



Reproductive aspects of *Paranthias colonus* (Perciformes: Serranidae) on the Pacific coast of central Mexico

Aspectos reproductivos de la viejita *Paranthias colonus* (Perciformes: Serranidae) en la costa central mexicana del Pacífico

[Gabriela Lucano-Ramírez](#)¹, [Adriana Stephania Santana-Cornejo](#)¹, [Salvador Ruiz-Ramírez](#)^{1*}, [Gaspar González-Sansón](#)^{1,2}, [Consuelo Aguilar-Betancourt](#)^{1,2}, [Alejandro Perez-Toledo](#)¹

¹ Universidad de Guadalajara, Departamento de Estudios para el Desarrollo Sustentable de Zonas Costeras. 48980 San Patricio-Melaque, Jalisco, Mexico.

² Canadian Rivers Institute, Saint John, NB E2L 4A6, Canada.

* Corresponding author. E-mail: salvador.ruiz@academicos.udg.mx

ABSTRACT. Many species in the family Serranidae are hermaphrodites and of commercial importance. *Paranthias colonus* belongs to this family, and its reproductive traits are unknown. The present research was carried out with specimens taken from the commercial fishery on the southern coast of Jalisco, Mexico. A total of 1,541 specimens were processed, with an average length of 30.30 ± 0.10 cm and a length interval of 19.80 to 38.00 cm. Specimen gonads were analyzed macro- and microscopically. The sex ratio was 1.00:0.97 (F:M). According to the maximum monthly values of the gonadosomatic index, gonad maturity stages, and oocyte diameters, *P. colonus* has 2 broad reproductive periods, from March to June and from November to December. A significant correlation was found between the monthly mean values of the gonadosomatic index and the relative condition factor. Gonads in the mature stage had oocytes in 6 different development phases, with diameters that ranged from 14.30 to 417.40 μm , which means that oocyte development is asynchronous. In the testicle, the development of the germ line is of the unrestricted lobular type. This organ did not present the typical arrangement found in teleost fish, since lobes seem to be delimited by lamellae. The information developed in this study indicates that *P. colonus* is a gonochoric species. Average length at sexual maturity was 26.80 cm for females and 26.90 cm for males. Average catch lengths indicated that 79.70% of females and 83.30% of males had already reproduced at least once before being caught.

Key words: Serranidae, reproduction, gonochoristic, length at sexual maturity, Pacific coast of central Mexico.

RESUMEN. Muchas especies de la familia Serranidae son hermafroditas y tienen importancia comercial. *Paranthias colonus* pertenece a esta familia, y no se conocen las características de su reproducción. La presente investigación se llevó a cabo con ejemplares provenientes de la pesca comercial en la costa sur de Jalisco, México. En total, fueron procesados 1,541 ejemplares, los cuales presentaron una longitud media de 30.30 ± 0.10 cm y un intervalo de longitud de 19.80 a 38.00 cm. Las gónadas de los ejemplares fueron analizadas macro y microscópicamente. La proporción de sexos fue de 1.00:0.97 (H:M). De acuerdo con los valores mensuales máximos del índice gonadosomático, los estadios de madurez gonadal y el diámetro de los ovocitos, *P. colonus* presenta 2 periodos reproductivos amplios, de marzo a junio y de noviembre a diciembre. Se encontró correlación significativa entre los valores medios mensuales del índice gonadosomático y el factor de condición relativo. Las gónadas en estadio maduro presentaron ovocitos en 6 fases de desarrollo diferentes y con diámetros de 14.30 a 417.40 μm , lo que supone que el desarrollo de los ovocitos es asincrónico. En el testículo, el desarrollo de la línea germinal es del tipo lobular no restringido. Este órgano no presentó un arreglo típico de un pez teleosteo, ya que los lóbulos parecen estar delimitados por lamelas. La información generada en este estudio indica que *P. colonus* es una especie gonocórica. La longitud media de madurez fue de 26.80 cm en hembras y 26.90 cm en machos. Las longitudes medias de captura indicaron que el 79.70% de las hembras y el 83.30% de los machos ya se habían reproducido por lo menos una vez antes de ser capturados.

Palabras clave: Serranidae, reproducción, gonocórica, longitud de madurez, costa central mexicana del Pacífico.



INTRODUCTION

Some population parameters need to be identified in order to understand the biology of a species (Granados-Lorencio 1996). Reproduction is an important aspect of an organism's biology, and studies on reproduction in fish populations exploited by fishing are crucial when developing assessment models and managing resources, as they analyze essential variables such as average length at maturity and reproductive potential, among other (Sley et al. 2012).

Many species of the Serranidae family are considered of great economic value, especially in coastal fisheries in tropical and subtropical areas. *Paranthias colonus* is a serranid that is distributed from the Gulf of California to Peru, including islands (Heemstra and Randall 1993). Studies on this species have reported on spinal column malformations (Rodríguez-Romero et al. 2001), parasitic fauna (Mendoza-Cruz et al. 2013), important aggregations, and reproductive behavior in the Gulf of California (Sala et al. 2003).

Paranthias colonus is captured by the commercial fishery off the coast of Jalisco and Colima (Rojo-Vázquez et al. 2001; Espino-Barr et al. 2003, 2004). Many species have biological characteristics that make them vulnerable to intense fishing (Ralston 1987), such as spawning aggregations at specific times and places (Burton et al. 2005, Nemeth et al. 2007, Starr et al. 2007) and method of reproduction. This research aims to generate information on reproductive aspects of *P. colonus*, a species that is commercially captured on the Pacific coast of Mexico.

MATERIALS AND METHODS

The specimens were obtained from the commercial fishery catches in Navidad Bay (19°10'30" N, 19°14'50" N; 104°49'45" W, 104°41'30" W), southern coast of Jalisco. The bay has rocky bottoms, soft bottoms, and sand/rock mixed bottoms, with reef structures that stand out in semi-protected areas (Rojo-Vázquez et al. 2001).

From January 1999 to December 2008 (except 2001), for 5 days a month, we sampled organisms captured by fishermen in the region, who used gillnets with mesh sizes of 7.62, 8.89, 10.16, and 11.43 cm. The total length (TL, 0.10 cm), total weight (TW, 0.10 g), and sex of each individual were recorded, and gonads were removed and weighed (gonad weight, GW; 0.01 g). Gonads were classified following Everson et al. (1989) and they were preserved in neutral formalin.

Samples 0.50 cm thick were taken from ovaries and testes for histological analyses. Samples were dehydrated (ethyl alcohol), embedded (Paraplast), sliced (5.00 µm thick), stained (hematoxylin-eosin), and preserved (Canada balsam). Ten sections per maturity stage were chosen for each sampling month. From these sections we measured the diameter of 10 oocytes (with visible nucleus; oocyte diameter, OD) in each stage found and the thickness of the ovarian

INTRODUCCIÓN

Para conocer la biología de una especie, es necesario identificar algunos parámetros poblacionales (Granados-Lorencio 1996). Un aspecto importante en la biología de los organismos es la reproducción, y los estudios sobre la reproducción en poblaciones de peces explotadas por la pesca son cruciales en el desarrollo de modelos de evaluación y el manejo de los recursos, ya que analizan variables esenciales como la longitud media de madurez y el potencial reproductivo, entre otras (Sley et al. 2012).

Muchas especies de la familia Serranidae se consideran de gran valor económico, especialmente en las pesquerías costeras de áreas tropicales y subtropicales. *Paranthias colonus* es un serránido que se distribuye desde el golfo de California hasta Perú, incluidas las islas (Heemstra y Randall 1993). De esta especie, se ha registrado malformación en la columna (Rodríguez-Romero et al. 2001), la fauna parásita (Mendoza-Cruz et al. 2013), agregaciones importantes y el comportamiento reproductivo en el golfo de California (Sala et al. 2003).

Paranthias colonus es capturada por la pesca comercial en las costas de Jalisco y Colima (Rojo-Vázquez et al. 2001; Espino-Barr et al. 2003, 2004). Muchas especies presentan características biológicas que las hacen sensibles a la explotación pesquera intensa (Ralston 1987), como la agregación en lugares y tiempos específicos al momento de realizar el desove (Burton et al. 2005, Nemeth et al. 2007, Starr et al. 2007) y la forma de reproducción. El objetivo de esta investigación es generar información sobre aspectos reproductivos de *P. colonus*, una especie que se captura comercialmente en la costa mexicana del Pacífico.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los ejemplares se obtuvieron de las capturas de la pesca comercial que se realiza en la bahía de Navidad (19°10'30" N, 19°14'50" N; 104°49'45" W, 104°41'30" W), costa sur de Jalisco. La bahía presenta fondos rocosos, fondos blandos y fondos mixtos de arena y roca, y en ella destacan estructuras arrecifales en zonas semiprotegidas (Rojo-Vázquez et al. 2001).

De enero de 1999 a diciembre de 2008 (excepto 2001), durante 5 días de cada mes, se muestrearon los organismos capturados por pescadores de la región, quienes utilizaron redes agalleras de 7.62, 8.89, 10.16 y 11.43 cm de luz de malla. Se registró la longitud total (LT, 0.10 cm), el peso total (PT, 0.10 g) y el sexo de cada individuo, y se extrajeron y pesaron las gónadas (peso de la gónada, PG; 0.01 g). Las gónadas se clasificaron de acuerdo con Everson et al. (1989) y se conservaron en formol neutro.

Se tomaron muestras de 0.50 cm de grosor de ovarios y testículos para el análisis histológico. Las muestras se deshidrataron (alcohol etílico), incluyeron (Paraplast), cortaron (5.00 µm de grosor), tiñeron (hematoxilina-eosina) y

wall at 4 random points. Measurements were made with a digital camera (AxioCam ERc5s, Zeiss) mounted on a microscope (Axiostar, Zeiss). Oocytes were classified according to Yamamoto and Yamazaki (1961), Lucano-Ramírez et al. (2001), and Brown-Peterson et al. (2011); testes, according to Uribe et al. (2014).

We pooled the monthly data obtained for all years to determine a typical year. This was done because of the observed trend and the low sample sizes in some months. We determined the sex ratio for the total number of organisms by month and by length class, and we used the chi square (χ^2) test to verify significant differences in the 1:1 ratio. We determined the gonadosomatic index ($GSI = [GW/TW] \times 100$), relative condition factor ($RCF = [TW/TL^{3.06}] \times 100$), and mean length at sexual maturity (L_{50}). This last one was estimated by performing a nonlinear fit to the logistic model using $P_{TL} = 1/[1 + e^{(bTL + a)}] \times 100$, where P_{TL} is the percentage of mature individuals at TL, and a and b are parameters of the fitted curve.

We performed one-way analyses of variance to examine the differences between monthly values (GSI, RCF, and OD). When significant values were obtained, the Student–Newman–Keuls *post hoc* test was applied to identify homogeneous groups. Spearman's correlation analyses (r_s) were performed between GSI, RCF, and OD. For the statistical analyses, we used STATISTICA v.7.1 (StatSoft 2006) and a significance level of 0.05 in all cases.

RESULTS

Length distribution and sex ratio

In the 9 sampling years, a total of 1,541 *P. colonus* organisms were collected, which measured between 19.50 and 38.00 cm long, with an average value (\pm standard error of the mean) of 30.30 ± 0.07 cm. Average length for females was 30.20 ± 0.10 cm; for males, 30.40 ± 0.10 cm (Table 1). The highest frequency of organisms for both sexes occurred at 30.00 and 32.00 cm TL (Fig. 1). Of all the sampled organisms, 782 (51%) were female and 759 (49%) male; the sex ratio was 1.00:0.97 (F:M) and did not differ from the expected theoretical ratio ($\chi^2 = 0.34$, $P = 0.559$). Significant differences in sex ratio were observed in February (1.00F:2.40M; $\chi^2 = 6.08$, $P = 0.014$) and August (1.00F:0.60M; $\chi^2 = 8.85$, $P = 0.003$). No length class (20.00 to 38.00 cm) showed differences in the sex ratio.

Gonadal maturity stages

We identified 4 maturity stages in both sexes. The mature stage showed high percentages from March to June and from November to December in females (30% to 78%) and males (67% to 95%). The immature stage showed high percentages in January, July, and August in both sexes (Fig. 2).

preservaron (bálsamo de Canadá). Para cada mes de muestreo, se eligieron 10 cortes por estadio de madurez. De estos, se midió el diámetro de 10 ovocitos (con núcleo visible; diámetro de ovocito, DO) de cada fase encontrada y se midió el grosor de la túnica ovárica en 4 puntos aleatorios. Las medidas se realizaron con una cámara digital (AxioCam ERc5s, Zeiss) acoplada a un microscopio (Axiostar, Zeiss). Los ovocitos se clasificaron según Yamamoto y Yamazaki (1961), Lucano-Ramírez et al. (2001) y Brown-Peterson et al. (2011), y para el testículo, se consideraron los criterios de Uribe et al. (2014).

Se combinó la información de los meses de todos los años para generar un año tipo. Lo anterior se realizó con base en la tendencia observada y, también, porque en algunos meses el tamaño de muestra fue bajo. Se obtuvo la proporción sexual para el total de organismos, por mes y por clase de longitud, y se utilizó la prueba de Chi cuadrada (χ^2) para comprobar diferencias significativas de la proporción 1:1. Se calculó el índice gonadosomático ($IGS = [PG/PT] \times 100$), el factor de condición relativo ($FCR = [PT/LT^{3.06}] \times 100$) y la longitud media de madurez (L_{50}). Esta última fue estimada haciendo un ajuste no lineal al modelo logístico mediante $P_{LT} = 1/[1 + e^{(bLT + a)}] \times 100$, donde P_{LT} es el porcentaje de individuos maduros en la LT, y a y b son parámetros de la curva ajustada.

Se realizaron análisis de varianza de una vía para examinar las diferencias entre los valores mensuales (IGS, FCR y DO), y en caso de obtener valores significativos, se aplicó la prueba *post hoc* de Student–Newman–Keuls para identificar grupos homogéneos. Se realizaron análisis de correlación de Spearman (r_s) entre IGS, FCR y DO. Para los análisis estadísticos, se utilizó el programa STATISTICA v.7.1 (StatSoft 2006), y en todos los casos se utilizó un nivel de significación de 0.05.

RESULTADOS

Distribución de longitudes y proporción sexual

En los 9 años de muestreo se recolectaron en total 1,541 organismos de *P. colonus*, los cuales presentaron longitudes de entre 19.50 y 38.00 cm, con valor medio (\pm error estándar de la media) de 30.30 ± 0.07 cm. La longitud media de las hembras fue de 30.20 ± 0.10 cm y la de los machos, 30.40 ± 0.10 cm (Tabla 1). La mayor frecuencia de organismos para ambos sexos se presentó en las longitudes de 30.00 y 32.00 cm LT (Fig. 1). De todos los organismos muestreados, 782 (51%) fueron hembras y 759 (49%) machos; la proporción sexual fue de 1.00:0.97 (H:M) y no difirió de la proporción teórica esperada ($\chi^2 = 0.34$, $P = 0.559$). Se observaron diferencias significativas en la proporción sexual en febrero (1.00H:2.40M; $\chi^2 = 6.08$, $P = 0.014$) y agosto (1.00H:0.60M; $\chi^2 = 8.85$, $P = 0.003$). En ninguna clase de longitud (20.00 a 38.00 cm) se presentó diferencia en la proporción sexual.

Table 1. Number of females (F) and males (M), total length (mean \pm standard error of the mean), and sex ratio by year for *Paranthias colonus* caught in Navidad Bay, Jalisco, Mexico.

Tabla 1. Número de hembras (F) y machos (M), longitud total (media \pm error estándar de la media) y proporción de sexos por año para *Paranthias colonus* capturada en la bahía de Navidad, Jalisco, México.

Year	F	M	Female TL (cm)	Male TL (cm)	Range	F:M ratio	χ^2	P
1999	63	43	30.50 \pm 0.25	30.60 \pm 0.25	26.10 – 35.40	1.00:0.68	3.77	0.052
2000	46	59	30.80 \pm 0.25	30.40 \pm 0.26	25.80 – 35.40	1.00:1.28	1.61	0.204
2002	23	23	31.90 \pm 0.30	32.10 \pm 0.42	27.70 – 37.00	1.00:1.00	0.00	1.000
2003	143	162	28.30 \pm 0.29	28.40 \pm 0.25	19.50 – 36.00	1.00:1.13	1.18	0.277
2004	50	58	29.20 \pm 0.47	30.60 \pm 0.31	20.70 – 35.00	1.00:1.16	0.59	0.442
2005	72	68	31.10 \pm 0.35	30.70 \pm 0.45	20.60 – 35.00	1.00:0.94	0.11	0.740
2006	206	194	30.40 \pm 0.16	30.50 \pm 0.14	21.70 – 38.00	1.00:0.94	0.36	0.548
2007	53	45	30.80 \pm 0.32	31.60 \pm 0.27	24.10 – 36.50	1.00:0.85	0.65	0.420
2008	126	107	31.40 \pm 0.23	32.20 \pm 0.21	20.40 – 36.60	1.00:0.85	1.55	0.213
Total	782	759	30.20 \pm 0.10	30.40 \pm 0.10	19.50 – 38.00	1.00:0.97	0.34	0.559

Monthly variation in the gonadosomatic index

The overall average GSI value for males was higher than that for females ($F_{1, 1,254} = 374.88$, $P < 0.001$). The highest average values occurred in March–June and November–December and differed significantly with respect to the rest of the months for both females ($F_{11, 631} = 82.27$, $P < 0.001$) and males ($F_{11, 604} = 93.24$, $P < 0.001$). Pairwise comparisons showed 5 groups in both sexes and 2 trends, averages with low values (females 1, 2, 3; and males A, B, C) and high values (females 4, 5; and males D, E) (Fig. 3). The GSI variation for females and males followed a similar trend, which indicated high correlation ($r_s = 0.97$, $P < 0.001$, $n = 12$).

Monthly variation of the relative condition factor

Average RCF for females (0.98 ± 0.003) and males (0.97 ± 0.003) showed no significant differences ($F_{1, 1,539} = 0.20$, $P = 0.684$). Monthly RCF averages varied in both sexes. Maximum values were recorded in April and December (1.00 ± 0.01 and 1.01 ± 0.01 , respectively) for both females and males, and minimum values were recorded in July (0.93 ± 0.01) for females and in June and September (0.93 ± 0.01 and 0.93 ± 0.02 , respectively) for males. Despite little monthly variation, significant differences were observed for both females ($F_{11, 770} = 5.06$, $P < 0.001$) and males ($F_{11, 747} = 6.51$, $P < 0.001$) (Fig. 4). The multiple comparisons test detected 2 groups for females and 3 for males, with several overlaps between months; however, maximum and minimum values appeared separated from the rest of the monthly values. RCF monthly averages for females and males were significantly correlated ($r_s = 0.92$, $P < 0.001$, $n = 12$). The joint variation of GSI and RCF was significant for females ($r_s = 0.63$, $P = 0.026$, $n = 12$) but not for males ($r_s = 0.53$,

Estadios de madurez gonadal

Se identificaron 4 estadios de madurez en ambos sexos. El estadio maduro se presentó en porcentajes altos de marzo a junio y de noviembre a diciembre tanto en hembras (30% a 78%) como en machos (67% a 95%). El estadio inmaduro presentó porcentajes altos en enero, julio y agosto en ambos sexos (Fig. 2).

Variación mensual del índice gonadosomático

El valor medio total del IGS para los machos fue más alto que el valor para las hembras ($F_{1, 1,254} = 374.88$, $P < 0.001$). Los valores medios más altos ocurrieron de marzo a junio y de noviembre a diciembre, y difirieron de manera significativa con respecto al resto de los meses tanto para las hembras ($F_{11, 631} = 82.27$, $P < 0.001$) como para los machos ($F_{11, 604} = 93.24$, $P < 0.001$). En las comparaciones por pares, se identificaron 5 grupos en ambos sexos y se distinguieron 2 tendencias, medias con valores bajos (hembras 1, 2, 3; y machos A, B, C) y valores altos (hembras 4, 5; y machos D, E) (Fig. 3). La variación del IGS para hembras y machos siguió una tendencia semejante, la cual indicó correlación alta ($r_s = 0.97$, $P < 0.001$, $n = 12$).

Variación mensual del factor de condición relativo

El FCR medio para hembras (0.98 ± 0.003) y machos (0.97 ± 0.003) no mostró diferencias significativas ($F_{1, 1,539} = 0.20$, $P = 0.684$). Las medias mensuales del FCR variaron en ambos sexos. Los valores máximos se registraron en abril y diciembre (1.00 ± 0.01 y 1.01 ± 0.01 , respectivamente) tanto para las hembras como para los machos, y los valores mínimos se registraron en julio (0.93 ± 0.01) en el caso de

$P = 0.071$, $n = 12$), although it was very close to the marginal probability value.

Monthly variation in oocyte diameter

The monthly variation in OD showed a significant difference ($F_{11, 4,290} = 40.23$, $P < 0.001$). The pairwise test distinguished 3 groups: oocytes with the smallest diameters in July, August, and September; intermediate diameters in June, October, and November; and oocytes with the largest diameters in May and December, with an overlap between medium- and large-sized diameters from January to April (Fig. 5). OD and GSI correlated ($r_s = 0.64$, $P = 0.026$, $n = 12$). The high values for mature stage, GSI, and OD allowed us to indicate that the reproductive period of *P. colonus* occurs from March to June and from November to December.

Gonad description

The gonads, paired structures joined at the narrowest part to the urogenital orifice, were located below the swim bladder. Ovaries, in general, showed a cylindrical shape and shades of orange. Immature ovaries weighed 2.10 ± 0.20 g (average \pm standard error of the average) and had oocytes that measured 53.07 ± 1.31 μm (range: 28.60–163.90 μm); ovaries in the maturing stage weighed 11.80 ± 0.40 g and had oocytes that measured 159.79 ± 2.94 μm (range: 28.80–522.70 μm); mature ovaries weighed 18.50 ± 0.40 g and had oocytes that measured 180.12 ± 2.83 μm (range: 28.80–498.41 μm); and spent ovaries weighed 9.10 ± 0.60 g and had oocytes that measured 165.30 ± 4.03 μm (range: 29.20–417.40 μm). On the other hand, testes were white. Immature testes weighed 2.90 ± 0.40 g; developing testes, 12.70 ± 0.90 g; mature testes, 31.20 ± 0.40 g; and spawned testes, 9.790 ± 0.80 g. On average, the weight of mature testes significantly exceeded the weight of mature ovaries ($F_{1, 1,254} = 312.89$, $P < 0.001$). The largest testicle weighed 57.81 g and belonged to a 33.00-cm long organism with a GSI of 13.56, and the heaviest ovary weighed 44.99 g and belonged to a 35.10-cm long female with a GSI of 10.18.

Immature ovaries had only oocytes in primary growth measuring 54.30 ± 0.35 μm in diameter, which were well organized within the lamellae (Fig. 6a, b). The following stages of gonadal maturation showed oocytes with cortical alveoli (113.20 ± 0.75 μm), primary vitellogenesis (203.79 ± 1.83 μm), secondary vitellogenesis (305.37 ± 2.00 μm), late migration of the germinal vesicle (323.86 ± 2.83 μm), and a degraded germinal vesicle (336.13 ± 5.07 μm). The mature ovary showed 6 phases (Fig. 6c, d), and the largest oocytes were the mature ones (336.13 ± 5.07 μm); the presence of these different phases suggests that oocytes develop asynchronously. The arrangement in the testicle is of the unrestricted lobular type. The lobules were formed by cysts, which showed different degrees of spermatogenesis development (Fig. 7a). We also identified folds or septa

las hembras y en junio y septiembre (0.93 ± 0.01 y 0.93 ± 0.02 , respectivamente) en el caso de los machos. A pesar de la poca variación mensual, se registró diferencia significativa tanto para las hembras ($F_{11, 770} = 5.06$, $P < 0.001$) como para los machos ($F_{11, 747} = 6.51$, $P < 0.001$) (Fig. 4). La prueba de contrastes múltiples detectó 2 grupos para las hembras y 3 para los machos, con varios traslapos entre los meses; sin embargo, los valores máximos y mínimos se separaron del resto de los valores mensuales. Se presentó correlación significativa entre las medias mensuales del FCR para hembras y machos ($r_s = 0.92$, $P < 0.001$, $n = 12$). La variación conjunta del IGS y el FCR para hembras resultó significativa ($r_s = 0.63$, $P = 0.026$, $n = 12$), mientras que para los machos no lo fue ($r_s = 0.53$, $P = 0.071$, $n = 12$), aunque estuvo muy próxima al valor de probabilidad marginal.

Variación mensual del diámetro de ovocitos

La variación mensual del DO presentó diferencia significativa ($F_{11, 4,290} = 40.23$, $P < 0.001$). La prueba por pares distinguió 3 grupos: los ovocitos de menor diámetro en julio, agosto y septiembre; los diámetros intermedios en junio, octubre y noviembre; y los de mayor diámetro en mayo y diciembre, con un traslapo entre los diámetros medianos y grandes de enero a abril (Fig. 5). Se encontró correlación entre el DO y el IGS ($r_s = 0.64$, $P = 0.026$, $n = 12$). Con los resultados obtenidos de los valores altos del estadio maduro, el IGS y el DO, podemos decir que el periodo reproductivo de *P. colonus* es de marzo a junio y de noviembre a diciembre.

Descripción de las gónadas

Las gónadas, estructuras pareadas unidas por la parte más angosta al orificio urogenital, se localizaron por debajo de

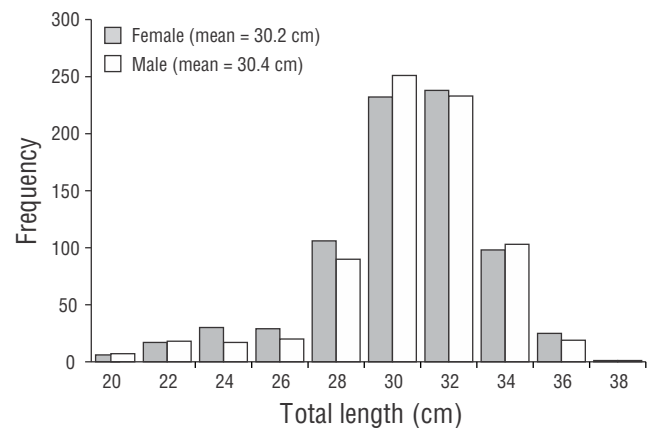


Figure 1. Total length frequencies for *Paranthias colonus* females and males caught in Navidad Bay, Jalisco, Mexico.

Figura 1. Frecuencias de la longitud total de hembras y machos de *Paranthias colonus* capturados en la bahía de Navidad, Jalisco, México.

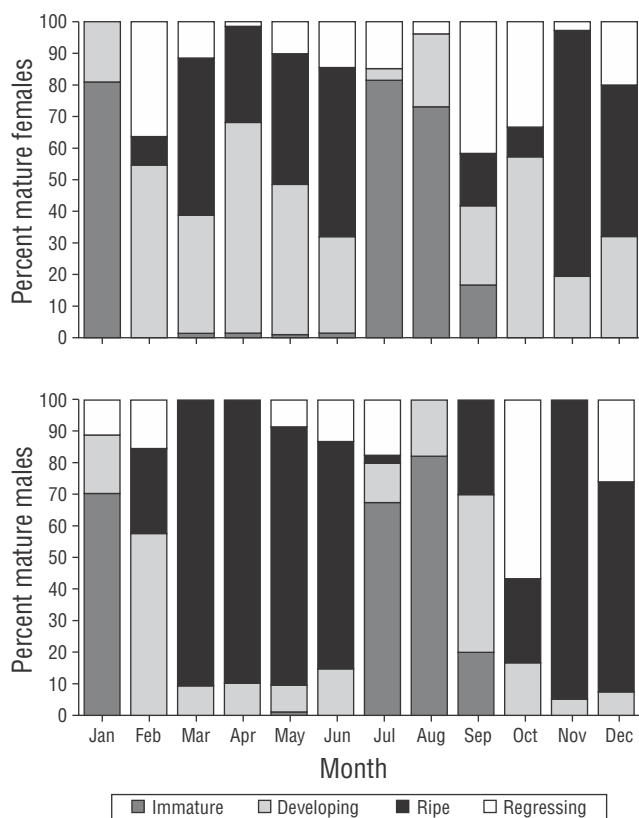


Figure 2. Frequency of gonad development stages in *Paranthias colonus* females and males caught in Navidad Bay, Jalisco, Mexico.

Figura 2. Frecuencia de los estadios de madurez gonádica en hembras y machos de *Paranthias colonus* capturados en la bahía de Navidad, Jalisco, México.

(lamella-like) that delimited the cysts and, within this delimitation, a sperm concentrate (Fig. 7b). No main duct was observed in the center of the testes, but sperm concentrations were identified in the testicle periphery, very close to the testis layer; a clear lumen was also observed (Fig. 7c, d). Since there were no microscopic characteristics that indicated hermaphroditism, *P. colonus* is a gonochoric species.

Mean length at maturity

The smallest female with mature gonads measured 22.70 cm; and the smallest male, 23.50 cm. Mean length at sexual maturity, estimated by nonlinear adjustment, was 26.79 cm for females and 26.86 cm for males (Fig. 8). Mean commercial catch lengths for females (30.30 cm) and males (30.40 cm) indicated that, respectively, 79.70% and 83.30% of organisms had already reproduced at least once.

DISCUSSION

Knowing the interval and/or average length of organisms caught by fisheries is relevant because it helps understand the

la vejiga natatoria. Los ovarios, por lo general, presentaron forma cilíndrica y tonalidades de color naranja. Los ovarios inmaduros pesaron 2.10 ± 0.20 g (media \pm error estándar de la media) y presentaron ovocitos que midieron 53.07 ± 1.31 μm (intervalo de 28.60 a 163.90 μm); los ovarios en estadio en maduración pesaron 11.80 ± 0.40 g, con ovocitos que midieron 159.79 ± 2.94 μm (intervalo de 28.80 a 522.70 μm); los ovarios maduros pesaron 18.50 ± 0.40 g, con ovocitos que midieron 180.12 ± 2.83 μm (intervalo de 28.80 a 498.41 μm); y los ovarios en estadio desovado pesaron 9.10 ± 0.60 g, con ovocitos que midieron 165.30 ± 4.03 μm (intervalo de 29.20–417.40 μm). Por otro lado, los testículos fueron de color blanco. Los testículos inmaduros pesaron 2.90 ± 0.40 g; aquellos en desarrollo, 12.70 ± 0.90 g; los maduros, 31.20 ± 0.40 g; y los desovados, 9.790 ± 0.80 g. El peso de los testículos maduros, en promedio, superó el peso de los ovarios maduros de forma significativa ($F_{1, 1,254} = 312.89$, $P < 0.001$). El testículo más grande pesó 57.81 g y perteneció a un organismo de 33.00 cm con IGS de 13.56, y el ovario más pesado fue de 44.99 g y perteneció a una hembra de 35.10 cm con IGS de 10.18.

En el ovario inmaduro solo se identificaron ovocitos en crecimiento primario con diámetro de 54.30 ± 0.35 μm , los cuales se encontraron bien organizados dentro de las lamelas (Fig. 6a, b). En los siguientes estadios de maduración gonadal se distinguieron ovocitos con alveolos corticales (113.20 ± 0.75 μm), vitelogénesis primaria (203.79 ± 1.83 μm), vitelogénesis secundaria (305.37 ± 2.00 μm), migración tardía de la vesícula germinal (323.86 ± 2.83 μm) y vesícula germinal degradada (336.13 ± 5.07 μm). En el ovario maduro se identificaron 6 fases (Fig. 6c, d), y los ovocitos de mayor tamaño fueron los maduros (336.13 ± 5.07 μm); la presencia de estas distintas fases sugiere que los ovocitos se desarrollan de manera asincrónica. El arreglo que presentó el testículo fue del tipo lobular no restringido. Los lóbulos estuvieron formados por cistos, los cuales presentaron diferente grado de desarrollo de la espermatogénesis (Fig. 7a). También se pudieron distinguir pliegues o septos (tipo lamelas) que delimitaron a los cistos y, dentro de esta delimitación, un concentrado de espermatozoides (Fig. 7b). No se observó un conducto principal en el centro del testículo, pero se distinguieron concentraciones de espermatozoides en la periferia del testículo, muy cerca de la capa testicular; también se apreció un lumen claro (Fig. 7c, d). *Paranthias colonus* es una especie gonocórica, ya que microscópicamente no se observó ninguna característica que pudiera dar algún indicio de hermafroditismo.

Longitud media de madurez

La hembra más pequeña con gónadas maduras midió 22.70 cm y el macho más pequeño, 23.50 cm. La longitud media de madurez sexual, estimada mediante el ajuste no lineal, fue de 26.79 cm para las hembras y 26.86 cm para los machos (Fig. 8). Las longitudes medias de captura comercial

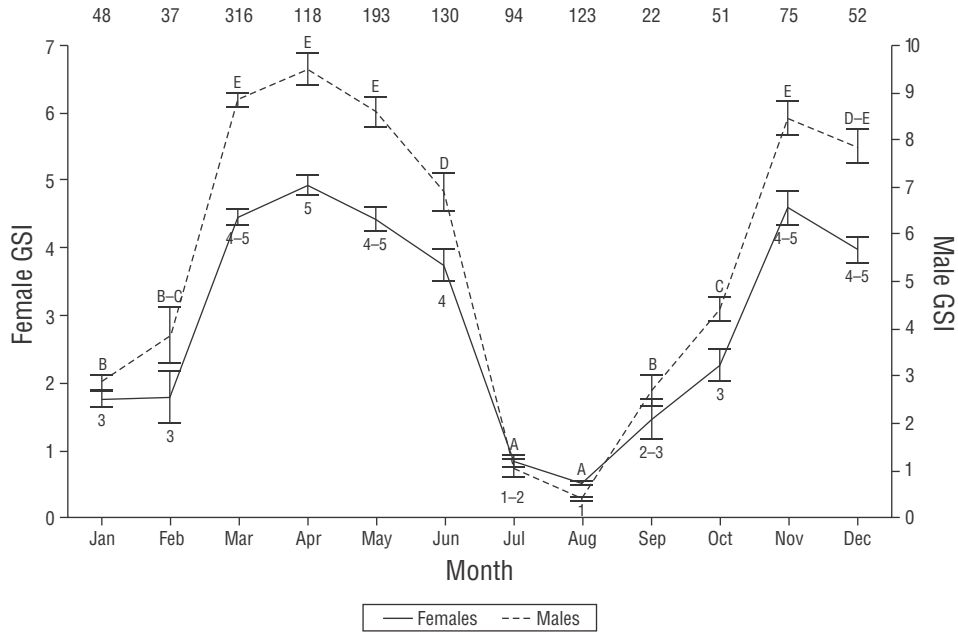


Figure 3. Monthly variation of the gonadosomatic index (GSI, mean ± standard error of the mean) for *Paranthias colonus* females and males caught in Navidad Bay, Jalisco, Mexico.

Figura 3. Variación mensual del índice gonadosomático (GSI, media ± error estándar de la media) de hembras y machos de *Paranthias colonus* capturados en la bahía de Navidad, Jalisco, México.

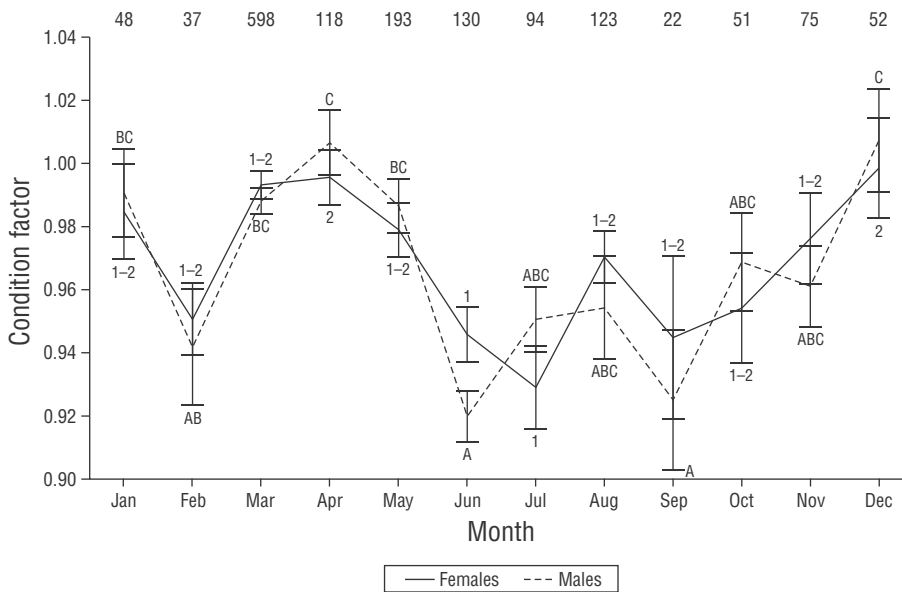


Figure 4. Monthly variation of the relative condition factor (mean ± standard error of the mean) for *Paranthias colonus* females and males caught in Navidad Bay, Jalisco, Mexico.

Figura 4. Variación mensual del factor de condición relativo (media ± error estándar de la media) de hembras y machos de *Paranthias colonus* capturados en la bahía de Navidad, Jalisco, México.

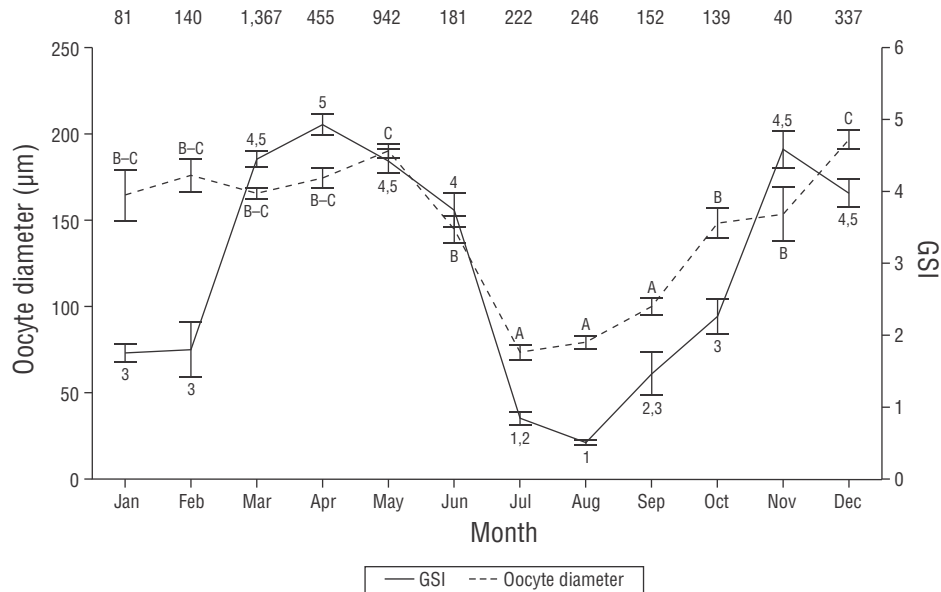


Figure 5. Monthly variation of oocyte diameter and the gonadosomatic index (GSI) for *Paranthias colonus* caught in Navidad Bay, Jalisco, Mexico.

Figura 5. Variación mensual del diámetro del ovocito y el índice gonadosomático (GSI) de *Paranthias colonus* capturada en la bahía de Navidad, Jalisco, México.

structure of the population in an area of interest (Gallardo-Cabello et al. 2007). The maximum and average length values for *P. colonus* found in this work are close to those reported by Espino-Barr et al. (2004) (maximum: 38.31; mean: 28.67 cm) on the coast of Jalisco and by Mendoza-Cruz et al. (2013) in El Sargento, Baja California Sur (maximum: 39.00 cm). Espino-Barr et al. (2003) recorded shorter lengths (maximum: 35.30 cm; mean: 27.90 cm) for the coast of Colima. The slight differences between these values could be related to the sample size, catch period, collection site, and fishing gear used (Cruz-Romero et al. 1987, Sadovy and Shapiro 1987, Craig et al. 1999).

Sex ratio is an important element in the population structure of species. The difference in the number of individuals in each sex can vary between populations and during the life cycle because of changes in environmental factors, food availability, and mortality, among other factors (Nikolsky 1963). The sex ratio recorded in this study for *P. colonus* did not show differences in the number of females and males. In contrast, for *Paranthias furcifer*, Posada-López (1996) found that the number of females was greater than the number of males (1.3:1.0), and this difference in sex ratio is attributable to the influence of depth at the sampling site. Similarly, studies have found that the genera *Epinephelus* (Caballero-Arango et al. 2008, Erisman 2008, De Martini et al. 2011, Ruiz-Ramírez et al. 2018) and *Mycteroperca* (Caballero-Arango et al. 2011), also in the Serranidae family, are represented by a greater number of females; these genera, however, are protogynous hermaphrodites.

para las hembras (30.30 cm) y los machos (30.40 cm) indicaron que, respectivamente, el 79.70% y el 83.30% de los organismos ya se habían reproducido por lo menos una vez.

DISCUSIÓN

Conocer el intervalo y/o el promedio de la longitud de los organismos capturados por las pesquerías es importante, ya que esto ayuda a conocer la estructura de la población en una zona de interés (Gallardo-Cabello et al. 2007). La longitud máxima y la longitud media encontradas para *P. colonus* en este trabajo son cercanas a las reportadas por Espino-Barr et al. (2004) (máxima: 38.31; media: 28.67 cm) en la costa de Jalisco y por Mendoza-Cruz et al. (2013) en El Sargento, Baja California Sur (máxima: 39.00 cm). Espino-Barr et al. (2003) registraron longitudes menores (máxima: 35.30 cm; media: 27.90 cm) para la costa de Colima. Las ligeras diferencias entre estos valores podrían estar relacionadas con el tamaño de muestra, el periodo de captura, el sitio de recolecta y el arte de pesca utilizado (Cruz-Romero et al. 1987, Sadovy y Shapiro 1987, Craig et al. 1999).

La proporción sexual es un elemento importante en la estructura poblacional de las especies. La diferencia en el número de individuos de cada sexo puede variar entre poblaciones y durante el ciclo de vida debido a cambios en los factores ambientales, la disponibilidad de alimento, la mortalidad, entre otros (Nikolsky 1963). La proporción sexual registrada en este estudio para *P. colonus* no presentó diferencia en el número de hembras y machos. En contraste, para *Paranthias furcifer*, Posada-López (1996) encontró que

Identifying the reproductive season is an essential objective in studies similar to the present one. To achieve this, studies have frequently analyzed the percentages of gonadal maturity stages; for example, this has been done for different serranid species, such as *P. furcifer* (Posada-López 1996), *Mycteroperca tigris* (Caballero-Arango et al. 2011), *Epinephelus acanthistius* (Díaz-Madrid et al. 2012), and *Epinephelus labriformis* (Ruiz-Ramírez et al. 2018). As in previous works, the present study used a morphochromatic maturation scale to define the *P. colonus* reproductive season. In addition, the monthly analysis of GSI is a useful method to delimit the reproductive season of the species; an increase in GSI indicates gonad maturity, whereas a decrease reveals spawning or inactivity (Htun-Han 1978). On the other hand, studies can analyze the variation in the average OD throughout the year to enhance the delimitation of a fish reproductive season (Lucano-Ramírez et al. 2016; Ruiz-Ramírez et al. 2018; Lucano-Ramírez et al. 2019a, b). Therefore, according to the maximum values of female and

el número de hembras fue mayor que el número de machos (1.3:1.0), y esta diferencia en la proporción sexual se atribuye a la influencia de la profundidad en el sitio de muestreo. De igual manera, se ha encontrado que los géneros *Epinephelus* (Caballero-Arango et al. 2008, Erisman 2008, De Martini et al. 2011, Ruiz-Ramírez et al. 2018) y *Mycteroperca* (Caballero-Arango et al. 2011), también de la familia Serranidae, han estado representados por un número mayor de hembras, aunque es importante mencionar que estos géneros son hermafroditas protóginas.

Conocer la temporada reproductiva es un objetivo esencial en estudios similares al actual. Para lograrlo, frecuentemente, se han analizado los porcentajes de los estadios de madurez gonádica, tal como se ha realizado para distintas especies de serránidos, como *P. furcifer* (Posada-López 1996), *Mycteroperca tigris* (Caballero-Arango et al. 2011), *Epinephelus acanthistius* (Díaz-Madrid et al. 2012) y *Epinephelus labriformis* (Ruiz-Ramírez et al. 2018). Al igual que en trabajos anteriores, en el presente estudio se

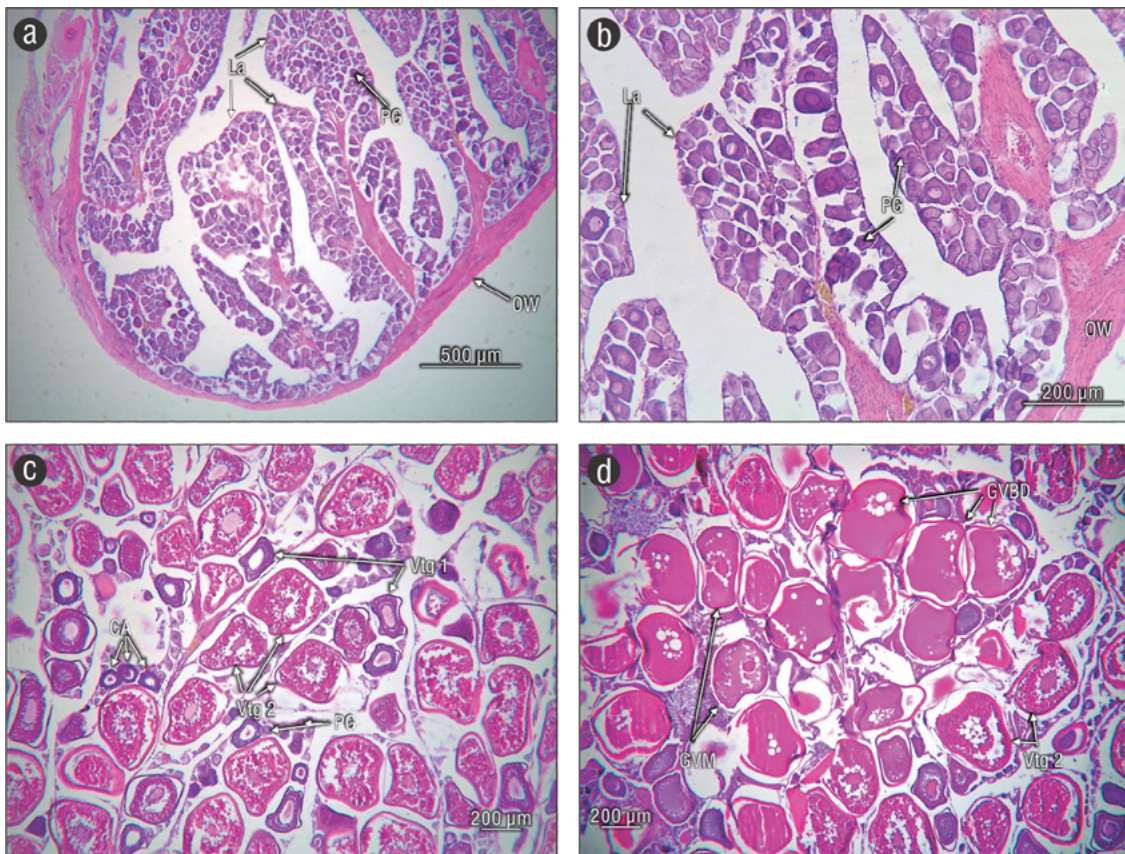


Figure 6. *Paranthias colonus* ovary with asynchronous oocyte development. (a, b) Immature phase with ovarian wall (OW), primary growth oocyte (PG), and lamellae (La). (c) PG, cortical alveolar (CA), primary vitellogenic oocyte (Vtg 1), and secondary vitellogenic oocyte (Vtg 2). (d) Oocytes in late germinal vesicle migration (GVM), Vtg 2, and germinal vesicle breakdown (GVBD).

Figura 6. Ovario de *Paranthias colonus* con ovocitos con desarrollo asincrónico. (a, b) Estadio inmaduro con túnica ovárica (OW), ovocitos en crecimiento primario (PG) y lamelas (La). (c) Ovocitos en PG, alveolos corticales (CA), vitelogénesis primaria (Vtg 1) y vitelogénesis secundaria (Vtg 2). (d) Ovocitos en migración tardía de la vesícula germinal (GVM), Vtg 2 y vesícula germinal degradada (GVBD).

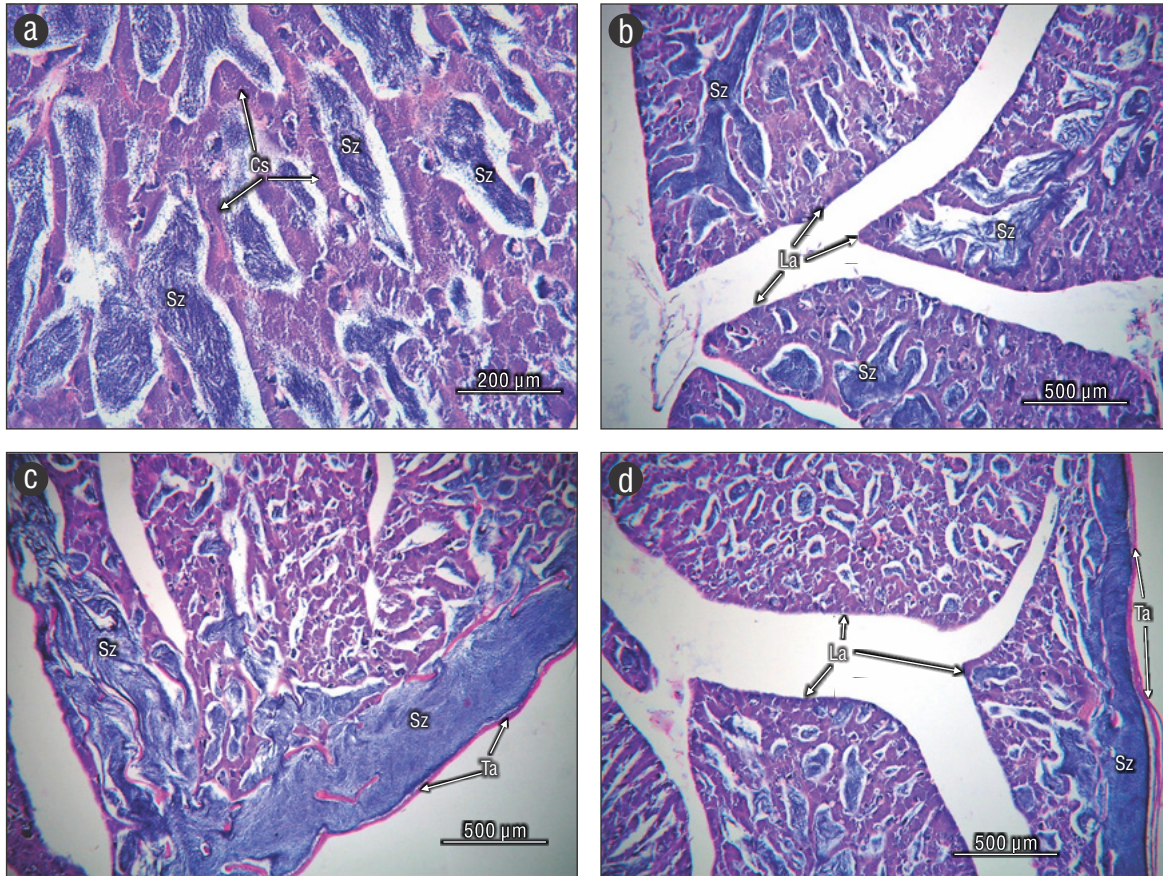


Figure 7. *Paranthias colonus* unrestricted lobular testes. (a) Lobules with spermatogenesis in cysts (Cs) and spermatozoa (Sz). (b) Lamellae (La), Sz, and continuous germinal epithelium (CGE). (c, d) Sz, tunica albuginea (Ta), and La.

Figura 7. Testículos con desarrollo lobular no restringido de *Paranthias colonus*. (a) Lóbulos con espermatogénesis en cistos (CS) y espermatozoides (Sz). (b) Lamelas (La), Sz y epitelio germinal continuo (CGE). (c, d) Sz, túnica albuginea (Ta) y La.

male GSI, maximum values of average OD, and highest percentages of mature gonads, *P. colonus* has 2 reproductive periods, one from March to June and the other from November to December; both had equal intensity, but the first was somewhat longer and more marked. Other serranid species, such as *M. tigris* (in Campeche, Caballero-Arango et al. 2011) and *E. labriformis* (in Jalisco; Erisman 2008, Ruiz-Ramírez 2017) showed the same pattern (2 reproductive periods). In the case of *P. furcifer* in southwestern Puerto Rico, spawning occurs in 2 periods associated with the full moon in November and December (Posada-López 1996), and these months coincide with one of the reproductive periods observed in the present study for *P. colonus*. In the study region, intense upwelling occurs from February to May and causes a high concentration of chlorophyll *a* and an increase in productivity (Ambriz-Arreola et al. 2012). This period of enrichment benefits species that spawn at this time, as is the case for *P. colonus*. In November and December, the period of cyclones and rain ends, temperature

empleó una escala de maduración morfo cromática para definir la temporada reproductiva de *P. colonus*. El análisis mensual del IGS también es un método útil para delimitar la temporada reproductiva de las especies; el aumento del IGS indica madurez en la gónada, mientras que el descenso revela desove o inactividad (Htun-Han 1978). Por otra parte, el análisis de la variación del DO medio a lo largo del año se puede emplear para reforzar el establecimiento de una temporada reproductiva de peces (Lucano-Ramírez et al. 2016; Ruiz-Ramírez et al. 2018; Lucano-Ramírez et al. 2019a, b). Entonces, de acuerdo con los valores máximos del IGS de hembras y machos, los valores máximos del DO medio y los mayores porcentajes de gónadas maduras, *P. colonus* presenta 2 periodos reproductivos, uno de marzo a junio y otro de noviembre a diciembre, con la misma intensidad, aunque el primero fue un poco más amplio y marcado. El mismo patrón (2 periodos reproductivos) fue observado en otras especies de serránidos, como *M. tigris* (en Campeche, Caballero-Arango et al. 2011) y *E. labriformis*

begins to drop, and oceanographic conditions are intermediate. The influence here is not clear, but these months of climatic transition could bring a benefit to some species that has yet to be demonstrated.

The RCF evaluates the general welfare of organisms associated with the change in corpulence, growth, and sexual maturity (Rodríguez-Gutiérrez 1992). This factor depends on age, sex, season, maturation stage, diet, fat tissue reserves, and muscle development (Barnham and Baxter 1998). In *P. colonus*, the RCF showed a positive correlation with GSI, which indicates that reproduction is certainly related to the condition of the organism but that the reproductive process does not significantly affect the condition of the organism. A similar trend was reported by Ruiz-Ramírez et al. (2017), who pointed out that the condition factor for *E. labriiformis* was relatively constant as the reproduction period progressed. Furthermore, Estrada-Godínez et al. (2011) mentioned that *Mycteroperca rosacea*, as well as other serranids and tropical fish species, do not stop feeding during the maturation and spawning period.

Many species of the Serranidae family are hermaphrodites, including those of the genera *Cephalopholis*, *Epinephelus*, *Mycteroperca*, and *Plectropomus* (Sadovy de Mitcheson and Liu 2008). According to Sadovy and Shapiro (1987), to determine if a species is a hermaphrodite, we must observe individuals in the process of changing sex (individuals in transition), for example, a regressing ovary that has cysts with cells in some phase of spermatogenesis appearing in the germinal epithelium (Smith 1965). Although *P. colonus*

(en Jalisco; Erisman 2008, Ruiz-Ramírez 2017). En el caso de *P. furcifer* en el suroeste de Puerto Rico, el desove ocurre en 2 periodos asociados con la luna llena en noviembre y diciembre (Posada-López 1996), y estos meses coinciden con uno de los periodos de reproducción observados en el presente estudio para *P. colonus*. En la región de estudio ocurren intensas surgencias de febrero a mayo que provocan alta concentración de clorofila *a* y aumento en la productividad (Ambriz-Arreola et al. 2012). Este periodo de enriquecimiento beneficia a especies que desovan en este tiempo, como es el caso de *P. colonus*. En noviembre y diciembre termina el periodo de ciclones y lluvias, la temperatura empieza a bajar y las condiciones oceanográficas son intermedias. No queda claro cuál es la influencia aquí, pero estos meses de transición climática podrían tener un beneficio en algunas especies que aún está por demostrarse.

El FCR evalúa el bienestar general de los organismos asociado con el cambio de corpulencia, el crecimiento y la madurez sexual (Rodríguez-Gutiérrez 1992). Este factor depende de la edad, el sexo, la estación, el estado de maduración, la alimentación, las reservas de tejido graso y el desarrollo muscular (Barnham y Baxter 1998). En *P. colonus*, el FCR presentó correlación positiva con el IGS, lo cual indica que la reproducción y la condición del organismo tienen cierta relación, pero que el proceso reproductivo no afecta de manera importante la condición del organismo. Una tendencia semejante fue reportada por Ruiz-Ramírez et al. (2017), quienes señalaron que el factor de condición para *E. labriiformis* fue relativamente constante conforme avanzó

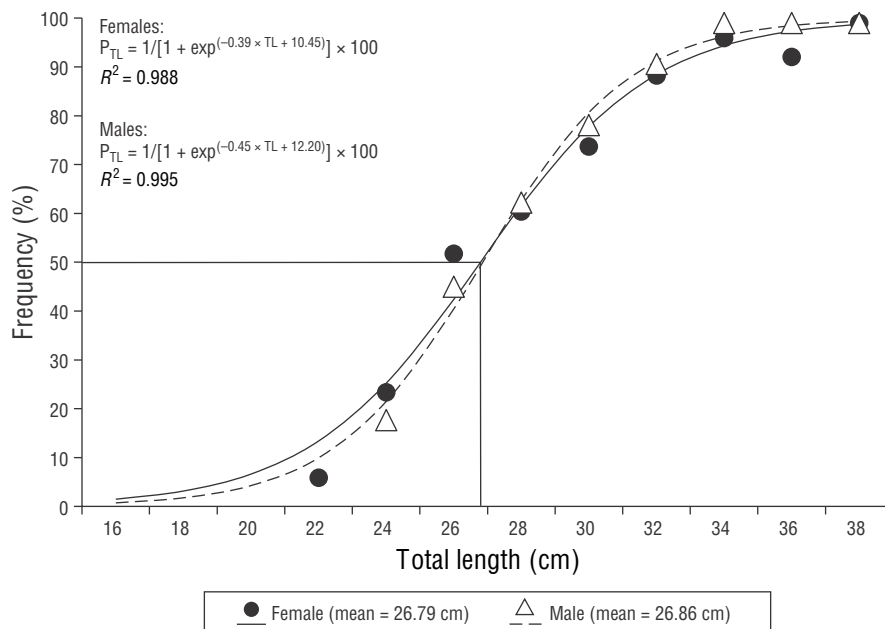


Figure 8. Frequency of mature *Paranthias colonus* females and males caught in Navidad Bay, Jalisco, Mexico.

Figura 8. Frecuencia de hembras y machos maduros de *Paranthias colonus* capturados en la bahía de Navidad, Jalisco, México.

belongs to the Serranidae family, we observed no organisms in transition from female to male or vice versa, found no differences in the length interval between females and males, and found both small and large females and males, so we can assume that this species is not a hermaphrodite. Sadovy de Mitcheson and Liu (2008) mentioned that some species are known to be gonochoric and cited, among them, the species of the genus *Paralabrax*, *Epinephelus striatus*, *M. rosacea*, and *P. furcifer*.

No studies have been found that describe the development of *P. colonus* oocytes. Considering the results obtained in the present work, the development is of the asynchronous type. Nagahama (1983) and Maack and George (1999) indicated that species that show oocytes with asynchronous development can have a long reproductive season, during which they spawn several times. In view of the above, we agree with these authors, since *P. colonus* showed a prolonged reproductive period with 2 maximum stages of 4 and 2 months each.

Few studies have analyzed testis development in fish, since changes in the cells are difficult to distinguish (West 1990). The *P. colonus* testis was organized by lobes, and these, by cysts within them, which are traits of lobular-type development. This type of testicular organization has been recorded in different fishes (Grier et al. 1980; Grier 1993; Albieri et al. 2010; Ruiz-Ramírez et al. 2012, 2017; Lucano-Ramírez et al. 2014, 2016, 2017). In addition, we observed folds in the testis of *P. colonus* (similar to the lamellae of the ovaries) where the sperm cells were organized, something also observed in *E. labrifomis* (Ruiz-Ramírez 2018), but we never observed oocytes.

To rationally manage fishing on populations subject to exploitation, identifying L_{50} is essential because it allows proposing regulation measures (minimum catch length, certain fishing gear) (Jennings et al. 2001, Ruiz-Ramírez et al. 2018). This and other studies have estimated L_{50} for different species in order to learn if they reproduce at least once before being captured (Ruiz et al. 1999, Guirao et al. 2005, Lucano-Ramírez et al. 2016, Ramírez et al. 2018), a highly recommended estimation (Beverton and Holt 1957). In the present work, we observed that the L_{50} of females and males were close (26.80 and 26.90 cm, respectively). This observation is common and has been reported for *Diodon holocanthus* (Lucano-Ramírez et al. 2011) and *Lutjanus argentiventris* (Lucano-Ramírez et al. 2014); although Posada-López (1996) did not mention the L_{50} for *P. furcifer*, the smallest female and male with mature gonads had similar lengths (14.40 and 13.80 cm fork length, respectively). In the study region, commercial catches of *P. colonus* include a large percentage of individuals (80%–83%) that have already had at least one reproductive event, which indicates that a large part of the population manages to reproduce and give continuity to the species. It is very important to continue studies bearing basic information on this species that generates medium- and long-term benefits.

el periodo de reproducción. Por otra parte, Estrada-Godínez et al. (2011) mencionaron que *Mycteroperca rosacea*, así como otras especies de serránidos y peces tropicales, no deja de alimentarse durante el periodo de maduración y desove.

Muchas especies de la familia Serranidae son hermafroditas, entre estas, las de los géneros *Cephalopholis*, *Epinephelus*, *Mycteroperca* y *Plectropomus* (Sadovy de Mitcheson y Liu 2008). Según Sadovy y Shapiro (1987), para sustentar que una especie es hermafrodita, se deben observar individuos en proceso de cambio de sexo (individuos en transición), por ejemplo, que en un ovario en regresión aparezcan en el epitelio germinal cistos con células en alguna fase de la espermatogénesis (Smith 1965). En el caso de *P. colonus*, si bien pertenece a la familia Serranidae, no se encontró ningún organismo en transición de hembra a macho o viceversa, no se registraron diferencias en el intervalo de longitud de hembras y machos, y se encontraron tanto hembras como machos pequeños y grandes, por lo que se puede suponer que esta especie no es hermafrodita. Sadovy de Mitcheson y Liu (2008) mencionaron que se conocen especies gonocóricas y citan, entre ellas, las especies del género *Paralabrax*, *Epinephelus striatus*, *M. rosacea* y *P. furcifer*.

No se han encontrado trabajos que describan el desarrollo de los ovocitos de *P. colonus*. Con base en los resultados obtenidos en el presente trabajo, el desarrollo es del tipo asincrónico. Nagahama (1983) y Maack y George (1999) mencionaron que las especies que tienen ovocitos con desarrollo asincrónico pueden presentar una temporada reproductiva amplia, durante la cual desovan en varias ocasiones. Considerando lo anterior, coincidimos con estos autores, ya que *P. colonus* presentó un periodo reproductivo prolongado con 2 etapas máximas de 4 y 2 meses cada una.

Son pocos los trabajos que analizan el desarrollo del testículo en peces, debido a que los cambios en las células son difíciles de distinguir (West 1990). El testículo de *P. colonus* estuvo organizado por lóbulos, y estos, por cistos en su interior, rasgos de un desarrollo del tipo lobular. Este tipo de organización testicular se ha registrado en diferentes especies de peces (Grier et al. 1980; Grier 1993; Albieri et al. 2010; Ruiz-Ramírez et al. 2012, 2017; Lucano-Ramírez et al. 2014, 2016, 2017). Además, en el testículo de *P. colonus* se observaron pliegues (semejantes a las lamelas de los ovarios) en donde se encontraron organizadas las células espermáticas, algo observado también en *E. labrifomis* (Ruiz-Ramírez 2018), mas nunca se observaron ovocitos.

Para la gestión racional de la pesca sobre poblaciones sujetas a explotación, es elemental conocer la L_{50} , ya que permite proponer medidas de regulación (longitud mínima de captura, determinadas artes de pesca) (Jennings et al. 2001, Ruiz-Ramírez et al. 2018). El presente y otros trabajos han estimado la L_{50} de diferentes especies para saber si estas se reproducen por lo menos una vez antes de ser capturadas (Ruiz et al. 1999, Guirao et al. 2005, Lucano-Ramírez et al. 2016, Ruiz-Ramírez et al. 2018), una estimación muy recomendada (Beverton y Holt 1957). En el presente trabajo se observó

ACKNOWLEDGMENTS

This research was funded by the University of Guadalajara. The authors thank Manuel Díaz and his companions for their help in carrying out the fishing activities, the cooperatives “Rivera Melaque” and “Punta Farallón” for their consent for the use of their facilities, and the students for their collaboration during sampling.

English translation by Claudia Michel-Villalobos.

REFERENCIAS

- Albieri RJ, Araujo FG, Ribeiro TP. 2010. Gonadal development and spawning season of white mullet *Mugil curema* (Mugilidae) in a tropical bay. *J Appl Ichthyol.* 26(1):105–109. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01369.x>
- Ambriz-Arreola I, Gómez-Gutiérrez J, Franco-Gordo MC, Lavaniegos BE, Godínez-Domínguez E. 2012. Influence of coastal upwelling-downwelling variability on tropical euphausiid abundance and community structure in the inshore Mexican central Pacific. *Mar Ecol Prog Ser.* 451:119–136. <https://doi.org/10.3354/meps09607>
- Barnham C, Baxter A. 1998. Condition factor, K, for salmonid fish. *Fisheries Notes:*1–3. FN0005
- Beverton RJH, Holt SJ. 1957. *On the Dynamics of Exploited Fish Populations.* London (United Kingdom): Ministry of Agriculture, Fisheries and Food. (ser. 2; vol. 19).
- Brown-Peterson NJ, Wyanski DM, Saborido-Rey F, Macewicz BJ, Lowerre-Barbieri SK. 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Mar Coast Fish.* 3(1):52–70. <https://doi.org/10.1080/19425120.2011.555724>
- Burton ML, Brennan KJ, Muñoz RC, Parker RO Jr. 2005. Preliminary evidence of increased spawning aggregations of mutton snapper (*Lutjanus analis*) at Riley’s Hump two years after establishment of the Tortugas South Ecological Reserve. *Fish Bull.* [accessed 2020 Sep 13]; 103(2):404–410. <https://spo.nmfs.noaa.gov/content/preliminary-evidence-increased-spawning-aggregations-mutton-snapper-lutjanus-analis-rileys>
- Caballero-Arango D, Brulé T, Colás-Marrufó T, Tuz-Sulub A, Puerto-Novelo E. 2011. Sexualidad y ciclo sexual de la cuna gata *Mycteroperca tigris* de los arrecifes coralinos del Banco de Campeche (Sureste del Golfo de México) = Sexuality and Sexual Cycle of the Tiger Grouper *Mycteroperca tigris* from Coral Reefs of the Campeche Bank (Southeastern of Gulf of Mexico). *Proceedings of the 63rd Gulf and Caribbean Fisheries Institute;* 1–5 Nov 2010; San Juan Puerto Rico. p. 193–197.
- Caballero-Arango D, Brulé T, Montero-Muñoz JL, Colás-Marrufó T. 2008. Análisis preliminar sobre la variación de algunos parámetros reproductivos del mero rojo del Banco de Campeche en el periodo 1989-2004 = Preliminary Analysis on the Variation of Some Reproductive Parameters of Bank of Campeche’s “Red Grouper” in the Period 1989-2004. *Proceedings of the 60th Gulf and Caribbean Fisheries Institute;* 5–9 Nov 2007; Punta Cana, Dominican Republic. p. 247–253.
- Craig MT, Pondella DJ, Hafner JC. 1999. Analysis of age and growth in two eastern Pacific groupers (Serranidae: Epinephelinae). *Bull Mar Sci.* 65(3):807–814.
- Cruz-Romero M, Espino-Barr E, García-Boa A. 1987. Edad y crecimiento en la cabrilla *Epinephelus labriformis* (Jenyns, 1843) en el estado de Colima. *Acta Cient Potos.* 9:165–176.
- De Martini EE, Everson AR, Nichols RS. 2011. Estimates of body sizes at maturation and at sex change, and the spawning seasonality and sex ratio of the endemic Hawaiian grouper (*Hyporthodus quernus*, F. Epinephelidae). [accessed 2020 Oct 19]; *Fish Bull.* 109(1):123–134. <https://spo.nmfs.noaa.gov/content/estimates-body-sizes-maturation-and-sex-change-and-spawning-seasonality-and-sex-ratio>
- Díaz-Madrid LC, Vega AJ, Robles PYA. 2012. Descripción macro y microscópica de las gónadas de la cherna roja: *Epinephelus acanthistius* (Serranidae) capturadas en el parque nacional Coiba, Pacífico Panameño. *Tecnociencia.* 14(2):5–21.
- Erismán B. 2008. *Reproductive biology and evolution of Epinephelid and Serranid (Perciformes, Epinephelidae, Serranidae) [dissertation].* [San Diego (CA)]: Scripps Institution of Oceanography, University of California. p. 46–97
- Espino-Barr E, Cabral-Solis EG, García-Boa A, Puentes-Gómez M. 2004. *Especies marinas con valor comercial de la costa de Jalisco, México.* Manzanillo (Mexico): Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto Nacional de Pesca, Centro Regional de Investigación Pesquera. 145 p.
- Espino-Barr E, Cruz-Romero M, García-Boa A. 2003. *Peces marinos con valor comercial de la costa de Colima, México.* Manzanillo (Mexico): Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto Nacional de Pesca, Centro Regional de Investigación Pesquera. 106 p.
- Estrada-Godínez JA, Maldonado-García M, Gracia-López V, Carrillo M. 2011. Reproductive cycle of the leopard grouper *Mycteroperca rosacea* in La Paz Bay, Mexico = Ciclo reproductivo de la cabrilla sardinera *Mycteroperca rosacea* en la bahía de La Paz, México. *Cienc Mar.* 37(4):425–441. <https://doi.org/10.7773/cm.v37i4A.1954>
- Everson AR, Williams HA, Ito BM. 1989. Maturation and

- reproduction in two Hawaiian eteline snappers, uku, *Aprion vireescens*, and onaga, *Etelis coruscans*. Fish Bull. 87:877–888.
- Gallardo-Cabello M, Espino-Barr E, Garcia-Boa A, Cabral-Solis EG, Puente-Gomez M. 2007. Study of the growth of the green Jack *Caranx caballus* (Günther, 1868) in the coast of Colima, México. J Fish Aquat Sci. 2(2):131–139.
<https://doi.org/10.3923/jfas.2007.131.139>
- Granados-Lorencio C. 1996. Ecología de Peces. Bogotá (Colombia): Mac Graw Hill. p. 161–200.
- Grier HJ. 1993. Comparative organization of the Sertoli cells including the Sertoli cell barrier. In: Russell LD, Griswold MD (eds.), The Sertoli Cell. Clearwater (FL): Cache River Press. p. 703–739.
- Grier HJ, Linton JR, Leatherland JF, de Vlaming VL. 1980. Structural evidence for two different testicular types in teleost fishes. Am J Anat. 159(3):331–345.
<http://doi.org/10.1002/aja.1001590307>
- Guirao R, Socorro J, Reyes T, Roo J, Fernández-Palacios H, Izquierdo MS. 2005. Estudio del desarrollo gonadal del jurel dentón *Pseudocaranx dentex* (Bloch y Schneider, 1801) en aguas costeras de las islas Canarias = Gonadal development in striped jack *Pseudocaranx dentex* (Bloch & Schneider, 1801) in Canary Islands coastal waters. Bol Inst Esp Oceanogr. 21(1–4):253–264.
- Heemstra PC, Randall JE. 1993. FAO species catalogue. Vol. 16, Groupers of the world (Family Serranidae, subfamily Epinephelinae): An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rockcod, hind, coral grouper, and lyretail species known to date. Rome (Italy): FAO Fisheries Synopsis.
- Htun-Han M. 1978. The reproductive biology of the dab *Limanda limanda* (L.) in the North Sea: gonosomatic index, hepatosomatic index and condition factor. J Fish Biol. 13(3):369–378.
<http://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1978.tb03445.x>
- Jennings S, Kaiser MJ, Reynolds JD. 2001. Marine Fisheries Ecology. Oxford (United Kingdom): Blackwell. p. 239–257.
- Lucano-Ramírez G, Gómez-García MJ, Ruiz-Ramírez S, González-Sansón G, Aguilar-Betancourt C, Flores-Ortega JR. 2019a. Reproductive characteristics of the sole *Achirus mazatlanus* (Pleuronectiformes: Achiridae) in the Barra de Navidad coastal lagoon, Jalisco, Mexico = Aspectos reproductivos del lenguado *Achirus mazatlanus* (Pleuronectiformes: Achiridae) en la laguna costera de Barra de Navidad, Jalisco, México. Cienc Mar. 45(2):47–58.
<https://doi.org/10.7773/cm.v45i2.2952>
- Lucano-Ramírez G, Pérez-Peña E, Ruiz-Ramírez S, Rojo-Vázquez J, González-Sansón G. 2011. Reproducción del pez erizo, *Diodon holocanthus* (Pisces: Diodontidae) en la plataforma continental del Pacífico central mexicano = Reproduction of the Spiny Puffer, *Diodon holocanthus* (Pisces: Diodontidae) in the continental shelf of Mexican Central Pacific. Rev Biol Trop. 59(1):217–232. <http://hdl.handle.net/10669/26165>
- Lucano-Ramírez G, Rivera-Ríos EG, Ruiz-Ramírez S, González-Sansón G, Pérez-Toledo A. 2016. Reproducción de *Carangoides vinctus* (Perciformes: Carangidae) en el Pacífico central mexicano = Reproduction of *Carangoides vinctus* (Perciformes: Carangidae) in the Mexican Central Pacific. Lat Am J Aquat Res. 44(3):610–622.
<http://doi.org/10.3856/vol44-issue3-fulltext-20>
- Lucano-Ramírez G, Robles-Ravelero M, Ruiz-Ramírez S, González-Sansón G, Aguilar-Betancourt C, Perez-Toledo A. 2019b. Biología reproductiva de *Mulloidichthys dentatus* (Perciformes: Mullidae) en el Pacífico tropical mexicano. Rev Biol Mar Oceanogr. 54(1):118–128.
<https://doi.org/10.22370/rbmo.2019.54.1.1656>
- Lucano-Ramírez G, Ruiz-Ramírez S, González-Sansón G, Ceballos-Vázquez BP. 2014. Reproductive biology of the yellow snapper, *Lutjanus argentiventris* (Pisces, Lutjanidae), from the Mexican central Pacific = Biología Reproductiva del pargo alazán, *Lutjanus argentiventris* (Pisces, Lutjanidae), en el Pacífico central mexicano. Cienc Mar. 40(1):33–44.
<https://doi.org/10.7773/cm.v40i1.2325>
- Lucano-Ramírez G, Villagrán-Santa Cruz M, Ruiz-Ramírez S, López-Murillo T. 2001. Histology of the oocytes of *Lutjanus peru* (Nichols and Murphy, 1922) (Pisces: Lutjanidae) = Histología de los ovocitos de *Lutjanus peru* (Nichols y Murphy, 1922) (Pisces: Lutjanidae). Cienc Mar. 27(3):335–349.
<https://doi.org/10.7773/cm.v27i3.493>
- Maack G, George MR. 1999. Contributions to the reproductive biology of *Engrasicholina punctifer* Fowler, 1938 (Engraulidae) from West Sumatra, Indonesia. Fish Res. 44(2):113–120.
[https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(99\)00084-3](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00084-3)
- Mendoza-Cruz M, Valles-Vega I, Lozano-Cobo H, Gómez del Prado-Rosas MC, Castro-Moreno PN. 2013. Parasitofauna de *Paranthias colonus* (Valenciennes, 1846) en el Sargento, Baja California Sur, México. Neotrop Helminthol. [accessed 2021 Jan 03]; 7(1):13–18. <https://sisbib.unmsm.edu.pe/bvrevistas/neohel/v7n1/pdf/a03v7n1.pdf>
- Nagahama Y. 1983. The functional morphology of teleost gonads. In: Hoar WS, Randall DJ, Donaldson EM (eds.), Fish Physiology. Orlando (FL): Academic Press. (Reproduction; vol. 9). p. 223–275.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60290-3](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60290-3)
- Nemeth RS, Blondeau J, Herzlieb S, Kadison E. 2007. Spatial and temporal patterns of movement and migration at spawning aggregations of red hind, *Epinephelus guttatus*, in the U.S. Virgins Islands. Environ Biol Fish. 78:365–381.
<http://doi.org/10.1007/s10641-006-9161-x>
- Nikolsky GV. 1963. The Ecology of Fish. New York: Academic Press. 352 p.
- Posada-López JM. 1996. Life-history, reproductive biology and sexual pattern of the Creole fish, *Paranthias furcifer* (Valenciennes, 1828) (Pisces: Serranidae) [dissertation]. [Mayagüez (Puerto Rico)]: University of Puerto Rico.
- Ralston S. 1987. Mortality rates of snappers and groupers. In: Polovina JJ, Ralston S (eds.), Tropical snappers and groupers. Biology and Fisheries Management. Boulder: Westview Press. p. 375–404.
- Rodríguez-Gutiérrez M. 1992. Técnicas de Evaluación Cuantitativa de la Madurez Gonádica en Peces. Mexico: AGT Editor. 79 p.
- Rodríguez-Romero J, Cárdenas L, Pérez-Urbiola JC, Hinohuye-Rivera R, Silva-Hernández MA. 2001. A spinal column malformation in creolefish *Paranthias colonus* (Osteichthys: Serranidae). Rev Biol Trop. 49(3–4):1267–1268.
- Rojo-Vázquez J, Aguilar-Palomino B, Galvan-Piña VH, Godínez-Domínguez E, Hernández-Vázquez S, Ruiz-Ramírez S, Lucano-Ramírez G. 2001. Ictiofauna de la pesquería ribereña en Bahía de Navidad, Jalisco, México, asociada al evento El Niño 1997–1998. Rev Biol Trop. 49(3–4):915–929.
- Ruiz LJ, Figueroa RM, Prieto AA. 1999. Ciclo reproductivo de *Lactophrys quadricornis* (Pisces: Ostraciidae) de la costa nororiental de Venezuela. Rev Biol Trop. 47(3):561–570.
<http://doi.org/10.15517/RBT.V47I3.19207>
- Ruiz-Ramírez S, Lucano-Ramírez G, González-Sansón G, Rojo-Vázquez JA, Arellano-Martínez M. 2012. Biología reproductiva de *Anisotremus interruptus* (Perciformes: Haemulidae) en el Pacífico central mexicano. Rev Biol Trop. 60(2):709–720.
<http://doi.org/10.15517/rbt.v60i2.3986>
- Ruiz-Ramírez S, Molina Arenas EG, Lucano-Ramírez G, Aguilar-Betancourt C, Flores-Ortega JR, Kosonoy-Aceves D, González-Sansón G. 2017. Aspectos reproductivos de la lisa *Mugil curema*

- (Mugiliformes: Mugilidae) en la laguna costera de Barra de Navidad, Jalisco, México. *Lat Am J Aquat Res.* 45(2):443–456. <https://doi.org/10.3856/vol45-issue2-fulltext-19>
- Ruiz-Ramírez S, Pérez-Segoviano AM, Lucano-Ramírez G, González-Sansón G, Aguilar-Betancourt C, Flores-Ortega JR. 2018. Reproducción de la cabrilla pinta *Epinephelus labriformis* en la Bahía de Navidad, Jalisco, México. *Rev Biol Mar Oceanogr.* 53(3):335–347. <http://doi.org/10.22370/rbmo.2018.53.3.1358>
- Sadovy Y, Shapiro DY. 1987. Criteria for the diagnosis of hermaphroditism in fishes. *Copeia.* 1987(1):136–156. <https://doi.org/10.2307/1446046>
- Sadovy de Mitcheson Y, Liu M. 2008. Functional hermaphroditism in teleosts. *Fish Fisher.* 9(1):1–43. <http://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2007.00266.x>
- Sala E, Aburto-Oropeza O, Paredes G, Thompson G. 2003. Spawning aggregations and reproductive behavior of reef fishes in the Gulf of California. *Bull Mar Sci.* 72(1):103–121.
- Sley A, Jarboui O, Ghorbel M, Bouain A. 2012. Annual reproductive cycle, spawning periodicity and sexual maturity of blue runner *Caranx crysos* (Pisces, Carangidae) from the Gulf of Gabes (Tunisia, Eastern Mediterranean). *J Appl Ichthyol.* 28(5):785–790. <http://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2012.02039.x>
- Smith CL. 1965. The patterns of sexuality and classification of serranid fishes. *Am Mus Novit.* 2207:1–20.
- Starr RM, Sala E, Ballesteros E, Zabala M. 2007. Spatial dynamics of the Nassau grouper *Epinephelus striatus* in a Caribbean atoll. *Mar Ecol Prog Ser.* 343:239–249. <http://doi.org/10.3354/meps06897>
- StatSoft. 2006. Statistica (data analysis software system) v.7.1. [accessed 2019 Nov 22]. <https://www.statsoft.com>.
- Uribe MC, Grier HJ, Mejía-Roa V. 2014. Comparative testicular structure and spermatogenesis in bony fishes. *Spermatogenesis.* 4(3):e983400. <https://doi.org/10.4161/21565562.2014.983400>
- West G. 1990. Methods of assessing ovarian development in fishes: A review. *Aust J Mar Freshwater Res.* 41(2):199–222. <https://doi.org/10.1071/MF9900199>
- Yamamoto K, Yamazaki M. 1961. Rhythm of development in the oocyte of the gold-fish, *Carassius auratus*. *Bull Fac Fish.* 12(2):93–114.

*Received March 2021,
accepted June 2021.*