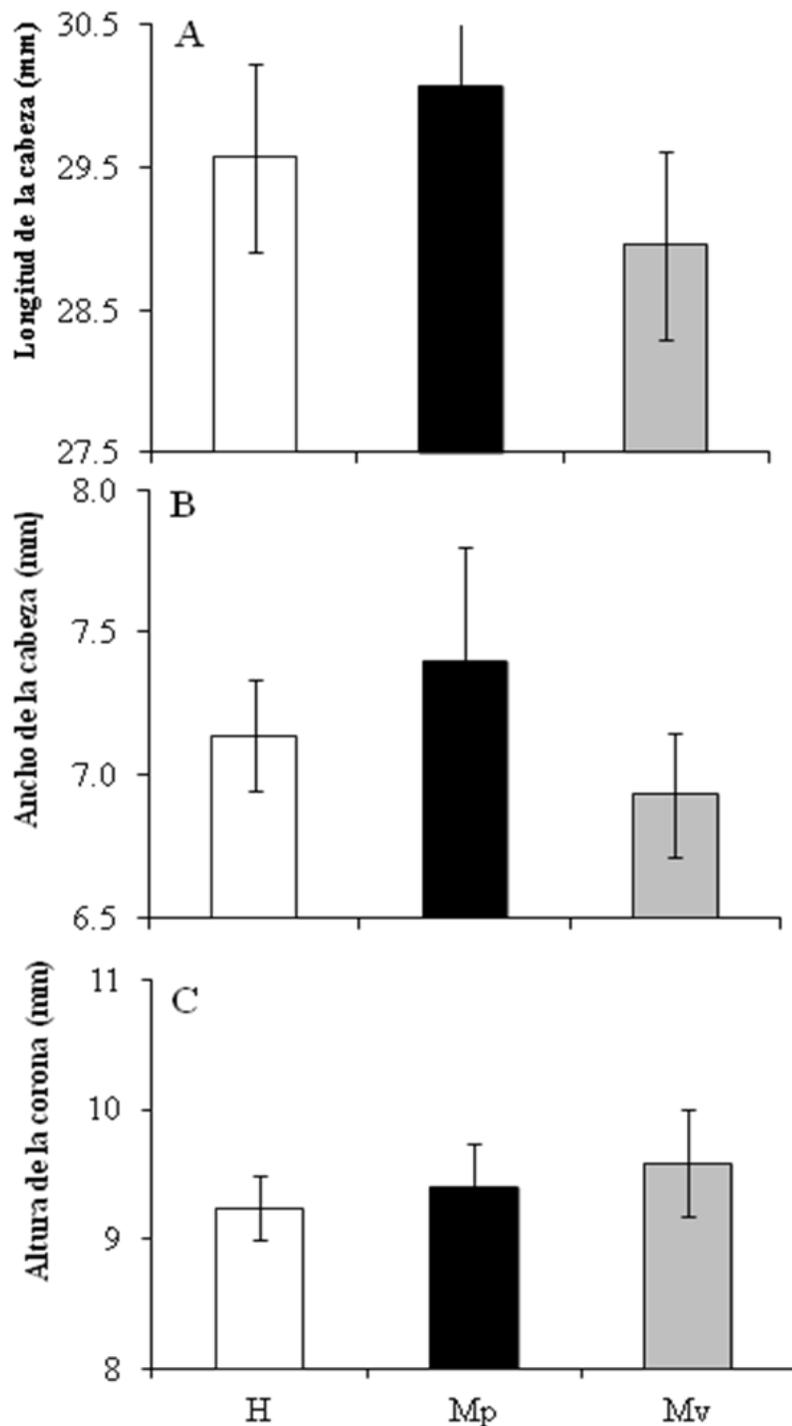


Figura 10. (A) Longitud de la cabeza (LC mm), (B) ancho de la cabeza (AC mm) y (C) altura de la corona (CO mm) de hembras (barras blancas), machos preñados (barras negras) y machos vacíos (barras grises) de *H. erectus* capturados mediante arrastres de chinchorro (2500 m²) y con la mano exclusivamente en la zona A de la laguna de Chelem durante los muestreos mensuales de febrero a julio de 2010. Los valores son medias \pm error estándar.

III Observaciones en laboratorio

Repertorio de conductas

El repertorio de conductas elaborado para *H. erectus* consistió en nombrar y describir las distintas conductas en tres listados agrupados en tablas de acuerdo a las distintas situaciones observadas. Estas denominaciones hacen referencias a estructuras morfológicas (Fig. 11). En la tabla 7 se enlistan conductas que se caracterizaron por poder ser descritos para un único individuo ya fuera macho o hembra. Entre estos se incluyen todos aquellos que exhibe un individuo focal sin necesidad de que el acompañante exhiba antes o después ninguna conducta en particular, como por ejemplo “acercamiento” o “caravana”; pero también se incluyen algunos que se presentan inmediatamente después que uno de los individuos ha exhibido un comportamiento, como por ejemplo, inmediatamente después que el organismo focal ha sido sujetado, ocurre la conducta denominada “retorcerse” y puede ocurrir o no la conducta “liberarse”.

La tabla 8 incluye aquellas conductas que en su ejecución se requiere la presencia de ambos sexos a la vez y que fueron observadas en un contexto reproductivo. A esta tabla corresponde un total de 7 conductas observadas, de las cuales 5 han sido descritas en otras especies de caballitos de mar (Tabla 8). De las dos restantes una es una variación particular de la posición corporal de los individuos (“juntos frente a frente”), en tanto que la otra (“girar”) fue claramente distinguida a partir del movimiento del macho alrededor de la hembra (nunca al contrario). Ambas conductas fueron observadas recurrentemente en *H. erectus* durante el presente estudio.

Estas conductas se distinguen por consistir en una serie de acciones en secuencia, con la participación activa de ambos miembros de la pareja y todas han sido catalogadas como parte esencial del cortejo de los *Hippocampus*. Por ejemplo, la conducta denominada “paseo”, en la cual es necesario que la pareja focal se acerque, se sujete, presente caravanas y cambios de coloración y se desplace por el fondo del acuario (Tabla 8).

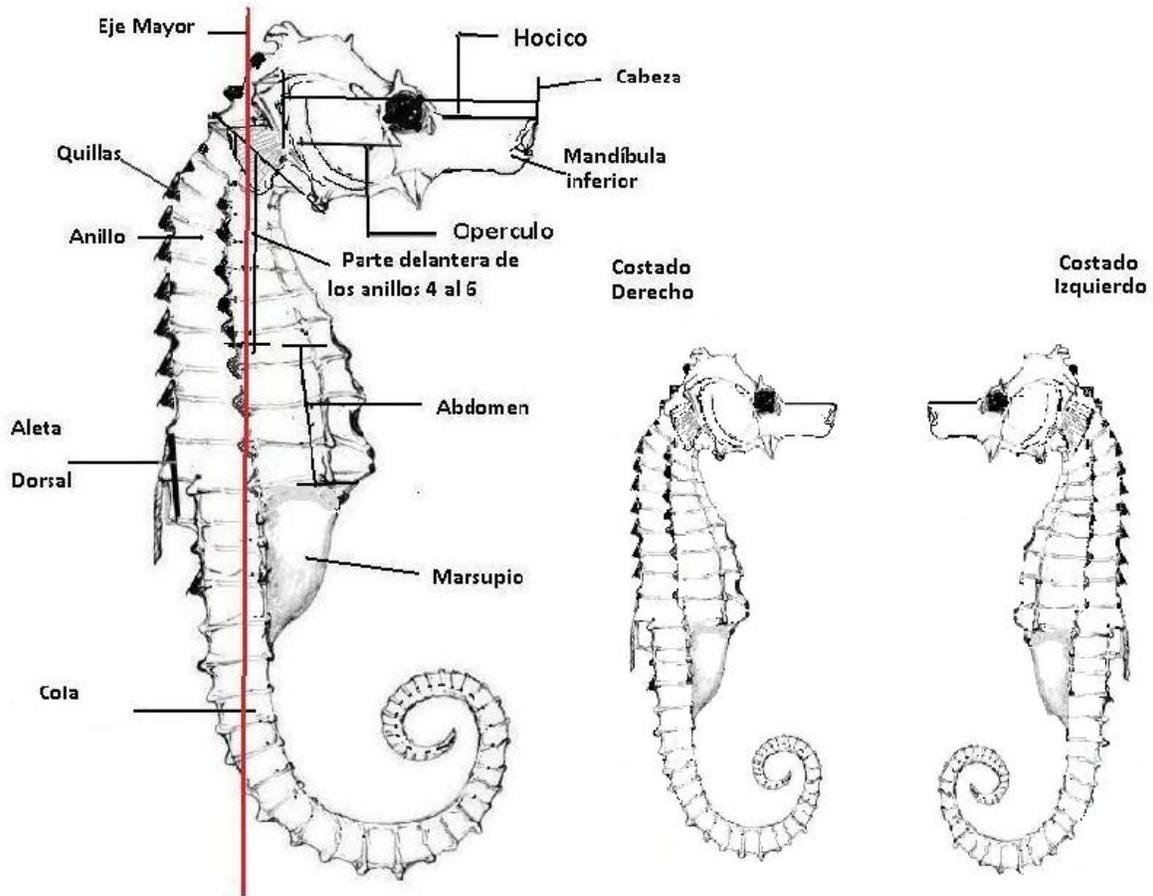


Figura 11. Estructuras morfológicas de *H. erectus* cuyos nombres fueron utilizados en la descripción del cortejo (tomado de Choo y Liew 2006, modificado para el presente trabajo).

Tabla 7. Conductas presentadas por *Hippocampus erectus* durante observaciones realizadas en un contexto social y reproductivo, y cuya descripción involucra a un único individuo macho o hembra (individuo focal). Se incluye información sobre el contexto y el nombre (entre paréntesis) con el que las conductas han sido reportadas para otras especies. (1) Vincent 1994a, (2) Vincent y Sadler 1995, (3) Faleiro *et al.* 2008, (4) Naud *et al.* 2009, (5) Wilson y Martin-Smith 2007, (6) Mattle y Wilson 2009, (7) Masonjones y Lewis 2000, (8) Fiedler1954, citado por Colson *et al.* 1998.

Conducta	Descripción	Categoría	Sexo del individuo focal	Contexto (nombre)	Especie
Acercamiento	El individuo focal nada en dirección de otro individuo hasta llegar a una distancia ≤ 10 cm de éste, y se mantiene ahí por lo menos durante 3 s.	Evento	Ambos	Cortejo, “saludos diarios” (“approaching”)	<i>H. fuscus</i> (1) <i>H. whitei</i> (2) <i>H. guttulatus</i> (3, 4)
Seguir	Estando dos individuos cercanos uno del otro (distancia ≤ 10 cm), el individuo focal nada siguiendo la trayectoria del otro que se ha movido y lo hace en un tiempo ≤ 3 s.	Evento	Ambos	Cortejo, saludos diarios (“following”)	<i>H. whitei</i> (2) <i>H. guttulatus</i> (3)
Sujetar †	El individuo focal enrosca la cola, ya sea en la cola o en el tronco de otro individuo.	Evento	Ambos	Competencia intrasexual (“chasing”) Cortejo, “saludos diarios” (“holding”)	<i>H. guttulatus</i> (4) <i>H. whitei</i> (2) <i>H. guttulatus</i> (3, 4)
Liberarse	Tras retorcerse el individuo focal suspende el contacto con el individuo que lo sujeta.	Evento	Ambos	Competencia intrasexual (“engage tail wrestling”) Cortejo (sin nombre)	<i>H. guttulatus</i> (4) <i>H. fuscus</i> (1)

Tabla 7. (Continuación)

Conducta	Descripción	Categoría	Sexo del individuo focal	Contexto (nombre)	Especie
Alejamiento	El individuo focal nada de manera que aumenta ≥ 15 cm la distancia con respecto a otro(s) individuo(s) cercanos (distancia ≤ 10 cm).	Evento	Ambos	Cortejo (“departing”)	<i>H. fuscus</i> (1)
Retorcerse	Estando sujeto por otro individuo (véase arriba), el individuo focal mueve el cuerpo y la cola en forma de zig-zag, siguiendo el eje mayor o vertical del cuerpo.	Evento	Ambos	Cortejo Competencia intrasexual (“struggling and wrestling”)	<i>H. fuscus</i> (1) <i>H. guttulatus</i> (4)
Caravana †	El individuo focal inclina la cabeza hacia abajo, mientras eleva la región pectoral (anillos 4 al 6) hacia arriba y adelante hasta que entra en contacto con la mandíbula inferior.	Evento	Ambos	Cortejo (sin nombre)	<i>H. fuscus</i> (1)
Coloración 1	En individuos castaños: color oscuro uniforme en todo el cuerpo, con varias franjas delgadas más oscuras a lo largo de la cabeza y zona pectoral, y horizontales en la zona del abdomen. En individuos blancos: color blanco uniforme en todo el cuerpo, con las franjas en un tono gris muy claro, apenas visible.	Estado	Ambos	“Saludos diarios”, cesa el cortejo (“dark color”)	<i>H. fuscus</i> (1) <i>H. whitei</i> (2)

Tabla 7 (continuación)

Conducta	Descripción	Categoría	Sexo del individuo focal	Contexto (nombre)	Especie
Coloración 2	En individuos castaños: opérculo, tronco y región pectoral en tono claro cremoso, pero con la cola, el marsupio (en machos) y el hocico oscuros; las quillas del dorso oscuras. En individuos blancos: opérculo, tronco y región pectoral gris claro, pero cola y hocico blancos*	Estado	Ambos	“Saludos diarios”, inicio del cortejo (“brighter color”)	<i>H. fuscus</i> (1) <i>H. whitei</i> (2)
Coloración 3	En individuos castaños: opérculo, tronco y región pectoral de muy pálido a blanco; porción superior de la cola blanquecina y marsupio blanco brillante. En individuos blancos: opérculo, tronco, región pectoral, y porción superior de la cola gris oscuro.*	Estado	Ambos	Cortejo, competencia intrasexual (“brightest color”)	<i>H. whitei</i> (1) <i>H. abdominalis</i> (5) <i>H. guttulatus</i> (3, 4)
Apuntar †	El individuo focal levanta la cabeza, mientras dirige el hocico y la región pectoral (anillos 4-6) hacia la superficie.	Evento	Ambos	Cortejo (“pointing”)	<i>H. fuscus</i> (1) <i>H. zosterae</i> (7) <i>H. abdominalis</i> (5, 6) <i>H. guttulatus</i> (3, 4)
Contracción	El individuo focal dobla el cuerpo en una contracción (tipo navaja suiza), con el marsupio completamente flácido y el marsupio cerrado, formándose pliegues horizontales en la piel del mismo.	Evento	Machos	Cortejo (“jack-knifing”)	<i>H. abdominalis</i> (5, 6)

Tabla 7 (Continuación)

Conducta	Descripción	Categoría	Sexo del individuo focal	Contexto (nombre)	Especie
Bombeo †	El individuo focal extiende el cuerpo y lo contrae (véase arriba) mostrando la apertura del marsupio. El marsupio se observa turgente y redondeado.	Evento	Machos	Cortejo (“pumping”)	<i>H. fuscus</i> (1) <i>H. zosteræ</i> (7) <i>H. abdominalis</i> (5, 6) <i>H. guttulatus</i> (3, 4)
Estremecimiento	El individuo focal sacude todo el cuerpo en un repentino temblor durante 1 s.	Evento	Ambos	Cortejo (“quivering”)	<i>H. fuscus</i> (1)
Constreñir	El individuo focal sujeta de la cola a otro del mismo sexo, doblando el cuerpo hacia un costado sobre el cuerpo del individuo sujetado. Mientras que este toma una posición horizontal contra el fondo.	Evento	Machos	Competencia intrasexual (“submissive posture”)	<i>H. fuscus</i> (1)
Chasquidos	El individuo focal produce un sonido corto y seco acompañado de la apertura momentánea de la boca.	Evento	Ambos	Competencia (“snap” o “click sound”)	<i>H. fuscus</i> (1) <i>H. whitei</i> (2) <i>H. guttulatus</i> (3, 4)
Golpear †	El individuo focal pega con la punta del hocico a otro generalmente sobre el opérculo.	Evento	Ambos	Cortejo (“click sound”) Competencia intrasexual (“striking”)	<i>H. especie</i> (8)
Soltarse	Estando sujetos mutuamente, dos individuos se separan sin que ninguno se retuerza.	Evento	Ambos		<i>H. fuscus</i> (1)

* No se han observado machos blancos, por lo que se desconoce si el marsupio en estos individuos cambia a un color gris claro en el inicio del cortejo;

† Comportamientos para los cuales se presenta un esquema mostrando las posiciones relativas de los individuos (fig. 12 y 13).

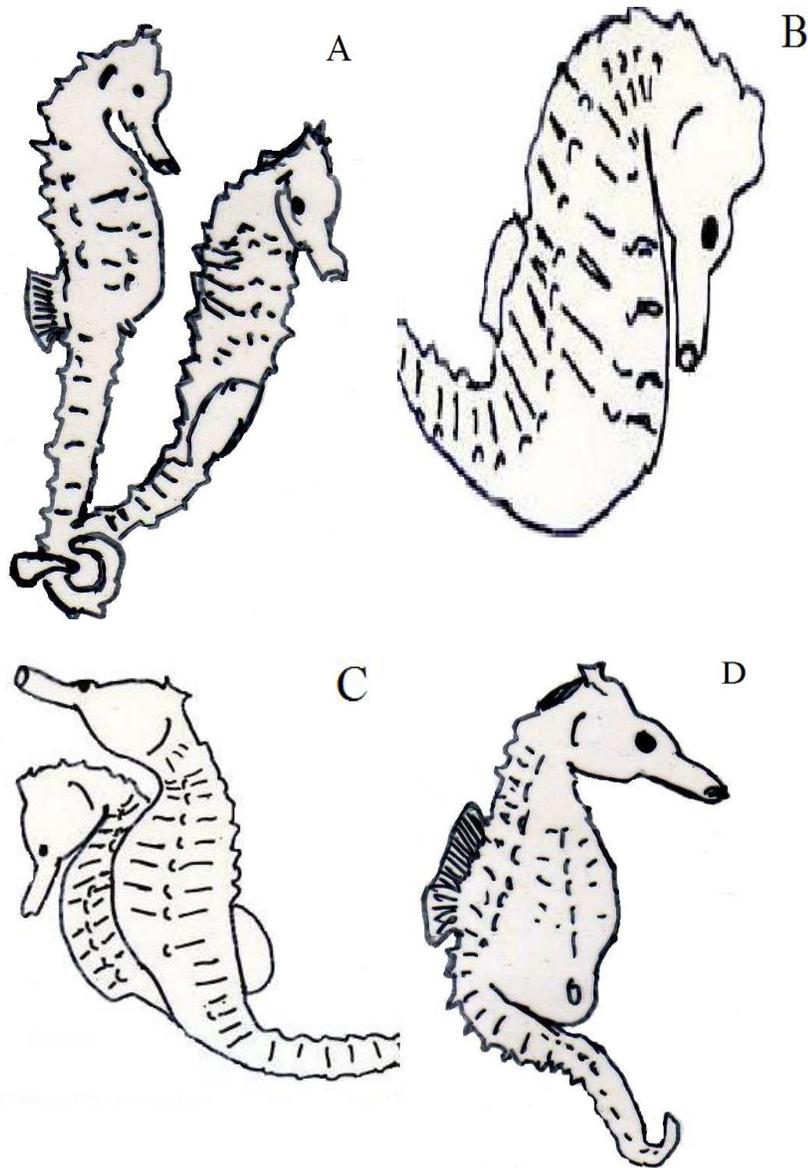


Figura 12. Conductas ejecutadas por *H. erectus* durante las observaciones de laboratorio. Se muestran las estructuras y posiciones morfológicas mientras se lleva a cabo A) Sujetar, B) Caravana, C) Apuntar, por parte del organismo de enfrente y D) Bombeo (Ilustraciones propias del autor).

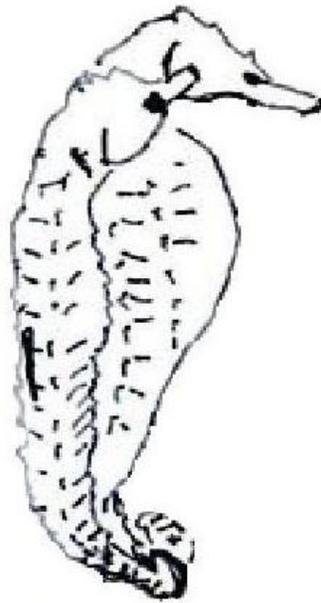


Figura 13 Conducta observada en *H. erectus* mientras se alojaban dos hembras y dos machos. El individuo focal (al frente) realiza la conducta denominada “golpear”

La tabla 9 enlista un total de 4 conductas, de las cuales 2 han sido descritas previamente en otras especies. En estas conductas participan una pareja focal y además un tercer individuo que puede ser hembra o macho. Son conductas conformadas por una serie de acciones en secuencia y que son disparadas por la acción de alguno de los individuos involucrados, por ejemplo “interposición” en la que un tercer individuo que no forma parte de la pareja focal, interfiere en las conductas exhibidas por esta, particularmente aquellas referidas al cortejo (Tabla 7 y 8).

Todas las tablas incluyen las referencias bibliográficas en las que se ha reportado cada conducta en otras especies y otras latitudes, así como los contextos en que tales conductas han sido observadas anteriormente. La descripción de las conductas en algunos casos se acompaña con ilustraciones de los individuos mostrando las estructuras morfológicas utilizadas y las posiciones del cuerpo adoptadas durante dichos comportamientos (Fig. 12 y 13).

Tabla 8 Conductas presentadas por *Hippocampus erectus* durante observaciones realizadas en un contexto reproductivo y cuya descripción involucra a dos individuos, uno macho y uno hembra (pareja focal). Estas conductas incluyen una serie de acciones. Se incluye información sobre la categoría de la conducta, así como los contextos y el nombre (entre paréntesis) en los que han sido reportados para otras especies de caballitos de mar. (1) Vincent 1994, (2) Vincent y Sadler 1995, (3) Faleiro *et al.* 2008, (4) Naud *et al.* 2009, (5) Wilson y Martin-Smith 2007, (6) Mattle y Wilson 2009.

Conducta	Descripción	Categoría	Contexto (nombre)	Especie
Girar	El individuo macho se desplaza formando un círculo cerrado alrededor de la hembra a una distancia (≤ 1 cm), manteniéndose sujetos de las colas, mientras la hembra se mantiene quieta. Se considera un giro completo cada vez que el macho llega a la posición inicial.	Evento		
Juntos en paralelo	La pareja focal se sujetan a una estructura de soporte, colocándose costado contra costado a una distancia ≤ 2 cm, apuntando el hocico hacia el mismo lado, y permaneciendo así por un lapso ≥ 1 min.	Evento	“Saludos diarios” (sin nombre)	<i>H. whitei</i> (2)
Carrusel	La pareja focal se sujetan a una estructura de soporte (entrando en contacto con las colas), mientras que ambos giran alrededor de dicha estructura artificial en la misma dirección. Mientras giran, ya sea simultáneamente o en sucesión, ambos hacen caravanas y presentan una coloración tipo 3.	Evento	cortejo, “saludos diarios” (“round a maypole”)	<i>H. fuscus</i> (1) <i>H. whitei</i> (2) <i>H. guttulatus</i> (3,4)

Tabla 8 (Continuación)

Conducta	Descripción	Categoría	Contexto (nombre)	Especie
Juntos frente a frente	La pareja focal se sujetan a una estructura de soporte, colocándose frente a frente en caravana, mientras las partes frontales de las cabezas entran en contacto. Se mantienen así durante 30-60 s.	Evento		
Choque de costados	La pareja focal se sujetan de la cola y se colocan costado con costado con el hocico apuntando al mismo lado. El macho inclina lateralmente el cuerpo aproximadamente 30° (en relación al eje mayor o vertical del cuerpo) en dirección a la hembra, a la vez que se tocan los costados internos a la altura del tronco por cortas, pero repetidas veces. Se considera un evento cuando el individuo focal regresa a su posición inicia.	Evento	Cortejo (“tilting”)	<i>H. fuscus</i> (1) <i>H. guttulatus</i> (3,4)
Paseo	La pareja focal se sujetan de la cola y se desplazan en línea recta horizontalmente por el fondo, mientras hacen caravanas y presentan una coloración tipo 3.	Evento	Cortejo, “saludos diarios” (“promenading”)	<i>H. fuscus</i> (1) <i>H. whitei</i> (2) <i>H. abdominalis</i> (5, 6) <i>H. guttulatus</i> (4)
Tentativa de cópula	La pareja focal asciende por la columna de agua en una coloración 3, colocándose frente a frente, y entrando en contacto con la parte ventral del abdomen.	Evento	Cortejo (“attempting to copulate”)	<i>H. fuscus</i> (1) <i>H. zosterae</i> (6) <i>H. guttulatus</i> (3, 4)

Tabla 9. Situaciones en las que tres *Hippocampus erectus* (una pareja macho y hembra, y un tercer individuo focal, que puede ser macho o hembra) coinciden efectuando varias conductas (descritos en las Tablas 7 y 8) simultáneamente. Se incluye información sobre el contexto y nombre (entre paréntesis) en los que han sido reportados para otras especies de caballitos de mar. (1) Vincent 1994, (2) Faleiro *et al.* 2008, (3) Wilson y Martin-Smith 2007.

Situaciones	Descripción	Sexo del individuo focal	Contexto (nombre)	Especie
Tercio	Mientras una pareja presenta cambios de coloración y caravanas, el individuo focal nada en su dirección, y sin tener contacto físico con ningún miembro de la pareja se mantiene junto a ellos a una distancia ≤ 10 cm.	Ambos		
Interposición	Mientras una pareja presenta cambios de coloración y caravanas, el individuo focal nada en su dirección, colocándose entre ambos.	Ambos	Competencia (“intruding”)	<i>H. fuscus</i> (1) <i>H. abdominalis</i> (3)
Galanteo doble	Mientras una pareja presenta cambios de coloración y caravanas, el individuo focal nada en su dirección, se coloca del lado del individuo del sexo opuesto y presenta caravanas y cambio de coloración.	Ambos	Competencia (sin nombre)	<i>H. guttulatus</i> (2)
Jalar	Mientras una pareja presenta cambios de coloración y caravanas, el individuo focal nada en su dirección, se coloca del lado del individuo de su mismo sexo y lo sujeta, nadando en dirección opuesta.	Ambos		

Frecuencias de ocurrencia de conductas de cortejo

En general, los machos registraron mayor actividad que las hembras, que regularmente permanecían sujetas a las estructuras de soporte artificiales; este patrón se mantuvo constante a lo largo del tiempo (Fig. 14A y B). Resultó evidente que al inicio de las observaciones (día 1), las conductas que inician o promueven el cortejo (“acercamiento”, “apuntar”, “caravana”, etc.) fueron desplegadas mayormente por los machos, en tanto que las hembras presentaron aquellas que lo disuadían (“alejamiento”; Fig. 14A). En los machos las conductas más frecuentes fueron “apuntar” y “caravana”, con 22 ± 8.4 y 18 ± 5.7 , respectivamente; seguidos de “acercamiento” con 10 ± 1.5 , “seguir” y “sujetar” ambas con promedios de 7 ± 1.7 y ± 1.6 . Los “alejamientos” de las hembras tuvieron una frecuencia de 12 ± 2.4 y éstas no siguieron a su pareja durante las observaciones del día 1. En el día 1 los machos mantuvieron una duración total de cortejo “coloración 3” de 1172 ± 266 s, mientras que las hembras de 273 ± 95 s.

Los resultados de las pruebas de Wilcoxon mostraron que al día 1 todas las conductas fueron estadísticamente más frecuentes en los machos que en las hembras (Tabla 10), exceptuando “alejamiento” y la duración de la coloración de reposo (“coloración 1”) que fue mayor en las hembras. Este patrón se mantuvo constante hasta el día 3, con la única diferencia de que la conducta “apuntar” y la duración de “coloración 3” resultaron estadísticamente similares para hembras y machos, lo que sugiere que la frecuencia y duración de estas conductas se incrementaron en las hembras a través del tiempo. Otro factor que causó la falta de diferencias entre sexos el día 3 fue la disminución de las conductas “apuntar” y la duración de “coloración 3” por parte de los machos. Como resultado de las dobles ausencias (casos en que ninguno de los individuos presentó la conducta), la n válida más baja registrada fue en la conducta “seguir” con $n = 1$ (Tabla 10).

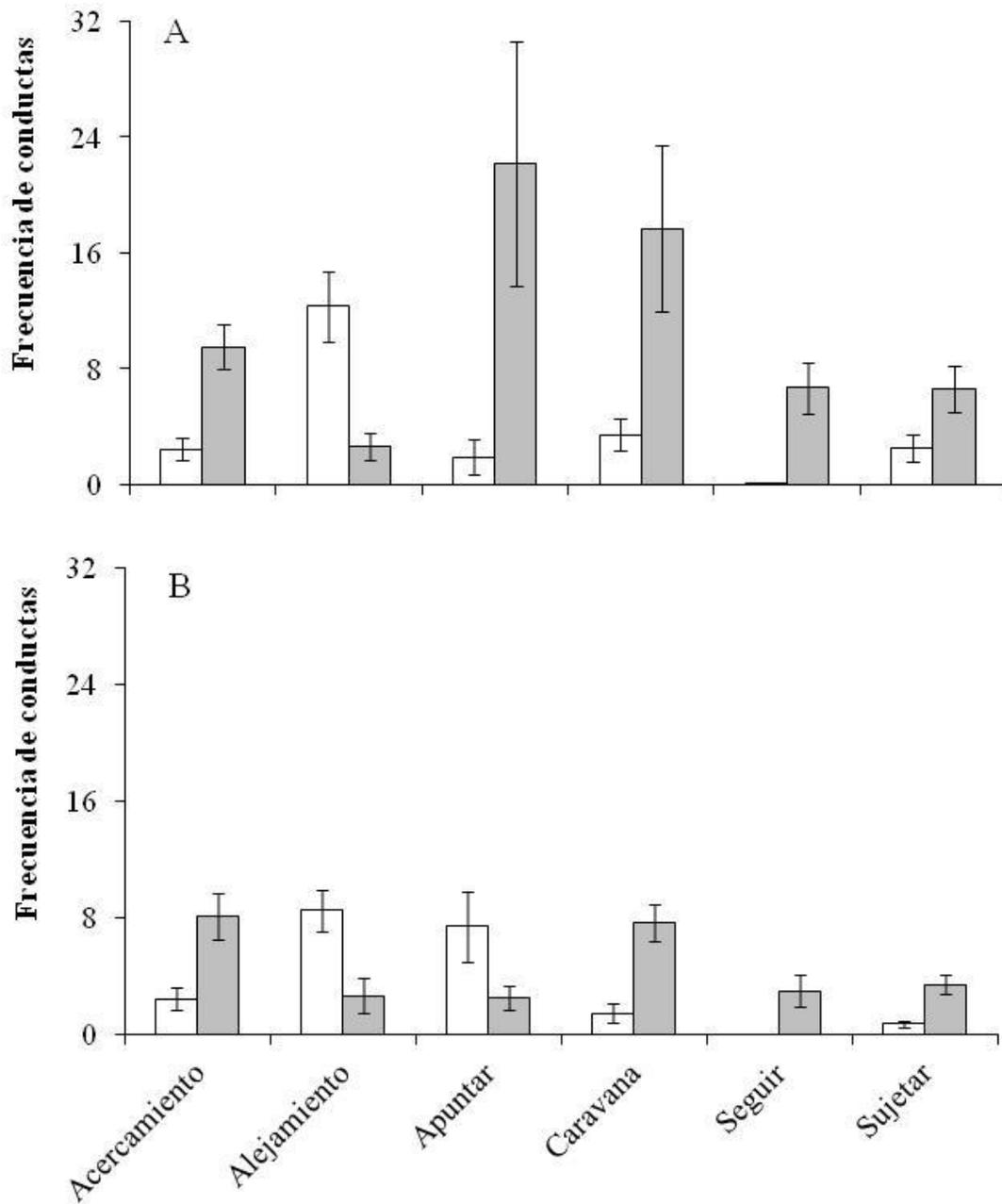


Figura 14. Frecuencia de conductas de *H. erectus* en condiciones de laboratorio, presentado por hembras (barras blancas) y machos (barras grises), durante el primer día de cortejo (A) y durante el tercer día de cortejo (B). Las barras representan el promedio \pm error estándar ($n = 14$).

Tabla 10. Resultados de las pruebas pareadas de Wilcoxon (de 1 cola) para comparar la frecuencia de conductas presentadas por los machos (M) y hembras (H) de *H. erectus* durante observaciones de 1 h. En cada caso se especifica el día de observación, la hipótesis, el valor del estadístico *T* calculado, el valor crítico correspondiente, así como la *n* válida (una vez eliminadas las diferencias iguales a 0) y entre paréntesis el número de parejas en que ninguno de los dos individuos presentaron la conducta. * = $p < 0.05$; ns = no significativo.

Conducta	Hipótesis	<i>Día 1</i>			<i>Día 3</i>		
		<i>T</i> (calculado)	<i>T crítico</i>	<i>n</i> (doble ausencia)	<i>T</i> (calculado)	<i>T crítico</i>	<i>n</i> (doble ausencia)
Frecuencia							
Acercamiento	M > H	5	17 *	12(0)	13	25 *	14(0)
Alejamiento	M < H	10.5	25 *	14(0)	7	21 *	13(0)
Apuntar	M > H	8	21*	13(1)	49	13 ns	11(3)
Caravana	M > H	1.5	25 *	14(0)	4	25 *	14(0)
Seguir	M > H	0	13 *	11(3)	0	10 *	10(4)
Sujetar	M > H	0	17*	12(2)	0	17 *	12(2)
Duración							
Coloración 1	M < H	1	21 *	13(0)	20	25 *	14(0)
Coloración 3	M > H	1	17 *	12(2)	19	17 ns	12(2)

Las conductas fueron en general menos frecuentes en el día 3 que el día 1 y esto ocurrió tanto para hembras como para machos (Fig. 14A y B). El resultado fue similar al analizar la duración de la coloración (Fig. 15A y B). La única excepción fue para la conducta “apuntar” en las hembras, que resultó significativamente más frecuente en el día 3 que en el 1 (Tabla 11). A diferencia de las comparaciones entre sexos, en este caso, la mayor parte de las diferencias entre frecuencias iguales a 0 fueron debidas a que los individuos correspondientes no presentaron dichas conductas en ninguna de las ocasiones en que fueron observados (Tabla 11). En particular, esto ocurrió en las hembras para la conducta “seguir”, ya que sólo una hembra presentó dicha conducta en el día 1 de las observaciones y ninguna en el día 3.

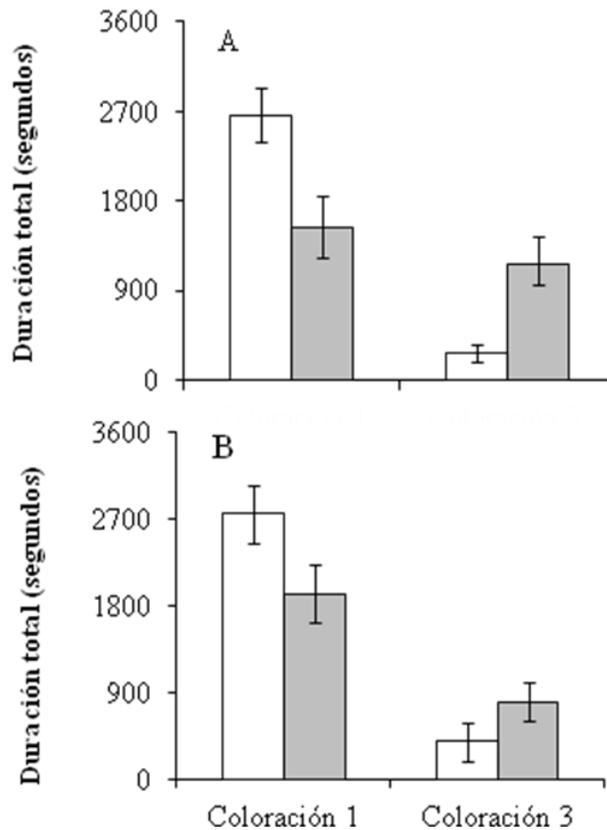


Figura 15. Duración total de conductas “coloración 1” y “coloración 3” de *H. erectus* en condiciones de laboratorio, presentado por hembras (barras blancas) y machos (barras grises), durante una hora de observación. Primer día de cortejo (A) y tercer día de cortejo (B). Las barras representan el promedio \pm error estándar ($n = 14$).

Tabla 11. Resultados de las pruebas pareadas de Wilcoxon (de 1 cola) para comparar la frecuencia y duración de conductas presentadas por los machos y hembras de *H. erectus* en el día 1 y el día 3 de los experimentos. En cada caso se especifica el valor del estadístico *T* calculado, el valor crítico correspondiente, así como la *n* válida (una vez eliminadas las diferencias iguales a 0) y el número de individuos que no presentaron las conductas en ninguno de los dos días de observación. * = $p < 0.05$; ns = no significativo.

Conductas	Hipótesis	Hembras			Machos		
		<i>T</i> (calculado)	<i>T</i> crítico	<i>n</i> (doble ausencia)	<i>T</i> (calculado)	<i>T</i> crítico	<i>n</i> (doble ausencia)
Frecuencia							
Acercamiento	D3 > D1	53	21 ns	13(1)	67.5	25 ns	14(0)
Alejamiento	D3 < D1	25	21 ns	13(0)	31	13 ns	11(3)
Apuntar	D3 > D1	13	13 *	11(3)	79.5	21 ns	13(0)
Caravana	D3 > D1	62.5	17 ns	12(2)	67	21 ns	13(0)
Seguir	D3 > D1	-	-	1(13)	71	21 ns	13(1)
Sujetar	D3 > D1	47	10 ns	10(3)	62	17 ns	12(1)
Duración							
Coloración 1	D3 < D1	47	21 ns	13(0)	74	25 ns	14(0)
Coloración 3	D3 > D1	42	17 ns	12(2)	56	17 ns	12(2)

DISCUSIÓN

Variaciones temporales

Es ampliamente aceptado que en los ecosistemas estuarinos variables tales como la salinidad, la temperatura, la vegetación, determinan parcialmente la distribución y la densidad de los peces (Ramos-Miranda *et al.* 2005; Sosa-Lopez *et al.* 2007). Algunas especies de peces del sur del Golfo de México presentan máximos de abundancia de tallas adultas durante la época de lluvias, que normalmente acompaña un incremento en la actividad reproductiva y el subsecuente reclutamiento de organismos de tallas pequeñas durante la época de nortes (Sanchez-Gil *et al.* 1994; Aliaume *et al.* 2000; Sanchez-Gil *et al.* 2008). La época de lluvias y nortes en la laguna de Chelem se caracteriza por una disminución en la temperatura, salinidad y un incremento en la entrada de nutrientes (Álvarez-Góngora y Herrera-Silveira 2006) que aumenta la concentración del fitoplancton, cuya sucesión gradual ofrece a las crías de peces suficiente y adecuado alimento durante las distintas etapas de su crecimiento, además de condiciones menos estresantes (Aliaume *et al.* 2000; Álvarez-Góngora y Herrera-Silveira 2006; Madhu *et al.* 2007, Sanchez-Gil *et al.* 2008). Durante el presente la temperatura fue incrementándose gradualmente desde febrero (19 °C) hasta julio (31 °C), en tanto que la salinidad se mantuvo relativamente constante y elevada hasta junio (41 ± 1 ups), para disminuir drásticamente en julio (22 ups; Fig. 3).

En el presente estudio *H. erectus* estuvo presente en todas las ocasiones en al menos una de las dos zonas de muestreo (Tabla 2; Fig. 6), pero su densidad presentó variaciones que acompañaron parcialmente las fluctuaciones en las variables abióticas (Figs. 3 y 6). En algunos Syngnátidos hay un incremento en el número de adultos durante la época reproductiva (Perante *et al.* 2002; Monteiro *et al.* 2006). En especies de zonas templadas la mayor densidad corresponde a los meses de verano cuando la especie se reproduce, decreciendo de otoño a invierno (Moreau y Vincent 2004; Vincent *et al.* 2005). La especie tropical *H. comes* presenta un máximo reproductivo entre julio y diciembre (Perante *et al.* 2002). Los meses con la mayor densidad de *H. erectus* en las zonas muestreadas fueron aquellos donde se registraron salinidades y temperaturas altas. Sin embargo, en muestreos

realizados en las mismas zonas de la laguna muestran en general densidades superiores durante la segunda mitad del año 2010, especialmente en la zona A y que estas fueron acompañadas de un descenso gradual de temperatura (de 32 a 20°C; Ponce *et al.* 2011). Posiblemente el incremento en densidad de *H. erectus* observado en el mes de junio representa el inicio de una tendencia, cuyo máximo coincide con la temporada de lluvias y nortes, cuando esperaríamos encontrar un incremento en la actividad reproductiva asociada a las temperaturas más bajas del año en la zona.

Hippocampus erectus también se encuentra presente a través de amplio rango de temperatura y salinidad en otras latitudes (5 a 28 °C y de 9 a 35 ups; Teixeira y Musick 2001), aunque los valores difieren ampliamente de los registrados en Chelem. Esta versatilidad puede explicarse por el amplio rango de tolerancia que presentan las especies que son residentes de zonas estuarinas y costeras (Nordlie 2003; Harrison y Whitfield 2006). Las adaptaciones que presentan las poblaciones a cambios locales en las variables abióticas acompañan a aquellas que explican su amplia distribución geográfica (Ashton *et al.* 2007; Sorensen *et al.* 2009; Calosi *et al.* 2010). *Hippocampus erectus*, se distribuye desde Nueva Escocia hasta Uruguay (Teixeira y Musick 2001), lo que indica que se trata de una especie con gran capacidad para tolerar amplias fluctuaciones de temperatura. Resultados preliminares de un estudio sobre tolerancia térmica en *H. erectus* sugieren que los valores de temperatura crítica máxima y mínima registrados podrían superar los 34 a 36°C y los 7 a 9°C (Amaral *et al.* 2011).

Con respecto a la variación temporal de los rasgos morfométricos, la ausencia de un patrón temporal bien marcado en lo que respecta a AT y la ppCT sugiere que los cambios de salinidad y temperatura a lo largo del tiempo no están asociados al tamaño promedio de los organismos colectados (Fig. 8). Esto se puede explicar con base en que el presente trabajo fue dirigido exclusivamente a la población adulta, por lo que no se esperaban fluctuaciones en la talla a causa de la presencia de juveniles en los muestreos. A pesar de lo anterior, tanto valores máximos como mínimos de AT fueron registrados en individuos colectados en mayo y junio, ambos meses de alta temperatura y salinidad, sugiriendo que adultos jóvenes se encuentran presentes en la población a la vez que los más viejos.

En el caso de *H. comes* la variación temporal del tamaño se ha relacionado con pulsos de reclutamiento (Perante *et al.* 1998), mientras que en *H. guttulatus* un incremento en la frecuencia de tallas mayores se presenta en los meses donde se observa actividad reproductiva (Curtis y Vincent 2006). En la laguna Chelem, el mayor coeficiente de variación en altura correspondió a julio, en tanto que el mes con los registros máximos de altura y mayor número de machos preñados fue febrero y este número de machos preñados disminuye conforme la temperatura aumenta a través del período de muestreo. Aunque únicamente pueda ser tomado como un indicio, es posible que un incremento en el reclutamiento a la población adulta de Chelem comience en julio y que febrero sea uno de los meses con alta actividad reproductiva. En Chesapeake Bay, Texeira y Musick (2001) encontraron un máximo reproductivo en los meses de mayo a octubre que son los más cálidos (28 °C). Adicionalmente, Lin *et al.* (2008) señalaron que en cautiverio *H. erectus* creció más en intervalos de temperatura de 28 - 29 °C. En la especie tropical *H. kuda* de amplia distribución, los indicadores reproductivos presentan los valores más altos a temperaturas de 28 °C (Lin *et al.* 2006). Es posible que *H. erectus* en Chelem presente un incremento reproductivo en los meses con las temperaturas más bajas (23 ± 1 °C, datos no publicados) propios de la época de nortes, aunque también éste puede estar asociado a otras variables como la salinidad y la disponibilidad de alimento, que influyen tanto en la maduración gonádica como en la condición nutricional y rápido crecimiento de las crías al nacer (Wong y Benzie 2003; Lin *et al.* 2007).

Por otra parte, la disminución en el número de machos preñados hacia los meses de secas puede estar relacionada con los cambios en la salinidad. Esta variable puede afectar la ingesta de alimento y la absorción de nutrientes (Rubio *et al.* 2005; Jana *et al.* 2006), ya que la alta salinidad produce un alto gasto metabólico (Claireaux y Lagardere 1999, Gracia-López *et al.* 2006) y la reducción de algunas sustancias de almacenamiento como los lípidos (Jana *et al.* 2006; Tseng y Hwang 2008). Esta condición resulta en una disminución en el crecimiento (Boeuf y Payan 2001; Diouf *et al.* 2009) y retarda la maduración de la gónada. Lin *et al.* (2009) encontraron que salinidades de 27 ups afectaba el crecimiento de juveniles de *H. erectus*, en tanto que los límites máximos de tolerancia para juveniles de otras especies de *Hippocampus* es de 50 ups (Hilomen-Garcia *et al.* 2003; Murrugan *et al.*

2009). En algunas prácticas acuícolas, el lote de reproductores de *H. erectus* en cautiverio se mantiene a 35 ups, siendo esto un reflejo de las condiciones óptimas para la reproducción (Lin *et al.* 2008). Si consideramos que las salinidades más altas en Chelem fueron registradas en mayo y junio (rango de 41 a 43 ups), se puede sugerir que fluctuaciones en la salinidad influyen en la maduración de la gónadas de *H. erectus* y por lo tanto limitan el periodo de máxima actividad reproductiva a los meses cuando la salinidad disminuye.

Variaciones espaciales

La profundidad en la laguna de Chelem coincide poco con el aumento o disminución de la abundancia de caballitos en general, tampoco con el número de machos preñados (Fig. 3, Tabla 2). En las dos zonas de la laguna Chelem la profundidad nunca fue menor a los 75 cm, por lo que esta estabilidad en el tirante de agua ayuda a explicar la presencia permanente de *H. erectus* en la laguna al ofrecer buenas condiciones para los despliegues de cortejo ya que en una profundidad de 50 cm la transferencia de huevos no puede llevarse a cabo (Woods 2007). Profundidades similares a las registradas en la zona A y B son suficientes para llevar a cabo el cortejo (Faleiro *et al.* 2008).

Las fluctuaciones en salinidad y temperatura fueron similares en las dos zonas de la laguna. A pesar de esta relativa homogeneidad espacial, el número, tamaño y peso de los *H. erectus* capturados en la zona A fueron mayores que aquellos capturados en la zona B, en donde nunca se encontraron machos preñados. En otras especies las diferencias espaciales en la densidad de caballitos han sido relacionadas con el tipo de vegetación predominante (Martin-Smith y Vincent 2005, Vincent *et al.* 2005). En la laguna de Chelem cada zona presentó características propias de vegetación sumergida. La cobertura y biomasa fueron mayores en la zona B que en la A (Fig. 4 y 5), mientras que en la zona A hubo un mayor porcentaje de sustrato desprovisto de vegetación (SSSV), por lo que la zona B puede ser considerada una zona de mayor complejidad estructural que la zona A.

En general se reconoce que zonas con mayor complejidad, es decir, mayor cobertura, densidad o biomasa de vegetación sumergida, cuentan con mayor abundancia de peces comparadas con aquellas que presentan reducidas cantidades de vegetación o que

carecen de ella (Wyda *et al.* 2002; Jackson *et al.* 2006; Snickars *et al.* 2009). En contraposición, otros estudios han observado que los peces presentan una mayor abundancia en sitios con una complejidad intermedia (Grenouillet *et al.* 2002). Los autores explican estas diferencias con base en la disponibilidad de alimento y la eficiencia con que este puede ser capturado, ya que en zonas con complejidad intermedia se invierte menor tiempo en la búsqueda de alimento y la mayoría de los intentos por alimentarse son compensados con la captura exitosa de una presa (Grenouillet *et al.* 2002; Stoner 2009; Padiál *et al.* 2009). Los resultados del presente estudio mostraron una mayor abundancia de *H. erectus* en la zona con la menor complejidad cuantitativa (zona A) y ésta diferencia se mantuvo constante de febrero a julio. En este sentido, Bell *et al.* (2003) encontraron que los sitios con baja cobertura de *Zosterae* ($\leq 20\%$) fueron preferidos por *H. capensis*. En otro estudio para la misma especie, Teske *et al.* (2007) mostraron la preferencia por zonas con vegetación dominada por *Caulerpa* spp., un género con baja densidad y pocos centímetros de altura. Estos autores refirieron que los adultos viven en hábitat menos complejos porque incrementan la probabilidad de ser detectados por una pareja potencial. Lo reportado por estos autores es consistente con las diferencias espaciales de *H. erectus* encontradas en Chelem.

Los cambios de hábitat que acompañan el desarrollo ontogénico de peces han sido previamente descritos tanto para otros hipocampos (Morgan y Vincent 2007) como para otras especies de peces teleósteos (Adams y Ebersole 2004; Conolly y Hindell 2006). En *H. comes* se ha observado que los organismos de pequeñas tallas (106 mm) muestran coloración y ornamentos que los mimetizan con las praderas de sargazo en las que se distribuyen (Perante *et al.* 1998); mientras que los adultos (120 mm) habitan los arrecifes de coral, donde utilizan una variedad de sustratos para sujetarse, presentan una coloración prominente y una distribución agregada, facilitando la obtención de pareja (Morgan y Vincent 2007).

Con base en lo anterior, se puede sugerir que *H. erectus* también presente cambios de hábitat asociados a su crecimiento y que al alcanzar tallas mayores a las de la primera madurez, los individuos buscan zonas donde se incremente su éxito reproductivo. Cambios como este podría explicar la presencia de machos grandes y preñados en la zona A, a

diferencia de los más pequeños y siempre vacíos encontrados en la zona B. Asimismo, el hecho de que en la zona A se haya registrado un menor coeficiente de variación de la AT (comparado con la zona B) indica que en la zona A se encuentren organismos de tallas más similares, condición que facilita la formación de parejas de acuerdo a la talla (“size assortative mating”), una característica previamente reportada en este género (Vincent y Sadler 1995; Teixeira y Musick 2001).

Densidad, dispersión y proporción sexual

Al igual que otras especies de caballitos la población de *H. erectus* de Chelem presentó bajas densidades (0.2 a 1 individuo en 1000 m²). Sin embargo, la mayoría de los estudios en caballitos reportan densidades mayores que las registradas en la presente localidad (Perante *et al.* 2002; Vincent *et al.* 2005; Curtis y Vincent 2006). Esto puede deberse a que estos trabajos seleccionaron sus áreas de estudio con conocimiento previo de que eran zonas de densidad alta, o bien, escogieron una temporada donde los movimientos poblacionales fueron mínimos (Moreau y Vincent 2004; Vincent *et al.* 2005). En general, los estudios realizados a través del gradiente de los estuarios parecen tener las menores densidades o las mayores fluctuaciones (Bell *et al.* 2003; Curtis y Vincient 2005; Martin-Smith y Vincent 2005), comparado con los estudios realizados mediante cuadrículas focales (Vincent *et al.* 2005) en Áreas Marinas Protegidas y Parques nacionales que presentan las mayores densidades (Perante *et al.* 2002; Curtis y Vincent 2006). Chelem es una laguna costera con fuerte actividad pesquera y turística, en donde existen indicios de contaminación (Herrera-Silveira y Morales-Ojeda 2009; Enríquez y Marino-Tapia 2011), condiciones que seguramente contribuyen a disminuir todavía más la densidad de *H. erectus*. Estos resultados indican por un lado, que la densidad de caballitos de mar es en general baja y variable y por otro, que dicha variabilidad puede estar relacionada con los métodos para su estimación; pero también sugieren que la población de caballitos de Chelem podría estar bajo presión por pesca y destrucción del hábitat.

Además de su baja densidad, en Chelem los caballitos se encontraron marginalmente agregados ($I_p=0.53$). Muchos de los reportes sobre patrones de agregación de algunas especies de caballito no presentan índices de dispersión, pero coinciden en que éstos se

encuentran en parejas o grupos pequeños de individuos. Tal es el caso de *H. whitei* (Vincent y Sadler 1995) y *H. comes* (Perante *et al.* 2002), aunque también se reportan en otros hipocampos grupos ocasionales de hasta 10 o 12 individuos (Bell *et al.* 2003; Martin-Smith y Vincent 2005; Morgan y Vincent 2007). Asimismo, los adultos de *H. comes* presentan un índice de agregación más elevado que los juveniles, sugiriendo un fin reproductivo de tales agregaciones (Morgan y Vincent 2007). Cabe hacer notar, que también es frecuente encontrar a los hipocampos solitarios (Martin-Smith y Vincent 2005), tal y cómo ocurrió en Chelem, donde 32% de los arrastres capturaron únicamente 1 individuo (Tabla 3). En conjunto la baja densidad de *H. erectus* y el patrón de dispersión de los individuos en la laguna sugieren que no existen condiciones que favorezcan la probabilidad de encuentro simultáneo con múltiples parejas potenciales.

La constancia en la proporción sexual a lo largo de los meses sugiere que los cambios en salinidad y temperatura no tuvieron efectos directos en la abundancia relativa de hembras y machos totales (ambos preñados y vacíos). La mayoría de los trabajos en campo reportan una proporción sexual 1:1 (Vincent y Sadler 1995; Perante *et al.* 2002; Moreau y Vincent 2004; Curtis y Vincent 2006; Naud *et al.* 2009), aunque es común encontrar resultados en los que la proporción sexual está sesgada hacia las hembras (Texeira y Musick 2001; Baum *et al.* 2003; Martin-Smith y Vincent 2005). Los primeros fueron todos realizados en pequeñas áreas mediante el método de cuadrículas focales, mientras que los segundos fueron realizados mediante transectos en distintos puntos. Estos resultados sugieren que el método de conteo y sobre todo el área estudiada influyen en la estimación de la proporción sexual (ver a Bell *et al.* 2003), tal como ocurre en las estimativas de la densidad.

Otros autores han encontrado que la proporción sexual varía con la talla de los individuos (Baum *et al.* 2003; Kvarnemo *et al.* 2007). Estos han explicado sus resultados con base en una mortalidad diferencial para hembras y machos (Kvarnemo *et al.* 2007), o bien, argumentando una sobrestimación del número de hembras adultas en las tallas menores debido a que la edad de primera madurez se establece tomando como referencia el macho más pequeño con marsupio desarrollado (Baum *et al.* 2003). Es posible que la aparente ausencia de marsupio en los individuos más jóvenes ocasione que un sesgo

equivoco hacia las hembras en esas edades, pero los resultados del presente trabajo indican que el sesgo hacia las hembras permanece entre los individuos más viejos aunque pobremente representado.

Variaciones morfológicas entre individuos

Las diferencias de talla entre sexos y la dirección de dicha diferencia ha sido relacionada con el sesgo en la proporción sexual (Bell *et al.* 2003, Martin Smith y Vincent 2005), esta relación ha sido considerada como evidencia a favor de que en los hipocampos, aún siendo monógamos, la selección sexual actúa sobre el sexo con mayor abundancia relativa, resultando en que tallas grandes sean seleccionadas en el sexo más frecuente (Kvarnemo *et al.* 2007). Si bien, esto fue reportado para *H. capiensis* y *H. abdominalis* con densidades con rangos de 6.5 a 11 x 10⁻³ m² (Bell *et al.* 2003; Martin Smith y Vincent 2005), en *H. erectus* las hembras y machos tienen tallas similares tanto en la bahía de Chesapeake (Texeira y Musick 2001) como en este estudio (Tabla 5; Fig. 9). *Hippocampus erectus* tiene una densidad baja 1 x 10⁻³ m². La diferencia entre esta especie y aquellas que presentan un mayor dimorfismo sexual podría explicarse a partir del bajo o nulo potencial de selección sexual que presentan las poblaciones con muy baja densidad, ya que bajas tasas de encuentro obstaculiza las condiciones para la selección entre parejas alternativas (Kokko y Monaghan 2001). Como consecuencia de la baja intensidad en la selección sexual, se presenta un dimorfismo sexual incipiente (Avisé *et al.* 2002).

Vincent y Sadler (1995) explicaron que en *H. whitei* las parejas formadas al inicio de la temporada de reproducción cuando la densidad es mayor, tienen una correlación más fuerte en la altura de ambos miembros de la pareja. En contraposición, las parejas formadas al final de la temporada, cuando la densidad disminuye, presentan una menor correlación de tamaños. Además, los autores observaron que los individuos no apareados responden rápidamente a los despliegues de otro individuo que inicia el cortejo, después del cual forman parejas permanentes. Si las bajas tasas de encuentro impiden el acceso a una mayor diversidad de parejas potenciales, entonces es posible que los *H. erectus* no apareados en la laguna de Chelem simplemente acepten al individuo disponible para conformar una pareja

cuando lo encuentran y que si existe algún mecanismo de selección sexual, ésta no sea particularmente fuerte ni claramente unidireccional.

En *H. erectus* el peso húmedo fue mayor en los machos vacíos que en las hembras en ambas zonas y todos los organismos de la zona A tuvieron un peso mayor que los de la zona B, sin importar su sexo (Tabla 5; Fig. 9). Como en muchos organismos, la relación entre el peso húmedo y la altura de adultos de *H. erectus* es de naturaleza exponencial, en donde el coeficiente alométrico (pendiente de la regresión) tiene un valor estimado de 2.9 g de peso húmedo por cada mm de altura total (datos no publicados). Este coeficiente explica en parte los resultados observados, pues los individuos altos tienen proporcionalmente más peso húmedo que otros considerados bajos. Sin embargo, también debe considerarse que los machos aún estando vacíos deben contener más agua corporal (en el marsupio) que hembras de su misma talla. Asimismo, es posible que machos que presentaban una gravidez en las primeras etapas o pocos huevos fuesen catalogados como machos vacíos, incrementando el peso húmedo en la muestra de machos utilizados en estas comparaciones.

La proporción cola:tronco de *H. erectus* fue mayor en los machos que en las hembras. A pesar de la baja competencia y la ausencia de territorialidad característica de los hipocampos, la presencia de colas más grandes ha sido favorecida cuando dos machos se confrontan por una hembra, o bien, por la necesidad de sujetarse fuertemente al sustrato cuando contraen el marsupio durante el parto (Vincent 1994a). Tanto durante las observaciones preliminares de este trabajo como en experimentos posteriores, se observó que machos de *H. erectus* sujetan y jalan a sus contrincantes durante exhibiciones agonísticas frente a una hembra, pero que lo hacen con frecuencias similares tanto los machos de mayor (166 ± 14 mm) como los de menor altura corporal (139 ± 21 mm; frecuencias de 4.7 y 3.1 comportamientos/hora/ind.; Flores-Zavala *et al.* 2011).

Pocos estudios comparan variables morfométricas entre individuos del mismo sexo pero condición reproductiva distinta. Sin embargo, en el caso de la población de *H. subelongatus* se encontró que las hembras apareadas presentaban cabezas más grandes que las hembras no apareadas, mientras que dicha diferencia no existía para los machos. Esta diferencia junto con una proporción sexual sesgada hacia las hembras llevó a los autores a

plantear que la selección sexual podía estar actuando solo sobre las hembras (Kvarnemo *et al.* 2007) y que las hembras de cabeza grande eran preferidas sobre aquellas de cabeza más pequeña. Al comparar la altura, el peso o la proporción cola:tronco y todas las variables morfométricas de la cabeza entre hembras, machos vacíos y machos preñados (únicamente de la zona A) no se encontraron diferencias significativas (Tabla 6; Fig. 10). Esta ausencia de diferencias sería de esperar en una población donde el potencial para la selección de pareja es bajo.

Conducta sexual

Las conductas observadas en *H. erectus* en el presente trabajo (Tablas 7-9) han sido descritos por distintos autores para otras especies de *Hippocampus* y han sido reconocidos en los contextos del cortejo (Vincent 1994a), “saludos diarios” (Vincent y Sadler 1995) y competencia intra-sexual (Naud *et al.* 2009). Dentro del repertorio de conductas de *H. erectus* se encuentran similitudes cualitativas con otras especies dentro del género *Hippocampus* y algunas diferencias (Vincent y Sadler 1995; Faleiro *et al.* 2008), variación común dentro del mismo grupo taxonómico y que ha sido reportada para grupos tan disímiles como insectos del género *Timema* (Arbuthnott y Crespi 2009) y roedores de la especie *Ctenomys talarum* (Zenuto *et al.* 2002).

La mayoría de las conductas enlistadas en el repertorio de *H. erectus* fueron ejecutadas tanto por hembras como por machos, siendo las únicas excepciones aquellas que involucran estructuras morfológicas exclusivas del macho (como “bombeo” que involucra el marsupio) y la conducta “constreñir” que sólo fue observada en machos. Esto coincide con reportes previos para otras especies, que explican que sólo los machos presentan conductas agresivas, mientras que las hembras únicamente presentan la conducta denominada “interposición” (Vincent 1994a; Wilson y Martin-Smith 2007; Faleiro *et al.* 2008).

La comparación de la frecuencia y duración de las conductas de cortejo entre sexos y días en el presente estudio sugieren que los machos de *H. erectus* son los responsables principales de iniciar el cortejo. Estos resultados coinciden con la mayoría de lo observado para ésta (Lin *et al.* 2008) y otras especies de hipocampos (Vincent 1994a; Masonjones y

Lewis 2000; Faleiro *et al.* 2008; Mattle y Wilson 2009; Naud *et al.* 2009). Las conductas más frecuentes presentadas por los machos de *H. erectus* fueron “apuntar” y “caravana”, mismas que han sido subrayadas como importantes en la selección de pareja de *H. fuscus*, donde la latencia de “apuntar” y “bombear” se correlacionó positivamente con el tiempo en el cual sucede el apareamiento (Vincent 1994a). Otras conductas como “acercamiento”, “seguir” y “sujetar” descritas aquí para *H. erectus* también suelen ser mencionados en los trabajos que describen el cortejo de hipocampos (Vincent 1994a; Vincent y Sadler 1995; Lin *et al.* 2008; Faleiro *et al.* 2008; Naud *et al.* 2009). Cabe señalar que algunas de estas conductas también son frecuentes en despliegues agonísticos intrasexuales en los machos cuando son presentados frente a una hembra (Muñoz *et al.* 2011).

Contrario a lo esperado, la única conducta de *H. erectus* que fue mayor el día 3 que el día 1 fue la conducta “apuntar” (en hembras), en tanto que todas las demás se volvieron menos frecuentes conforme pasaban los días. Según Vincent (1994a), que la frecuencia de las conductas en *H. fuscus* (descritas también para *H. erectus*, Tablas 7, 8, 9) sean más frecuentes al final que al inicio de los encuentros, sugiere un incremento en la intensidad del cortejo conforme pasa el tiempo y el despliegue de conductas aparece como una respuesta a lo que el otro individuo de la pareja hace. De acuerdo con este autor, la conducta de “apuntar” es considerada como un indicador de receptividad para la cópula en la hembra (Vincent 1994a) y es correspondido por un incremento en “apuntar” por parte del macho previo a los intentos de cópula (Masonjones y Lewis 2000). En el presente estudio no fueron observadas cópulas; sin embargo, el desfase temporal en la exhibición de “apuntar” por parte de los dos sexos ha sido consistente en varios experimentos posteriores (Muñoz *et al.* 2011). El desfase temporal en la intensidad del cortejo entre sexos ha sido observado en aves (*Ptilonorhynchus violaceus*), donde el macho ajusta su cortejo hasta que la hembra presenta mayor receptividad, ya que si el macho aumenta la intensidad de cortejo antes que la hembra esté lista, ésta lo rechaza y se retira del lugar (Patricelli *et al.* 2002). En reptiles (*Chamaeleo calypttratus*), el macho ajusta el contenido y la duración de sus despliegues de cortejo de acuerdo a la receptividad de la hembra, presentando un tipo u otra de conducta según sea la ocasión (Kelson y Verrell 2002).

Para una hembra de *Hippocampus* un desove no exitoso es muy costoso (un desove representa entre 8 y 29% del peso seco corporal de la hembra), ya que le toma un largo tiempo prepararse fisiológicamente para uno subsecuente (Masonjones y Lewis 2000). En consecuencia, será ventajoso para una hembra asegurarse de la disponibilidad del macho antes de iniciar la fase final de hidratación de los huevos (Vincent 1994b; Masonjones y Lewis 2000). En este contexto, repetir diariamente parte de los despliegues de cortejo permite una mayor sincronización fisiológica y conductual entre macho y hembra que asegura el éxito en eventos reproductivos subsecuentes (Vincent y Sadler 1995). Es posible, entonces, sugerir que en poblaciones de caballitos con estas características ecológicas y fisiológicas, el valor funcional del cortejo sea más en el sentido de un sincronizador reproductivo que ayuda a asegurar la permanencia de la pareja, que el de un mecanismo a través del cual se verifique la competencia intra-sexual y la selección de la pareja.

CONCLUSIONES

1. Los resultados en su conjunto indican que *H. erectus* tiene un incremento de actividad reproductiva durante los meses en que la temperatura es baja y la salinidad tiene un valor promedio propio de agua mesohalina. En contrapartida, hay ausencia de machos preñados durante los meses con valores altos de estos mismos parámetros. Dados los límites de este estudio es posible que no se reflejen los incrementos en la abundancia correspondientes a las épocas de reproducción y crianza que suelen presentarse durante lluvias y nortes en algunas poblaciones estuarinas de regiones tropicales. Sin embargo, estos resultados indican que la condición reproductiva de la mayoría de los individuos en la población varía temporalmente a la par de algunas condiciones ambientales.

2. Los resultados en su conjunto sugieren que los reproductores se distribuyen más frecuentemente en zonas donde la complejidad estructural del hábitat es intermedia (zona A), que en zonas de alta complejidad estructural (zona B).

3. En Chelem la densidad poblacional de *H. erectus* se mantiene baja, y la proporción sexual en cada arrastre fue mayoritariamente 1:1 (sólo ocasionalmente sesgada hacia las hembras), ambas siendo condiciones que disminuyen la probabilidad de encontrar pareja en ambos sexos. Por consiguiente, el potencial para que la selección sexual opere sobre un sexo en específico también es bajo, resultando en poco dimorfismo sexual. Por otra parte, tampoco hubo diferencias morfológicas entre machos preñados y vacíos, tal que no es posible sugerir la asociación entre un rasgo morfológico particular y una mayor probabilidad de reproducirse.

4. El cortejo de los *H. erectus* tiene similitud cualitativa con otras especies del género *Hippocampus*. Tanto hembras como machos ejecutan comportamientos similares entre sí, pero la frecuencia mayor de estos por parte de los machos, tanto al inicio como al tercer día de cortejo evidencian que la especie mantiene roles sexuales convencionales. Considerando la baja densidad de estos organismos en Chelem y que la mayoría de los arrastres presentaron una proporción sexual paritaria, es posible que estos roles

convencionales se mantengan similares en condiciones naturales. El incremento de cortejo en el tercer día de observación sólo fue observado en un comportamiento de las hembras, dejando abierta la posibilidad de que el resto de los comportamientos y su sincronía en ambos sexos vayan incrementándose gradualmente después del tercer día conforme incrementa la receptividad de la hembra.

ANEXO 1. Procedimiento para calcular el índice de dispersión de Morisita

A. El índice de dispersión de Morisita se calcula de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$I_d = n \left[\frac{\sum x^2 - \sum x}{(\sum x)^2 - \sum x} \right]$$

Donde:

I_d = índice de dispersión de Morisita

n = tamaño de muestra

$\sum x$ = suma de los conteos en cada cuadrante

$\sum x^2$ = suma del cuadrado de los conteos en cada cuadrante

La hipótesis nula de aleatoriedad puede ser probada a través de una modificación de la distribución de probabilidades de χ^2 , de acuerdo con:

$$\chi^2 = I_d (\sum x - 1) + n - \sum x$$

$$gl = n - 1$$

B Con la finalidad de darle valores absolutos en una escala de -1 a +1, la estandarización del índice de Morisita consiste en calcular el índice como se indica en el inciso anterior, y calcular dos valores críticos de acuerdo con las siguientes fórmulas:

Uniformidad = M_u

$$M_u = \frac{\chi_{0.975}^2 - n + \sum x_i}{(\sum x_i) - 1}$$

Agregación = M_a

$$M_a = \frac{\chi_{0.025}^2 - n + \sum x_i}{(\sum x_i) - 1}$$

Donde:

$\chi_{0.095}^2$ = el valor de tablas de chi cuadrada para n-1 grados de libertad y tiene 97.5% de la área bajo la curva a la derecha de dicho valor

$\chi_{0.025}^2$ = el valor de tablas de chi cuadrada para n-1 grados de libertad y tiene 2.5% de la área bajo la curva a la derecha de dicho valor

x_i = el número de individuos en el cuadrante i

n = el número de cuadrantes

Posteriormente, se calcula el índice estandarizado de Morisita con una de las siguientes fórmulas:

Cuando $I_d \geq M_c > 1.0$

$$I_p = 0.5 + 0.5 \left(\frac{I_d - M_c}{n - M_c} \right)$$

Cuando $M_c > I_d \geq 1.0$

$$I_p = 0.5 \left(\frac{I_d - 1}{M_u - 1} \right)$$

Cuando $1.0 > I_d > M_u$

$$I_p = -0.5 \left(\frac{I_d - 1}{M_u - 1} \right)$$

Cuando $1.0 > M_u > I_d$

$$I_p = -0.5 + 0.5 \left(\frac{I_d - M_u}{M_u} \right)$$

El valor del índice I_p varía entre -1 y +1, con un intervalo de confianza de 95% entre -0.5 y +0.5. Los patrones que reflejan aleatoriedad dan valores del índice cercanos a 0, mientras que patrones agregados dan valores > 0 , y patrones uniformes dan valores < 0 .

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Adams AJ, Ebersole JP (2004) Processes influencing recruitment inferred from distributions of coral reef fishes. *Bull Mar Sci* 75(2): 153 – 174.
- Aguilar A, Gómez C (1982) Estudio hidrográfico de la laguna de Chelem, Yucatán. *Tesis profesional*. Fac. de Química, Universidad de Yucatán.
- Alcaraz C, García-Berthou E (2007) Life history variation of invasive mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) along a salinity gradient. *Biol Conserv* 39: 83 – 92.
- Aliaume C, Zerbi A, Joyeux JC, Miller JM (2000) Growth of juvenile *Centropomus undecimalis* in a tropical island. *Env Biol Fish* 59: 299 – 308.
- Álvarez-Góngora C, Herrera-Silveira JA (2006) Variations of phytoplankton community structure related to water quality trends in a tropical karstic coastal zone. *Mar Poll Bull* 52: 48 – 60.
- Amaral M, Rosas C, Simoes N, Mascaró M, Martínez G (2011) Tolerancia térmica en los caballitos juveniles de *Hippocampus erectus* (Perry, 1810) y su efecto sobre el crecimiento. II Simposium sobre el Conocimiento de los recursos costeros del sureste de México. Del 6 al 10 de junio de 2011. Cd. del Carmen, Camp. Méx.
- Amundsen T, Forsgren E (2001) Male mate choice selects for female coloration in a fish. *Proc Nat Acad Sci* 98: 13155 – 13160.
- Arbuthnott D, Crespi BJ (2009) Courtship and mate discrimination within and between species of *Timema* walking-sticks. *Anim Beh* 78: 53 – 59.
- Ashton GV, Willis KJ, Burrows MT, Cook EJ (2007) Environmental tolerance of *Caprella mutica*: Implications for its distribution as a marine non-native species. *Mar Env Res* 64: 305 - 312.
- Avise JC, Jones AG, Walker D, DeWoody JA (2002) Genetic mating systems and reproductive natural histories of fishes: Lessons for Ecology and Evolution. *Annu Rev Genet* 36: 19 – 45.
- Barlow GW (1988) The ecology social behaviour In: Slobodchikoff CN (ed) *The Ecology of social behaviour*. Academic Press. San Diego, U.S.A. pp 55-79.
- Barlow GW (1984) Patters of monogamy among teleost fish. *Archiv Fur Fisch* 35: 75 -123.

- Bart J, Flinger MA, Notz WI (1998) Sampling and Statistical Methods for Behavioral Ecologists. University Press, Cambridge. United Kingdom. 330 pp.
- Baum JK, Vincent ACJ (2005). Magnitude and inferred impacts of the seahorse trade in Latin America. *Environ. Conservation*: 1 -15.
- Baum JK, Meeuwig JJ, Vincent ACJ (2003) Bycatch of lined seahorse (*Hippocampus erectus*) in Gulf Mexico shrimp trawl fishery. *Fish Bull* 101: 721-731.
- Bell E M, Lockyear JF, McPherson JM, Marsden AD, Vincent ACJ (2003) First field studies of an endangered South African seahorse, *Hippocampus capensis*. *Environ Biol Fish* 67: 35-46.
- Bell JD, Westoby M (1986) Variation in seagrass height and density over a wide spatial scale: effects on common fish and decapods. *Jour Exp Mar Biol Ecol* 104:275 – 295.
- Berglund A (2000) Sex role reversal in a pipefish: female ornaments as amplifying handicaps. *An Zool Fennici* 37: 1 – 13.
- Berglund A, Widemo MS, Rosenqvist G (2005) Sex-role reversal revisited: choosy females and ornamented, competitive males in a pipefish. *Beh Ecol* 16:249 – 655.
- Boeuf G, Payan P (2001) How should salinity influence fish growth? *Comp Biochem Physiol Part C* 130: 411 – 423.
- Bye VJ (1984) The role environmental factors in the timing of reproductive cycles. In: Potts GW, Wootton RJ (ed) *Fish reproduction: strategies and tactics*. Academic Press Inc. London, U. K. pp 187– 205.
- Bye VJ (1990) Temperate Marine Teleosts. Chap 7: 125- 144. In: Munro D, Scott AP, Lam TJ (ed) *Reproductive seasonality in teleosts environmental influences*. CRC Press, Inc. United States. pp 254.
- Cai N, Xu Q, Yu F, Wu X, Sun G (1984) Studies on the reproduction of the seahorse *Hippocampus trimaculatus*. *Stud Mar Sin* 23: 83 – 93.
- Calosi P, Bilton DT, Spicer JJ, Votier SC, Atfield A (2010) What determines a species' geographical range? Thermal biology and latitudinal range size relationships in European diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *J Anim Ecol* 79: 194 – 204.
- Candolin U (1998) Reproduction under predation risk and the trade-off between current and future reproduction in the threespine stickleback. *Proc R Soc B* 265: 1171-1175.

- Carcupino M, Baldacci A, Mazzini M, Franzoi P (2002) Functional significance of the male brood pouch in the reproductive strategies of pipefishes and seahorse: a morphological and ultrastructural comparative study on three anatomically different pouches. *Jour Fish Biol* 61: 1465 – 1480.
- Choo CK, Liew HC (2006) Morphological development and allometric growth patterns in the juvenile seahorse *Hippocampus kuda* Bleeker. *J fish Biol* 69:426 – 445.
- Claireaux G, Lagarde JP (1999) Influence of temperature, oxygen and salinity on the metabolism of European sea bass. *J Sea Res* 42: 157 – 168.
- Cleveland RA, Itzkowitz M (2009) The role of sex ratios and resource availability on the pre-mating behavior of a monogamous fish. *Beh Proc* 80: 46-50.
- Clutton-Brock TH, Vincent ACJ (1991) Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature* 351: 58 – 60.
- Colson DJ, Patek SN, Brainerd EL, Lewis SM (1998) Sound production during feeding in *Hippocampus* seahorse (Syngnathidae). *Env Biol Fish* 51: 221 – 229.
- Connolly RM, Hindel JS (2006) Review of nekton patterns and ecological processes in seagrass landscapes. *Est Coast Shelf Sci* 68: 433 – 444.
- Consi TR, Seifert PA, Triantafyllou MS, Edelman ER (2003) The dorsal fin engine of the seahorse (*Hippocampus spp*). *Jour Morphol* 248: 80 -97.
- Cunningham EJA, Birkhead TR (1998) Sex roles and sexual selection. *Anim Beh* 56(6): 1311-1321.
- Curtis JMR, Vincent ACJ (2005) Distribution of sympatric seahorse species along a gradient of habitat complexity in a seagrass dominated community. *Mar Ecol Prog Ser* 291: 81 – 91.
- Curtis JMR, Vincent ACJ (2006) Life history of unusual marine fish: survival, growth and movements patterns of *Hippocampus guttulatus* Cuvier 1829. *Jour Fish Biol* 68:707-733.
- De Jong K, Wacker S, Amundsen T, Forsgren E (2009) Do operational sex ratio and density affect mating behavior? An experiment on the two-spotted goby. *An Beh* 78: 1229-1238.
- Delaney KJ, Roberts A, Uetz GW (2007) Male signaling behavior and sexual selection in a wolf spider (Araneae: Lycosidae): a test for dual functions. *Behav Ecol Sociobiol* 62: 67–75.

- Diouf K, Guilhaumon F, Aliaume C, Ndiaye P, Do CT, Panfili J (2009) Effects of the environment on fish juvenile growth in West African stressful estuaries. *Est Coast Shelf Sci* 83: 115–125.
- Dulvy NK, Sandovy Y, Reynolds JD (2003) Extinction vulnerability in marine populations. *Fish and Fisheries* 4: 24 – 64.
- Echeverría GAW, Piña HGA (2003) Ficha Informativa de los Humedales Ramsar < <http://ramsar.conanp.gob.mx/documentos/fichas/16.pdf>> (con acceso 20/ene/2010).
- Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215–223.
- Enriquez C, Marino-Tapia I (2011) Hydrodynamics and coastal inundation in a tropical coastal lagoon surrounded by vast mangrove regions. 21st. Biennial Conference of the Coastal and Estuarine Research Federation. 6 al 10 nov. Daytona beach, Florida. USA.
- Faleiro F, Narciso L, Vicente L (2008) Seahorse behaviour and Aquaculture: How to improve *Hippocampus guttulatus* husbandry and reproduction? *Aquac* 282: 33-40.
- Felício AKC, Rosa IL, Souto A, Freitas RHA (2006) Feeding behaviour of the longsnout seahorse *Hippocampus reidi* Ginsburg, 1933. *J Ethol* 24: 219 – 225.
- Fitze PS, Le Galliard JF (2008) Operational sex ratio, sexual conflict and the intensity of sexual selection. *Ecol Lett* 11(5): 432-439.
- Flores-Zavala R, Muñoz S, Jiménez L, Simoes N, Mascaró M (2011) Conducta agonística en *Hippocampus erectus*: el efecto del sexo, el número y tamaño de los individuos y su relación con las hormonas sexuales. XX Congreso Nacional de Zoología. Del 14 al 18 de noviembre del 2011. Cuernavaca, Mor. Méx.
- Flynn AJ, Ritz DA (1999) Effect of the habitat complexity and depredatory style on the capture success of fish feeding aggregated prey. *Jour Mar Biol Assoc. U.K.* 79:487-494.
- Foster SJ, Vincent ACJ (2004) Life history and ecology of seahorses: implications for conservation and management. *J Fish Biol* 65: 1 - 61.
- Froese R, Binohlan C (2000) Empirical relationship to estimate asymptotic length, length first maturity and length at maximum yield per recruit in fisheries, with a sample method to evaluate length frequency data. *Jour Fish Biol* 56: 756 – 773.
- Frosen E, Amundsen T, Borg AA, Bjelvenmark J (2004) Unusually dynamic sex roles in a fish. *Nature* 429: 551 – 554.

- Gracia-Lopez V, Rosas-Vázquez C, Brito-Pérez R (2006) Effects of salinity on physiological conditions in juvenile common snook *Centropomus undecimalis*. *Comp Biochem Physiol Part A* 145: 340 – 345.
- Grenouillet G, Pont D, Seip KL (2002) Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: juvenile fish assemblages in rivers. *Ecography* 25: 641 – 650.
- Guevara E, Alvarez H, Mascaró M, Rosas C, Sánchez A (2007) Feeding habits and trophic ecology of the fish *Lutjanus griseus* (Pisces: Lutjanidae) associated with submerged vegetation in Laguna de Términos, Campeche; México. *Rev Biol Trop* 55(3-4): 989 – 1004.
- Guiry MD, Guiry GM (2010) *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org/search/species/detail/?species_id=1226> (con acceso 10/feb/2010).
- Harrison TD, Whitfield AK, (2006) Temperature and salinity as primary determinants influencing the biogeography of fishes in South African estuaries. *Est Coast Shel Sci* 66(1-2): 335 – 345.
- Herrera-Silveira JA, Morales-Ojeda SM (2009) Evaluation of the health status of a coastal ecosystem in southeast México: Assessment of water quality, phytoplankton and submerged aquatic vegetation. *Mar Pollut Bull* 59: 72 – 86.
- Herrera-Silveira JA, Comin FA, Aranda-Cirerol N, Troccoli L, Capurro L (2004) Coastal water quality assessment in the Yucatan Peninsula: management implications. *Ocean Coast Man* 47 : 625 – 639.
- Hilomen-Garcia GV, Delos Reyes R, Garcia MH, (2003) Tolerance of seahorse *Hippocampus kuda* (Bleeker) juveniles to various salinities. *J Appl Ichthyol* 19: 94- 98.
- Holt VW, Pickard AR, Rodger J, Wildt DE (2003) *Reproductive Science and integrated conservation*. Cambridge Ed. New York, N. Y. USA.
- IAN (2010) *Integration & Application network*. University of Maryland, Center for Environmental Science. <<http://ian.umces.edu/imagelibrary/thumbnails-65-page-2.html>> (con acceso 10/feb/2010)
- Jackson EL, Attrill MJ, Rowden AA, Jones MB (2006) Seagrass complexity hierarchies: influence on fish groups around the coast of Jersey (English Chanel). *Ecology* 330: 38 – 54.

- Jana SN, Gard SK, Patra BC (2006) Effect of inland water salinity on growth performance and nutritional physiology in growing milkfish, *Chanos chanos* (Forsskal): field and laboratory studies. *J Appl Ichthyol* 22: 24-34.
- Jann P, Blanckenhorn WU, Ward PI (2000) Temporal and microspatial variation in the intensities of natural and sexual selection in the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria*. *Jour Evol Biol* 13: 927-938.
- Jerónimo MG (2010) Evaluación de la calidad ambiental del sistema lagunar Chelem-Progreso, Yucatán. Symposium: Agua. SIIDETAY. Sisal, Yuc. Febrero, 2010.
- Jesus A, Euán-Avila JI (2007) Monitoring submerged aquatic vegetation changes with multispectral imagery and landscape ecology. Proceedings of 8th International Symposium on GIS and Computer Mapping for Coastal Zone Management (CoastGIS'07), Santander, España, vol. 2, pp. 339-350.
- Jones AG, Avise JC (2001) Mating systems and sexual selection in male-pregnant pipefishes and seahorses: insight from microsatellite-based studies of maternity. *J Hered* 92, 150 - 158.
- Jones AG, Kvarnemo C, Moore GI, Simmons LW, Avise JC (1998) Microsatellite evidence for monogamy and sex-biased recombination in the Western Australian seahorse *Hippocampus angustus*. *Molec Ecol* 7: 1497 – 1505.
- Jones AG, Moore GI, Kvarnemo C, Walker D, Avise JC (2003) Sympatric speciation as a consequence of male pregnancy in seahorses. *Proc of the Nat Acad Sci* 100: 6598 – 6603.
- Kanou K, Kohno K (2001) Early life history of a seahorse, *Hippocampus mohnikei*, in Tokyo Bay, Japan. *Ichthyol Res* 48: 361 – 368.
- Kelson EC, Verell PA (2002) Do male veiled chamaleons, *Chamaeleo calyptratus*, adjust their courtship display in response to female reproductive status? *Ethology* 108: 495 – 512.
- Kendrick AJ, Hyndes GA (2005) Variations in the dietary compositions of morphologically diverse syngnathid fish. *Env Biol Fish* 72: 415 – 427.
- Kokko H, Jonestone RA (2002) Why mutual mate choice not the norm? Operational sex ratio, sex roles and the evolution of sexually dimorphic and monomorphic signalling. *Phil Trans R Soc Lond B* 357: 319 – 330.
- Kokko H, Monaghan P (2001) Predicting the direction of sexual selection. *Ecol Lett* 4: 159 - 165.

- Kokko H, Rankin DJ (2006) Lonely hearts or sex in the city? Density-dependent effects in mating systems. *Phil Trans R Soc B* 361: 319-334.
- Koldewey HJ, Martin-Smith KM (2010) A global review of seahorse aquaculture. *Aquac* 302: 131 – 152.
- Kolluru GR, Grether GF, Dunlop E, South SH (2009) Food availability and parasite infection influence mating tactics in guppies (*Poecilia reticulata*). *Beh Ecol* 20: 131-137.
- Krebs C (1999) *Ecología: estudio y distribución de la abundancia*. Ed. Harlen. DF, México, 753 pp.
- Kuiter RH (2000) *Seahorse, Pipefishes and their relatives: A comprehensive guide to Syngnathiformes*. TMC Publishing. Chorleywood, U.K. 240pp.
- Kvarnemo C (1994) Temperature differentially affects male and female reproductive rates in the sand goby: Consequences for Operational Sex Ratio. *Proc Biol Sci* 256(1346): 151-156.
- Kvarnemo C, Forsgren E, Magnhagen C (1995) Effects of sex ratio on intra- and inter- sexual behaviour in sand gobies. *Anim Behav* 50: 1455-1461.
- Kvarnemo C, Moore GI, Jones AG (2007) Sexually selected females in the monogamous Western Australian Seahorse. *Proc R Soc B* 274: 521 –525.
- Kvarnemo C, Moore GI, Jones AG, Nelson WS, Avise JC (2000) Monogamous pair bonds and mate switching in the Western Australian seahorse *Hippocampus subelongatus*. *Jour Evol Biol* 13: 882 – 888.
- Lin Q, Gao Y, Sheng J, Chen Q, Zhang B, Lu J (2007) The effects of food and then sum of effective temperature on the embryonic development of the seahorse, *Hippocampus kuda* Bleeker. *Aquaculture* 262: 481 – 492.
- Lin Q, Lin J, Zhang D (2008) Breeding and juvenile culture of the lined seahorse *Hippocampus erectus* (Perry 1810) *Aquaculture* 283 (1-4): 92 – 96.
- Lin Q, Lu J, Gao Y, Shen L, Cai J, Luo J (2006) The effect of temperature on gonad, embryonic development and survival rate of juvenile seahorse, *Hippocampus kuda* Bleeker. *Aquaculture* 254 : 701 – 713.
- Lin Q, Zhang D, Lin J (2009) Effects of light intensity, stocking density and feeding frequency and salinity on the growth of sub-adult seahorses *Hippocampus erectus* Perry, 1810. *Aquaculture* 292: 111 – 116.

- Lindstrom K (2001) Effects of resource distribution on sexual selection and the cost of reproduction in Sandgobies. *Am Nat* 158(1): 64-74.
- Lourie S (2003) Measuring seahorse. Project seahorse, Technical Report Serie No. 4. Version 1. Project Seahorse, Fisheries Center, University of British Columbia 15 pp.
- Lourie SA, Foster SJ, Cooper EW, Vincent ACJ (2004) A Guide to the identification of seahorse. Project Seahorse and traffic north America. Washington, D. C. University of British Columbia and World Wildlife Fund. 120 pp
- Madhu NV, Jyothibabu R, Balachandran KK, Honey UK, Martin GD, Vijay JG, Shiyas CA, Gupta GVM, Achuthankutty CT (2007) Monsoonal impact on planktonic standing stock and abundance in a tropical estuary (Cochin Backwaters e India). *Est Coast Shelf Sci* 73: 54 – 64.
- Marino-Tapia I, Enríquez C (2010) Estudios batimétricos y de la calidad del agua de lagunas costeras de Yucatán. Proyecto FOMIX-CONACYT. Reporte Técnico. Laboratorio de procesos costeros y oceanografía física. CINVESTAV-IPN, Mérida, Yucatán. México.
- Martin P, Bateson P (1993) Measuring behavior: An introductory guide. 2da. Ed. Cambridge University Press. Cambridge United Kingdom. 222 pp.
- Martin-Smith KM, Vincent ACJ (2005) Seahorse declines in the Derwent estuary, Tasmania in the absence of the fishing pressure. *Biol Conserv* 123: 533 – 545.
- Masonjones HD, Lewis SM (2000) Differences in potential reproductive rates of male and female seahorses related to courtship roles. *Anim Beh* 59: 11–20.
- Masonjones HD, Rose E, McRae LB, Dixson DL (2010) An examination of the population dynamics of syngnathid fishes within Tampa Bay, Florida, USA. *Current Zool* 56(1): 118 – 133.
- Matsumoto K, Yanagisawa Y (2001) Monogamy and sex role reversal in the pipefish *Corythoichthys haematopterus*. *Anim Beh* 61: 163 -170.
- Mattle B, Wilson AB (2009) Body size preferences in the potbellied seahorse *Hippocampus abdominalis*: choosy males and indiscriminate females. *Beh Ecol Sociobiol* 63: 1403 – 1410.
- Meeuwing JJ, Huu HD, Si KT, Job SD, Vincent ACJ (2006) Quantifying non-target seahorse fisheries in central Vietnam. *Fish Res* 81: 149- 157.

- McKenzie LJ, Yoshida RL, Coles RG (2006 – 2010) Seagrass-Watch. Local eyes, Global wise. <http://www.seagrasswatch.org/id_seagrass.html. 228pp> (con acceso 10/feb/2010).
- Monteiro NM, Berglund A, Vieira MN, Almada VC (2006) Reproductive migrations of the sex role reversed pipefish *Nerophis lumbriciformis* (Pisces; Syngnathidae). J Fish Biol 69: 66 – 74.
- Moreau MA, Vincent ACJ (2004) Social structure and space use in a wild population of the Australian short headed seahorse *Hippocampus breviceps* Peters 1869. Mar Freshw Res 55:231 – 239.
- Morgan SK, Vincent ACJ (2007) The ontogeny of habitat associations in the tropical tiger tail seahorse *Hippocampus comes* Cantor, 1850. Jour Fish Biol 71: 701 – 724.
- Morgan S, Bull C (2005) Potential techniques for marking and tagging seahorses. Project seahorse Technical Report No. 7, Version 1.0. Project seahorse, Fisheries Centre, University of British Columbia. 27 pp.
- Muñoz AS, Jiménez L, Flores R, Simoes N, Mascaró M (2011) Efecto de la proporción sexual en las conductas agonísticas y de cortejo en *Hippocampus erectus* y su relación con los niveles hormonales. XX Congreso Nacional de Zoología. Del 14 al 18 de noviembre del 2011. Cuernavaca, Mor. Méx.
- Murrugan A, Dhanya, S, Sreepada RA, Rajagopal S, Balasubramanian T (2009) Breeding and mass-scale rearing of three spotted seahorse, *Hippocampus trimaculatus* Leach under captive conditions. Aquaculture 290: 87 – 96.
- Naud MJ, Curtis JMR, Woodall LC, Gaspar MB (2009) Mate choice, operational sex ratio, and social promiscuity in a wild population of the long-snouted seahorse *Hippocampus guttulatus*. Beh Ecol 20: 160 – 164.
- Nguyen VL, Do HH (1996) Biological parameters of two exploited seahorse species in a Vietnamese fishery. In: Proceedings of the 1st International Conference in Marine Conservation. Hong Kong, China 449 - 464 pp.
- Nordlie FG (2003) Fish communities of estuarine salt marshes of eastern North America, and comparisons with temperate estuaries of other continents. Rev Fish Biol Fish. 13: 281 – 325.
- O'Dell KMC (2003) The voyeurs' guide to *Drosophila melanogaster* courtship. Beh Proc 64: 211 – 223.

- Olivotto I, Planas M, Simoes N, Holt GJ, Avella MA, Calado R (2011) Advances in breeding and rearing marine ornamentals. *J World Aquac Soc* 42(2): 135 – 166.
- Ortega-Salas AA, Reyes-Bustamante H (2006) Fecundity, survival and growth of the seahorse *Hippocampus ingens* (Pisces:Syngnathidae) under semi-controlled conditions. *Rev Biol Trop* 54(4): 1099 – 1102.
- Ortegon-Aznar I, González-González J, Sentíes-Granados A (2001) Estudio ficoflorístico de la laguna de Río Lagartos, Yucatán, México. *Hidrobiologica* 11(2): 97 – 104.
- Owens IPF, Thompson DBA (1994) Sex differences, Sex ratios and Sex roles. *Proc R Soc Lond B* 258: 93-99.
- Padial AA, Thomaz SM, Agostinho AA (2009) Effects of structural heterogeneity provided by the floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and habitat use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. *Hydrobiologia* 624: 161 – 170.
- Patricelli GL, Uy AJC, Walsh G, Borgia G (2002) Male displays adjusted to female's response. *Nature* 415 (17): 279 – 280.
- Perante NC, Pajaro MG, Meeuwing JJ, Vincent ACJ (2002) Biology of a seahorse species, *Hippocampus comes*, in the central Philippines. *Jour Fish Biol* 60: 821 – 837.
- Perante NC, Vincent AJC, Pajaro MG (1998) Demographics of the seahorse *Hippocampus comes* in the central Philippines. In: Proceedings of the 3rd International Conference on the Marine Biology of the South China sea, pp 439 – 448. Hong Kong University Press. Hong Kong, China.
- Planas M, Chamorro A, Quintas P, Vilar A (2008) Establishment and maintenance of threatened long-snouted seahorse, *Hippocampus guttulatus*, broodstock in captivity. *Aquaculture* 283: 19 – 28.
- Planas M, Chamorro A, Quintas P (2010). Induced seasonal shifting in maturation of seahorse *Hippocampus guttulatus* females. <<http://www.iim.csic.es/proyectohippocampus/DOCUMENTACION/publis/36.pdf>> (con acceso 2-feb-2011).
- Ponce MHE, Jiménez GL, Simoes N, Mascaró M (2011) Abundancia y distribución del caballito de mar *Hippocampus erectus* en la laguna de Chelem, Yucatán. III Congreso mexicano de ecología. Del 3 al 7 de abril de 2011. Boca del Río, Veracruz, Méx.
- Project Seahorse 2003. *Hippocampus erectus*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. <<http://www.iucnredlist.org>> (con acceso 7/01/2010).

- Quintas P, Chamorro A, Piñeiro S, Medina I, Planas M (2007) Producción de artemia para la alimentación de caballito de mar *Hippocampus guttulatus* Cuvier 1829 en cautividad. XI congreso nacional de acuicultura, Vigo. España, 203- 206 pp. Del 24-28 de septiembre de 2007.
- Ramos-Miranda J, Quiniou L, Flores-Hernández D, Do CT, Ayala-Pérez L, Sosa-López A (2005) Spatial y temporal changes in the nekton of the Terminos Lagoon, Campeche, México. J Fish Biol 66: 513 – 530.
- Rantala MJ, Kortet R (2003) Courtship song and immune function in the field cricket *Gryllus bimaculatus*. Biol Jour Linn Soc 79: 503–510.
- Rispoli VF, Wilson AB (2008) Sexual size dimorphism predicts the frequency of multiple mating in the sex role reversed pipefish *Syngnathus thyphle*. Jour Evol Biol 21: 30 – 38.
- Rosa IL, Oliveira TPR, Castro ALC, de Souza MLE, Xavier JHA, Nottingham MC, Dias TLP, Bruto-Costa LV, Araújo ME, Birolo AB, Mai ACG, Monteiro-Neto C (2007) Populations characteristics, space use and hábitat associations of the seahorse *Hippocampus reidi* (Teleostei: Syngnathidae). Neotrop Ichth 5(3): 405 – 414.
- Rubio VC, Sánchez-Vázquez FJ, Madrid JA (2005) Effects of salinity on food intake and macronutrient selection in European sea bass. Physiol Beh 85: 333 – 339.
- Sánchez-Gil P, Arregín-Sánchez F, García-Abad MC (1994) Ecological strategies and recruitment of *Syngnathus gunteri* (Pisces:Bothidae) in the southern Gulf of México shelf. Neth J Sea Res 32(3/4): 433 – 439.
- Sánchez-Gil P, Yáñez-Arancibia A, Tapia M, Day JW, Wilson CA, Cowan JH (2008) Ecological and biological strategies of *Etropus crossotus* and *Citharichthys spilopterus* (Pleuronectiformes: Paralichthyidea) related to the estuarine plume, South Gulf of Mexico. J Sea Res 59: 173 – 185.
- Sandoval MMI (2006) Efecto de la dieta congelada sobre la reproducción y calidad de los juveniles de caballito de mar del Pacífico *Hippocampus ingens* (Girard, 1859) en México. Tesis (Doctorado en Ccs.). Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE). Baja California, México.
- Simoes N (2009) El Mercado mundial de especies marinas de ornato: oportunidades y retos para México. World Aquaculture Society Book of Abstracts. World Aquaculture 2009. Del 25 al 29 de septiembre. Veracruz, México. 330pp.

- Smith CC (2007) Independent effects of male and female density on sexual harassment, female fitness and male competition for mates in the western mosquitofish *Gambusia affinis*. Beh Ecol Sociobiol 61: 1349 – 1358.
- Snickars M, Sandstro A, Lappalainen A, Mattila J, Rosqvist K, Urho L (2009) Fish assemblages in coastal lagoons in land-uplift succession: The relative importance of local and regional environmental gradients. Est Coast Shelf Sci 81: 247 – 256.
- Sorensen JG, Pekkonen M, Lindgren B, Loeschcke V, Laurila A, Merila J (2009) Complex patterns of geographic variation in heat tolerance and Hsp70 expression levels in the common frog *Rana temporaria*. J Thermal Biol 34: 49 – 54.
- Sosa-López A, Mouillo D, Ramos-Miranda J, Flores-Hernández D, Do CT (2007) Fish species richness decreases with salinity in tropical coastal lagoons. J Biogeogr 34: 52 – 61.
- Spence R, Smith C (2005) Male territoriality mediates density and sex ratio effects on oviposition in the zebrafish, *Danio rerio*. Anim Beh 69: 1317-1323.
- Stolting KN, Wilson AB (2007) Male pregnancy in seahorse and pipefish: beyond the mammalian model. BioEssays 29.9: 884 – 896.
- Stoner AW (2009) Habitat-mediated survival of newly settled red king crab in the presence of a predatory fish: role of habitat complexity and heterogeneity. Jour Exp Mar Biol Ecol 382: 54 – 60.
- Talyn BC, Dowse HB (2004) The role of courtship song in sexual selection and species recognition by female *Drosophila melanogaster*. Anim Beh 68 : 1165 – 1180.
- Teixeira RL, Musick JA (2001) Reproduction and food habits of the lined seahorse, *Hippocampus erectus* (Teleostei: Syngnathidae) of Chesapeake Bay, Virginia. Rev Braz Biol 61, 79–90.
- Teske PR, Lockyear JF, Hecht T, Kaiser H (2007) Does the endangered Knysna seahorse, *Hippocampus capensis*, have a preference for aquatic vegetation type, cover or height? African Zool 42(1): 23 – 30.
- Thangaraj M, Lipton AP, Victor ACC (2006) Onset of sexual maturity in captive reared endangered Indian seahorse, *Hippocampus kuda*. Current Sci 91(12): 1714 – 1716.
- Tseng YC, Hwang PP (2008) Some insights into energy metabolism for osmoregulation in fish. Comp Biochem Physiol Part C 148: 419 – 429.

- Underwood AJ (1997) Experiments in ecology: Their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press. United Kingdom. 504pp.
- Valdez LDS, Ceja MV, Zapata PO, Real DLE (1994) Comportamiento de la salinidad en la laguna de Chelem, Yucatán. *Oceanología* 1(2): 61 -75.
- Van Look KJW, Dzyuba B, Cliffe A, Koldewey HJ, Holt WV (2007) Dimorphic sperm and the unlikely route to fertilization in the yellow seahorse. *Jour Exp Biol* 210: 432 – 437.
- Vincent ACJ (1995) A role for daily greetings in maintaining seahorse pair bonds. *Anim Beh* 49: 258 – 260.
- Vincent ACJ, Sadler LM (1995) Faithful pair bonds in wild seahorses, *Hippocampus whitei*. *Anim Beh* 50: 1557 - 1569.
- Vincent ACJ, Giles B (2003) Correlates of reproductive success in a wild population of *Hippocampus whitei*. *Jour Fish Biol* 63: 344 – 355.
- Vincent ACJ (1994a) Seahorses exhibit conventional sex roles in mating competition, despite male pregnancy. *Behaviour* 128: 135–151.
- Vincent ACJ (1994b) Operational sex ratios in seahorses. *Behaviour* 128, 153–167.
- Vincent ACJ, Ahnesjö I, Berglund A, Rosenqvist G (1992) Pipefishes and seahorse: Are they all sex role reversed? *TREE* 7: 237 – 241.
- Vincent ACJ, Evans KL, Marsden AD (2005) Home range behavior of the monogamous Australian seahorse, *Hippocampus whitei*. *Env Biol Fish* 72: 1 – 12.
- Vincent ACJ, Marsden AD, Evans KL, Sadler LM (2004) Temporal and spatial opportunities for polygamy in a monogamous *Hippocampus whitei*. *Behaviour* 141: 141 -156.
- Vincent ACJ, Meeuwig JJ, Pajaro MG, Perante NC (2007) Characterizing a small-scale, data-poor, artisanal fishery: Seahorses in the central Philippines. *Fish Res* 86: 207 – 215.
- Walaku JK (2006) Calcareous algae of tropical lagoon. Primary productivity, calcification and carbonate production. Doctoral Dissertation in plant physiology. Universitet Stockholms. 48 pp.
- Walker DI, Lukatelich RJ, Bastyan G, McComb AJ (1989) Effect of boat moorings on seagrass beds near Perth, Western Australia. *Aquat Bot* 36(1): 69 – 77.
- Watanabe SMH, Watanabe K (2000) Male internal fertilization and introsperm-like of the seaweed pipefish (*Syngnathus schegeli*). *Zool Sci* 17:759 – 767.

- Weir LK, Grant JWA, Hutchings JA (2011) The influence of operational sex ratio on the intensity of competition. *Am Nat* 177(2): 167 – 176.
- Wilson AB, Martin-Smith KM (2007) Genetic monogamy despite social promiscuity in the pot-bellie seahorse (*Hippocampus abdominalis*). *Molec Ecol* 16: 2345 – 2352.
- Wilson AB, Ahnesjo I, Vincent ACJ, Meyer A (2003) The dynamics of male brooding, mating patterns, and sex roles in pipefishes and seahorses (family Syngnathidae). *Evolution* 57(6): 1374 – 1386.
- Wong JM, Benzie JAH (2003) The effects of temperature, Artemia enrichment, stocking density and light on the growth of juvenile seahorses, *Hippocampus whitei* (Bleeker, 1855), from Australia. *Aquaculture* 228: 107 -121.
- Woods CMC (2000) Preliminary observations on breeding and rearing the seahorse *Hippocampus abdominalis* (Teleostei: Syngnathidae) in captivity. *New Zealand Jour Mar Freshw Res* 34: 475 – 485.
- Woods CMC (2007) Aquaculture of the big-bellied seahorse *Hippocampus abdominalis* lesson 1827 (teleostei: syngnathidae). Ph. D Thesis, Victoria University of Wellington. 251 pp.
- Wyda JC, Deegan LA, Hughes JE, Weaver MJ (2002) The response of fishes to submerged aquatic vegetation complexity in two ecoregions of the mid-Atlantic Bight: Buzzards Bay and Chesapeake Bay. *Estuaries* 25 (1): 86 – 100.
- Zar JH (1999) *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall. London. 663 pp.
- Zenuto RR, Vassallo AI, Busch C (2002) Comportamiento social del roedor subterráneo solitario *Ctenomys talarum* (Roedentia: Ctenomyidae) en condiciones de semicautiverio. *Rev Chil Hist Nat* 75: 165 – 177.
- Zieman JC, Wetzel RG (1980) Productivity in seagrasses: Methods and rate, Chap. 7: 87 – 116. In: Phillips RC, McRoy CP (Eds.). *Handbook of seagrass biology: An Ecosystem Perspective*. Garland STPM press; USA. 353 pp.
- Zuur AF, Ieno EN, Smith GM (2007) *Analysing Ecological Data Series: Statistics for Biology and Health*. XXVI Hardcover 672 pp.