

Razón de sexos en poblaciones de *Sparisoma radians* y *Sparisoma atomarium* del Archipiélago de Los Roques, Venezuela: Un enfoque evolutivo

Sexual ratio in populations of *Sparisoma radians* and *Sparisoma atomarium* at Los Roques Archipelago, Venezuela: An evolutionary approach

José Renato De Nóbrega*
Estrella Villamizar**

Instituto de Zoología Tropical
Facultad de Ciencias
Universidad Central de Venezuela
Apartado 47058
Caracas 1041-A
E-mail: *rdenobre@strix.ciens.ucv.ve
**evillami@strix.ciens.ucv.ve

Recibido en abril de 2003; aceptado en noviembre de 2003

Resumen

Un estudio comparado de dos poblaciones de *Sparisoma radians* y una población de *Sparisoma atomarium* indica diferencias significativas en la razón de sexos de los adultos, global y específica por tamaño, así como en el ancho de la clase de tamaños crítica para el cambio de sexo, de estas especies de peces marinos hermafroditas. *Sparisoma atomarium* presenta una razón de sexos global más sesgada hacia las hembras y un cambio más abrupto en la razón de sexos específica por tamaño que *S. radians*, revelando una clase de tamaños crítica para el cambio de sexo más angosta. Las diferencias observadas entre especies concuerdan con el reporte de otro estudio, el cual plantea una explicación evolutiva fundamentada en los sistemas de apareamiento de estas especies. Se detectaron diferencias significativas en la forma y localización central de la distribución de tamaños entre las dos muestras de *S. radians*, acompañadas con un desplazamiento en la respectiva clase de tamaños para el cambio de sexo y la constancia en la razón de sexos global. Este resultado, además de la condición de la razón de sexos sesgada hacia las hembras en las tres poblaciones, concuerda con las predicciones de los modelos evolutivos del hermafroditismo secuencial.

Palabras clave: hermafroditismo secuencial, peces hermafroditas, protoginia, Scaridae.

Abstract

A comparative study of two populations of *Sparisoma radians* and one population of *Sparisoma atomarium* indicates significant differences in the overall and size-specific adult sex ratio, as well as in the width of the critical size class for sex change of these hermaphrodite marine fish species. *Sparisoma atomarium* shows an overall sex ratio more biased to females and a rather sharp change in size-specific sex ratio than *S. radians*, revealing a narrower critical size class for sex change. The differences observed between species agree with that reported in another study, which outlines an evolutionary explanation based on the different mating systems of these species. Significant differences were detected in the form and central localization of size distribution between the two samples of *S. radians*, accompanied with a displacement in the respective size class for sex change and the constancy in overall sex ratio. This result, in addition to the condition of sex ratio biased to females in the three populations, agrees with predictions of evolutionary models of sequential hermaphroditism.

Key words: sequential hermaphroditism, hermaphrodite fish, protogyny, Scaridae.

Introducción

El hermafroditismo secuencial, el cambio de sexo que experimenta un individuo durante su vida como adulto, es un fenómeno muy común entre algunos peces de arrecifes de coral. Como es bien conocido, este tipo de reversión sexual presenta dos formas básicas: la protandria (el primer sexo es macho) y la protoginia (el primer sexo es hembra). La teoría

Introduction

Sequential hermaphroditism, the individual sex change during an adult's lifetime, is a very common phenomenon among some coral reef fish. As is well known, this kind of sexual reversion present two basic forms: protandry (the first sex is male) and protogyny (the first sex is female). The evolutionary theory assumes a fundamental premise when approaching

evolutiva postula una premisa fundamental al abordar la reversión sexual como adaptación: la existencia de ventajas asimétricas entre los sexos—en fertilidad, mortalidad y/o crecimiento—que dependen principalmente del tamaño del individuo (Ghiselin, 1969; Warner, 1975). La reversión del sexo se favorece cuando un sexo gana relativamente más aptitud darwiniana con el tamaño. Existe así un tamaño crítico por encima del cual un individuo presentaría ventajas adaptativas si cambia de sexo. En peces protoginos el cambio del sexo con el tamaño—y por ende la razón de sexos—está controlado en mayor parte por la estructura del sistema social y de apareamiento (Robertson y Warner, 1978). Este trabajo expone los resultados de un estudio comparado de la razón de sexos, global y específica por tamaño, así como del tamaño crítico para el cambio de sexo, de dos poblaciones de *Sparisoma radians* y una población de *Sparisoma atomarium* (Scaridae), peces marinos protoginos, del Archipiélago de Los Roques (Venezuela). Los resultados son contrastados con dos predicciones generales de modelos evolutivos del hermafroditismo secuencial. La primera predicción, a la cual son sometidas las tres poblaciones, establece que la razón de sexos global debe estar sesgada hacia el primer sexo de la transformación, en este caso las hembras (Charnov, 1993). En el caso específico de las dos poblaciones de *S. radians*, se evalúan posibles diferencias en la forma y/o localización de su distribución de tamaños, con el propósito de comprobar una segunda predicción: ante cambios en la distribución del tamaño ocurre un cambio concomitante en el tamaño crítico para el cambio de sexo, de modo que la razón de sexos global permanece constante (Charnov, 1993).

Por último, las diferencias entre especies se analizan a la luz del trabajo de Robertson y Warner (1978) sobre patrones de historia de vida de las especies de la familia Scaridae. Dichos autores detectaron marcadas diferencias entre ambas especies tanto en la razón de sexos global como en la sobreposición de las clases de tamaño de cada tipo sexual, para las cuales plantean una explicación evolutiva fundamentada en sus particulares sistemas de apareamiento.

Área de estudio y métodos

Los datos usados en este trabajo derivan de un estudio anual dirigido por Villamizar (1993, 1996) acerca de la estructura de la comunidad de peces en dos praderas de *Thalassia testudinum* localizadas en el Parque Nacional Archipiélago de Los Roques en Venezuela. El archipiélago es un complejo insular de arrecifes de coral, localizado entre los 11°44'55"—11°58'36" N y 66°32'42"—66°52'57" W. Las dos praderas se localizan una en el sudoeste del archipiélago, alrededor del Cayo Dos Mosquises, y otra al nordeste, en Punta Cuchillo, separadas aproximadamente 30 km. Las muestras de peces se tomaron mensualmente a lo largo del periodo de marzo de 1989 a marzo de 1990. Se encontraron un total de 86 especies de peces (Villamizar, 1996). El análisis de ocurrencia mensual reveló que las especies de la familia Scaridae encontradas en

sexual reversion as adaptation: the existence of asymmetric advantages among the sexes—in fertility, mortality and/or growth—that depend mainly on the individual's size (Ghiselin, 1969; Warner, 1975). Sex reversal is favored when one sex gains relatively more fitness with size. A critical size exists above which an individual would present adaptive advantages if it changes sex. In protogynous fish, the sex change with size—and therefore the sex ratio—is largely controlled by the structure of social and mating systems. This work presents the results of a comparative study of adult sex ratio, overall and size-specific, as well as the critical size for sex change, in two populations of *Sparisoma radians* and one population of *Sparisoma atomarium* (Scaridae), protogynous marine fish from Los Roques Archipelago (Venezuela). The results are contrasted with two general predictions of evolutionary models of sequential hermaphroditism. The first prediction, to which the three populations are subjected, establishes that the overall sex ratio should be biased to the first sex of the transformation, in this case females (Charnov, 1993). In the specific case of the two populations of *S. radians*, possible differences in the form and/or localization of size distributions are evaluated, with the purpose of checking a second prediction: in the face of changes in size distribution, a concomitant change in the critical size for sex change occurs, so that the overall sex ratio remains constant (Charnov, 1993).

Lastly, the differences among species are analyzed in relation to the work of Robertson and Warner (1978) about life history patterns of species of the family Scaridae. These authors detected marked differences between both species in the overall sex ratio and in the size range overlap of each sexual type, for which they outline an evolutionary explanation based on their particular mating systems.

Study area and methods

The data pool used in this work was derived from an annual study conducted by Villamizar (1993, 1996) on the fish community structure in two *Thalassia testudinum* meadows located in the Los Roques Archipelago National Park in Venezuela. The archipelago is an insular coral reef complex located at 11°44'55"—11°58'36" N and 66°32'42"—66°52'57" W. The two beds are located approximately 30 km apart, one in the southwest of this archipelago, around Dos Mosquises, and the other in the northeast, at Punta Cuchillo. Fish samples were taken monthly throughout the period from March 1989 to March 1990. A total of 86 fish species were found (Villamizar, 1996). The analysis of the monthly occurrence of the fish community revealed that the species of the family Scaridae found in this work are permanent residents of this system. Furthermore, this family was ranked first according to their total and relative population abundance. Among the 13 species of scarids found, *S. radians* was the most abundant in both localities; *S. atomarium* was registered only at Punta Cuchillo.

Each individual collected was measured and weighed. The standard and total length, and the height were recorded, as well

este trabajo son residentes permanentes del sistema. Además, esta familia se jerarquizó en primer lugar según su abundancia poblacional total y relativa. Entre las 13 especies de escáridos encontrados, *S. radians* fue la más abundante en ambas praderas; *S. atomarium* sólo fue registrada en Punta Cuchillo.

Cada individuo recolectado fue medido y pesado. La longitud total y estándar, y la altura, fueron registradas, así como el sexo y la fase gonadal. Se reportan aquí solamente el sexo y la longitud estándar de los individuos adultos. Las dos especies fueron cuidadosamente identificadas y discriminadas según las características de diagnóstico señaladas por Robertson y Warner (1978). La determinación de la madurez sexual se efectuó mediante examen macroscópico de las gónadas, siguiendo los criterios de Maeir (1929, citado por Holden y Raitt, 1975).

En cada muestra se determinó la distribución de frecuencia de la longitud estándar, con clases de tamaños de 5 mm, reportando el promedio aritmético y la desviación estándar. Se determinó la proporción global de hembras (número total de hembras entre el total de individuos de la muestra) y la proporción de hembras específica de cada clase de tamaños. El tamaño crítico para el cambio de sexo, en términos prácticos, se define como la clase de tamaños en la que la razón de sexos específica es 1:1. Para estimarla se procedió de la siguiente forma: se calculó para cada clase de tamaños la probabilidad binomial exacta de obtener una proporción de hembras como la observada en dicha clase, bajo el supuesto de una razón de sexos teórica de 1:1. Toda clase de tamaños cuya proporción específica de hembras no permitió descartar esta razón teórica (con un nivel de significancia de 0.01) fue considerada como clase de tamaños crítica para el cambio de sexo.

Resultados

La distribución del tamaño

La muestra de *S. radians* en Punta Cuchillo presenta una distribución de tamaños con una frecuencia alta de individuos entre 30.0 y 50.0 mm. La distribución en Dos Mosquises es relativamente más equitativa, con una alta frecuencia de individuos con tamaños superiores a los 50.0 mm (fig. 1). Esta diferencia se refleja en una media y dispersión de la longitud estándar más pequeñas en Punta Cuchillo con respecto a Dos Mosquises (tabla 1). La diferencia en los promedios de longitud estándar es estadísticamente significativa (prueba *t* robusta: $T = 4.57$; $gl = \infty$; $P \ll 0.01$). La prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras, aplicada con las clases de tamaño expuestas en la tabla 2, detecta una diferencia máxima entre las dos distribuciones de frecuencia acumulada en la clase de 45.0–50.0 mm, la cual es estadísticamente significativa ($D_{\text{máxima}} = 0.1911$; $P < 0.01$). Se infiere que ambas poblaciones difieren en la forma y tendencia central de la distribución de tamaños. En ambas muestras se observa superposición del tamaño entre los sexos, la cual es más intensa en Dos Mosquises, donde hay una mayor frecuencia de machos de tamaño pequeño y hembras de tamaño grande. La presencia de individuos adultos a partir de los 20.0 mm coincide con los

as sex and gonadic stage. Only the sex and standard length of adult individuals are reported here. The two species were carefully identified and discriminated according to the diagnostic characteristics pointed out by Robertson and Warner (1978). The determination of sexual maturity was made by macroscopic examination of gonads, following the criterion of Maeir (1929, cited in Holden and Raitt, 1975). Frequency distribution of standard length was determined in each sample, with size classes of 5 mm, reporting arithmetic means and standard deviations. The overall proportion of females (total fraction of females in the sample) and the specific proportion of females of each size class were determined.

The critical size for sex change, in practical terms, is defined as the size class in which the specific sex ratio is 1:1, and was estimated in the following way: for each size class the exact binomial probability of obtaining a female proportion as

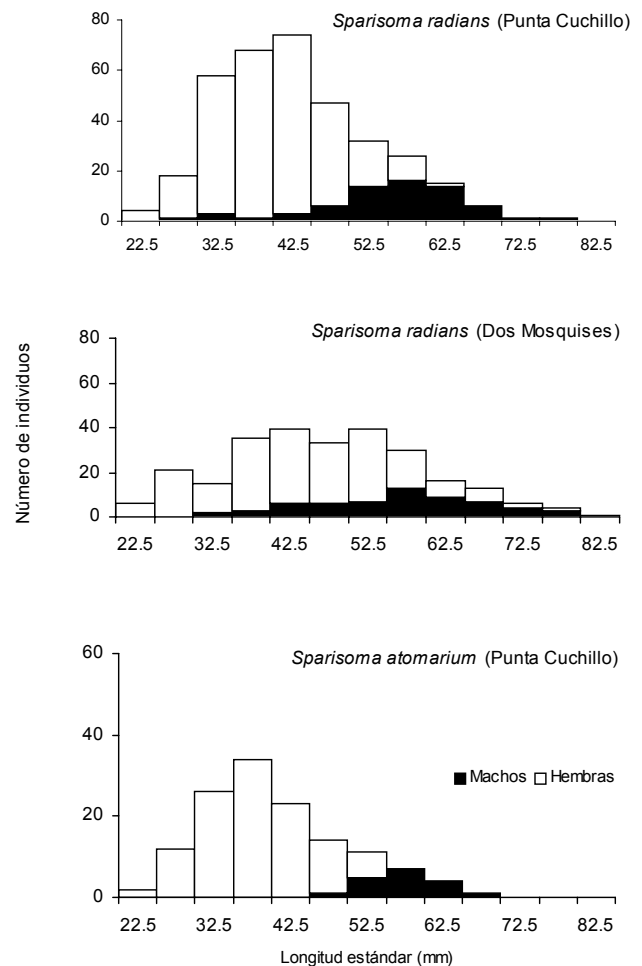


Figura 1. Distribución de la longitud estándar para machos y hembras de *Sparisoma radians* y *Sparisoma atomarium* de dos localidades separadas 30 km, Punta Cuchillo y Dos Mosquises, en el Archipiélago Los Roques, Venezuela.

Figure 1. Distribution of adult standard length for males and females of *Sparisoma radians* and *Sparisoma atomarium* from two locations 30 km apart, Punta Cuchillo and Dos Mosquises, at Los Roques Archipelago, Venezuela.

Tabla 1. Estadísticos descriptivos de la longitud estándar para las muestras de *Sparisoma radians* y *Sparisoma atomarium* (Scaridae) en el Archipiélago Los Roques (Venezuela); n : tamaño de la muestra; \bar{X} : promedio de la longitud estándar; DE: desviación típica de la longitud estándar; X_{\min} : longitud mínima; X_{\max} : longitud máxima.

Table 1. Descriptive statistics of standard length for the samples of *Sparisoma radians* and *Sparisoma atomarium* (Scaridae) at Los Roques Archipelago (Venezuela); n : sample size; \bar{X} : mean standard length; DE: typical deviation of standard length; X_{\min} : minimum length; X_{\max} : maximum length.

Especie	n	$\bar{X} \pm \text{DE}$	Intervalo del 95% de confianza	X_{\min} - X_{\max}
<i>S. radians</i> Dos Mosquises	258	47.0 \pm 12.7	[45.5; 48.5]	Hembras: 22.1–77.5 Machos: 32.1–80.4
<i>S. radians</i> Punta Cuchillo	350	42.9 \pm 9.80	[41.9; 43.9]	Hembras: 20.6–76.0 Machos: 28.9–73.9
<i>S. atomarium</i> Punta Cuchillo	134	40.5 \pm 9.30	[38.8; 42.2]	Hembras: 20.8–52.1 Machos: 50.0–68.6

resultados obtenidos para esta especie por Robertson y Warner (1978) en las Islas San Blas en Panamá.

Con respecto a *S. atomarium*, la distribución del tamaño es similar a la de *S. radians* en Punta Cuchillo—concentración alta de observaciones entre 30.0 y 50.0 mm—pero su recorrido o amplitud es más estrecho. La sobreposición de tamaños entre los sexos es pequeña. No se observaron hembras maduras en las clases de tamaño más grandes, y no se observaron machos en las clases más pequeñas (fig. 1, tabla 1). La clase de talla mínima observada (20.0–30.0 mm) es inferior a la reportada por Robertson y Warner (1976) en las Islas San Blas de Panamá (adultos a partir de 30.0 mm).

Razón de sexos y tamaño de transformación

Las tablas 2 y 3 muestran la proporción de hembras, global y específica por tamaño, y la probabilidad binomial p , el nivel de significancia más pequeño en el que la hipótesis nula de una razón de sexos 1:1 podría ser rechazada dada la proporción observada de hembras, ya comentado en la metodología. Aquellas proporciones que no permiten rechazar tal hipótesis para un nivel de significancia de 0.01 se indican con asteriscos. Las clases de tamaños correspondientes a dichas proporciones pueden considerarse entonces como las clases críticas para el cambio de sexo. Destaquemos de dichas tablas los aspectos siguientes:

1. La estimación de punto de la proporción global de hembras en cada población, para las dos especies, está muy por encima de 0.50. Puede inferirse que la razón global de sexos en cada población se aleja de la proporción 1:1, estando fuertemente sesgada hacia el primer sexo de la reversión (hembras). En *S. radians* la diferencia en la proporción de hembras entre localidades no es estadísticamente significativa, de modo que no podemos descartar la posibilidad de que la proporción de hembras sea igual para las dos

la one observed in this class was calculated, under the assumption of a theoretical sex ratio of 1:1; each size class whose specific female proportion did not allow to this theoretical ratio (with a level of significance of 0.01) to be discarded was considered as critical size class for sex change.

Results

Size distribution

The Punta Cuchillo sample of *S. radians* shows a size distribution with a high frequency of individuals between 30.0 and 50.0 mm. In Dos Mosquises, the size distribution is relatively more even, with a high frequency of individuals with sizes above 50.0 mm (fig. 1). This difference is reflected in a smaller mean and dispersion of standard length at Punta Cuchillo relative to Dos Mosquises (table 1). The difference in mean standard length is statistically significant (robust t test: $T = 4.57$; $df = \infty$; $P \ll 0.01$). Kolmogorov-Smirnov's test for two samples, applied with the size classes presented in table 2, detects a statistically significant maximum difference between the two accumulated frequency distributions in the class of 45.0–50.0 mm ($D_{\max} = 0.1911$; $P < 0.01$). It is inferred that both populations differ in the form and central tendency of size distribution. Sex size overlap is observed in both samples, but it is stronger in Dos Mosquises, where there is a bigger frequency of small males and large females. The presence of mature individuals as of 20.0 mm coincides with the results obtained by Robertson and Warner (1978) for this species from San Blas islands, Panama.

With regard to *S. atomarium*, the size distribution is similar to that of *S. radians* at Punta Cuchillo—high concentration of individuals from 30.0 to 50.0 mm—but its size range is narrower. Sex size overlap is small. Mature females were not observed in the largest size classes and males were not

Tabla 2. Individuos totales, total de hembras, total de machos y proporción de hembras para cada categoría de longitud estándar en las muestras de *Sparisoma radians*.**Table 2.** Total individuals, total females, total males and proportion of females for each category of standard length in the samples of *Sparisoma radians*.

Longitud estándar (mm)	Número total	Hembras totales	Machos totales	Proporción hembras	<i>P</i>
<i>Sparisoma radians</i> Dos Mosquises					
20–29	27	27	0	1.00	<0.01
30–34	15	13	2	0.87	<0.01
35–39	35	32	3	0.91	<0.01
40–44	39	33	6	0.85	<0.01
45–49	33	27	6	0.82	<0.01
50–54	39	32	7	0.82	<0.01
55–59	30	17	13	0.57*	0.58
60–64	16	7	9	0.44*	0.80
65.0	24	9	15	0.38*	0.31
Global	258	197	61	0.76	<0.01
<i>Sparisoma radians</i> Punta Cuchillo					
20–29	22	21	1	0.95	<0.01
30–34	58	55	3	0.95	<0.01
35–39	68	67	1	0.99	<0.01
40–44	74	71	3	0.96	<0.01
45–49	47	41	6	0.87	<0.01
50–54	32	18	14	0.56*	0.60
55–59	26	10	16	0.39*	0.33
60–64	15	1	14	0.07	<0.01
65.0	8	0	8	0.00	<0.01
Global	350	284	66	0.81	<0.01

Tabla 3. Individuos totales, total de hembras, total de machos y proporción de hembras para cada categoría de longitud estándar en la muestra de *Sparisoma atomarium* de Punta Cuchillo.**Table 3.** Total individuals, total females, total males and proportion of females for each category of standard length in the sample of *Sparisoma atomarium* from Punta Cuchillo.

Longitud estándar (mm)	Número total	Hembras totales	Machos totales	Proporción hembras	<i>P</i>
20–29	14	14	0	1.00	<0.01
30–34	26	26	0	1.00	<0.01
35–39	34	34	0	1.00	<0.01
40–44	23	23	0	1.00	<0.01
45–49	14	13	1	0.93	<0.01
50–54	11	6	5	0.55*	1.00
55	12	0	12	0	<0.01
Global	134	116	18	0.87	<0.01

poblaciones (prueba *t* de Student: $T = 1.344$; $gl = \infty$; $P = 0.15$). La proporción global de hembras de la muestra de *S. atomarium* es mayor que la de las muestras de *S. radians*; sin embargo, sólo la diferencia con la proporción de la muestra de Dos Mosquises es estadísticamente significativa (prueba *t* de Student: $T = 2.56$; $gl = \infty$; $0.01 < P < 0.05$).

2. La clase de tamaños para el cambio de sexo en las muestras de *S. radians* es amplia. En Punta Cuchillo abarca desde los 50.0 mm hasta los 60.0 mm; por encima de este intervalo la razón de sexos está sesgada hacia los machos. En la muestra de Dos Mosquises la clase de tamaños crítica empieza en 55.0 mm y se extiende hasta las categorías más grandes. La curva de la proporción de hembras específica por tamaño se mueve en forma concomitante con la distribución del tamaño adulto, causando a su vez un desplazamiento en el mismo sentido de la clase de tamaños crítica (fig. 2a). *Sparisoma atomarium* presenta un cambio más marcado en la proporción de hembras específica por tamaño, con una clase de tamaños para el cambio de sexo estrecha (50.0–55.0 mm) (fig. 2b).

Discusión

La razón de sexos global estimada en cada población es consistente con la primera predicción que plantean los modelos evolutivos para dicho parámetro: sesgado hacia las hembras en el caso de especies protogínicas. Las proporciones estimadas de hembras (0.76 y 0.81 para *S. radians* y 0.87 para *S. atomarium*) se encuentran dentro de la gama reportada por Charnov y Bull (1989) para peces escáridos en el Caribe y Australia (0.74 a 0.85). Sin embargo, Robertson y Warner (1978) observaron proporciones mucho menores en algunas especies de *Sparisoma*, aunque siempre por encima de 0.50.

El segundo resultado importante es la significativa diferencia en la distribución del tamaño entre las dos poblaciones de *S. radians*, la cual se acompaña con un desplazamiento en la clase de tamaños crítica respectiva y la constancia en la proporción global de sexos. Este resultado coincide con la predicción de los modelos evolutivos de hermafroditismo secuencial. De acuerdo con estos modelos, si el tamaño traza las ventajas asimétricas entre los sexos, cambios en la distribución del tamaño cambiarán las ventajas relativas en la misma dirección y, como consecuencia, ocurre un cambio en la clase de tamaños para la transformación y la razón de sexos permanece constante (Charnov *et al.*, 1981; Charnov, 1993). La evidencia empírica más importante de esta predicción, en peces hermafroditas, es citada por Charnov (1993): un estudio realizado por Shapiro en 1979 con dos poblaciones de *Anthias squamipinnis* separadas apenas 800 m en el arrecife de Isla Aldabra.

Es posible que la mayor amplitud del tamaño en la población de Dos Mosquises pudiese ser el resultado de una menor mortalidad, pero no disponemos de evidencias que indiquen diferencias en la intensidad de las fuentes de mortalidad entre las dos praderas consideradas.

observed in the smallest size classes (fig. 1, table 1). The observed minimum size class (20.0–30.0 mm) is lower than that reported by Robertson and Warner (1976) for the San Blas islands (adults over 30.0 mm).

Female proportion and size for sex change

Tables 2 and 3 show the overall and size-specific female proportion and the binomial probability *p*, the smallest significance level at which the null hypothesis of a 1:1 sex ratio would be rejected for the observed female proportion, already mentioned in the methodology. Those proportions that do not allow the rejection of such a hypothesis for a significance level of 0.01 are indicated with asterisks. The size classes corresponding to these non-significant proportions can therefore be considered the critical classes for sex change. These tables reveal the following:

1. The punctual estimate of overall female proportion in each population, for the two species, is well above 0.50. It can be inferred that in each population the overall sex ratio moves away from the proportion 1:1, being strongly biased toward the first sex in the reversal (females). In *S. radians* the differences in female proportion between localities are not statistically significant and we do not discard the possibility of equal female proportion for the two populations (Student's test: $T = 1.344$; $df = \infty$; p -level = 0.15). The overall female proportion of *S. atomarium* sample is greater than that of the *S. radians* samples; however, only the difference with the proportion of the Dos Mosquises sample is statistically significant (Student's test: $T = 2.56$; $gl = \infty$; $0.01 < P < 0.05$).
2. The size class for sex change in the *S. radians* samples is broad, ranging from 50.0 to 65.0 mm at Punta Cuchillo; above this interval the sex ratio is biased toward males. In the sample from Dos Mosquises, the critical size class begins at 55.0 mm, extending to the largest categories. The curve of size-specific female proportion moves in a concomitant form with the adult size distribution, causing a displacement of the critical size class in the same direction (fig. 2a). *Sparisoma atomarium* shows a rather sharp change in size specific sex ratios with a narrow size class for sex change (50.0–55.0 cm) (fig. 2b).

Discussion

The estimated overall sex ratio in each population is consistent with the first prediction that evolutionary models outline for this parameter: biased toward the females in the case of protogynous species. The estimated female proportions (0.76 and 0.81 for *S. radians* and 0.87 for *S. atomarium*) are within the range reported by Charnov y Bull (1989) for scarid fish in the Caribbean and Australia (0.74–0.85). However, Robertson and Warner (1978) observed smaller proportions in some *Sparisoma* species, although always above 0.50.

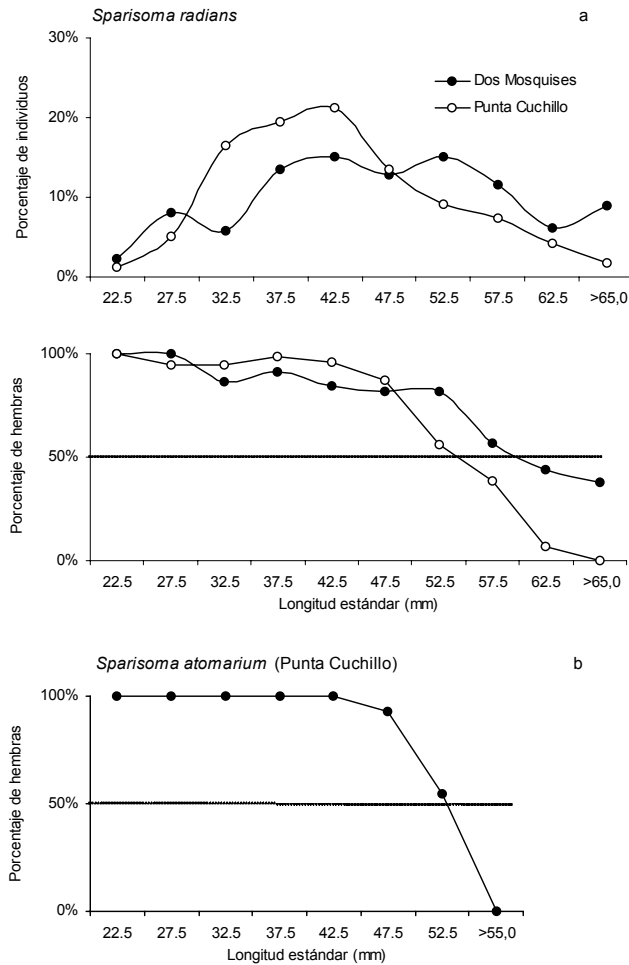


Figura 2. (a) Distribución de la longitud estándar y proporción de hembras como función de la longitud estándar para muestras de *Sparisoma radians* de dos localidades separadas 30 km, Punta Cuchillo y Dos Mosquises, en el Archipiélago Los Roques, Venezuela. **(b)** Proporción de hembras como función de la longitud estándar para *Sparisoma atomarium* en Punta Cuchillo.

Figure 2. (a) Distribution of adult standard length and proportion of females versus adult standard length for samples of *Sparisoma radians* from two locations 30 km apart, Punta Cuchillo and Dos Mosquises, at Los Roques Archipelago, Venezuela. **(b)** Proportion of females versus adult standard length for *Sparisoma atomarium* at Punta Cuchillo.

Los diferencias observadas entre *S. radians* y *S. atomarium* son consistentes con las reportadas por Robertson y Warner (1978) en Panamá: (1) una mayor sobreposición de tamaños entre los sexos en *S. radians*, con una frecuencia alta de machos pequeños y hembras grandes, cuando se compara con *S. atomarium*; (2) una razón global de sexos más sesgada hacia las hembras en *S. atomarium* que en *S. radians*. Para *S. atomarium* reportan una proporción de hembras similar en magnitud a la obtenida en este trabajo: 0.85 en una muestra de 355 individuos, la mayor de todas las proporciones que registran para ocho especies del género. Sin embargo, para *S. radians* reportan la menor proporción de hembras: 0.51 para

The second important result is the significant difference in size distribution between the two populations of *S. radians*, which is accompanied with a displacement in the respective critical size class and the constancy in overall sex ratio. This result agrees with the prediction of evolutionary models of sequential hermaphroditism. According to these models, if the size traces the asymmetric advantages between the sexes, shifts in size distribution will change the relative advantages in the same direction and, consequently, a change in the size class for sex change occurs and the overall sex ratio remain constant (Charnov *et al.*, 1981; Charnov, 1993). The most important empirical evidence of this prediction, in hermaphrodite fish, is cited by Charnov (1993): a study carried out by Shapiro in 1979 with two populations of *Anthias squamipinnis* only 800 m apart in Aldabra Island reef.

The differences observed between *S. radians* and *S. atomarium* are consistent with those reported by Robertson and Warner (1978) in Panama: (1) a stronger sex size overlap in *S. radians*, with a high frequency of small males and large females, when compared with *S. atomarium*; (2) an overall sex ratio more biased toward females in *S. atomarium* than in *S. radians*. For *S. atomarium* they report a female proportion very similar in magnitude to that obtained in this work: 0.85 in a sample of 355 individuals, the highest proportion for eight species of *Sparisoma* examined; however, for *S. radians* they report the smallest proportion of females: 0.51 for 295 individuals, a value much smaller than those obtained in the samples from Punta Cuchillo and Dos Mosquises.

The small males observed in *S. radians* can be primary males, that is, males born as such, or they can be secondary males, resulting from sex changes in females. However, Robertson and Warner (1978) argue that primary males are practically absent in the genus. According to these authors, the patterns indicate the existence of conditions markedly favourable to large males in *S. atomarium* and particular conditions in *S. radians* in which the differential fitness with increase in size between males and females is not too large, allowing that small males compensate their lower relative advantage with respect to larger males and that some females do not change sex at all. They outline that such conditions emerge from the particular mating system of each species. *Sparisoma atomarium* has an extreme polygynic social system, strictly harem, which offers the greatest potential for an increase of male fitness with body size (Charnov and Bull, 1989). In this kind of system, a large male has greater capacity to dominate a harem and to defend the territory, monopolizing the matings. *Sparisoma radians* has a mixed mating system: there are harems and multimale spawning groups (Robertson and Warner, 1978). The high frequency of multimale spawning, in combination with an abundant seagrass cover that offers hiding places, allows small non-territorial males to practice sneaking mating. The monopolization of mating by large males is thus affected, while the potential fertility of small males increases (Robertson and Warner, 1978; Warner, 1984). In species with this mating and social system it is more probable that some females do not

295 individuos, valor mucho menor inclusive que los obtenidos en las muestras de Punta Cuchillo y Dos Mosquises.

Los machos pequeños observados en *S. radians* pueden ser machos primarios, es decir machos nacidos como tales, o bien machos secundarios, producto del cambio de sexo de individuos hembras. Sin embargo, Robertson y Warner (1978) argumentan que los machos primarios están prácticamente ausentes en el género. De acuerdo con estos autores, dichos patrones indican la existencia de condiciones notablemente favorables a los machos grandes en *S. atomarium*, así como condiciones particulares en *S. radians* tales que la aptitud darwiniana diferencial entre machos y hembras con el aumento en tamaño no es demasiado grande, permitiendo así que machos pequeños compensen su desventaja relativa con respecto a los machos más grandes y que algunas hembras no cambien de sexo en absoluto. Plantean que tales condiciones surgen del sistema de apareamiento particular de cada especie. *Sparisoma atomarium* tiene un sistema social poliginico extremo, con formación estricta de harenes, el cual ofrece el mayor potencial para el incremento de aptitud darwiniana de los machos con el tamaño del cuerpo (Charnov y Bull, 1989). En esta clase de sistema un macho grande tiene mayor capacidad de dominar un harén y defender el territorio, monopolizando los apareamientos. *Sparisoma radians* tiene un sistema de apareamiento mixto: existen harenes y grupos de desove conformados por muchos machos (Robertson y Warner, 1978). La alta frecuencia de grupos de desove con múltiples machos, en combinación con una abundante cobertura de praderas marinas que ofrece lugares para ocultarse, facilita que machos pequeños no territoriales puedan practicar apareamientos furtivos. La monopolización de los apareamientos por machos grandes se ve así afectada, mientras se eleva la fertilidad potencial de los machos pequeños (Robertson y Warner, 1978; Warner, 1984). En una especie con este sistema social y de apareamiento es más probable que existan hembras que no cambien de sexo. Otro posible factor que favorece la estrategia furtiva de machos pequeños es una alta densidad poblacional (Warner y Robertson, 1978; Warner y Hoffman, 1980; Warner, 1984). Éste pudiese ser el caso para las poblaciones de *S. radians* en el área de estudio, la cual como ya comentamos fue la más abundante entre las 13 especies de escáridos encontradas. En este mismo sentido, Cervigón (1994) destaca a *S. radians* como una de las especies más abundantes en las praderas de fanerógamas del Archipiélago de Los Roques.

Los resultados representan, entonces, nuevas evidencias de predicciones evolutivas acerca del hermafroditismo secuencial, y concuerdan con los patrones de razón de sexos particulares previamente detectados para estas dos especies.

Agradecimientos

Agradecimiento especial a Fernando Cervigón por su ayuda en la identificación taxonómica de las especies de peces.

change sex. Another possible factor favouring the sneaking strategy of smaller males is a high population density (Warner and Robertson, 1978; Warner and Hoffman, 1980; Warner, 1984). This can be the case of *S. radians* populations in the study area, which as has already been mentioned, was the most abundant of the 13 species of scarids found. In this same sense, Cervigón (1994) highlights *S. radians* as one of the most abundant species in seagrass meadows at Los Roques Archipelago.

The results represent new evidence of evolutionary predictions about sequential hermaphroditism, and agree with the particular sex ratio patterns previously detected for these two species.

Acknowledgements

Special thanks to F. Cervigón for his help in the identification of the fish species.

English translation by the authors.

Referencias

- Cervigón, F. (1994). Los Peces Marinos de Venezuela. Vol. III. 2da ed. Editorial ExLibris, Caracas.
- Charnov, E.L. (1993). Life History Invariants: Some Explorations of Symmetry in Evolutionary Ecology. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Charnov, E.L. y Bull, J.J. (1989). Non-fisherian sex ratios with sex change and environmental sex determination. *Nature*, 338: 148–150.
- Charnov, E.L., Los-Denartogh, R.L., Jones, W.T. and Van den Assem, J. (1981). Sex ratio evolution in variable environment. *Nature*, 289: 27–33.
- Ghiselin, M.T. (1969). The evolution of hermaphroditism among animals. *Q. Rev. Biol.*, 4: 189–208.
- Holden, M. y Raitt, D. (1975). Manual de Ciencia Pesquera. Parte 2. Métodos para investigar los recursos y su aplicación. FAO, Doc. Téc. Pesca, 115: 211 pp.
- Robertson, D.R. and Warner, R. (1978). Sexual patterns in the labroid fishes of the western Caribbean. II. The parrotfishes (Scaridae). *Smithson. Contrib. Zool.*, 255: 1–26.
- Villamizar, E. (1993). Evaluación de la comunidad de peces en praderas de fanerógamas marinas del Parque Nacional Archipiélago de Los Roques. Tesis de doctorado, Universidad Central de Venezuela.
- Villamizar, E. (1996). Nuevos registros de peces para el Archipiélago de Los Roques y/o Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 16: 35–41.
- Warner, R.R. (1975). The adaptive significance of sequential hermaphroditism in animals. *Am. Nat.*, 109: 61–82.
- Warner, R.R. (1984). Mating behaviour and hermaphroditism in coral reef fishes. *Am. Sci.*, 72: 128–136.
- Warner, R.R. and Robertson, D.R. (1978). Sexual patterns in the labroid fishes of the western Caribbean. I. The wrasses (Labridae). *Smithson. Contrib. Zool.*, 254: 1–27.
- Warner, R.R. and Hoffman, S.G. (1980). Population density and the economics of territorial defense in a coral reef fish. *Ecology*, 61: 772–780.