



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN  
NICOLÁS DE HIDALGO**



**División De Estudios De Posgrado**

**FACULTAD DE BIOLOGÍA**

**Programa Institucional De Maestría En Ciencias Biológicas**

**Área Temática: Ecología Y Conservación**

**“Efecto del cuidado parental en el éxito reproductivo de los machos de  
*Abudefduf troschelii* (Gill, 1862) (Pisces: Pomacentridae)”**

**Tesis**

**Que presenta:**

**BIOL. CARLOS LEVÍ PÉREZ HERNÁNDEZ**

**Como requisito para obtener el título profesional de:**

**Maestro En Ciencias Biológicas**

**Director de Tesis: Dr. Luis Felipe Mendoza Cuenca**

**Morelia, Michoacán, Agosto del 2018**



*El hombre selecciona  
para su bien, la naturaleza lo  
hace para el bien común...*

*Charles Darwin*



## AGRADECIMIENTOS

A Dios...

A mis padres y a mi hermano, por su guía y apoyo.

A la UMSNH, la Facultad de Biología y al Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas, por mi formación académica.

A Lucho por haber sido un gran asesor.

A mis sinodales, por sus valiosas aportaciones a este trabajo.

A Alice por ayudarme a crecer como persona y su apoyo durante el trabajo de campo.

A Pancho y Mauricio por ayudarme en la toma de datos.

A las instituciones que aportaron el recurso para financiar el proyecto: CONACyT, CIC y LANASE.

A todos aquellos por quienes fue posible la realización de este trabajo.

**...Gracias!**





## CONTENIDO

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
HIPÓTESIS.....	7
OBJETIVO GENERAL.....	8
OBJETIVOS PARTICULARES.....	8
MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
Especie de estudio.....	9
Sitio de muestreo.....	9
Análisis de datos.....	11
Efecto de la temperatura en las conductas de cuidado parental y éxito reproductivo de los machos de <i>A. troschelii</i> .....	12
RESULTADOS.....	14
Efecto de la temperatura en las conductas de cuidado parental y éxito reproductivo de los machos de <i>A. troschelii</i> .....	16
DISCUSIÓN.....	18
Efecto de la temperatura en las conductas de cuidado parental y éxito reproductivo de los machos de <i>A. troschelii</i> .....	22
CONCLUSIONES.....	25
LITERATURA CITADA.....	26
FIGURAS.....	32
TABLAS.....	36



## ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

### **Figuras**

Figura 1. Desarrollo de los huevos.....	32
Figura 2. Regresiones MLGM de número de eventos.....	32
Figura 3. Regresiones MLGM de duración.....	33
Figura 4. Regresiones MLGM de receptividad.....	33
Figura 5. Regresiones MLGM de cuidado.....	34
Figura 6 Abanicados y aireaciones bucales promedio por día entre temporadas.....	34
Figura 7 Guardia promedio por día entre temporadas. ....	35



## Tablas

Tabla 1. Descripción de las conductas de <i>A troschelii</i> .....	36
Tabla 2. Análisis de componentes principales de Duración.....	36
Tabla 3. Análisis de componentes principales de Receptividad.....	37
Tabla 4. Análisis de componentes principales de Cuidado.....	37
Tabla 5. Número de huevos y densidad de huevos por cm <sup>2</sup> .....	37
Tabla 6. Modelos lineales generalizados mixtos reducidos.....	38
Tabla 7. Numero promedio de huevos obtenidos por día, por temporada de muestreo.....	38



## RESUMEN

El cuidado parental brinda múltiples beneficios a la progenie a fin de incrementar su sobrevivencia, aun a costa de la adecuación y sobrevivencia de los padres. Se ha asociado el cuidado parental con la elección femenina, favoreciendo el éxito reproductivo de aquellos machos que realicen mayor cuidado paterno. La especie *Abudefduf troschelii* presenta cuidado paterno, donde cuidan y protegen a la progenie desde la oviposición hasta su eclosión. En este trabajo estudiamos las conductas realizadas por los machos de *A. troschelii* durante el periodo completo de cuidado parental de la progenie, esperando evaluar su contribución en el éxito de apareamiento del macho, el éxito de eclosión de la progenie y los patrones de elección por parte de las hembras. El trabajo se realizó en la bahía de La Paz, Baja California sur, mediante filmaciones diarias (más de 258 horas totales de grabación) de la conducta reproductiva de los machos durante la anidación, además se tomaron fotografías de los machos para obtener su longitud y de los nidos para determinar el número de huevos obtenidos por cada macho y evaluar cambios en el área de los huevos. Los resultados muestran el cuidado paterno realizado por los machos incrementa su éxito reproductivo. Se encontró un aumento en las conductas de abanicados conforme se desarrolla la progenie, además de otro tipo de oxigenación las “aireaciones bucales”. Las conductas de territorialidad disminuyeron conforme avanza el periodo de anidación. Las conductas asociadas al desarrollo de la progenie podrían ser un factor de evaluación por las hembras. El tamaño de los machos fue significativo al interactuar con las conductas de cuidado paterno. Se compararon los resultados entre temporadas contrastantes (cálida y fría), donde los machos de la temporada fría fueron más grandes. Sin embargo no se encontraron diferencias en el éxito reproductivo de los machos entre temporadas.

**Palabras clave:** Peces sargento, territorialidad, preferencia de apareamiento, reproducción, éxito de eclosión.



## ABSTRACT

Parental care provides multiple benefits to the offspring in order to increase their survival, even at the expense of the fitness and survival of the parents. Parental care has been associated with female choice, favoring the reproductive success of males who perform higher levels of paternal care. *Abudefduf troschelii* is a species that presents paternal care exclusively, where males take care of the offspring until egg hatching. In this study we analyzed male behavior of *A. troschelii* during the period of parental care, evaluating their contribution in the mating success of the male, in the hatching success of the progeny and the selection patterns by females. We conducted the study in the bay area of La Paz, Baja California Sur, Mexico. Male reproductive behavior was daily recorded during the nesting period (more than 258 recording hours); we also took photographs of the males and their nest to obtain male length and size of the nests. Photographs were used to determine the number of eggs obtained by each male and to evaluate the increases and losses of eggs in the area during the nesting period. The results show that paternal care carried out by the males increases their reproductive success by increasing the survival of the offspring. As the offspring developed an increase in fanning behavior and in "oral aeration" as another type of oxygenation were found. Conversely, territoriality decreased as the nesting period advanced, and it was found to be closely related to guard behavior. The results suggest that parental care could be a factor evaluated by females, especially those behaviors associated with the development of offspring. No correlation was found between the size of the males and the size of their nest; and no differences were found in the reproductive success obtained by the males between seasons.

**Key words:** Pacific sergeant major, territoriality, mating preference, reproduction, hatching success.



## INTRODUCCIÓN

El cuidado parental ha evolucionado múltiples veces en diferentes taxa (Smith, 1997; Dick et al, 1998; Smiseth et al, 2012), por definición, el cuidado parental brinda beneficios directos para la progenie al incrementar su sobrevivencia a costa de la adecuación futura de los padres involucrados (Clutton-Brock, 1991; Smiseth et al, 2012). En peces, alrededor del 30% de las 500 familias descritas muestran algún tipo de cuidado parental (Reynolds et al, 2002 y Green y McCormick, 2004), y de estas especies, el cuidado paterno exclusivo (CP) representa entre el 50 y 84% de los casos. Las formas básicas de cuidado parental, incluyen: la provisión de energía y nutrientes dentro de los huevos; la selección y preparación del sitio de oviposición (Fishelson, 1970; Wootton, 1976; Blumer, 1982; Spencer et al, 2002; Forstmeier y Weiss, 2004; Hernandez-Olalde, 2008; Refsnider y Janzen, 2010 y Trujillo-García 2014); el cuidado de los huevos a través de la defensa directa de la progenie contra depredadores (e.g. ahuyentamientos y despliegues); como de conductas que incrementan la condición fisiológica de los huevos (i.e. oxigenación y limpieza) a través de los abanicados con las aletas (Reebs y Colgan, 1991; Green y McCormick, 2004 y Pacheco-Garduño, 2015); el transporte de huevos y/o crías después de la eclosión (Blumer, 1982 y Carranza-Almansa, 2002) y la viviparidad (Clutton-Brock, 1991; Blackburn, 2005 y Smiseth et al, 2012).

Por los beneficios directos que este comportamiento otorga a la progenie, se ha sugerido teóricamente que el CP podría ser un rasgo relacionado en la elección femenina (Knapp & Kovach 1991). En peces con CP, se ha sugerido que las hembras parecen emplear uno o más de los rasgos involucrados en el cuidado de la progenie para elegir pareja, entre las más importantes se ha sugerido a la ubicación y estructura del sitio de reproducción del macho (Itzkowitz, 1991), la presencia de huevos en el territorio del macho (Itzkowitz y Makie, 1986; Sikkell 1989 y Knapp et al, 1995), la calidad de los recursos de alimentación presentes en el territorio del macho y que pueden estar disponibles para la progenie (Itzkowitz y Slocum, 1995 y Sikkell, 1995), la presencia de depredadores de huevos dentro del territorio del macho (Knapp 1993), el tamaño del macho (Itzkowitz y Makie, 1986 y Trujillo-García, 2014), la intensidad de los abanicados de los machos durante el cortejo (Pampoulie et al, 2004) e incluso, en algunas especies de blenios, las hembras evalúan la proclividad de los machos a realizar cuidado parental, desovando una pequeña cantidad de “huevos de prueba”



en el territorio del macho y continúan desovando dependiendo de la calidad del cuidado parental que realice el macho (Côte y Hunt, 1993).

La ventaja adaptativa de sesgar la elección de pareja hacia rasgos involucrados en el CP depende de la honestidad de estos para reflejar la condición del macho custodio, así como de los beneficios directos que estos brindan en la sobrevivencia de la progenie (Pacheco-Garduño, 2015, Green y McCormic, 2004, Pampoulie et al, 2004; Requena et al, 2012). Adicionalmente, se requiere contextualizar como los factores ambientales (e.g. temperatura) pueden modificar drásticamente los patrones de inversión parental realizados por los machos custodios durante el periodo de anidación. Por ejemplo, las aguas cálidas aceleran la tasa de desarrollo de los embriones (Munday, 2008), aunque también incrementan las tasas metabólicas de los embriones y con ello la tasa de consumo de las reservas energéticas disponibles en el huevo (McLeod et al, 2015). En especies como *Chromis limbata*, incluso los embriones son de mayor tamaño en aguas más cálidas (Laglbauer et al, 2017).

El estudio de la evolución del cuidado parental es particularmente amplio en especies de peces, en que los machos son territoriales (Anderson, 1994), observándose que las hembras eligen a los machos de mayor tamaño (i.e. longitud), aparentemente porque son capaces de proveer un mejor nivel de protección a la progenie ante la depredación (Suski y Ridgway, 2007, Hanson y Cooke, 2009). No obstante, aunque la familia Pomacentridae es de los grupos de peces territoriales más importantes y ampliamente distribuidos en el mundo, las hembras no parecen elegir pareja en base al tamaño del macho (Itzkowitz y Makie, 1986, Sikkel, 1988, Bisazza et al, 1989, Knapp y Warner, 1991), y por el contrario, las hembras prefieren ovipositar en los territorios de machos que ya cuidan huevos de otras hembras (Unger y Sargent, 1988; Sikkel, 1989; Petersen, 1989 y Hoelzer, 1992), especialmente si estos huevos se encuentran en estadios tempranos de desarrollo (Hoelzer, 1992), aparentemente por que reducen las probabilidades de depredación de la progenie por parte del macho custodio (Sargent, 1988). Por ejemplo, en *Hypsypops rubicundus* y *Stegastes rectifraenum* las hembras prefieren ovipositar en los nidos de aquellos machos que defienden grandes puestas de huevos en estados tempranos de desarrollo, en comparación de aquellos con nidos vacíos o con pocos huevos y en estados de desarrollo cercano a la eclosión de las larvas, aparentemente porque a mayor tamaño del parche de huevos los machos son más agresivos. Lo anterior también se ha sugerido como un mecanismo para reducir el



canibalismo filial por parte del macho, sin embargo, aunque no existen patrones claros ya que mientras los machos de *Stegastes rectifraenum* realizan un mayor canibalismo filial durante los estados tempranos del desarrollo (Hoelzer, 1992), los machos de *H. rubicundus* incrementan el canibalismo filial con el tiempo de desarrollo de la progenie (Sikkel 1994) y en otras especies los niveles de canibalismo filial es afectado por la variación de la calidad de territorios entre los machos (Verner y Willson, 1966 y Orians, 1969).

Las especies del género *Abudefduf*, han sido un importante objeto de estudio en el contexto del cuidado parental. A diferencia de otros Pomacentridos (e.g. el género *Stegastes*), los machos en *Abudefduf* restringen su conducta territorial al corto periodo reproductivo durante el cual también reducen drásticamente su tasa de forrajeo; presentan cuidado paterno exclusivo, que consistente en la protección y cuidado (i.e. defensa, oxigenación y limpieza) de los huevos desde que son ovipositados en su territorio hasta la eclosión de las larvas (Bessa y Sabino, 2012).

En diversas especies del género *Abudefduf*, se ha estudiado tanto los patrones de cuidado parental como los factores involucrados en el éxito reproductivo de los machos (e.g. patrones de elección femenina). En ese sentido se ha descrito que en especies como *A. troschellii* y *A. saxatilis* que el tamaño del macho explica menos del 10% de la variación del éxito reproductivo de los machos (i.e. tamaño del parche de huevos), y no parece ser un factor involucrado en la elección femenina (Trujillo-García, 2014 y Mak, 2015). Aunque en este género no se ha relacionado el cuidado parental con la elección femenina ni con el éxito reproductivo de los machos, es común que algunas conductas como la frecuencia de abanicados de los huevos aumenten con la edad de la progenie, mientras otras como la defensa de huevos (i.e. agresividad) disminuyan, (Mak, 2015). En general, se ha sugerido que el esfuerzo parental invertido por los machos en la progenie parece ser dependiente del tamaño del parche de huevos, observándose que conforme aumenta el éxito reproductivo de los machos, disminuye la probabilidad de desertar del cuidado de la progenie (Mak, 2015, Pacheco-Garduño, 2015). En ese contexto, otro factor que podría afectar la calidad del cuidado parental en *Abudefduf* es la presencia de machos que realizan estrategias alternativas de apareamiento y que en el caso del género *Abudefduf*, consiste en la presencia de machos parásitos que fertilizan algunos huevos dentro de los territorios de machos custodios (Trujillo-García, 2014 y Guillen-Parra, 2018).



La variación en los patrones de las conductas involucradas en el cuidado paterno y la dependencia del esfuerzo parental respecto al éxito reproductivo de los machos, sugieren patrones adaptativos de la optimización del cuidado parental en respuesta a variaciones locales de las condiciones ecológicas (i.e. depredación, competencia y temperatura). Por lo que en este trabajo estudiamos las conductas realizadas por los machos de *A. troschelii* durante el periodo completo de Cuidado Paternal de la progenie, para evaluar la relación y posible causalidad en el éxito de apareamiento del macho, el éxito de eclosión de la progenie y los patrones de elección por parte de las hembras.



## HIPÓTESIS

- Si el cuidado paterno es un rasgo honesto de la calidad de los machos de *A. troschelii*, las hembras sesgarán sus preferencias de apareamiento hacia machos que inviertan mayor esfuerzo en las conductas relacionadas a la sobrevivencia de la progenie.
- Si las conductas de cuidado parental incrementan la probabilidad de sobrevivencia de la progenie, los machos de *A. troschelii* que asignen más tiempo a esas conductas tendrán mayor éxito de eclosión en sus progenies.
- Los machos que presenten mayor cantidad de cuidado paternal durante la etapa de apareamiento y calidad de cuidado paternal durante el desarrollo y cuidado de la progenie, tendrán mayor éxito reproductivo.
- Si la temperatura modifica el tiempo de desarrollo de los huevos de *A. troschelii*, entonces esperaríamos que al bajar la temperatura del agua se incremente el periodo de anidación de los machos, y el tiempo asignado a las conductas de aireación de la progenie para maximizar su sobrevivencia en ese periodo.



## **OBJETIVO GENERAL**

- Evaluar la relación entre la calidad del CP y el éxito de apareamiento y reproductivo de los machos de *Abudefduf troschelii*.

## **OBJETIVOS PARTICULARES**

1. Evaluar la contribución de las conductas de cuidado paternal de los machos de *A. troschelii* a su éxito de apareamiento (i.e. éxito reproductivo) durante el periodo de recepción de huevos.
2. Evaluar la contribución de las conductas de cuidado paterno (protección y oxigenación de la progenie) al éxito de sobrevivencia (éxito reproductivo) de su progenie.
3. Determinar la contribución de los diferentes factores (morfológicos y conductuales) involucrados en los patrones de elección femenina en el éxito de apareamiento de los machos.
4. Determinar el efecto de la temperatura del agua en la duración del periodo de anidación y en las conductas de cuidado paterno en *A. troschelii*.



## MATERIALES Y MÉTODOS

### **Especie de estudio**

*Abudefduf troschelii*, se distribuye desde el sur de las costas de California, todo el Golfo de Baja California, hasta Perú. Se encuentra asociado a arrecifes rocosos (entre 1 y 15 m de profundidad). Es una especie con cuidado paterno exclusivo, por lo que al inicio de la temporada reproductiva los machos, realizan nados exploratorios a lo largo del arrecife en busca de un sitio para establecer su sitio de anidamiento el cual mantienen exclusivamente durante la temporada reproductiva, la cual tiene una duración aproximada de 11 días, además de estar frecuentemente asociada a los ciclos lunares iniciando entre 9 y 4 días antes de la luna nueva y de la luna llena, manteniéndose durante todo el año, aunque los picos de mayor actividad son de marzo a noviembre (Fishelson, 1970 y Foster, 1987). Una vez establecidos los territorios los machos custodios adquieren una coloración nupcial (obteniendo un color azul oscuro) y limpian una parte del mismo, que posteriormente servirá como sustrato de oviposición (Fishelson, 1970, Foster, 1987 y Hernández, 2008). Concluida la preparación del nido los machos defienden el territorio, cortejan a las hembras y reciben oviposiciones durante 1 a 4 días (i.e. periodo de receptividad del macho) correspondientes a una o más hembras (Mak, 2015); concluido el periodo de receptividad los machos suspenden el cortejo y permanecen en el territorio de 2 a 3 días más cuidando a la progenie hasta su eclosión (ca. 4 días después de la fecundación del óvulo) (Fishelson, 1970; Foster 1987; Olivotto et al, 2003), lo que involucra vigilar el territorio, ahuyentar intrusos (conespecíficos y heteroespecíficos), oxigenar y/o limpiar los huevos a través de abanicados con las aletas pectorales pélvicas y/o caudal (Fishelson, 1970; Foster 1987; Olivotto et al, 2003).

### **Sitio de muestreo**

El estudio se realizó del 27 de septiembre al 7 de octubre del 2016, en la bahía de La Paz, Baja California Sur, en un arrecife artificial rocoso (24° 9'22.32"N, 110° 19'28.00"O). En este sitio se encontraron las agregaciones reproductivas de *A. troschelii*, a una profundidad de entre 1 y 5 metros.



Para la estimación del éxito reproductivo de los machos es necesario conocer tanto el éxito de apareamiento como el éxito de eclosión de las larvas. Como no es posible saber con certeza el número de parejas y el número de cópulas, pero si puede observarse el número de ocasiones en que aumenta el tamaño del parche de huevos (i.e. nuevas oviposiciones), utilizamos como estimador del éxito de apareamiento el número de huevos obtenidos diariamente; y como estimador del éxito reproductivo el número de huevos totales que un macho presento al finalizar el periodo de receptividad, que logran eclosionar como larvas.

Para lograr esto, al inicio de la temporada reproductiva (i.e. 4 días antes de la luna nueva), se realizaron recorridos mediante buceo libre para registrar machos que establecieran territorios a lo largo del arrecife. Se identificaron y marcaron los territorios con cinta biodegradable conforme se fueron estableciendo; se midieron las distancias y la orientación geográfica entre cada uno de los territorios, con la finalidad de evaluar patrones de distribución espacial. De cada macho territorial se tomó una fotografía (con una referencia) para obtener la longitud patrón y se realizaron grabaciones diarias (durante el periodo completo de anidación de cada macho, de 4 a 8 días) de 15 minutos con cámaras sumergibles (GoPro Hero 4 Session y GoPro Hero 4 Silver) en un horario de 9:00am a 2:00pm, para determinar las conductas reproductivas y de CP (Tabla 1) que realizó cada macho custodio, así como el tiempo que los machos asignan a cada conducta. Con la finalidad de registrar el comportamiento asociado a la atracción de pareja y a las conductas de CP, asociadas al éxito reproductivo del macho, las observaciones conductuales se realizaron al inicio de la temporada reproductiva (i. e. aproximadamente 4 días antes de la luna nueva; Helfman et al, 1997) y continuaron hasta la eclosión de la progenie de cada macho (i.e de 4 a 6 días).

De igual forma, se tomaron diariamente fotografías del nido de cada macho con cámaras fotográficas sumergibles (Nikon Coolpix AW120 y Olympus TG-4), desde el día de la primera puesta y hasta la eclosión de todos los huevos. Se tomó una imagen general de todo el nido (distancia focal 20 cm, con una referencia de tamaño) para registrar el área total de cada parche de huevos (i.e. nido), lo que permitió determinar los cambios (i.e. ganancias y pérdidas) en el área del parche y utilizarlo como estimador del éxito reproductivo de los machos. Simultáneamente se realizaron varias imágenes macro de diferentes zonas del parche de huevos (de 3 a 12, dependiendo del tamaño y estructura del parche de huevos),



cuidando obtener la mejor representación dadas las variaciones estructurales de los nidos (distancia focal 40 mm, con una referencia) para estimar el número de huevos por cm<sup>2</sup> y estimar el número total de huevos obtenidos por cada macho (i.e. éxito de apareamiento) y el número de huevos que llegaron a la eclosión (i.e. éxito reproductivo) en el nido de cada macho (Figura 1).

### **Análisis de datos**

Los datos fueron analizados utilizando Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGM) y Modelos Lineales Mixtos Anidados (MLM) utilizando el paquete estadístico RStudio (v. 3.3.3). Para todos los modelos se determinó una distribución Gamma con función de liga logarítmica. El mejor modelo fue seleccionado con base en el criterio de AIC, eliminando las variables que no contribuían significativamente ( $>0.05$ ) al modelo (método “Backward”).

Como estrategia para reducir el número de variables correlacionadas en el análisis (Manly y Navarro, 2017), se realizó un análisis de correlación para todas las conductas de cuidado parental. Posteriormente se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con las variables resultantes del análisis de correlación, tanto para las conductas relacionadas al desarrollo (i.e. abanicados y aireaciones bucales) y protección (i.e. guardia, ahuyentamientos y despliegues) de los huevos así como las conductas relacionadas con la atracción de pareja (i.e. limpieza y la longitud patrón). Los scores de los 5 primeros componentes, se utilizaron como variables independientes en subsecuentes análisis.

Para determinar el efecto de la inversión parental (i.e. frecuencia y duración de conductas de cuidado paterno), en el éxito reproductivo de los machos de *A. troschellii* se realizaron dos MLGM con los datos del periodo completo de anidación de cada macho, en ambos, consideramos la identidad de los individuos como factor aleatorio y el número de huevos como variable de respuesta. En el primer modelo (MLGM<sub>eventos</sub>) se utilizaron como factores fijos el número de eventos de todas las conductas de cuidado parental (i.e. ahuyentamientos, abanicados, aireaciones bucales), el porcentaje de guardia, el porcentaje de ausencia, así como el tamaño del individuo (i.e. longitud patrón). En el segundo modelo (MLGM<sub>duración</sub>) se utilizaron como factores fijos los scores de los 5 primeros componentes principales del ACP.



Considerando que el éxito reproductivo de cada macho está determinado tanto por su éxito de apareamiento (i.e. número de huevos que recibe), como por su capacidad para asegurar la sobrevivencia de los huevos que recibe (i.e. éxito de eclosión de la progenie), estudiamos con análisis de MLGM independientes ambas fases de la anidación, para determinar si existen diferencias en el efecto de las conductas de cuidado paterno en el éxito de apareamiento con respecto al éxito de eclosión de la progenie. Utilizando como en los análisis previos la identidad de los individuos como factor aleatorio y el número de huevos como variable de respuesta. El primer análisis correspondió a la fase de receptividad de los machos ( $MLGM_{receptividad}$ ), durante la cual los machos cortejan hembras y aceptan oviposiciones en su territorio (i.e. días 1-3). Consideramos la identidad de los individuos como factor aleatorio y el número de huevos como variable de respuesta, utilizando como factores fijos los scores de los 5 primeros componentes principales del ACP.

El segundo análisis corresponde exclusivamente al periodo de cuidado de huevos una vez que terminó el periodo de receptividad del macho (i.e. día 4 al 8) y la defensa de los huevos (i.e.  $MLGM_{cuidado}$ ), nuevamente considerando la identidad de los individuos como el factor aleatorio y el número de huevos como la variable de respuesta y como factores fijos los scores de los 5 primeros componentes principales del ACP.

Finalmente como una aproximación para determinar los patrones de preferencia de apareamiento por parte de las hembras, evaluamos mediante un Modelo Lineal Mixto (MLM) anidando a los machos en el día, si el éxito de apareamiento de los machos se mantiene constante durante el periodo de receptividad, utilizando el número de huevos ganados por día como variable dependiente. También, se realizó el mismo MLM anidado, utilizando la proporción de huevos que sobreviven entre días (calidad de cuidado paterno), para determinar el efecto de la calidad del cuidado paterno del primer día en su éxito de apareamiento en días consecutivos, utilizando como covariable el número de huevos.

### **Efecto de la temperatura en las conductas de cuidado parental y éxito reproductivo de los machos de *A. troscheli*.**

Para analizar el efecto de la temperatura del agua en los patrones de cuidado parental y éxito reproductivo de los machos, realizamos un segundo muestreo durante la época en que la



temperatura en el sitio de muestreo disminuye (i.e. 23 de mayo al 16 de junio del 2017) aproximadamente 6°C. Repetimos el diseño de muestreo descrito anteriormente realizando observaciones en todos los machos que completaron la anidación, sin embargo solamente se revisaron 10 minutos de video por cada día, por cada individuo.

Para evaluar el efecto de la temporada, utilizamos solamente las conductas de cuidado parental que hayan contribuido significativamente a explicar el éxito de apareamiento de los machos durante la primer temporada (cálida) empleando pruebas no paramétrica de Wilcoxon-Kruskal Wallis. Así mismo se comparará entre temporadas el éxito de apareamiento (i.e. número de huevos) empleando pruebas no paramétrica de Wilcoxon-Kruskal Wallis.



## RESULTADOS

Se realizaron observaciones, obtuvieron videograbaciones y se tomaron fotografías digitales de 25 machos, sin embargo, de estos se consiguió el registro de las conductas de cuidado parental durante todo el periodo de anidación para 19 machos (durante la primer temporada de muestreo). El registro de las conductas de anidación y cuidado parental de estos machos correspondió en total a 4,365 minutos de video. El periodo completo de anidación de los machos de *Abudefduf troschelii* en la población varió entre 4 y 6 días, lo que se encuentra dentro del rango observado en otras especies del género.

De los videos de cada nido registramos segundo a segundo todas las conductas de anidación y de cuidado parental para los machos que se han reportado previamente en *A. troschelii* (Tabla 1), con excepción de canibalismo filial. Adicionalmente se observó una conducta no reportada en estudios anteriores (Fishelson, 1970; Trujillo-García 2014 y Pacheco-Garduño, 2015), “aireaciones bucales” en las que el macho se acerca a los huevos (aproximadamente a medio centímetro) y genera repetidamente chorros de agua con la boca, con una variación de uno hasta ocho segundos de duración, donde era posible observar el sutil movimiento de los huevos y algas que se encontraban alrededor del área de impacto. Posiblemente como en el caso de los abanicados con las aletas, este comportamiento permite oxigenar zonas específicas del nido. Las conductas de cuidado paterno representaron en promedio el 71% y la ausencia el 29%; del tiempo total de grabación. El número promedio de huevos por macho fue 80,148.05 (Rango = 298.8<sub>Min</sub> – 298,536.06<sub>Max</sub>), con una densidad promedio de 231.9 huevos por cm<sup>2</sup> (Rango= 33<sub>Min</sub> – 498<sub>Max</sub>) (Tabla 2).

El análisis de componentes principales para el modelo de Duración mostro que los 4 primeros componentes explicaron más del 82% de la variación (Tabla 2). En el caso del CP1 el tiempo invertido en ahuyentamientos y despliegues son las variables que tuvieron más peso, en el CP2 fueron las conductas de aireaciones bucales, despliegues y guardia en el CP3 fue la longitud patrón, en el CP4 fueron los abanicados y las aireaciones bucales, en el CP5 las variables que tuvieron más peso fueron la guardia y los abanicados y en el CP 6 fueron los ahuyentamientos y los despliegues (Tabla 2). El ACP del modelo de receptividad mostro que los primero 5 componentes explicaron más del 89% de la variación (Tabla 3). En el CP1 las variables que tuvieron más peso fueron los ahuyentamientos y los despliegues, en el CP2



fueron la guardia, los abanicados y las aireaciones bucales, en el CP3 la variable que contribuyo más fue la longitud patrón, el CP4 fueron las aireaciones bucales y los abanicados; y en el CP5 la limpieza fue la variable que tuvo más peso (Tabla 3). El ACP para el modelo de Cuidado mostro que los primeros 4 componentes explicaron más del 79% de la variación (Tabla 4). En el CP1 las variables que tuvieron más peso fueron la guardia, los despliegues y los ahuyentamientos, en el CP2 fueron los abanicados y la longitud patrón, en el CP3 fueron la longitud patrón y las aireaciones bucales en el CP4 fueron los abanicados y las aireaciones bucales; y en el CP5 los despliegues y los ahuyentamientos fueron las variables que tuvieron más peso (Tabla 4).

El MLGM<sub>eventos</sub> mostró que considerando las frecuencias de eventos las conductas de aireación bucal y guardia son las que mejor predicen el éxito reproductivo (i.e. éxito de apareamiento + éxito de sobrevivencia de la progenie) de los machos de *A. troschellii* ( $p < 0.001$ , Tabla 6). En ese contexto la frecuencia de las aireaciones bucales se mantuvieron constantes durante todo el periodo de anidación (Figura 2a, 2b y 2c), mientras que la frecuencia de los eventos de guardia se correlacionó de forma positiva con el número de huevos (Figura 2d, 2e y 2f).

El MLGM<sub>duración</sub> mostró que en el modelo más simple el éxito reproductivo de los machos de *A. troschellii* se relaciona significativamente con el CP1 ahuyentamientos y despliegues ( $p = 0.005$ , Tabla 6), el CP3 longitud patrón ( $p = 0.034$ , Tabla 6) y el CP4 ( $p = 0.126$ , Tabla 6) del ACP. El CP1, conformado principalmente por las conductas de defensa de la progenie (ahuyentamientos y despliegues) se correlacionó de forma positiva con el número de huevos (Figura 3a, 3b y 3c), de igual forma el CP3, conformado principalmente por la longitud patrón, se correlacionó de forma positiva con el número de huevos (Figura 3d, 3e y 3f). El CP 4 conformado principalmente por las conductas de oxigenación (abanicados y aireaciones bucales), también se correlacionó de forma positiva con el número de huevos, sin embargo no fue significativo dentro del modelo ( $p = 0.126$ , Tabla 6).

En el caso de los MLGM por fases, el MLGM<sub>receptividad</sub> sugiere que las variables que mejor explican el éxito de apareamiento (i.e. número total de huevos recibidos), de los machos de *A. troschellii* fueron el CP4 ( $p < 0.004$ , Tabla 6); conformado principalmente por las conductas de cuidado paterno relacionadas al desarrollo de la progenie (abanicados y



aireación bucal) correlacionándose de forma positiva con el número de huevos (Figura 4. A, B y C); y el CP3 conformado principalmente por la longitud patrón, sin embargo, no fue significativo dentro del modelo ( $p < 0.075$ , Tabla 6).

Los resultados del  $MLGM_{\text{cuidado}}$  mostraron que el éxito reproductivo (sobrevivencia y eclosión de la progenie) de los machos de *A. troschelii* está determinado por los CP1 ( $p = 0.051$ , Tabla 6), conformado principalmente por las conductas de CP de defensa de la progenie (i.e. guardia, despliegues y ahuyentamientos) y el CP4 ( $p = 0.001$ , Tabla 6) determinado principalmente por las conductas relacionadas al desarrollo de la progenie (i.e. abanicados y aireaciones bucales). Ambos componentes del ACP se correlacionaron de forma positiva con el número de huevos (Figura 5a, 5b, 5c, 5d, 5e y 5f).

El MLG anidado utilizando el número de huevos ganados durante la fase de receptividad no fue significativo, sugiriendo que el éxito de apareamiento cambia a lo largo de los días y que el número de huevos que los machos obtienen el primer día no es un buen predictor de su éxito de apareamiento total (MLM,  $P = 0.548$ ). El segundo MLM anidado, la calidad del cuidado paterno es constante, mostrando que los machos varían en su capacidad de incrementar la sobrevivencia de su progenie y que la calidad del cuidado de los machos en el día 1, es un buen predictor del éxito de sobrevivencia y eclosión de la progenie ( $P = 0.0007$ ).

### **Efecto de la temperatura en las conductas de cuidado parental y éxito reproductivo de los machos de *A. troschelii*.**

Durante la segunda temporada de muestreo se dio seguimiento a 40 machos, de estos se consiguió el registro de las conductas de cuidado parental durante todo el periodo de anidación para 34 machos, lo que correspondió a un total de 2,220 minutos de video, sin embargo, para evaluar el efecto de la temperatura elegimos el primer grupo de machos que anidaron la segunda temporada ( $n = 8$  machos). El registro de las conductas reproductivas de los 8 nidos analizados en la segunda temporada correspondió a un total de 350 minutos de video (70 - 80 minutos por individuo). La temperatura promedio del agua de la bahía de la paz, durante la primer temporada (cálida) de muestreo en el otoño fue de  $30^{\circ}\text{C}$ , mientras que en la segunda temporada, durante la primavera la temperatura promedio disminuyo hasta



24°C. Asociado a esto se encontró que durante esta temporada, los machos extendieron los días de anidación, pasando de un máximo de 6 días (durante otoño) a 8 días (durante primavera), siendo la fase de receptividad la que se incrementó en la segunda temporada.

Se compararon mediante pruebas de Wilcoxon-Kruskal Wallis las conductas de abanicados, aireaciones bucales y la guardia, encontrándose que en el tiempo total asignado a cada conducta no cambio significativamente entre temporadas: abanicados ( $X^2=0.812$ ,  $GL=1$  y  $p=0.367$  figura 6), aireaciones bucales ( $X^2=2.324$ ,  $GL=1$  y  $p=0.127$ , figura 6) y guardia ( $X^2=2.40$ ,  $GL=1$  y  $p=0.121$ , figura 7).

Al realizar el mismo análisis por día, se encontró que únicamente en el primer día de anidación los machos de la temporada fría (2ª temporada) realizaron más abanicados que los machos de la temporada cálida ( $X^2=6.392$ ,  $GL=1$  y  $p=0.011$ ; Figura 8) mientras que los machos de la temporada cálida realizaron significativamente más abanicados en los días tres ( $X^2=5.88$ ,  $GL=1$  y  $p=0.015$ ; Figura 8) y cuatro de desarrollo ( $X^2=6.85$ ,  $GL=1$  y  $p=0.008$ ; Figura 8) y también más más aireaciones bucales en el día 3 ( $X^2=8.10$ ,  $GL=1$  y  $p=0.004$ ; Figura 8). Respecto a la conducta de guardia, la única diferencia significativa entre temporadas fue un incremento en el tiempo de guardia durante la temporada fría en el segundo día de desarrollo ( $X^2=4.08$ ,  $GL=1$  y  $p=0.0115$ ,  $p=0.043$ ; Figura 9).

En cuanto al tamaño de los machos, se encontró que los machos de la temporada fría fueron más grandes que los machos de la primer temporada ( $X^2=11.97$ ,  $GL=1$  y  $p=0.0005$ ; Figura 10).

Sin embargo, las pruebas de Wilcoxon-Kruskal Wallis mostraron que no existen diferencias significativas entre el número de huevos recibidos por día (día 1:  $X^2=1.357$ ,  $GL=1$  y  $p=0.244$ ; día 2:  $X^2=2.474$ ,  $GL=1$  y  $p=0.115$ ; día 3:  $X^2=0.453$ ,  $GL=1$  y  $p=0.500$ ; y día 4:  $X^2=0.892$ ,  $GL=1$  y  $p=0.344$ ; Figura 11) ni en el éxito de apareamiento (i.e. éxito reproductivo) ( $X^2=0.138$ ,  $GL=1$  y  $p=0.710$ ; Figura 12) obtenido por los machos entre temporadas.



## DISCUSIÓN

El cuidado paterno es considerado un comportamiento adaptativo que incrementa el éxito reproductivo de los machos, al aumentar su éxito de apareamiento y el éxito de sobrevivencia de la progenie (Côte y Hunt, 1993, Green y McCormic, 2004, Pampoulie et al, 2004, Requena et al, 2012). En peces territoriales que realizan CP, existen diversos comportamientos involucrados en diferentes fases del desarrollo de su descendencia (Pacheco-Garduño 2014, Mak, 2015). Sin embargo, la teoría sugiere que el CP es un comportamiento costoso para los padres, por lo que se espera que los machos optimicen las diferentes conductas asociadas al cuidado parental (Clutton-Brock, 1991).

En nuestra población de estudio todos los machos de *Abudefduf troschelii* que defendieron un territorio recibieron huevos de al menos una hembra, y el 96.96% mantuvieron su territorio hasta la eclosión de los huevos. Nuestros resultados confirman que el CP de los machos de *A. troschelii*, incrementa la sobrevivencia de su progenie, además de que su inversión parental es diferencial a lo largo del periodo reproductivo.

La gran importancia de las conductas de defensa (i.e. ahuyentamientos y despliegues) se refleja en la relación positiva entre el éxito de apareamiento (i.e. número de huevos) y la inversión parental en términos de defensa de la progenie a lo largo de la temporada de anidación. Esto es consistente con lo reportado en trabajos previos del género *Abudefduf* en que la defensa es indispensable para la sobrevivencia de la progenie al evitar la depredación. Esto ya se ha observado en otros grupos con cuidado parental de la progenie, Melber y Schmidt (1975) demostraron en dos especies del género *Elasmucha* (Heteroptera: Insecta) que la pérdida de la progenie a causa de la depredación, durante la etapa de huevo, disminuía entre un 92% y 4%, gracias al cuidado parental realizado por la hembra. De igual forma en la rana *Eleutherodactylus coqui* si el macho custodio es removido la frecuencia de depredación aumenta, en ocasiones, hasta acabar completamente con la descendencia (Townsend, 1986).

Sin embargo, en el caso de nuestra población de *A. troschelii* conforme avanza el periodo reproductivo, la inversión en defensa de la progenie disminuye, ya que las conductas de ahuyentamientos, despliegues y la guardia son mayores durante el periodo de receptividad



de los machos custodios (i.e. cortejan y permiten la oviposición) y disminuyen significativamente durante el periodo de cuidado (i.e. post-receptividad), además de que pierden la coloración nupcial. Esto puede ser el resultado de que los huevos en estado temprano de desarrollo están expuestos a mayores riesgos de depredación, debido a que su coloración es más llamativa (Figura 1), y su valor nutricional es mayor, ya que la concentración de proteínas, lípidos y carbohidratos disminuye conforme se desarrolla el embrión (Heming, y Buddington, 1988). Esto es consistente con lo reportado en otras especies de la familia Pomacentridae, donde el canibalismo filial es dirigido a los huevos en menor estado de desarrollo, aun cuando en el mismo nido haya huevos en diferentes etapas de desarrollo (Petersen, 1990). En este sentido Manica (2002), encontró que en la especie *Abudefduf sexfasciatus*, hay una disminución significativa en la incidencia de canibalismo filial conforme los huevos se desarrollan.

En ese mismo sentido otro riesgo adicional que enfrentan los machos custodios durante la fase de receptividad es la presencia del robo de huevos por parte de machos furtivos (o parásitos), que se introducen al nido cuando los huevos son ovipositados en el sustrato. En nuestra población de estudio Guillen (2018) dio seguimiento al nido de un macho de *A. troschellii* y realizando análisis genéticos y observaciones conductuales, determinó que el macho recibió oviposiciones de al menos cinco hembras y además encontró aportación genética del macho custodio y de tres machos parásitos, por lo que los mayores niveles de las conductas de defensa (i.e. agresividad) en la etapa de receptividad, puede ser para asegurar la paternidad de la progenie y disminuir el riesgo de invertir parte del cuidado en progenies de otros machos (Neff, 2001). En este contexto, se ha propuesto que la sincronía de las agregaciones reproductivas (i.e. grupos de machos que anidan simultáneamente a corta distancia), como la que observamos en nuestra población y que es común entre los machos del género *Abudefduf*, es una adaptación evolutiva ante la presión por depredación. En este sentido, Dominey (1981), en la especie *Lepomis macrochirus*, removió experimentalmente a machos custodios de su nido y observó que los nidos aislados eran más susceptibles a la depredación que los nidos que se encontraban rodeados de otros nidos dentro de una colonia, debido al cuidado no intencional de los machos colindantes. Sin embargo estas agregaciones reproductivas incrementan la intensidad de la selección sexual y la competencia entre los



machos, por lo que ha provocado que algunos machos de la población desarrollen tácticas alternativas de apareamiento y parasiten los nidos de los machos custodios (Jones et al, 2001).

Respecto a las conductas de cuidado paterno que incrementan la condición fisiológica de los huevos (i.e. aireación de huevos), las conductas de abanicados y aireaciones bucales, están presentes durante todo el periodo reproductivo, y fueron las conductas más importantes para explicar el éxito reproductivo de los machos en nuestra población, tanto en el  $MLGM_{duración}$ , como en el  $MLGM_{receptividad}$  y el  $MLGM_{cuidado}$ . Los abanicados es uno de los comportamientos más comunes dentro del cuidado parental en peces (Coleman y Fisher, 1991) y se ha relacionado con el aumento en la tasa de desarrollo y supervivencia de la progenie, además de disminuir la tasa de enfermedades e infecciones por hongos (Mary et al, 2004, Côte y Gross, 1993).

En este trabajo se encontró un aumento en la frecuencia de los abanicados conforme se desarrollaba la progenie, lo cual parece estar relacionado con el requerimiento de oxígeno de la progenie, siendo mayor cuando los alevines están formados (Figura 1c y 1d), que en su fase cigótica. Green y McCormick (2004) observaron el mismo patrón de aumento en la tasa de abanicados en la especie *Amphirion melanopus*, y mencionan que esto coincide con el aumento de la hemoglobina en el sistema circulatorio, por lo que el incremento en las aireaciones son para compensar el incremento en los requerimientos de la progenie. Además Mary y colaboradores (2004) sugieren que los abanicados aumentan la tasa de eclosión de los alevines, por lo que el aumento en los abanicados podría ser un estimador honesto de la inversión parental que están haciendo los machos de *A. troscheli*. Aunque se requiere evaluar el efecto de las aireaciones en el desarrollo de la progenie, en ausencia del macho, desde la oviposición hasta la eclosión de los huevos, para descartar que aumentar las aireaciones sea una estrategia para optimizar su esfuerzo de CP, acelerando la eclosión de los alevines y reduciendo con ello tiempo del cuidado parental, además de determinar la tasa de mortalidad sin cuidado parental, por infecciones, hongos o hipoxia.

El análisis de video permitió revelar que los machos de nuestra población no canibalizan los huevos de sus nido, sino que realizan aireaciones bucales en zonas más específicas del nido y podrían representar una forma potencialmente más eficiente de oxigenar a la progenie. El área del parche de huevos que abarcan las aireaciones bucales es pequeño ( $3\text{cm}^2$  por evento



aprox.), y aunque no se encontró ningún patrón de repetición claro de esta conducta dentro del nido a diferencia de los abanicados, las aireaciones bucales se mantienen constantes durante todo el periodo de anidación, por lo que las hembras podrían utilizarlo como una señal honesta de la inversión parental en forma de cuidado paterno. Sin embargo, en el futuro sería interesante evaluar si esta conducta es realmente una forma más eficiente de oxigenación y si es dirigida selectivamente hacia huevos en un menor estado de desarrollo u ovipositados por una hembra particular. Además de realizar un análisis de las aireaciones bucales, buscando patrones de repetición espacial en el parche de huevos, asociándolo a la densidad de huevos por  $\text{cm}^2$ , o la estructura del nido, rugosidad, orientación en base a las corrientes o facilidad para realizar abanicados.

La observación de esta conducta podría tener repercusiones importantes en los patrones y la teoría de cuidado parental en peces, debido a que es fácil confundirlo con el canibalismo filial, ampliamente descrito en este género (Manica, 2002 y Pacheco-Garduño, 2015). Por ejemplo, en nuestra población de estudio, considerando la gran frecuencia y duración de los eventos de aireaciones bucales, de haber correspondido con canibalismo filial la pérdida de huevos habría sido muy alta, representando un costo demasiado alto para el éxito reproductivo de los individuos en comparación con la ganancia energética.

Durante los cortejos se observó que los machos que ya tenían huevos, después de nadar hacia el cardumen de hembras, al regresar al nido realizaban abanicados y aireaciones bucales para después continuar con los nados de cortejo, lo que sugiere que los machos exhiben su capacidad de cuidado paterno o la calidad del mismo. Esto ya se había reportado en *Spinachia spinachia* y *Pomatoschistus minutus* (Östlund y Ahnesjö, 1998 y Pampoulie et al, 2004), en los que se relacionó los eventos de abanicado como un rasgo honesto de la calidad del CP que los machos utilizado por las hembras para elegir pareja.

Otro resultado interesante de este trabajo, es que el número de huevos que los machos obtienen el primer día no parece ser un buen predictor del número total de huevos que recibirá, lo que resalta la importancia de los trabajos longitudinales, que analicen la variación diaria del éxito de apareamiento de cada macho durante el tiempo total de anidación. Por el contrario, la calidad del cuidado parental de los machos desde el primer día, sí es un buen predictor del éxito de sobrevivencia y eclosión de la progenie, por lo que podría ser un rasgo



útil para las hembras al momento de elegir pareja, lo que tal vez esté ocurriendo en nuestra población, por lo que sería importante en el futuro tener un marcaje de machos y hembras de la población a fin de determinar si las hembras están poniendo huevos de prueba (Côte y Hunt, 1993) con varios machos al inicio de la temporada y regresando a evaluar la sobrevivencia de su progenie antes de decidir si ovipositar nuevamente con un determinado macho.

Al igual que en otros Pomacentridos (Trujillo García, 2014), el tamaño de los individuos por sí solo no fue significativo dentro de los modelos, sin embargo, al incluir el análisis de componentes principales a los MLGM, se observa que tanto en el MLGM<sub>duración</sub> como en el MLGM<sub>receptividad</sub> (aunque en este solo marginalmente significativo  $P=0.075$ ), la longitud patrón si es un rasgo relevante para el éxito reproductivo de los individuos. Posiblemente esto sea el resultado de las interacciones entre las variables, y que los individuos de mayor tamaño tengan mayores reservas y sean capaces pagar los costos asociados al incremento de las frecuencias de oxigenación de la progenie, en los días finales del cuidado parental.

### **Efecto de la temperatura en las conductas de cuidado parental y éxito reproductivo de los machos de *A. troscheli*.**

Nuestros resultados muestran claramente que durante la temporada en que baja la temperatura del mar en la población de trabajo, se incrementa la duración del periodo de anidación de los machos y por lo tanto los días durante los cuales los machos deben realizar el cuidado parental de su progenie. No obstante, contrariamente a lo esperado, el periodo que se alargó, correspondió al periodo de receptividad de los machos (i.e. días de cortejo y recepción de oviposiciones en el territorio), lo que sugiere que contrario a lo descrito en otras especies de Pomacentridae (Laglbauer et al, 2017), la tasa de desarrollo de los huevos tampoco se alargó al disminuir la temperatura del agua.

Sin embargo, la temperatura del agua también juega un rol muy importante en los procesos biológicos, físicos y químicos de los ecosistemas acuáticos, determinando en gran medida la concentración de gases disueltos en el agua (Mann & Lazier 1996 y Mann 2000). El oxígeno, uno de los gases de mayor relevancia aumenta su solubilidad en bajas



temperaturas (Roldán-Pérez 1992), y este incremento en la cantidad de oxígeno disuelto puede tener un impacto directo en la inversión parental, disminuyendo o aumentando el tiempo o la frecuencia de las conductas de aireación de los machos custodios. Esta podría ser una explicación de porqué los machos de temporada fría extendieron el periodo de receptividad, ya que requerían invertir menos tiempo y energía a la oxigenación de la prole y es consistente con la menor tasa de aireaciones tanto bucales como con las aletas que realizaron los machos en esa temporada. Aunque los machos de la temporada fría realizaron más abanicados durante el primer día, esto podría estar asociado a una exhibición de su capacidad de cuidado paterno, o una mayor inversión de cuidado en los “huevos de prueba” ovipositados por las hembras el primer día.

Otra explicación a la extensión en el periodo de receptividad durante la temporada fría, podría ser un incremento de las presiones de selección sexual asociadas a una mayor competencia entre machos por el acceso a las hembras, lo que corresponde con una mayor cantidad de machos custodios que pudimos observar en esta temporada (i.e. 40 machos). En ese contexto, aunque no se encontraron diferencias significativas la reducción en cantidad de huevos promedio ovipositados por día en la temporada fría, sugiere que el número de huevos totales ovipositados se repartió entre más individuos, por lo que los machos requirieron aumentar su periodo de receptividad para igualar la cantidad de huevos que recibieron los machos de la temporada cálida en tan solo 3 días (Figura 11).

El tamaño promedio de los machos de la segunda temporada fue significativamente mayor que el de los machos de la primera temporada (Figura 9), esto no se asocia a un mayor éxito de apareamiento ni éxito reproductivo (Trujillo-García, 2014). Es posible, que como se ha descrito en otras especies de peces incluyendo Pomacéntridos (Laglbauer et al, 2017), la temperatura determine patrones de sincronía en el apareamiento y que el caso de *A. troschellii* los individuos de mayor tamaño (machos y hembras), se reproduzcan principalmente en la época fría.

Los resultados obtenidos resaltan la relevancia del uso de videograbaciones de alta definición y a corta distancia del nido, que permiten tener detalles muy precisos de cuidado paterno sin interferir en la conducta del individuo, además de que no hay restricciones en el



tiempo de permanencia, a diferencia de los censos visuales libres o con equipo autónomo (SCUBA) que se han utilizado tradicionalmente en los estudios conductuales en estas especies. De igual forma las videograbaciones pueden observarse múltiples veces para la correcta descripción y conteo de las conductas, lo que en ocasiones es una limitante durante las observaciones en campo, lo que compensaría las largas horas de observación que se invierten en el análisis de los videos.



## CONCLUSIONES

- Las conductas de cuidado parental incrementan el éxito reproductivo de los machos de *A. troschelii*, aumentando la sobrevivencia de la progenie.
- Los abanicados incrementan conforme se desarrolla la progenie, mientras que las conductas de territorialidad (guardia, ahuyentamientos y despliegues) disminuyen.
- La guardia está estrechamente relacionada a las conductas de territorialidad.
- El tiempo invertido en las conductas reproductivas es un mejor estimador del éxito reproductivo que el número de eventos realizados.
- La calidad del cuidado paterno del primer día es un buen predictor del éxito de sobrevivencia de la progenie.
- El número de huevos obtenidos el primer día no predice el número total de huevos que recibirá.
- No hay diferencias en el éxito reproductivo obtenido en temporadas con temperaturas contrastantes (primavera y otoño).



## LITERATURA CITADA

- Andersson, M. A. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton.
- Bessa, E. y J. Sabino. 2012. Territorial hypothesis predicts the trade-off between reproductive opportunities and parental care in three species of damselfishes (Pomacentridae: Actinopterygii). *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 40(1): 134-141.
- Bisazza, A., Marconato, A. y Marin, G. 1989. Male competition and female choice in *padogobius mertensi* (pisces, gobiidae). *Animal behavior*, 38, 406-413.
- Blackburn, D. G. 2005. Evolutionary origins of viviparity in fishes. In H. J. Grier and M. C. Uribe, eds. *Viviparous fishes*, pp. 287–301. New Life Publications, Homestead, Florida.
- Blumer, L. S. 1982. A bibliography and categorization of bony fishes exhibiting parental care. *Zoological Journal of the Linnean Society* 76, 1–22.
- Carranza A. Juan, 2002. La evolución del cuidado parental. En Soler M. 2002., *Evolución la base de la biología*. Granada, España. P 193-212
- Clutton-Brock, T.H. 1991. *The evolution of parental care*. Princenton University Press, NJ, USA.
- Coleman, R. M. y Fischer, R. U. 1991. Brood size, male fanning effort and the energetics of a nonshareable parental investment in bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus* (Teleostei: Centrarchidae). *Ethology*, 87, 177-188.
- Côte, I. M. y Gross, M. R. 1993. Reduced disease in offspring - a benefit of coloniality in sunfish. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 33, 269–274.
- Côte, I. M., y Hunt, W. 1993. Female redlip blenies Prefer Older Males. *Animal Behaviour*. 46: 203-205.
- Dick, J.T., S.E. Fallon, y R.W. Elwood. 1998. Active brood care in an amphipod: influences of embryonic development, temperature and oxygen. *Animal Behaviour* 56: 663-672.
- Dominey, W. J. 1981. Anti-predator function of bluegill sunfish nesting colonies. *Nature* 290: 586-588.
- Fishelson L. 1970. Behavior and ecology of a population of *Abudefduf saxatilis* (Pomacentridae, Teleostei) at Eilat (Red Sea). *Anim. Behav.* 18: 225-237.
- Fisher, R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford.



- Forstmeier, W. y Weiss, I. 2004. Adaptive plasticity in nest-site selection in response to changing predation risk. *Oikos* 104: 487–99.
- Foster, S. A. 1987. Diel and lunar patterns of reproduction in the Caribbean and Pacific sargent major damselfishes *Abudefduf saxatilis* and *A. troschelii*." *Marine Biology* 95(3): 333-343.
- Guillen-Parra M.A. 2018. Éxito reproductivo de *Abudefduf troschelii* (Perciformes: Pomacentridae): una aproximación molecular y de comportamiento. Tesis de licenciatura, UMSNH, Morelia, Mich.
- Green, B. S. y McCormick M. I. 2004. Replenishment to fish nests: male adjust brood care to ambient conditions and brood development. *Behavioral Ecology* 16: 389-197.
- Hanson, K. C. y Cooke, S. J. 2009. Why does size matter? A test of the benefits of female mate choice in a teleost fish base on morphological and physiological indicators of male quality. *Physiological and Biochemical Zoology*, 82: 617-624.
- Helfman, G. S., Collette B. B. y Facey D. E. 1997. *The diversity of fishes*. Blackwell Science. London. pp 529.
- Heming, T.A. and Buddington, R.K. 1988. Yolk absorption in embryonic and larval fishes. In: *Fish Physiology*. Vol XI. part A pp. 407-446. Edited by W.S. Hoar, D.J. Randall and J.R. Brett. Academic Press, New York.
- Hernández- Olalde, L. 2008. Ecología reproductiva de peces de arrecife rocoso en el suroeste del golfo de California, México. Tesis de doctorado. IPN- CICIMAR.
- Hoerzer G. A. 1992. The ecology and evolution of partial-clutch cannibalism by paternal Cortez damselfish. *Oikos* 65:113-120.
- Itzkowitz M. 1991. Habitat quality and reproductive success in the beaugregory damselfish. *Environ. Biol. Fish.*30:287-293.
- Itzkowitz M. y Makie D. 1986. Habitat structure and reproductive success in the beaugregory damselfish. *J.exp. Mar. Biol. Ecol.* 97:305-312.
- JMP®, Versión 8. SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989-2007.
- Jones, A. G., D. Walker, C. Kvarnemo, K. Lindström, and J. C. Avise. 2001. How cuckoldry can decrease the opportunity for sexual selection: Data and theory from a genetic parentage analysis of the sand goby, *Pomatoschistus minutus*. *P. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98:9151–9156.



- Klug H., Suzanne H. Alonzo, y Michael B. 2012. Theoretical foundations of parental care. Capítulo 2, en: Royle, N. J., P. T. Smiseth, y M. Kölliker. 2012. The evolution of parental care. Oxford: oxford univ. Press.
- Knapp R. A. 1993. The influence of egg survivorship on the subsequent nest fidelity of female bicolor damselfish, *stegastes partitus*. *Anim. Behav.*46:111-121.
- Knapp R. A. y Kovach J. T. 1991. Courtship as an honest indicator of male parental quality in the bicolor damselfish, *stegastes partitus*. *Behav. Ecol.* 2:295-300.
- Knapp R. A. y Warner R. R. 1991. Male parental care and female choice in the bicolor damselfish, *Stegastes partitus*: bigger is not always better. *Anim Behav* 41:747-756.
- Laglbauer B. J. L., Afonso P., Donnay A., Santos S. R. y Fontes J. 2017. Reproductive synchrony in a temperate damselfish, *Chromis limbata*. *Acta ethol*, DOI 10.1007/s10211-017-0269-0.
- Mak, K. Y. 2015. Aggressive nest guarding behavior of sergeant major damselfish (*Abudefduf saxatilis*) in association with guarding male and nest size. In Spring. 2015. *PHYSIS. Journal of Marine Science, Tropical Marine Ecology and Conservation*, Volume 17, p58-68.
- Manica, A. 2002. Alternative strategies for a father with a small brood: mate, cannibalize or care. *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 51, 319-323.
- Mann K. H. y Lazier J. R. N. 1991. *Dynamics of Marine Ecosystems: Biological-Physical Interactions in the oceans*. Pp. 466. Blackwell Scientific Publications, Oxford. ISBN 0-86542-082-3.
- Mann, M. E. 2000. Large-scale climate variability and connections with the Middle East in past centuries. *Clim. Change*, in press.
- Mary C. M., E. Gordon y R. E. Haley. 2004. Environmental effects on egg development and hatching success in *Jordanella floridae*, a species with parental care. *Journal of Fish Biology* 65, 760–768.
- McLeod I. M., McCormick M. I., Munday P. L., Clark T. D., Wenger A. S., Brooker R. M. et al. 2015. Latitudinal variation in larval development of coral reef fishes: implications of a warming ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 521:129–141.
- Melber A. And Schmidt, G. H. 1975. Ecological effects of the social behavior in two *Elasmucha* species (Heteroptera: Insecta). *Oecologia* 18, 121–8.



- Munday P. L., Jones G. P., Pratchett M. S., Williams A. J. 2008. Climate change and the future for coral reef fishes. *Fish Fish (Oxf)* 9(3):261–285.
- Neff, B. D. 2001. Alternative reproductive tactics and sexual selection. *Trends Ecol. Evol.*, 16(12): 669.
- Olivotto, I., Cardinali, M., Barbaresi, L., Maradonna, F. y O. Carnevali. 2003. Coral reef breeding: the secrets of each species. *Aquaculture*, 224:69-78.
- Orians G. H. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *Am. Nat.* 103:589-603.
- Östlund S. y Ahnesjö I. 1998. Female 15-spined sticklebacks prefer better fathers. *Anim Behav* 56:1177-1183.
- Pacheco G. Felipe J. 2015. Cuidado parental en el pez *Abudefduf saxatilis* en el Atlántico Mexicano. Tesis De Licenciatura. Universidad Michoacana De San Nicolás De Hidalgo. Morelia, Mich. México.
- Pampoulie, C. K., K. Lindström Y C.M. St. Mary. 2004. Have your cake and eat it too: male sand gobies show more parental care in the presence of female partners. *Behavioral Ecology* 15: 199-204.
- Petersen C. W. 1989. Females prefer mating males in the carmine triplefin, *Axodinus carminabis*, a paternal brood guarder. *Environ Biol Fishes* 26:213-221.
- Reeb, S. G., Y P. W. Colgan. 1991. Nocturnal care of eggs and circadian rhythms of fanning activity in two normally diurnal cichlid fishes, *Cichlasoma nigrofasciatum* and *Herotilapia multispinsa*. *Animal Behaviours*, 41: 303-311.
- Refsnider, J. M. y Janzen, F. J. 2010. Putting eggs in one basket: ecological and evolutionary hypotheses for variation in oviposition-site choice. *Annual Reviews in Ecology, Evolution and Systematics* 41, 39–57.
- Requena, G. S., Buzatto B. A., Martins E. G. Y Machado G. 2012. Paternal care the creases foraging activity and body condition, but those no impose survival cost to caring males in a neotropical arachnid. *Plosone* 7: E46 7 01.
- Reynolds, J. D., N. B. Goodwin y R. P. Freckleton. 2002. Revolutionary transitions in parental care and live bearing in vertebrates. *Phil. Trans. Royal Soc. London B* 357: 269-281.



- Roldán G. 1992. Fundamentos de limnología neotropical. Medellín (Colombia): Editorial Universidad de Antioquia. p. 529.
- Rstudio Team. 2016. Rstudio: Integrated Development for R. Rstudio, Inc., Boston, MA  
URL <http://www.rstudio.com/>.
- Sargent R. C. 1988. Paternal care and egg survival both increase with clutch size in the fathead minnow, *Pimephales promelas*. Behav Ecol Sociobiol 23:33-37.
- Sikkel P. C. 1988. Factors influencing spawning site choice by female garibaldi, *Hypsypops rubicundus* (Pisces: Pomacentridae). Copeia 1988:710-718
- Sikkel P. C. 1989. Egg presence and developmental stage influence spawning-site choice by female garibaldi. Anim Behav 38:447-456
- Sikkel, P.C. 1994. Filial cannibalism in a paternal - caring marine fish: the influence of egg developmental stage and position in the nest. Animal Behaviour 47: 1149-1158
- Smiseth P. T., Mathias K., y Nick J. Royle. 2012. What is parental care? Chapter 1, in: Royle, N. J., P. T. Smiseth, and M. Kölliker. 2012. The evolution of parental care. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Smith, R. L. 1997. Evolution of parental care in the giant water bugs (Heteroptera: Belostomatidae). pp 116-149, in B.J. Crespi And J.C. Choe, Editors. The evolution of social behavior in insects and arachnids. Cambridge University Press, Cambridge, Uk.
- Spencer, M., Blaustein, L., y Cohen, J. E. 2002. Oviposition habitat selection by mosquitoes (*Culiseta longiareolata*) and consequences for population size. Ecology 83, 669–79.
- Suski, C. D. y Ridgway, M. S. 2007. Climate and body size influence nest survival in a fish with parental care. Journal of Animal Ecology, 76, 730-739.
- Townsend, D. S. 1986. The cost of male parental care and its evolution in a tropical frog. Behav. Ecol. Sociobiol. 19:187-195.
- Trujillo G. Miguel. 2014. Estimación del éxito reproductivo en machos de *Abudefduf troschelii* (Gill, 1862) En playa La Sorpresa, La Paz, Baja California Sur. Tesis De Licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma De Puebla. Puebla, México.
- Unger L. M. y Sargent R. C. 1988. Allopaternal care in the fathead minnow, *Pimephales promelas*: females prefer males with eggs. Behav Ecol Sociobiol 23:27-32.
- Verner, J., and M. F. Willson. 1966. The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds. Ecology 47:143-147.



Wootton, R. J. 1976. *The Biology of the Sticklebacks*. London: Academic Press.



## FIGURAS

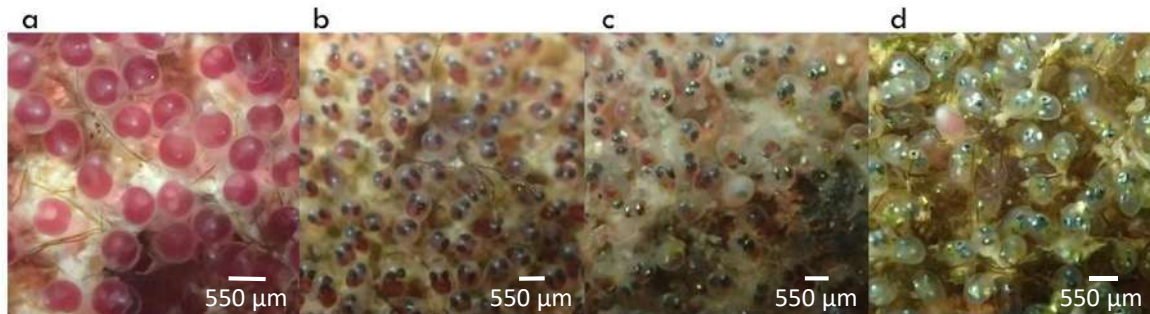


Figura 1. Desarrollo de los huevos, a) día 1, b) día 2, c) día 3 y d) día 4.

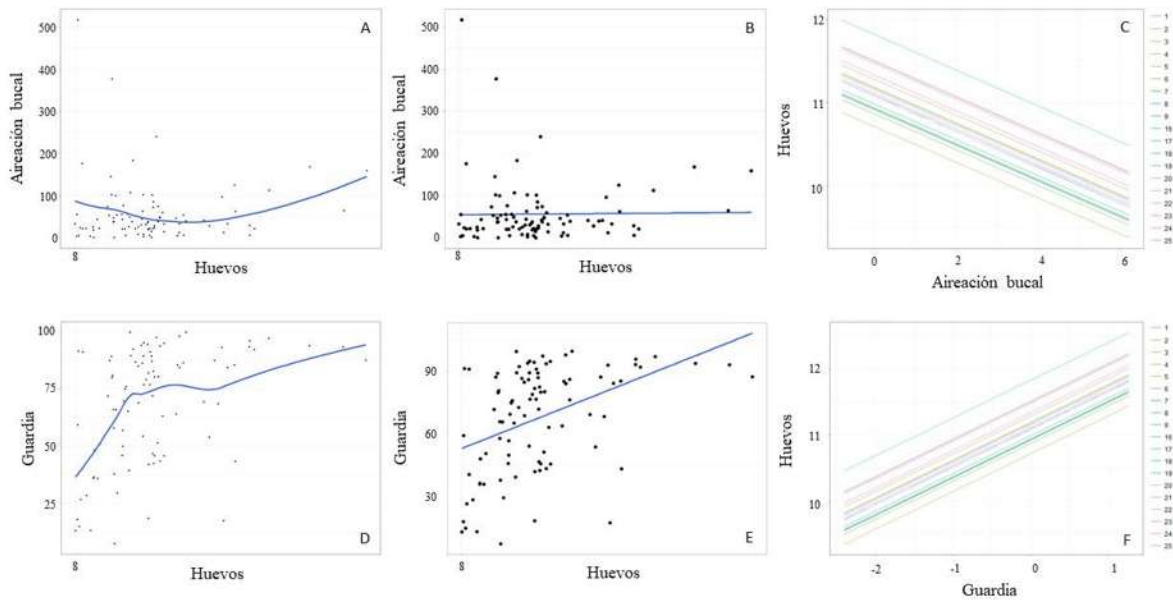
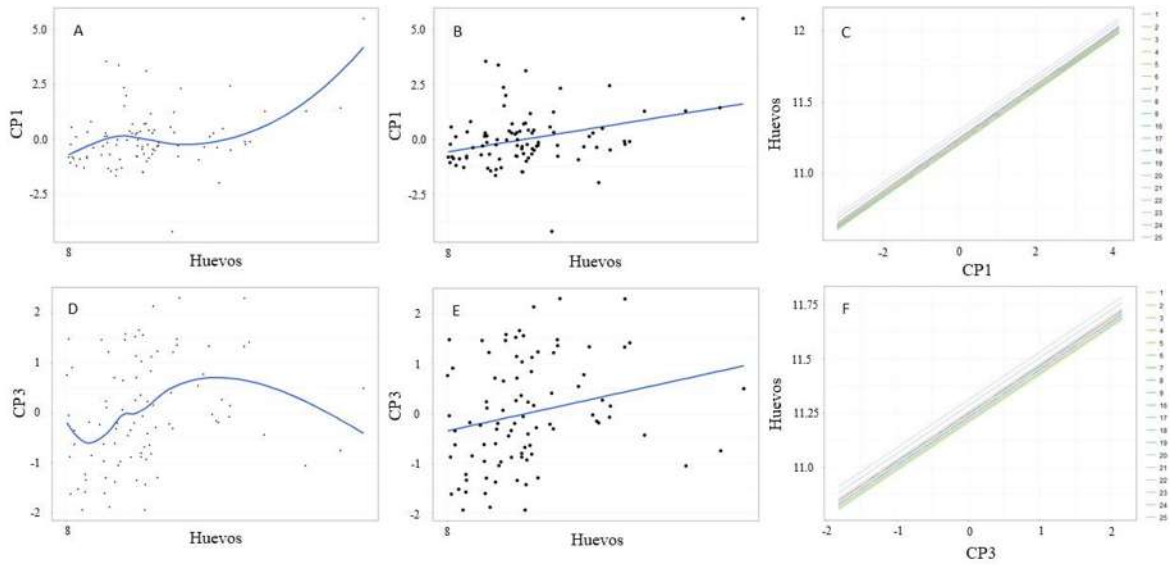
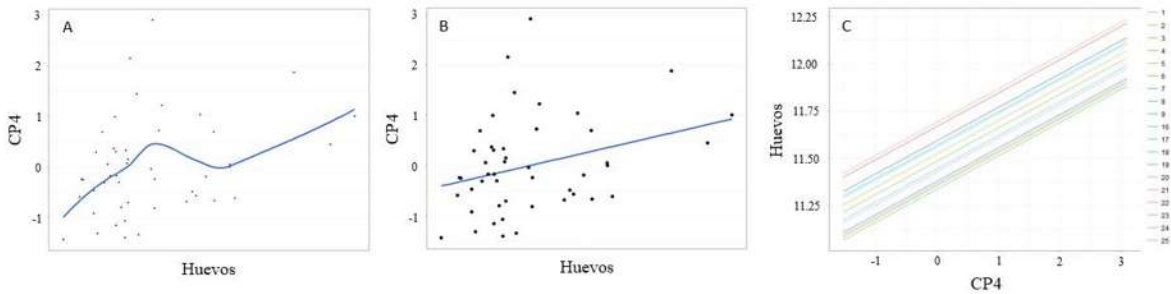


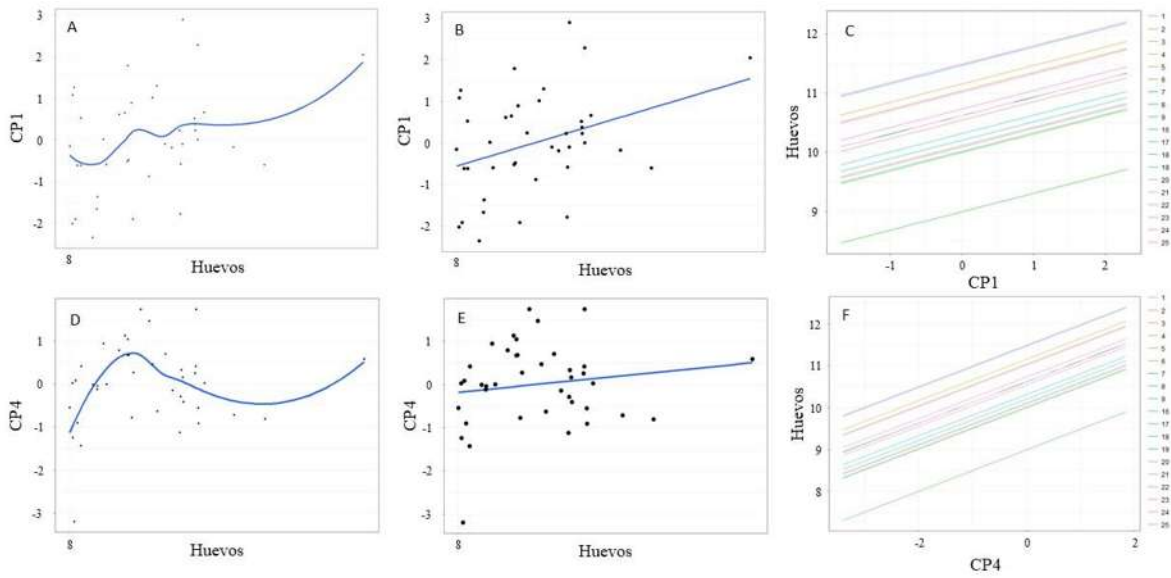
Figura 2. Regresiones del Modelo lineal generalizado mixto de Eventos. A) aireaciones bucales y el número de huevos, B) aireaciones bucales y el número de huevos C) Regresión del número de huevos y las aireaciones bucales por niveles de agrupamiento (Machos), D) guardia y el número de huevos, E) guardia y el número de huevos F) Regresión del número de huevos y la guardia por niveles de agrupamiento (Machos).



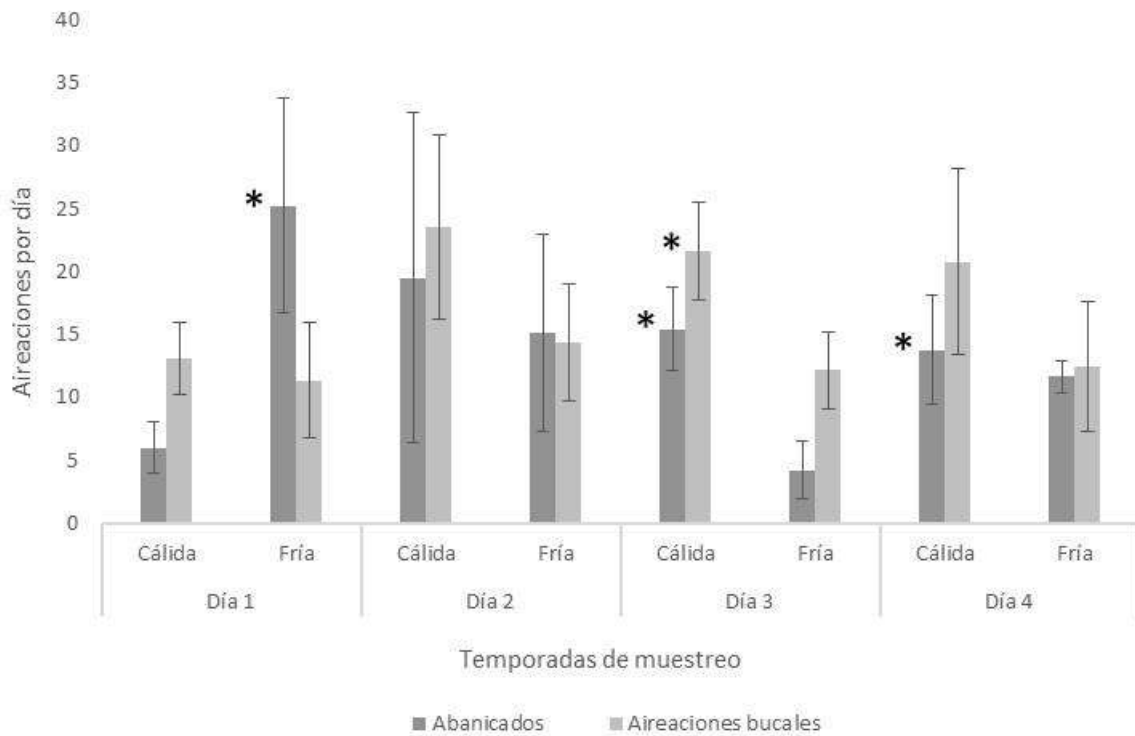
**Figura 3. Regresiones del Modelo lineal generalizado mixto de Duración. A) CP1 y el número de huevos, B) CP1 y el número de huevos C) Regresión del número de huevos y el CP1 por niveles de agrupamiento (Machos). D) CP3 y el número de huevos, E) CP3 y el número de huevos F) Regresión del número de huevos y el CP3 por niveles de agrupamiento (Machos).**



**Figura 4. Regresiones del Modelo lineal generalizado mixto de Receptividad. A) CP4 y el número de huevos, B) CP4 y el número de huevos C) Regresión del número de huevos y el CP4 por niveles de agrupamiento (Machos).**

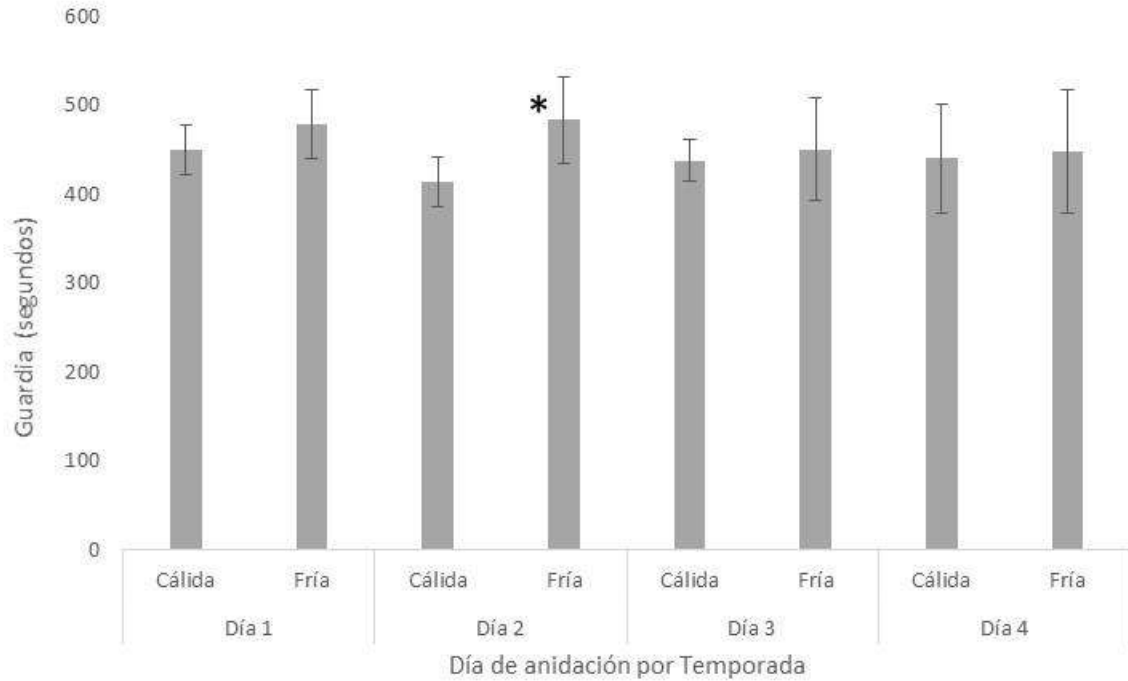


**Figura 5. Regresiones del Modelo lineal generalizado mixto de Cuidado. A) CP1 y el número de huevos, B) CP1 y el número de huevos, C) Regresión del número de huevos y el CP1 por niveles de agrupamiento (Machos). D) CP4 y el número de huevos, E) CP4 y el número de huevos F) Regresión del número de huevos y el CP4 por niveles de agrupamiento (Machos).**





**Figura 6. Abanicados y aireaciones bucales promedio por día entre temporadas, Cálida= temporada uno y Fría= temporada dos. Pruebas de Wilcoxon - Kruskal Wallis para Abanicados; Día 1 ( $X^2=6.392$ ,  $gl= 1$  y  $P=0.011$ ), Día 3 ( $X^2=5.88$ ,  $gl= 1$  y  $P=0.015$ ) y Día 4 ( $X^2=6.85$ ,  $gl= 1$  y  $P=0.008$ ); y Aireaciones bucales, Día 3 ( $X^2=8.10$ ,  $gl= 1$  y  $P=0.004$ ).**



**Figura 7. Guardia promedio por día entre temporadas, Cálida= temporada uno y Fría= temporada dos. Pruebas de Wilcoxon - Kruskal Wallis, Día 2 ( $X^2=4.08$ ,  $gl= 1$  y  $P=0.043$ ).**



## TABLAS

**Tabla 1. Descripción de las conductas reproductivas y de cuidado parental de los machos de *A. troscheli*.**

CONDUCTA	DESCRIPCIÓN
<b>Limpieza</b>	El macho limpia con la boca parte del territorio de algas y piedras, mientras con las aletas caudal, anal y pectorales remueve sedimento y arena. Esta área (i.e. nidos) será utilizada por las hembras como área de oviposición.
<b>Despliegues</b>	El macho extiende y mantiene rígidas las aletas: dorsal, anal, pélvicas y caudal en señal de territorialidad. Esto puede anteceder a un ahuyentamiento.
<b>Ahuyentamientos</b>	El macho nada rápidamente hacia cualquier intruso que pretenda entrar a su territorio, el cual generalmente se aleja y el macho guardián regresa inmediatamente a su nido.
<b>Cortejo</b>	El macho nada desde su territorio hacia el cardumen de hembras, realiza una serie de giros y regresa a su territorio donde permanece unos segundos (si ya tiene huevos realiza abanicados) antes de repetir el ciclo en varias ocasiones. El cortejo solo está presente los primeros días a partir de que tiene limpio el nido.
<b>Ovoposición</b>	La hembra se acerca al nido, pega la abertura urogenital al sustrato y comienza el desove nadando en círculos, mientras que el macho nada detrás de ella liberando esperma, ocasionalmente interrumpe la fertilización para vigilar el territorio, ahuyentar a intrusos o limpiar el sustrato. La ovoposición puede durar desde unos minutos hasta una hora. En ocasiones, durante la ovoposición, el macho muerde a la hembra.
<b>Abanicados</b>	El macho acerca las aletas al parche de huevos y genera corrientes de agua moviendo las aletas pectorales y/o las aletas anal y caudal.
<b>Aireaciones bucales</b>	El macho se acerca a los huevos (3mm aprox.) y genera chorros de agua con la boca repetidamente.
<b>Guardia</b>	Es el tiempo que el macho defiende pasivamente, colocándose sobre el nido a una distancia aproximada no mayor a 20cm. Sin realizar alguna conducta de cuidado paterno.
<b>Ausencia</b>	Es el tiempo que el macho se encuentra alejado del nido (a más de 20 cm.) sin realizar ahuyentamientos, cortejos, u otra actividad de cuidado, dejando el nido desprotegido.

**Tabla 2. Análisis de componentes principales del MLGM de Duración. En negritas se muestran los valores de los eigenvectores que fueron significativos dentro del MLGM.**

	<b>CP1</b>	<b>CP2</b>	<b>CP3</b>	<b>CP4</b>	<b>CP5</b>	<b>CP6</b>
<b>Porcentaje</b>	26.7%	21%	18.8%	16.1%	10.3%	7.05%
<b>Ahuyentamientos</b>	<b>0.62704</b>	0.27438	-0.23299	0.02081	0.22801	0.65179
<b>Despliegues</b>	<b>0.54196</b>	0.48420	0.08300	0.15450	-0.27725	-0.60349
<b>Abanicados</b>	-0.33273	0.39408	0.05181	<b>0.70104</b>	0.48931	-0.02083
<b>Aireación bucal</b>	0.21346	-0.52000	0.03139	<b>0.69246</b>	-0.42502	0.15134
<b>Guardia</b>	0.38424	-0.43033	0.49735	-0.04294	0.60728	-0.22178
<b>Longitud patrón</b>	-0.09580	0.28175	<b>0.82933</b>	-0.05387	-0.28686	0.37209



**Tabla 3. Análisis de componentes principales del MLGM de Receptividad. En negritas se muestran los valores de los eigenvectores que fueron significativos dentro del MLGM.**

Porcentaje	CP1 24.7%	CP2 22.5%	CP3 16.9%	CP4 12.7%	CP5 12.5 %	CP6 6%	CP7 4.7%
Ahuyentamientos	0.64782	0.01125	-0.04202	0.09765	-0.36423	0.22423	0.62126
Despliegues	0.59317	-0.13046	0.35897	0.28844	-0.04002	-0.04463	-0.64458
Abanicados	-0.19651	-0.55635	-0.10137	<b>0.54075</b>	0.23343	0.53888	0.06549
Aireación bucal	0.05893	0.49421	-0.17970	<b>0.66492</b>	0.36649	-0.34666	0.15292
Guardia	-0.12491	0.62358	0.37922	-0.00077	0.03002	0.66686	-0.07835
Limpieza	0.39189	-0.04137	-0.10228	-0.41367	0.79905	0.14174	0.06752
Longitud patrón	-0.13119	-0.19630	<b>0.82008</b>	0.04005	0.19379	-0.26902	0.40024

**Tabla 4. Análisis de componentes principales del MLGM de Cuidado. En negritas se muestran los valores de los eigenvectores que fueron significativos dentro del MLGM.**

Porcentaje	CP1 27.5%	CP2 19%	CP3 18.1%	CP4 14.7%	CP5 11.1%	CP6 9.6%
Ahuyentamientos	<b>0.49873</b>	-0.38699	0.04380	0.32661	0.63738	0.29436
Despliegues	<b>0.57064</b>	-0.13809	-0.13605	0.10877	-0.72369	0.31818
Abanicados	0.07268	0.62049	0.29317	<b>0.71956</b>	-0.03778	-0.06761
Aireación bucal	0.24337	0.33342	0.64215	<b>-0.53655</b>	0.08099	0.35043
Guardia	<b>0.59683</b>	0.17922	-0.12385	-0.22753	0.10430	-0.73053
Longitud patrón	0.07014	0.55034	-0.68259	-0.15515	0.22617	0.38866

**Tabla 5. Número de huevos y densidad de huevos por cm<sup>2</sup>, promedio por día.**

DÍA	DENSIDAD (CM2)			NO. HUEVOS		
	Promedio	Min	Max	Promedio	Min	Max
1	274.2	140.5	498	85,848.07	19,362.2	298,536.06
2	275.68	156.4	370	116,778.6	49,672.64	240,316.96
3	255.5	180	372	108,640.7	48,611.65	275,144.1
4	242.6	160	351	74,632.1	33,495.7	198,71.01
5	154.1	39	230.5	29,887.4	1,968	85,055.8
6	74.2	33	158	6,216.3	289.8	15,786.2



**Tabla 6. Modelos mínimos, resultado de los Modelos lineales generalizados mixtos analizando: Eventos = número de veces que se realiza cada conducta, Duración = tiempo de las conductas, Receptividad = análisis de conductas realizadas en el periodo de recepción de huevos por el macho, Cuidado = análisis de las conductas realizadas en el periodo de cuidado parental post-receptividad.**

Modelo simplificado MLGM		Error Std.	Valor de t	Pr(> z )
Eventos	Intercept	0.126	88.02	< 0.001*
	Aireación Bucal	0.096	-2.24	0.024*
	Guardia	0.105	5.40	< 0.001*
Duración	Intercept	0.082	135.47	< 0.001*
	CP 1	0.076	2.78	0.005*
	CP 3	0.088	2.10	0.035*
	CP 4	0.088	1.53	0.126
Receptividad	Intercept	0.082	139.11	< 0.001*
	CP 3	0.079	1.78	0.075
	CP 4	0.074	2.88	0.004*
Cuidado	Intercept	0.269	38.95	< 0.001*
	CP 1	0.160	1.94	0.051
	CP 4	0.154	3.19	0.001*

**Tabla 7. Número promedio de huevos obtenidos por día durante el periodo de receptividad, por temporada de muestreo, Cálida= primer temporada y Fría= segunda temporada de muestreo.**

Número promedio de huevos		
Día	Cálida	Fría
1	85848.07	57507.44
2	116778.6	90667.17
3	108640.7	89073.34
4	74632.1	99449.85
5	-	98919.748
6	-	88921.814