

Research Article

Evaluación de la primera madurez sexual del huachinango del Pacífico (*Lutjanus peru*) nacido en cautiverio

Milton Spanopoulos-Zarco¹, José A. Estrada-Godínez², Juan C. Pérez-Urbiola¹, Vicente Gracia-López¹, Felipe Ascencio-Valle¹, Manuel Carrillo³, Marcos F. Quiñones-Arreola¹ & Minerva Maldonado-García¹

¹Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., La Paz, Baja California Sur, México

²Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa, Mazatlán, Sinaloa, México

³Instituto de Acuicultura Torre de la Sal, Castellón, España

Corresponding author: Minerva Maldonado-García (minervam04@cibnor.mx)

RESUMEN. El huachinango del Pacífico, *Lutjanus peru*, es una especie atractiva para la acuicultura. Sin embargo, su reproducción en cautiverio en condiciones controladas no había sido factible, debido a la falta de conocimiento sobre las condiciones de manejo y el proceso reproductivo. En este estudio se evaluó la primera madurez sexual en cautiverio del huachinango del Pacífico, nacidos en el 2009 en el CIBNOR. La primera madurez sexual se determinó a los cuatro años de edad, con un peso promedio de $2.829 \pm 80,9$ g y longitud promedio de $540,3 \pm 4,6$ mm. Los primeros desoves ocurrieron en junio 2013, con la sincronización reproductiva entre machos y hembras en cautiverio, que coincidió cuando el fotoperiodo fue de 13 h luz y 11 h de oscuridad, con un aumento de temperatura del agua del estanque de $24,81 \pm 1,4^\circ\text{C}$. El desove terminó en diciembre, con una disminución de temperatura $21,2 \pm 1,5^\circ\text{C}$ y 10 h luz. Se determinó la proporción sexual de 1:3,2 (hembra: macho). El tamaño de los huevos y la gota lipídica, disminuyeron conforme avanzó la temporada reproductiva. Se evaluó el nivel hormonal (estradiol, testosterona y 11-keto-testosterona) durante tres años. En cautiverio se determinó un ciclo reproductivo definido, en dos periodos; un periodo de reposo de diciembre a mayo, y un periodo reproductivo de junio a noviembre.

Palabras clave: *Lutjanus peru*, primera madurez, desoves naturales, acuicultura.

First sexual maturity evaluation of the Pacific red snapper (*Lutjanus peru*) born in captivity

ABSTRACT. The Pacific red snapper *Lutjanus peru*, is an attractive species for aquaculture. Its reproduction in captivity under controlled conditions has not been feasible, due to the lack of knowledge on its basic reproductive biology and management conditions. For the first time, we evaluated the first sexual maturity stage of captive Pacific red snapper, born in 2009 at CIBNOR. The first sexual maturity was reached in four years with an average weight of $2,829 \pm 80.9$ g and average size of 540.3 ± 4.6 mm. Spawning occurred in June 2013, with a reproductive synchronization between males and females, which coincides with a photoperiod of 13 h of light and 11 h of darkness, an increase in the water ponds temperature to $24.81 \pm 1.4^\circ\text{C}$. The final spawning occurred in December with a decrement of the water ponds temperature to $21.2 \pm 1.5^\circ\text{C}$ and 10 h light. The sex ratio was determined as 1:3.2 (female: male). The size of eggs and lipid drop decreased as the spawning season progressed. Hormone levels (estradiol, testosterone and 11-keto-testosterone), was evaluated for three years. We determined a defined reproductive cycle for the species in captivity in two periods: 1) a rest period, from December to May, and 2) a reproductive period from June to November.

Keywords: *Lutjanus peru*, first maturity, natural spawning, aquaculture.

INTRODUCCIÓN

El proceso reproductivo en los teleosteos, al igual que en todos los vertebrados, se inicia desde la ontogenia

misma del individuo, por lo que puede dividirse en cinco fases: 1) origen y migración de células germinales primordiales, 2) diferenciación y determinación sexual, 3) multiplicación de las células germinales o crecimiento,

4) desarrollo gonadal y 5) maduración de los gametos (Devlin & Nagahama, 2002; Moles-Miró, 2011). No obstante, el paso intermedio entre la fase de multiplicación de células germinales y la maduración de los gametos, se conoce como pubertad, cuando los individuos adquieren por primera vez la capacidad de reproducirse (Rodríguez *et al.*, 2001; Okuzawa, 2002; Strüssmann & Nakamura, 2002; Carrillo *et al.*, 2009; Taranger *et al.*, 2009). Una mejor comprensión de la pubertad y su control en los teleósteos, y en particular del huachinango del Pacífico, son de gran importancia no sólo para tener un mejor conocimiento de su biología reproductiva, sino también para lograr la madurez sexual en condiciones de cautiverio y la reproducción controlada con fines de cultivo comercial.

Lutjanus peru es un pez demersal que se distribuye desde la costa de Bahía Magdalena y parte central del Golfo de California, México, hasta Perú; habita arrecifes costeros frecuentemente en áreas rocosas, hasta 80 m de profundidad (Cruz-Romero *et al.*, 1991). Es una especie muy apreciada para el consumo humano y alcanza buenos precios en los mercados nacionales e internacionales, teniendo muchas de las características que satisfacen los criterios para la selección de una nueva especie para la acuicultura (INAPESCA, 2006).

Los primeros estudios dirigidos a su reproducción en cautiverio se realizaron con reproductores colectados del medio natural, que lograron adaptarse y madurar en condiciones controladas (Dumas *et al.*, 2003; Pintos-Terán *et al.*, 2003; Zabala-Leal *et al.*, 2009). Sin embargo, al igual que muchas otras especies con potencial de cultivo, presenta disfunciones reproductivas que impiden que se realice con éxito su reproducción en cautiverio. Una alternativa para la obtención de desoves, ha sido la inducción hormonal para lograr la maduración final de los ovocitos y la espermiación (Dumas *et al.*, 2003; Pintos-Terán *et al.*, 2003; Moguel-Hernández *et al.*, 2013), aunque con estos métodos se ha reportado una pobre calidad en los desoves, y bajas tasas de supervivencia en las etapas tempranas de desarrollo larvario (Phelps, 2003; Mylonas *et al.*, 2010), no se ha reportado, la obtención de desoves de manera natural en cautiverio.

En el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, en La Paz, B.C.S., México, tras seis años de mantenimiento de reproductores silvestres de *L. peru*, se lograron los primeros desoves en cautiverio de manera natural, con sincronización de la puesta entre hembras y machos, es decir, sin la aplicación de hormonas y bajo las condiciones ambientales de temperatura y fotoperiodo existentes en el lugar. A partir de estos desoves, se obtuvo una primera generación de juveniles (F1) en julio 2009; esta primera generación se mantuvo hasta alcanzar la madurez

sexual. Por lo tanto, el objetivo del presente estudio, fue evaluar la primera madurez sexual en cautiverio, así como los parámetros biométricos (talla y peso), calidad del huevo (tamaño del huevo, gota lipídica y porcentaje de eclosión) y variación de los esteroides sexuales, para aportar conocimientos básicos sobre la biología reproductiva de esta especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Obtención y mantenimiento de juveniles

A partir de desoves de *L. peru*, logrados de manera natural, se obtuvieron 860 juveniles en las instalaciones del Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste (CIBNOR) en La Paz, Baja California Sur, México (24°08'N, 110°25'W). Los desoves de 20 reproductores silvestres (10 hembras y 10 machos) se mantuvieron en cautiverio desde juveniles por seis años en un estanque rectangular de 120 m³, bajo condiciones naturales de fotoperiodo (horas-luz), temperatura y salinidad de 36. Se tomó diariamente la temperatura de los estanques, mientras que los datos del fotoperiodo, se obtuvieron en el sitio web de U.S. Naval Oceanography (2015).

La alimentación, mantenimiento y cría de las larvas se realizó de acuerdo a lo descrito por Álvarez-Lajonchère *et al.* (2011) para el pargo flamenco, *L. guttatus*. Los juveniles se colocaron en tres estanques de fibra de vidrio de 7 m³ (286 por estanque) con agua de mar filtrada (10, 5, 1 µm y UV), con aireación constante y recambios diarios de 200% de agua. Los peces fueron alimentados diariamente a saciedad, alternando sardina, calamar y cabezas de camarón, ajustando la ración al crecimiento de los peces.

Toma de parámetros biométricos

Periódicamente, desde noviembre 2010 hasta febrero 2014, se tomaron muestras representativas de los peces de cada estanque (n = 30), los peces fueron anestesiados por inmersión en agua con eugenol (0,5%); se midió la longitud total (mm) y el peso total (g).

Determinación de la primera madurez sexual

A partir del tercer año de edad (2012), se evaluó la presencia de semen en los machos mediante masaje abdominal, y en hembras se realizaron biopsias gonádicas de la papila urogenital por medio de un catéter flexible de polietileno (PE No. 160, Clay Adams, con diámetro interno de 1,1 mm y diámetro externo de 1,6 mm). En junio de 2012, cuando se observó en los machos la presencia de semen fluyente (PS) y las hembras con ovocitos previtelogénicos (PO) (420 ± 3,8 µm), se seleccionaron 30 peces, que se distribuyeron en tres estanques en proporción 1:3,2

(hembra:macho) para estimular la sincronización de la puesta entre machos y hembras.

Toma de muestras de sangre y medición de esteroides sexuales

Periódicamente, en los tres estanques, se extrajo 2 mL de sangre a los reproductores, mediante punción caudal, utilizando tubos al vacío (BD Vacutainer® con EDTA). Cada una de las muestras de sangre se mantuvo en frío y posteriormente centrifugada a 4.000 rpm por 7 min a 4°C para la obtención del plasma, que fue conservado a -80°C en un ultracongelador (Fisher Scientific, isotemp freezer) hasta su utilización para la determinación de testosterona (T), estradiol (E₂) y 11-ketotestosterona (11-keto), mediante kits comerciales (Cayman Chemical Co.) utilizando la técnica de enzimo-inmunoensayo (ELISA) (estradiol, EIA kit Cat. 582251, Testosterona EIA kit Cat. 582701 y 11-ketotestosterona EIA kit Cat. 582751). En los tres casos se utilizaron complejos inmunes, resultantes de la conjugación de anticuerpos (IgG monoclonal de conejo) y antígenos, como referencias de cuantificación de cada analito.

Evaluación de los desoves

Durante los desoves, los huevos fueron recolectados en un colector de huevos (estanque de 100 L) adyacente al estanque principal mediante una trampa con malla de 400 µm; cada desove, fue colocado en una probeta graduada, siendo valorados mediante el método volumétrico para registrar la cantidad de huevos logrados por desove (considerando los huevos flotantes como viables y los huevos no flotantes como no-viables). En cada desove, se tomó una submuestra para evaluar el porcentaje de eclosión mediante el sembrado en placas de ELISA, colocando un huevo en cada pocillo con agua de mar filtrada. Se contabilizó bajo el estereoscopio el total de huevos eclosionados dividiéndolo entre el número de pocillos sembrados. Las medidas morfológicas de los huevos se tomaron mediante el programa Image-Pro Plus versión 5.0, utilizando un microscopio de luz (Olympus Bx4, MediaCybernetics) equipado con una cámara digital (Cool SNAP-Pro color MediaCybernetics).

Análisis estadístico

Los resultados de longitud, talla, peso y hormonas, fueron analizados con el test de Kolmogorov-Smirnov, para verificar la normalidad de los datos. Las medias se compararon por medio de análisis de varianza (ANOVA). Los resultados de eclosión fueron expresados en porcentaje (%). La homogeneidad del peso, talla, volumen de huevos, temperatura y niveles hormonales, entre cada uno de los meses, se determinó con una

prueba de Tukey con un rango crítico de diferencia significativa ($P < 0,05$) (Zar, 2010). En cada gráfica se determinó el error estándar con el 95% de confianza. Los resultados fueron procesados con XLStat y las gráficas construidas con SigmaPlot para Windows, versión 11.0.

RESULTADOS

Se evaluó el crecimiento del huachinango del Pacífico (*Lutjanus peru*), los individuos nacieron en cautiverio en julio 2009. A los 16 meses de edad se llevó un registro de su crecimiento mensual. Comenzando la evaluación en noviembre 2010, se registró una talla promedio de 285,12 ± 2,7 mm y peso promedio de 406,9 ± 9,4 g. Después de 3 años, se observó que más del 50% de los machos presentaban semen fluyente (PS) durante junio 2012, y algunas hembras presentaron ovocitos previtelogénicos (PO) (420 ± 3,8 µm), con una talla promedio de 516,04 ± 3,3 mm y peso promedio de 2.274,7 ± 59,18 g. La primera madurez sexual (PM) se presentó en junio 2013, con una talla promedio de 569,0 ± 5,0 mm y un peso promedio de 3.193,4 ± 128,18 (Fig. 1). En este estudio se utilizaron 30 ejemplares en proporción de sexos 1:3,2 (hembras:machos); dado que la dominancia de los machos es un fenómeno regular en lutjánidos (Grimes, 1987), como lo reporta Rocha-Olivares & Gómez-Muñoz (1993) para la bahía de La Paz (1:0,84; M:H) para ésta misma especie. El mantener dicha dominancia fue fundamental para la obtención de desoves espontáneos sin necesidad de ningún tipo de inducción química o física.

La primera madurez sexual, determinada con el primer desove, ocurrió cuando el fotoperiodo fue de 13 h luz y 11 h de oscuridad y la temperatura del agua del estanque alcanzó a 24,81 ± 1,4°C; la temporada reproductiva comprendió de junio a noviembre 2013. El final de los desoves se observó en diciembre, con una disminución de temperatura hasta 21,2 ± 1,5°C a 10 h luz y 14 h de oscuridad (Fig. 2).

Se obtuvo un total de 55 desoves desde el 23 de junio al 25 de noviembre 2013, el tamaño de los huevos varió en un rango de 790 ± 3,46 µm, durante casi toda la temporada de desove, siendo los huevos de julio los de mayor diámetro (793,9 ± 1,06 µm) y los de noviembre los más pequeños (783,3 ± 1,8 µm). El tamaño de la gota lipídica tuvo su menor diámetro en junio (131,4 ± 2,8 µm) y fue aumentando progresivamente hasta alcanzar su mayor diámetro en septiembre (137,6 ± 0,6 µm), disminuyendo significativamente en noviembre (129,0 ± 0,19 µm) (Fig. 3).

Los niveles hormonales de estradiol (0,9 ± 0,18), testosterona (13,14 ± 2,06) y 11-keto-testosterona (39,88

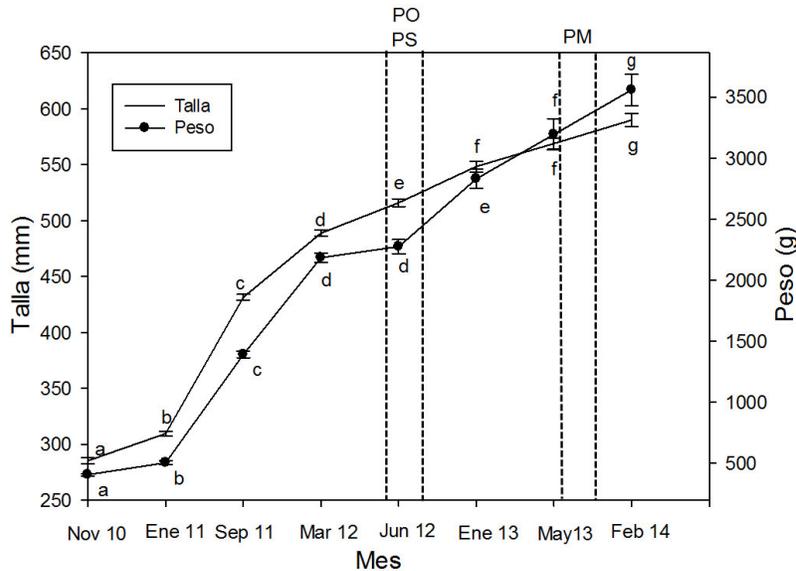


Figura 1. Ganancia en peso y talla de *Lutjanus peru* nacidos en el año 2009 en cautiverio en el CIBNOR. Las distintas letras, indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre cada muestreo. PS: presencia de semen, PO: presencia de ovocitos previtelogénicos, PM: primera madurez sexual.

$\pm 3,8$) en el plasma sanguíneo, mostraron valores bajos en septiembre 2011. En los años subsiguientes se observó un incremento de los valores hormonales, alcanzando para el estradiol $2,93 \pm 0,12$, testosterona $15,3 \pm 1,2$ y 11-keto-testosterona $60,66 \pm 5,6$ en 2013 (Fig. 4).

DISCUSIÓN

La mayoría de los estudios sobre la edad de la primera madurez, se basan en poblaciones naturales (Heino & Gødo, 2002; Dieckmann & Heino, 2007; Jonsson & Jonsson, 2007; Domínguez-Petit *et al.*, 2008; Ottersen, 2008), y es difícil establecer en qué medida, la edad y tamaño en que ocurre la primera madurez es influenciado por los genes o por el medio ambiente (Morita *et al.*, 2005). Sin embargo, dada la variación fenotípica y genotípica en la edad y talla de primera madurez, no parece haber ningún umbral de tamaño fijo o edad en aquellas especies que han sido más estudiadas, como salmónidos, doradas y lubinas (Saillant *et al.*, 2003; Carrillo *et al.*, 2008; Taranger *et al.*, 2009). Para el caso de *L. peru*, se ha determinado la primera madurez solo en individuos silvestres, ya que no se contaba con ningún conjunto de huachinangos nacidos en cautiverio; por lo que las tallas mínimas de maduración reportadas, son estimadas mediante métodos indirectos como lectura de escamas y otolitos, frecuencia de tallas y observación histológica de gónadas (Ruiz-Luna *et al.*, 1985; Cruz-Romero *et al.*, 1991; Rojas-Herrera, 2001; Santamaría-Miranda *et al.*, 2003; Gallardo-Cabello *et al.*, 2010).

Los peces en cautiverio, a menudo presentan una maduración temprana, dada la disponibilidad constante de alimento, así como la eliminación de presiones por depredación y pesca (Svåsand *et al.*, 1996). Sin embargo, en poblaciones silvestres sometidas a explotación, se ha observado una notable disminución tanto de edad como de la talla de la primera madurez, como es el caso del bacalao *Gadus morhua* (Chen & Mello, 1999), arenque *Clupea harengus* (Engelhard & Heino, 2004) y salmón *Oncorhynchus keta* (Morita *et al.*, 2005; García de Leaniz *et al.*, 2007), como una respuesta fenotípica de la primera madurez a las presiones del medio. Por otra parte, algunas especies como la anguila europea *Anguilla anguilla* L., no alcanzan la primera madurez sexual en cautiverio, probablemente debido a la falta de estímulos y de condiciones apropiadas para la natación a largo plazo (Dufour *et al.*, 2005; Van Ginneken *et al.*, 2005). Esto plantea un desafío para la acuicultura, debido a que tales respuestas fenotípicas pueden enmascarar la variabilidad en la edad y tamaño en la maduración, y hacer que sea más difícil seleccionar ejemplares para fines de madurez.

Uno de los principales aportes de este trabajo radica en que, al ser la primera generación de la especie nacida en cautiverio, se conoce con exactitud la edad de los individuos al alcanzar la edad de primera madurez. No obstante, las condiciones controladas del cautiverio influyen fuertemente en el desarrollo de los individuos (Mylonas *et al.*, 2010), por tanto las estimaciones no son directamente comparables con estudios realizados con individuos silvestres, donde se han reportado longi-

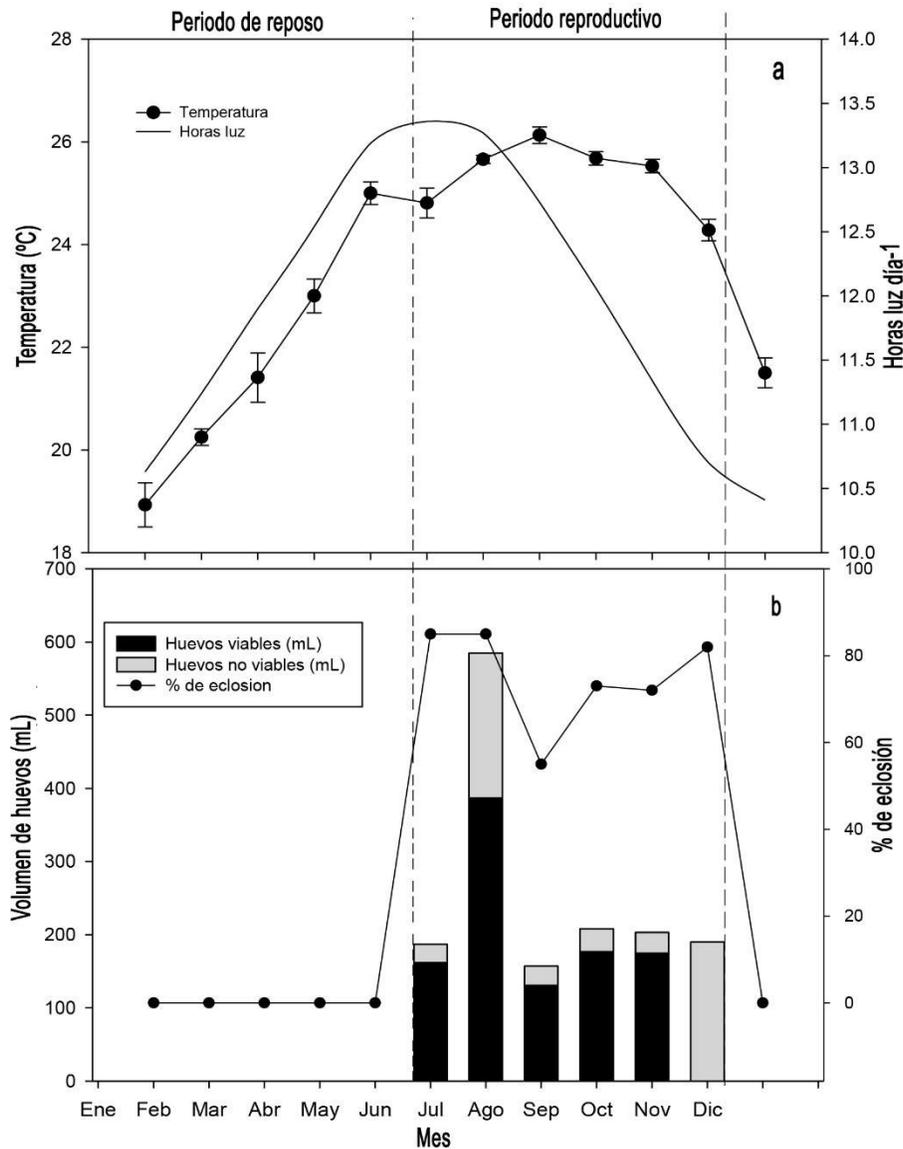


Figura 2. Variación mensual de variables medidas durante 2013. a) Temperatura del agua y fotoperiodo de los estanques; las líneas punteadas, indican el inicio y final de los desoves, b) volumen de desoves y porcentaje de eclosión de huevos obtenidos de los desoves naturales de *Lutjanus peru* nacidos en cautiverio en 2013. Las diferentes letras indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre los porcentajes de eclosión de cada mes, así como en las temperaturas registradas.

tudes totales de primera madurez que varían de 222 mm (Cruz-Romero *et al.*, 1991) a 295 mm (Santamaría-Miranda *et al.*, 2003) con tres años de edad. En cautiverio, el periodo de primera madurez se alcanzó al cuarto año de vida, con un peso promedio de $2.829 \pm 80,9$ g y una longitud total promedio de $540,3 \pm 4,6$ mm. Este retraso se puede atribuir tanto a las condiciones de cautiverio como al efecto de la dieta que, en ambos casos, difiere sensiblemente de la que pueden encontrar en estado silvestre, pero los resultados de este estudio permiten contribuir al

establecimiento de los protocolos de maduración en cautiverio.

Los parámetros ambientales, como fotoperiodo y temperatura, influyen fuertemente en los ciclos de vida de los peces, modulando su fisiología, comportamiento, peso corporal, ingesta de alimento, actividad motora, inmunidad y reproducción (Bowden *et al.*, 2007). Bromage *et al.* (2001) aseguran que en regiones tropicales y subtropicales, donde las variaciones estacionales de fotoperiodo y temperatura son relativamente pequeñas, estos dos parámetros pueden ser permisivos

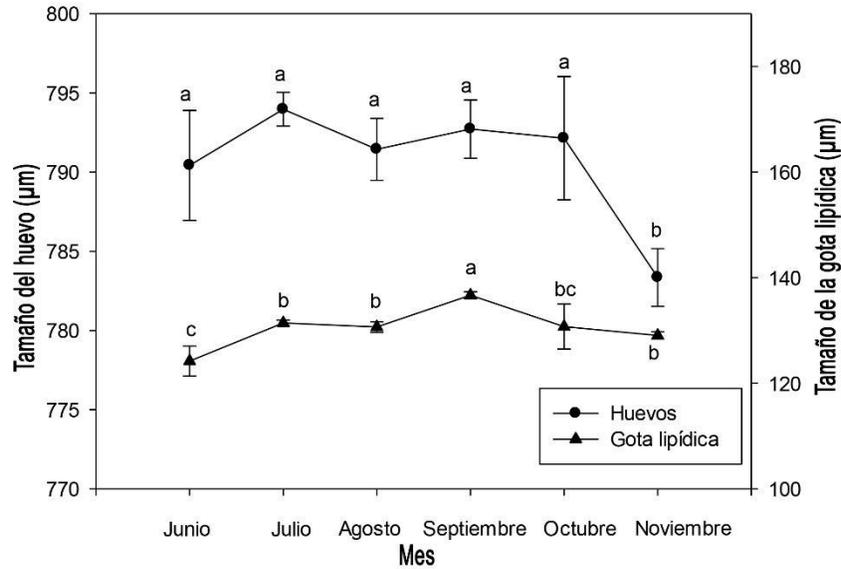


Figura 3. Variación mensual del diámetro de los huevos y de la gota lipídica de los desoves obtenidos en 2013 de *Lutjanus peru* nacidos en cautiverio en el CIBNOR. Las diferentes letras, indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre cada mes.

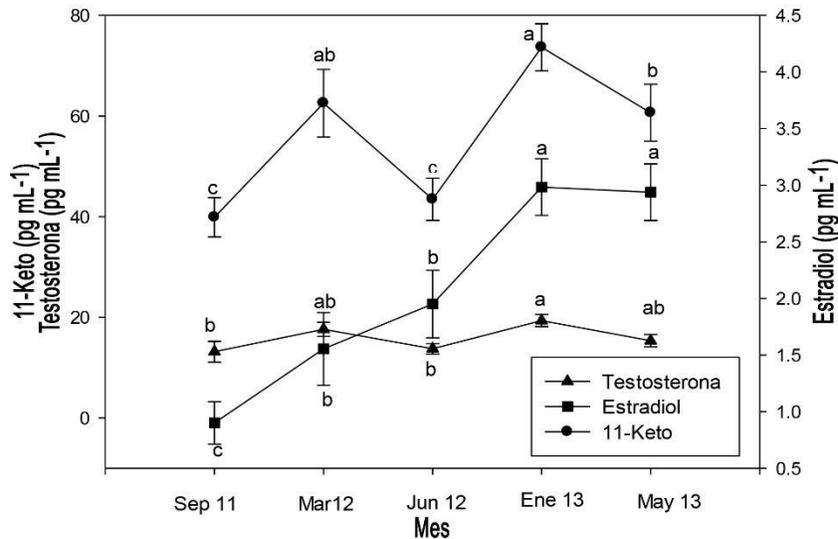


Figura 4. Niveles hormonales en plasma en juveniles de huachinango *Lutjanus peru* nacidos en cautiverio en el CIBNOR en el 2009. Las diferentes letras, indican las diferencias significativas ($P < 0,05$) de las concentraciones entre cada muestreo.

en la modulación de los eventos reproductivos. Al respecto, la temporada de desove de esta especie ha sido reportada por algunos autores, dividida en un amplio margen estacional: mayo-junio y noviembre-diciembre (Espino-Barr *et al.*, 2006); marzo-mayo y septiembre-diciembre (Rojas-Herrera, 2001); marzo y agosto-septiembre (Santamaría-Miranda *et al.*, 2003). En cambio, autores como Ruiz *et al.* (1982), Aguilar (1986) y Ochoa *et al.* (1991) señalan que esta especie tiene un solo momento reproductivo en el año asociado a un incremento en la temperatura superficial del agua

y al inicio de la temporada de lluvias. Esto se asemeja más a lo observado en este estudio, donde solo se presenta una temporada ininterrumpida que se extiende de junio a noviembre, coincidiendo el inicio de los desoves con el aumento de temperatura en los estanques y número de horas luz, y finaliza cuando disminuye tanto la temperatura como el fotoperiodo. Esto sugiere que, si bien las variaciones ambientales en las regiones tropicales son mínimas, los huachinangos son capaces de responder de distintas maneras en función de los parámetros ambientales de cada zona.

Esto explicaría que se reporten distintos máximos reproductivos a lo largo del año, dependiendo de la región donde se realice cada estudio.

Además, existen estudios con esta misma especie donde se reportan porcentajes de eclosión de hasta 95% a partir de desoves obtenidos de manera natural en peces silvestres (Estrada-Godínez *et al.*, 2015); aunque cuando se trata de desoves obtenidos por inducción hormonal los porcentajes de eclosión larval disminuyen significativamente a 88% (Pintos-Terán *et al.*, 2003) y hasta 70% (Moguel-Hernández *et al.*, 2013). El máximo porcentaje de eclosión observado en este estudio alcanzó a 85%, a pesar de ser desoves obtenidos de manera natural, atribuible a las condiciones de cautiverio o bien por tratarse de la primera temporada reproductiva de los individuos (Carrillo *et al.*, 2009) o por un deficiente aporte nutricional en la dieta, que en muchos casos, se ha observado que influye fuertemente en la calidad de los desoves (Izquierdo *et al.*, 2001).

Las hormonas tienen un papel importante en la regulación del comportamiento reproductivo de los peces; entre estas, los esteroides sexuales son responsables de la activación de la hipófisis y el cerebro conducente a la aparición de la pubertad (Schulz & Goos, 1999). Hasta la fecha, se han logrado desoves naturales de algunos lutjánidos (Leu *et al.*, 2003; Martínez-Lagos, 2003; Papanikos *et al.*, 2008; Phelps *et al.*, 2009), sin que se tenga registro de los niveles hormonales en la sangre al momento de los desoves. En *L. peru* se han realizado estudios de inducción hormonal, aunque no con los resultados deseados, donde la manipulación excesiva y lo invasivo de la inducción hormonal, puede causar la muerte de los individuos (Dumas *et al.*, 2003).

Las variaciones en las concentraciones plasmáticas de hormonas, se han reportado en algunas especies marinas como *Sparus aurata* y *Dicentrarchus labrax*, donde es común encontrar máximos en la concentración de esteroides sexuales a mitad del periodo de desove, para ir disminuyendo, conforme avanza la temporada reproductiva (Rodríguez *et al.*, 2001; Navas *et al.*, 2004). Además, se sabe que el momento en que un pez alcanza la pubertad, incluye un aumento de la secreción de esteroides sexuales, la maduración y funcionamiento de la gónada (Ojeda *et al.*, 2006). Esto explicaría el aumento observado durante marzo 2012, fecha próxima al inicio de los desoves; que si bien la gónada comienza a desarrollarse con anterioridad, la activación plena del sistema neuroendocrino aún no se logra; fue solo al cuarto año de vida (23 junio 2013) cuando se obtuvo los primeros desoves.

La testosterona, es un precursor de la 11-KT y el incremento observado en los niveles plasmáticos de

testosterona coincide con las tendencias observadas en otros peces marinos, donde los niveles de esta hormona aumentan durante la espermatogénesis y disminuyen antes o durante el periodo de espermiación en los machos, mientras que en las hembras la testosterona es convertida a estradiol, que estimula la síntesis hepática de vitelogenina, que es transportada al ovario para ser incorporada en el desarrollo de los ovocitos (Nagahama, 1994; Valdebenito, 2008; Schulz *et al.*, 2010).

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la M.C. Roxana Bertha Inohuye Rivera, por su diagnóstico oportuno de parásitos y tratamientos para la eliminación de los mismos, al Lic. Francisco Encarnación Ramírez, Jorge León Sandoval Soto, M.C. René Rebollar Prudente, M.C. Gilberto Colado, Ing. Pesq. Rubén Amezcua Castro, M.C. Gerardo García González, por la asistencia técnica en el cuidado de los peces, a Aldo Joaquín Cargas Mendieta por el asesoramiento y tratamiento en las fotografías de los huevos, al Departamento de Servicios Generales del CIBNOR, principalmente al Lic. Rafael Palomeque por su apoyo continuo en contingencias. Se agradece a Topbilingual Services Translated por Adriana Sánchez y Tamara Killorin, y la colaboración de Pablo Konietzko, director general de Earth Ocean Farms y al Ing. Fernando Guido Cavalin.

REFERENCIAS

- Aguilar, S.F.A. 1986. Determinación de la edad y estimación de la tasa de crecimiento del huachinango del Pacífico mexicano *Lutjanus peru* (Nichols & Murphy, 1922) por el método de lectura de escamas. Tesis de Licenciatura de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 76 pp.
- Álvarez-Lajonchère, L., M.I. Abdo de la Parra, L.E. Rodríguez-Ibarra & A. García-Ortega. 2011. Larvicultura. In: L. Álvarez-Lajonchère & A. Puello-Cruz (eds.). El pargo flamenco: *Lutjanus guttatus*, producción controlada de huevos, larvas y juveniles. Clave Editorial, México, pp. 25-58.
- Bowden, T.J., K.D. Thompson, A.L. Morgan, R.M. Gratacap & S. Nikoskelainen. 2007. Seasonal variation and the immune response: a fish perspective. *Fish Shellfish Immunol.*, 22: 695-706.
- Bromage, N., M. Porter & C. Randall. 2001. The environmental regulation of maturation in farmed fish with special reference to the role of photoperiod and melatonin. *Aquaculture*, 197: 63-98.
- Carrillo M., S. Zanuy, A. Felip, M.J. Bayarri, G. Móles & A. Gómez. 2009. Hormonal and environmental control

- of puberty in perciform fish. The case of sea bass. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 1163: 49-59.
- Chen, Y. & L.G.S. Mello. 1999. Growth and maturation of cod (*Gadus morhua*) of different year classes in the Northwest Atlantic, NAFO subdivision 3Ps. *Fish. Res.*, 42: 87-101.
- Cruz-Romero, M., E.J. Espino, L.A. Mimbela, B. García, L.F. Obregón & E. Girón. 1991. Biología reproductiva en tres especies del género *Lutjanus* en la costa de Colima, México. Informe Final. Clave CONACyT: P220CCOR892739, México, 118 pp.
- Devlin, R.H. & Y. Nagahama. 2002. Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences. *Aquaculture*, 208: 191-364.
- Dieckmann, U. & M. Heino. 2007. Probabilistic maturation reaction norms: their history, strengths, and limitations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 335: 253-269.
- Dominguez-Petit, R., M. Korta, F. Saborido-Rey, H. Murua, M. Sainza & C. Pineiro. 2008. Changes in size at maturity of European hake Atlantic populations in relation with stock structure and environmental regimes. *J. Mar. Syst.*, 71: 260-278.
- Dufour, S., F.-A. Weltzien, M.-E. Sébert, N. Le Belle, B. Vidal, P. Vernier & C. Pasqualini. 2005. Dopaminergic inhibition of reproduction in teleost fishes: ecophysiological and evolutionary implications. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 1040: 9-22.
- Dumas, S.M.O., M. Rosales-Velazquez, D. Contreras-Olguin, L. Hernandez-Ceballos & N. Silverberg. 2003. Gonadal maturation in captivity and hormone-induced spawning of the Pacific red snapper *Lutjanus peru*. *Aquaculture*, 234: 615-623.
- Engelhard, G.H. & M Heino. 2004. Maturity changes in Norwegian spring-spawning herring before, during, and after a major population collapse. *Fish. Res.*, 66(2): 299-310.
- Espino-Barr, E., D. Hernández-Montaña, E. Cabrera-Mancilla, R.M. Gutiérrez-Zavala, H.A. Gil-López, E.G. Cabral-Solís, A. García-Boa, C. Meléndez, M. Puente-Gómez & C. Romero-Acosta. 2006. Huachinango del Pacífico Sur. In: F. Arreguín-Sánchez, L. Beléndez-Moreno, I. Meléndez-Gómez, R. Solana-Sansores & C. Rancel-Dávalos (eds.). *Sustentabilidad y pesca responsable en México. Evaluación y manejo*. INPSAGARPA, México, pp. 101-129.
- Estrada-Godínez, J.A., L.D. Moreno-Figueroa, M. Maldonado-García, J.C. Pérez-Urbíola, J. Romero-Rodríguez & J.M. Audelo-Naranjo. 2015. Influence of the temperature on the early larval development of the Pacific red snapper, *Lutjanus peru* (Nichols & Murphy, 1922). *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 43(1): 137-145.
- Gallardo-Cabello, M.M., E. Sarabia-Mendez & V. Espino-Barr & A. Tolentino. 2010. Biological aspects of *Lutjanus peru* in Bufadero Bay, Michoacán, Mexico: growth, reproduction and condition factor. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 45(2): 205-215.
- García de Leaniz, C., I.A. Fleming, S. Einum, E. Verspoor, W.C. Jordan, S. Consuegra, N. Aubin-Horth, D. Lajus, B.H. Letcher, A.F. Youngson, J.H. Webb, L.A. Vollestad, B. Villanueva, A. Ferguson & T.P. Quinn. 2007. A critical review of adaptive genetic variation in Atlantic salmon: implications for conservation. *Biol. Rev.*, 82: 173-211.
- Grimes, C. 1987. Reproductive biology of the Lutjanidae: a review. In: J.J. Polovina & S. Ralston (eds.). *Tropical snapper and grouper: biology and fisheries management*. Westview, Boulder, pp. 239-294.
- Heino, M. & O.R. God. 2002. Fisheries-induced selection pressures in the context of sustainable fisheries. *Bull. Mar. Sci.*, 70: 639-656.
- Izquierdo, M.S., H. Fernandez-Palacios & A.G.T. Tacon. 2001. Effect of broodstock nutrition on reproductive performance of fish aquaculture. *Aquaculture*, 197: 25-42.
- Instituto Nacional de Pesca (INAPESCA). 2006. *Sustentabilidad y pesca responsable en México. Evaluación y manejo*. Instituto Nacional de Pesca, México, pp. 25-42.
- Jonsson, N. & B. Jonsson. 2007. Sea growth, smolt age and age at sexual maturation in Atlantic salmon. *J. Fish Biol.*, 71: 245-252.
- Leu, M.Y., I.H. Che & L.S. Fang. 2003. Natural spawning and rearing of mangrove red snapper, *Lutjanus argentimaculatus*, larvae in captivity. *Isr. J. Aquacult-Bamid.*, 55: 22-30.
- Martines-Lagos, R.A. 2003. *Maduración y desove de pargo amarillo Lutjanus argentiventris (Peters, 1869) en condiciones controladas de temperatura y fotoperiodo*. Tesis Maestría en Ciencias, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Baja California, 118 pp.
- Moguel-Hernández, I., R. Peña, H. Nolasco-Soria, S. Dumas & P. Hinojosa-Baltazar. 2013. Egg quality criteria in Pacific red snapper (*Lutjanus peru*). *Aquacult. Res.*, 46: 909-917.
- Moles-Miró, G. 2011. *Caracterización biológica de las gonadotrofinas de lubina (Dicentrarchus labrax) y desarrollo de herramientas biotecnológicas e inmunológicas para su estudio*. Tesis de Doctorado. Universidad Politécnica de Valencia, Valencia, 254 pp.
- Morita, K., S.H. Morita, M. Fukuwaka & H. Matsuda. 2005. Rule of age and size at maturity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*): implications of recent trends

- among *Oncorhynchus* spp. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 62: 2752-2759.
- Mylonas, C.C., A. Fostier & S. Zanuy. 2010. Broodstock management and hormonal manipulations of fish reproduction. Gen. Comp. Endocr., 165(3): 516-534.
- Nagahama, Y. 1994. Endocrine regulation of gametogenesis in fish. Int. J. Dev. Biol., 38: 217-217.
- Navas, J.M., E. Mañanós, J. Ramos, S. Zanuy & M. Carrillo. 2004. Niveles plasmáticos de hormona luteinizante en machos de lubina (*Dicentrarchus labrax* L.) alimentados con dietas con distinta composición en ácidos grasos. Cienc. Mar., 30(4): 527-536.
- Ochoa, B.R.S., G.M. García & R.R. Martínez. 1991. La actividad reproductiva de *Lutjanus peru* (Perciformes: Lutjanidae) en las costas de San José del Cabo, BCS. Book of Abstracts, II Congreso Nacional de Ictiología, San Nicolás de las Garzas, Nuevo León, 40 pp.
- Ojeda, S.R., A. Lomniczi, C. Mastronardi, S. Heger, C. Roth, A.S. Parent, V. Matagne & A.E. Mungenast. 2006. Minireview: the neuroendocrine regulation of puberty: is the time ripe for a systems biology approach? Endocrinology, 147: 1166-1174.
- Okuzawa, K. 2002. Puberty in teleosts. Fish Physiol. Biochem., 26: 31-41.
- Ottersen, G. 2008. Pronounced long-term juvenation in the spawning stock of Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua*) and possible consequences for recruitment. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 65: 523-534.
- Papanikos, N., R.P. Phelps, D.A. Davis, A. Ferry & D. Maus. 2008. Spontaneous spawning of captive red snapper, *Lutjanus campechanus*, and dietary lipid effect on reproductive performance. J. World Aquacult. Soc., 39: 324-338.
- Phelps, R.P. 2003. Advances and constraints in the production of red snapper *Lutjanus campechanus* International Sustainable Marine Fish Culture Conference Abstracts, October 9-10, 2003, Fort Pierce, Florida, Harbor Branch Oceanographic Institution, Fort Pierce, Florida, 14 pp.
- Phelps, R.P., N. Papanikos, B.D. Bourque, F.T. Bueno, R.P. Haste, D.L. Maus, A. Ferry & D.A. Davis. 2009. Spawning of red snapper (*Lutjanus campechanus*) in response to hormonal induction or environmental control in a hatchery setting. Rev. Fish. Sci., 17(2): 149-155.
- Pintos-Terán, P.A., M.O. Rosales, S. Dumas, H. Pliego-Cortés & J.P. Alcántar. 2003. Características reproductivas del huachinango del Pacífico (*Lutjanus peru*) en cautiverio. II Congreso Iberoamericano Virtual de Acuicultura, pp. 615-623.
- Rocha-Olivares, A. & V.M. Gómez-Muñoz. 1993. Validación del uso de otolitos para determinar la edad del huachinango del Pacífico *Lutjanus peru* (Perciformes: Lutjanidae), en la bahía de La Paz y aguas adyacentes, B.C.S., México. Cienc. Mar., 19(3): 321-331.
- Rodriguez, L., I. Begtashi, S. Zanuy, M. Shaw & M. Carrillo. 2001. Changes in plasma levels of reproductive hormones during first sexual maturation in European male sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) under artificial day lengths. Aquaculture, 202(3): 235-248.
- Rojas-Herrera, A.A. 2001. Aspectos de dinámica de poblaciones del huachinango *Lutjanus peru* (Nichols & Murphy, 1922) y del flamenco *Lutjanus guttatus* (Steindachner, 1869) (Pisces: Lutjanidae) del litoral de Guerrero, México. Tesis de Doctorado, Universidad de Colima, México, 194 pp.
- Ruiz, S.H., A. Osegueda, M. Guzmán & S. Coronel. 1982. Ciclo reproductor del huachinango *Lutjanus peru* (Nichols & Murphy, 1922) (Pisces Lutjanidae) del Pacífico Sur de México. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 15 pp.
- Ruiz-Luna, A., B.E. Girón, V.J. Madrid & B.A. González. 1985. Determinación de edad, crecimiento y algunas constantes biológicas del huachinango del Pacífico, *Lutjanus peru* (Nichols & Murphy, 1922). Memorias VII Congreso Nacional de Zoología, Morelia, pp.188-201.
- Saillant, E., B. Chatain, B. Menu, C. Fauvel, M.O. Vidal & A. Fostier. 2003. Sexual differentiation and juvenile intersexuality in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). J. Zool., 260: 53-63.
- Santamaria-Miranda, A., J.F. Elorduy-Garay, M. Villalejo-Fuerte & A. Rojas-Herrera. 2003. Desarrollo gonadal y ciclo reproductivo de *Lutjanus peru* (Pisces: Lutjanidae) en Guerrero, México. Rev. Biol. Trop., 51(2): 489-502.
- Schulz, R.W. & H.J. Th. Goos. 1999. Puberty in male fish: concepts and recent developments with special reference to the African catfish (*Clarias gariepinus*). Aquaculture, 177: 5-12.
- Schulz, R.W., L.R. de França, J.J. Lareyre, F. LeGac, H. Chiarini-Garcia, R.H. Nobrega & T. Miura. 2010. Spermatogenesis in fish. Gen. Comp. Endocr., 165(3): 390-411.
- Strüssmann, C.A. & M. Nakamura. 2002. Morphology, endocrinology and environmental modulation of gonadal sex differentiation in teleost fishes. Fish Physiol. Biochem., 26: 13-29.
- Svåsand, T., K.E. Jørstad, H. Otterå & O.S. Kjesbu. 1996. Differences in growth performance between Arcto-Norwegian and Norwegian coastal cod reared under identical conditions. J. Fish Biol., 49: 108-119.

- Taranger, L.G., M. Carrillo, R.W. Schulz, P. Fontaine S. Zanuy, A. Felip, F. Weltzien, S. Dufour, Ø. Karlsen, B. Norberg, E. Andersson & T. Hansen. 2009. Control of puberty in farmed fish. *Gen. Comp. Endocr.*, 165: 483-515.
- U.S. Naval Oceanography. 2015. [http://aa.usno.navy.mil/data/docs/Dur_OneYear.php]. Reviewed: 10 Diciembre 2015.
- Valdebenito, I. 2008. Terapias hormonales utilizadas en el control artificial de la madurez sexual en peces de cultivo: una revisión. *Arch. Med. Vet.*, 40(2): 115-123.
- Van Ginneken, V., G. Vianen, B. Muusze, A. Palstra, L. Verschoor, O. Lugten, M. Onderwater, Van Schie, S. Niemantsverdriet, P. Van Heeswijk, R. Eding & E. Van Den Thillard. 2005. Gonad development and spawning behavior of artificially-matured European eel (*Anguilla Anguilla*). *Anim. Biol.*, 55: 203-218.
- Zar, H.J. 2010. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey, 620 pp.
- Zavala-Leal, I., S. Dumas, R. Pena-Martinez & M. Contreras-Olguin. 2009. Effect of incubation temperature on embryonic development and endogenous feeding in the Pacific red snapper *Lutjanus peru*. *Proceedings of the World Aquaculture, Veracruz*, 910 pp.

Received: 24 November 2015; Accepted: 22 June 2016