

<https://doi.org/10.15517/0t5kpk85>

Correlación morfométrica y reproductiva en la machaca *Brycon costaricensis* (Characiformes: Bryconidae) en la Vertiente Norte de Costa Rica

Jorge A. Valerio-Vargas^{1,2*};  <https://orcid.org/0000-0002-7036-8586>Jorge Boza Abarca³;  <https://orcid.org/0000-0001-8295-4016>Beatriz Farías-Tafolla⁴;  <https://orcid.org/0000-0003-4754-0998>Mario Espinoza⁴;  <https://orcid.org/0000-0002-8355-2411>

1. Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica; jvaleriovargas@gmail.com (*Correspondencia).
2. Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura, Puntarenas, Costa Rica.
3. Estación de Biología Marina Juan Bertoglia Richards, Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional, Puntarenas, Costa Rica; jboza07@gmail.com
4. Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica; beatriz-fata@gmail.com; marioespinozamen@gmail.com

Recibido 16-IX-2025. Corregido 05-VI-2026. Aceptado 12-VII-2026.

ABSTRACT

Morphometric and reproductive correlation in the machaca *Brycon costaricensis* (Characiformes: Bryconidae) on the Northern Slope of Costa Rica

Introduction: *Brycon costaricensis* is one of the main species targeted by freshwater recreational fishing in Costa Rica, particularly along the Caribbean slope. However, the absence of biological and ecological data, coupled with evidence of a declining population, highlights the pressing need for species-specific regulations. Unlike other congeneric species, the relationship between reproductive maturity and external morphological traits in *B. costaricensis* has not yet been studied. A lack of knowledge on this species can limit its sustainable management and conservation.

Objective: To evaluate the correlation between external morphological traits and the reproductive status of *B. costaricensis* in the Sarapiquí River basin, Costa Rica.

Methods: Between February and June 2014, 62 individuals of *B. costaricensis* were collected from five rivers in the Sarapiquí basin. To assess their reproductive status, we recorded morphometric differences between sexes, morphometric relationships of anal fins, reproductive seasonality, association of secondary sexual structures with sex and gonadal development stage, and factors influencing their presence.

Results: The length of the eighth anal ray proved to be a stable trait for sex discrimination. The gonadosomatic index peaked in February, with lower values from March to May. Secondary sexual structures were more frequent in males and were mainly associated with biological factors (gonadosomatic index and gonadal development stage), with no significant effect of environmental conditions.

Conclusion: *Brycon costaricensis* exhibits morpho-reproductive traits that allow monitoring of reproductive status without sacrificing individuals. Overall, these findings represent a significant advance in the understanding of the species and provide key tools for sustainable management and conservation strategies in the Sarapiquí River basin and similar regions in Central America.

Key words: Bryconidae; reproductive biology; sexual dimorphism; secondary sexual traits; Sarapiquí River basin; Central America.



RESUMEN

Introducción: La machaca (*Brycon costaricensis*), es una de las principales especies objetivo en la pesca recreativa de agua dulce en Costa Rica, particularmente a lo largo de la vertiente Caribe. Sin embargo, la ausencia de datos biológicos y ecológicos, junto con la evidencia de una población en declive, destaca la urgente necesidad de establecer regulaciones especie-específicas. A diferencia de otras especies congéneres, la relación entre la madurez reproductiva y rasgos morfológicos externos en *B. costaricensis* aún no ha sido estudiada. La falta de conocimientos sobre esta especie puede limitar su gestión y conservación.

Objetivo: Evaluar la correlación entre caracteres morfológicos externos y el estado reproductivo de *B. costaricensis* en la cuenca del río Sarapiquí, Costa Rica.

Métodos: Entre febrero y junio del 2014, se colectaron un total de 62 especímenes en cinco ríos de la cuenca del río Sarapiquí. Para evaluar su estado reproductivo, se registraron las diferencias morfométricas entre los sexos, las relaciones morfométricas de las aletas anales, la estacionalidad reproductiva, la asociación de estructuras sexuales secundarias con el sexo y el estadio de desarrollo gonadal, y factores que influyen en su presencia.

Resultados: La longitud del octavo radio anal demostró ser una característica estable para la discriminación sexual. El índice gonadosomático mostró un pico reproductivo en febrero con valores más bajos entre marzo y mayo. Las estructuras sexuales secundarias fueron más frecuentes en machos, asociándose principalmente con factores biológicos (índice gonadosomático y estadio de desarrollo gonadal), sin efecto significativo de las condiciones ambientales.

Conclusión: *Brycon costaricensis* posee características morfo-reproductivas que permiten monitorear el estado reproductivo sin sacrificar individuos. En conjunto, estos hallazgos representan un avance significativo para el conocimiento de la especie y proporcionan herramientas clave para estrategias de manejo y conservación sostenibles en la cuenca del río Sarapiquí y regiones similares en Centroamérica.

Palabras clave: Bryconidae; biología reproductiva; dimorfismo sexual; estructuras sexuales secundarias; cuenca del río Sarapiquí; Centroamérica.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas de agua dulce albergan cerca del 51.2% de las especies de peces conocidas, a pesar de cubrir menos del 1 % de la superficie global (Eschmeyer et al., 2024; Food and Agriculture Organization of the United Nations [FAO], 2018). Esta diversidad es particularmente importante en regiones tropicales, donde los ecosistemas de agua dulce (incluyendo ambientes lóticos y lénticos) no solo albergan una amplia variedad de especies, sino también comunidades humanas que dependen de ellos como recursos para alimentación y recreación (FAO, 2018).

En países tropicales de Latinoamérica, la familia Bryconidae es una de las más diversas y de mayor importancia ecológica y pesquera (Silva, Lima & Vari, 2012). Las especies del género *Brycon* poseen una gran capacidad natatoria, comportamiento migratorio y hábitos alimenticios generalistas (Angulo, 2021; Bussing, 1998; Correa et al., 2007). Además, varias especies de este género son apreciadas por su

tamaño y fuerza, características muy atractivas para la pesca (Angulo, 2021; Bussing, 1998).

En Costa Rica se han registrado dos especies: *Brycon behreae* Hildebrand 1938, presente en la vertiente Pacífica y *Brycon costaricensis* Angulo & Gracián-Negrete (2013), cuya distribución se concentra principalmente en la vertiente Caribe (con excepción de la cuenca del río Sixaola) y presenta poblaciones adicionales en el Pacífico Norte, particularmente en las cuencas del río Colorado y Tempisque (Angulo, 2021; Bussing, 1998). Esta última especie fue identificada durante mucho tiempo como *Brycon guatemalensis* Regan 1908; sin embargo, un estudio relativamente reciente evidenció que las poblaciones de Costa Rica y Nicaragua corresponden en realidad a *B. costaricensis* (Angulo & Gracián-Negrete, 2013).

Brycon costaricensis es una especie de alta importancia para la pesca recreativa, especialmente en cuencas de la Vertiente Norte costarricense. A pesar de que la UICN clasifica a la especie como de “Preocupación Menor”, se ha documentado una afectación de sus

poblaciones en varias cuencas del país, atribuida principalmente a causas antropogénicas (Castillo-Pérez, 2016; Farah-Pérez et al., 2020; International Union for Conservation of Nature [IUCN], 2023; Villegas-Arguedas & Protti, 2015). En Costa Rica, la extracción de peces de agua dulce fuera de áreas protegidas está regulada por el Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura (INCOPECA) (AJDIP/378-2005), sin embargo, actualmente no existen regulaciones específicas para especies de alta importancia en pesca recreativa como *B. costaricensis*.

Aunado a lo anterior, no existen estudios sobre los ciclos reproductivos, épocas de madurez sexual, fecundidad o duración del desove de *B. costaricensis*. En contraste, especies congéneres como *B. amazonicus* (Agassiz, 1829), *B. henni* Eigenmann 1913, *B. opalinus* (Cuvier, 1819) y *B. orthotaenia* (Günther, 1864) han sido ampliamente estudiadas, documentándose rasgos reproductivos asociados a factores ecológicos, así como a características de su historia de vida, comportamiento y anatomía (Arias, 2006; Gomiero & Braga, 2007a; Kerguelén-Durango & Atencio-García, 2015; Mancera-Rodríguez, 2017). Por lo tanto, resulta fundamental generar información biológica básica que apoye medidas de manejo, gestión y conservación de la especie.

En general, se ha reportado que los peces del género *Brycon* presentan cambios morfológicos evidentes durante la reproducción, incluyendo el engrosamiento de las aletas pélvicas y anales, el desarrollo de estructuras sexuales secundarias, cambios de coloración y aumento en la vascularización de tejidos blandos (Bianchini et al., 2024; Mancera-Rodríguez, 2017; Montoya-López et al., 2006). En *B. henni* y *B. orbignyanus*, por ejemplo, el desarrollo de estructuras como ganchos y rugosidades en las aletas, coincide consistentemente con los estadios más avanzados de madurez gonadal (Bianchini et al., 2024; Mancera-Rodríguez, 2017). Estas características morfológicas permiten evaluar la madurez sin necesidad de métodos invasivos o el sacrificio de especímenes, facilitando su aplicación en estudios de campo y manejo pesquero. Por lo tanto, las

características reproductivas de *B. costaricensis* podrían ser utilizadas como marcadores anatómicos externos que permitan reconocer fácilmente el estado reproductivo de los organismos y favorecer su aprovechamiento sostenible, especialmente en contextos donde su extracción con fines recreativos está aumentando.

El objetivo del presente estudio fue evaluar la relación entre caracteres morfológicos externos y el estado reproductivo de *B. costaricensis* en la cuenca del río Sarapiquí, Costa Rica. Los datos recopilados serán de gran importancia para mejorar el conocimiento sobre la especie y representan insumos importantes para el desarrollo de estrategias de manejo adecuadas y conservación de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El estudio se realizó en cinco ríos pertenecientes a la cuenca media y baja del Río Sarapiquí: Bijagual, Peje, Puerto Viejo, Sarapiquí y Sardinal, localizados en la zona norte de Costa Rica, provincia de Heredia (Fig. 1). Esta cuenca forma parte de la subvertiente Norte, abarca una superficie de drenaje de 1 714.24 km² y presenta un gradiente altitudinal que varía entre los 10 y los 2 896 m.s.n.m. (Rojas, 2011; Sánchez et al., 2004). El clima de la región es tropical húmedo, con precipitaciones anuales que oscilan entre 3 000 y 5 000 mm, alcanzando picos máximos durante los meses de julio y agosto (Rojas, 2011; Sánchez et al., 2004); se distinguen dos épocas bien definidas: una estación seca de diciembre a marzo y una estación lluviosa de mayo a octubre, con abril y noviembre como meses de transición (Instituto Meteorológico Nacional [IMN], 2008). La temperatura media anual fluctúa entre 24°C y 26°C, con escasa variación estacional (Rojas, 2011). Estas características confieren a la cuenca del Río Sarapiquí condiciones propicias para albergar una alta diversidad de fauna, particularmente peces dulceacuícolas, incluyendo especies migratorias (Angulo et al., 2017).

Colecta y procesamiento de muestras: Los especímenes de *B. costaricensis* fueron

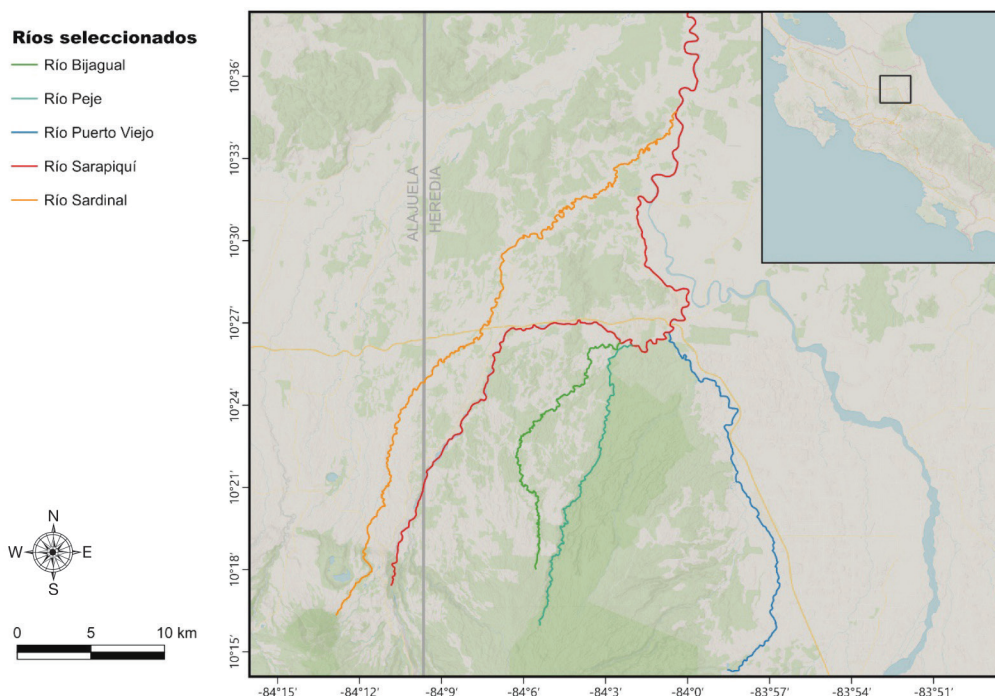


Fig. 1. Ubicación de los ríos Bijagual, Peje, Puerto Viejo, Sarapiquí y Sardinal en la cuenca media y baja del río Sarapiquí, provincia de Heredia, Costa Rica. Mapa elaborado en QGIS (QGIS Development Team, 2025). / **Fig. 1.** Location of the Bijagual, Peje, Puerto Viejo, Sarapiquí, and Sardinal rivers in the middle and lower basin of the Sarapiquí River, Heredia Province, Costa Rica. Map prepared using QGIS (QGIS Development Team, 2025).

recolectados entre febrero y junio de 2014, abarcando la estación seca, la transición hacia la época lluviosa y el inicio de esta; el periodo fue seleccionado con base en observaciones preliminares de comportamiento reproductivo de la especie (J.A. Valerio-Vargas, *obs. per.*). La captura se realizó mediante pesca recreativa utilizando exclusivamente caña y carrete, con señuelos artificiales como método de atracción. Durante el periodo de muestreo se procuró recolectar un mínimo de aproximadamente diez individuos por mes. Los organismos capturados fueron sacrificados inmediatamente mediante el método *ikejime* (interrupción inmediata de la actividad cerebral), con el fin de minimizar el sufrimiento (Gräns et al., 2026). El criterio de selección de organismos se basó en la talla de primera madurez de 27 cm establecida por Hernández-Portocarrero y Saborido-Rey (2009); por lo tanto, únicamente

se capturaron organismos de igual o mayor tamaño, asegurando que todos los especímenes analizados fueran adultos.

De cada individuo de *B. costaricensis* se registró la longitud total (LT, en cm) medida desde el borde anterior de la mandíbula superior hasta el extremo final de la aleta caudal, la longitud estándar (LS, en cm), que va desde el borde anterior de la mandíbula superior hasta el límite posterior de la última vértebra, así como la longitud furcal (LF, en cm) medida desde el borde anterior de la mandíbula superior hasta la hendidura o muesca de la aleta caudal (± 0.05 cm). Además, se midió la longitud del segundo, quinto, octavo, decimo-primer y decimocuarto radio anal ramificado debido a que confieren la forma convexa característica de dicha aleta en ejemplares de tallas mayores (Fig. 2 y Fig. 10). Lo anterior, basado en observaciones preliminares sobre cambios

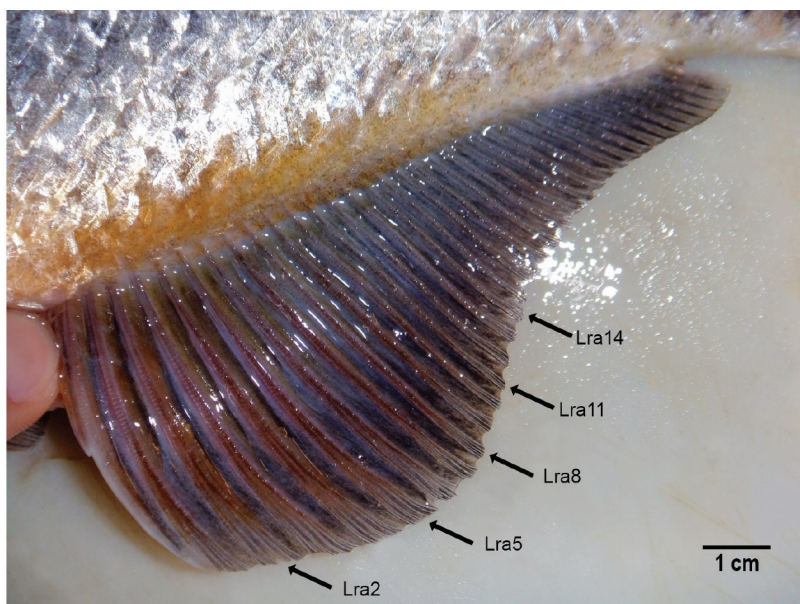


Fig. 2. Segundo (Lra2), quinto (Lra5), octavo (Lra8), decimoprimer (Lra11) y decimocuarto (Lra14) radios anales ramificados en individuos de *Brycon costaricensis* (Foto: J.A. Valerio-Vargas). / **Fig. 2.** Second (Lra2), fifth (Lra5), eighth (Lra8), eleventh (Lra11), and fourteenth (Lra14) branched anal-fin rays in *Brycon costaricensis* individuals (Photo: J.A. Valerio-Vargas).

ontogénicos en la morfología de la aleta anal (J.A. Valerio-Vargas, *obs. per.*).

Se registró el peso total (PT) y el peso gonadal (PG) (± 0.5 g) de cada organismo, mismos que fueron utilizados para estimar el Índice Gonadosomático (IGS) mediante la fórmula descrita por Wootton (1998):

$$\text{IGS} = [\text{PG} / \text{PT}] \times 100$$

El sexo y el estadio de desarrollo gonadal (EDG) se determinaron mediante observación macroscópica. En el caso de las hembras, se empleó la escala de maduración gonadal propuesta por Gokhale (1957), la cual consiste en siete estadios de desarrollo, basados en características como el tamaño y color de los ovocitos, así como la turgencia del ovario. Para los machos, se utilizó una modificación de la escala descrita por Gomiero y Braga (2007b) para *B. opalinus*, la cual originalmente contempla cuatro estadios de maduración. En el presente estudio, dicha escala fue ampliada a seis estadios (I–VI), definidos a partir de

características macroscópicas de las gónadas, como color, consistencia y tamaño, correspondiendo a: I = inmaduro, II = en maduración, III = en desarrollo, IV = maduro, V = desovando y VI = desovado.

Posteriormente, se determinó la presencia o ausencia de estructuras sexuales secundarias (ESS) y su distribución en el cuerpo y las aletas mediante inspección visual y exploración táctil, basada en los trabajos de Howes (1982), Montoya-López et al. (2006); Otero (1989) y Romagosa et al. (2000). Así mismo, se elaboró un registro fotográfico detallado para documentar su presencia en las diferentes aletas.

Adicionalmente, para analizar los factores relacionados con la presencia de ESS en *B. costaricensis* se recopiló información climática de la región. En particular, se consideraron factores como el total de lluvia mensual, la precipitación total registrada el día de muestreo y promedio mensual. Los datos fueron obtenidos a través de las estaciones meteorológicas ubicadas en la Estación Biológica La Selva de la Organización para Estudios Tropicales.

Análisis estadístico: Para determinar si existían diferencias estadísticamente significativas entre las tallas de machos y hembras, Se realizó una prueba *t* de Welch (Quinn & Keough, 2002).

Con los datos de la longitud de los radios anales ramificados (segundo, quinto, octavo, decimoprimer y decimocuarto), se llevó a cabo un análisis de componentes principales (ACP) con el fin de identificar cuál de los radios presenta la mayor variabilidad relativa y por ende cuál explica en mayor grado la variación en el largo de la aleta anal. El resultado del ACP se utilizó como variable respuesta en un Modelo Lineal Generalizado (MLG) de distribución normal (Zuur et al., 2009), incluyendo como variables predictoras el estadio de desarrollo gonadal, el sexo y la longitud total. El modelo generado se comparó con un modelo nulo: $M0: RI \sim 1$, empleando el criterio de información de Akaike (AIC) (Akaike, 1974), con el fin de determinar si la inclusión de los factores explicativos mejoraba la interpretación del patrón observado. La significancia estadística de los resultados se evaluó mediante un análisis de varianza (ANOVA, $p < 0.05$).

Para detectar la variación temporal de la actividad reproductiva y los posibles picos de reproducción, se evaluaron las diferencias en el IGS entre meses y sexos. Para esto, se realizó un ANOVA factorial de dos vías, considerando como factores el mes de muestreo y el sexo, así como su interacción. Posteriormente, se ajustó un MLG con distribución normal utilizando los valores logarítmicos ($\log_{10}$) de IGS como variable respuesta y el mes de muestreo como factor explicativo. Se evaluaron visualmente los residuos del modelo para verificar los supuestos de homocedasticidad y normalidad. Los análisis se realizaron con un nivel de significancia $\alpha = 0.05$.

La asociación entre el sexo de los organismos y la presencia de estructuras sexuales secundarias en las aletas se analizó mediante una prueba de exactitud de Fisher, la cual también se empleó para evaluar la relación entre la distribución de dichas estructuras en las diferentes aletas y los estadios de desarrollo

gonadal, analizados por separado para cada sexo. Dado el tamaño reducido de muestra en algunas categorías, los estadios gonadales se agruparon para fortalecer la robustez estadística.

Por último, se realizó un MLG con distribución binomial para evaluar los factores que influyen en la presencia o ausencia de ESS en *B. costaricensis* (Zuur et al., 2009). Las variables explicativas incluyeron factores biológicos (LT, sexo, EDG e IGS) y ambientales (precipitación total mensual, promedio mensual de lluvia y precipitación del día de muestreo); además, el mes de captura de los organismos se consideró como factor fijo para controlar variaciones temporales. El río de procedencia de los especímenes no fue incluido debido a que el número de niveles era limitado ($n = 5$), y la mayoría de los ejemplares provenían de sólo dos localidades. Según Zuur et al. (2009), esta escasa variabilidad dificulta su adecuada representación como factor aleatorio. Previo a la selección del modelo más robusto, se realizaron análisis de correlación entre las variables explicativas, excluyendo aquellos con colinealidad elevada ($r > 0.8$). La comparación entre modelos se realizó mediante AIC, contrastando su ajuste frente a un modelo nulo.

Todos los análisis en este estudio fueron efectuados en el programa estadístico R (R Core Team, 2024).

RESULTADOS

En total, se analizaron 62 individuos de *B. costaricensis* capturados en la cuenca del Río Sarapiquí. Las muestras incluyeron 43 hembras y 19 machos, con una variación en las tallas entre los 29 y 58 cm de LT y entre los 244.5 y 2 447 g de PT (Tabla 1).

Diferencias morfométricas entre sexos: La LT de *B. costaricensis* varió entre 29 y 58 cm en las hembras, y entre 30 y 51 cm en los machos. La prueba *t* de Welch indicó que no existe un efecto significativo del sexo sobre la longitud total ($t = 0.819$; $p = 0.417$).

Relación morfométrica de los radios anales:

Tabla 1

Información general de los especímenes de machaca *Brycon costaricensis* capturados entre febrero y junio del 2014 en la cuenca del río Sarapiquí, Costa Rica. / **Table 1.** General information of *Brycon costaricensis* specimens caught between February and June 2014 in the Sarapiquí River basin, Costa Rica.

Río	n	LT	PT	Hembras	Machos
Bijagual	1	49	1 409.5	0	1
Peje	12	29 – 49	244.5 – 1 332.5	6	6
Puerto viejo	6	37 – 54	580.0 – 1 710.0	6	0
Sarapiquí	36	30 – 53	261.5 – 1 830.0	24	12
Sardinal	7	36 – 58	441.0 – 2 447.0	7	0

LT: longitud total (cm), PT: peso total (g) y n: número de individuos analizados. | LT: total length (cm), PT: total weight (g), and n: number of individuals analyzed.

Tabla 2

Cargas de los radios anales ramificados en los cinco primeros componentes principales (PC1–PC5) obtenidos mediante análisis de componentes principales (ACP). El radio con mayor carga es destacado en negrita. / **Table 2.** Loadings of the branched anal rays on the first five principal components (PC1–PC5) obtained from principal component analysis (PCA). The ray with the highest loading is highlighted in bold.

Radio	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
Lra2	-0.353	-0.825	-0.159	0.319	0.258
Lra5	-0.483	-0.235	0.239	-0.526	-0.614
Lra8	-0.526	0.266	0.315	-0.292	0.684
Lra11	-0.484	0.355	0.197	0.718	-0.293
Lra14	-0.362	0.259	-0.883	-0.144	-0.034

El ACP realizado indicó que la mayor proporción de varianza fue explicada por el primer componente (PC1), con un 97.8%. La mayor carga en PC1 correspondió a la longitud del octavo radio anal (Lra8) con una carga de -0.526 (Tabla 2; Fig. 3), por lo que esta variable fue seleccionada como representativa para los análisis subsecuentes.

Para evaluar el efecto del sexo, la longitud total y el estadio de desarrollo gonadal sobre la Lra8, se ajustó un MLG con distribución normal. El modelo que incluyó únicamente el sexo y la LT ($Lra8 \sim \text{sexo} + LT$) explicó un 93.2% de la varianza observada ($R^2 = 0.932$) y resultó significativamente mejor que el modelo nulo ($AIC_{m1} = 35.04$ vs. $AIC_0 = 195.09$) (Tabla 3).

La Lra8 fue consistentemente mayor en machos que en hembras. Además, mostró una relación directamente proporcional con la longitud total del individuo. La proporción Lra8 con respecto a la LT en hembras fue de $10.1 \pm 0.5 \%$, mientras que en machos fue de

$12.0 \pm 0.7 \%$. En contraste, no se observaron variaciones claras en la Lra8 en función del estadio de desarrollo gonadal (Fig. 4 y Fig. 5).

Variación temporal de la actividad reproductiva: En febrero, tanto hembras como machos presentaron el valor más alto de IGS (H: 2.21 ± 2.85 y M: 4.31 ± 1.03), mientras que en mayo se observaron valores bajos en ambos sexos (H: 0.51 ± 0.34 y M: 0.58 ± 0.78). El ANOVA no evidenció diferencias significativas entre sexos, ni en la interacción entre sexo y mes. Sin embargo, sí se encontraron diferencias significativas entre meses ($F(4, 52) = 4.07$; $p = 0.006$). Por lo anterior, para el MLG se consideraron los datos agrupados por mes sin distinguir entre sexos.

Para normalizar la distribución de la variable dependiente, se ajustó un MLG con los valores logarítmicos ($\log_{10}$) de IGS. El efecto del mes fue marginalmente significativo ($X^2 = 1.86$; $p = 0.067$). En comparación con junio

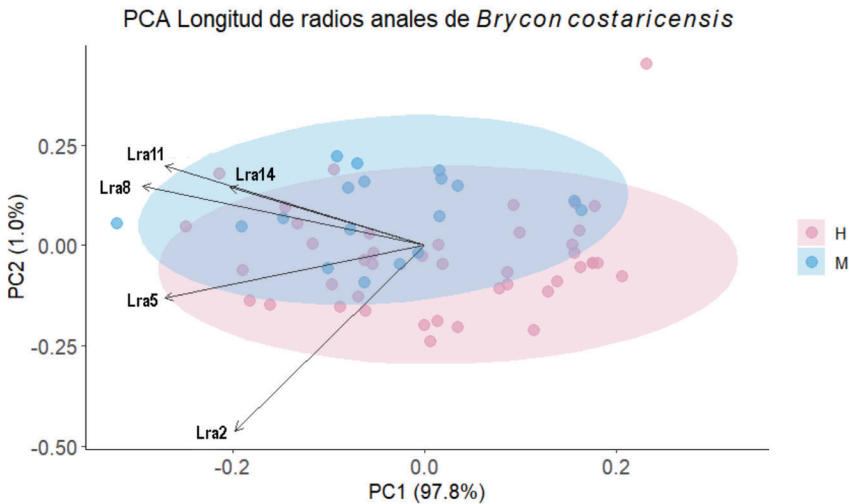


Fig. 3. Análisis de componentes principales (ACP) basado en las longitudes del segundo (Lra2), quinto (Lra5), octavo (Lra8), decimoprimer (Lra11) y decimocuarto (Lra14) radio anal ramificado en individuos de *Brycon costaricensis*. / **Fig. 3.** Principal Component Analysis (PCA) based on the lengths of the second (Lra2), fifth (Lra5), eighth (Lra8), eleventh (Lra11), and fourteenth (Lra14) branched anal-fin rays in *Brycon costaricensis* individuals.

Tabla 3

Resultados de los Modelos Generalizados Lineales de los factores que influyen en la longitud del octavo radio anal ramificado en *Brycon costaricensis*. / **Table 3.** Results of the Generalized Linear Models of the factors influencing the length of eighth branched anal-fin ray in *Brycon costaricensis*.

Modelo	gl	AICc	Δ AICc	w
Lra8 ~ 1	1	195.09	160.05	0.000
Lra8 ~ Sexo + LT	3	35.04	0.00	0.701
Lra8 ~ Sexo + LT + EDG	4	36.75	1.71	0.299
Lra8 ~ LT + EDG	3	98.30	63.25	0.000
Lra8 ~ Sexo + EDG	3	163.40	128.36	0.000

Lra8: longitud del octavo radio anal ramificado; LT: longitud total; EDG: estadio de desarrollo gonadal AICc: criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas; Δ AICc: variación en AICc con respecto al modelo con menor AICc; w: peso de Akaike. El modelo con mayor soporte se destaca en negrita. | Lra8: length of the eighth branched anal ray; LT: total length; EDG: gonadal development stage; AICc: Akaike Information Criterion corrected for small samples; Δ AICc: variation in AICc relative to the model with the lowest AICc; w: Akaike weight. The model with the greatest support is highlighted in bold.

(referencia), los valores log (IGS) fueron menores en marzo ($\beta = -0.24$; $p = 0.24$), abril ($\beta = -0.23$; $p = 0.19$) y mayo ($\beta = -0.29$; $p = 0.16$), pero las diferencias no fueron estadísticamente significativas. Los valores de febrero mostraron una diferencia positiva, pero no significativa ($\beta = 0.19$; $p = 0.34$) (Tabla 4). Estos resultados sugieren un pico reproductivo en febrero y una tendencia a valores más bajos entre marzo y mayo respecto a junio. El análisis de residuos

no evidenció violaciones importantes a los supuestos de homocedasticidad y normalidad. La Fig. 6 muestra los valores de IGS predichos por el modelo para cada mes, con barras de error representando los intervalos de confianza (± 1.95). Se observa que los valores predichos siguen el mismo patrón descrito anteriormente.

Asociación entre ESS, sexo y EDG: Las ESS estuvieron completamente ausentes en la

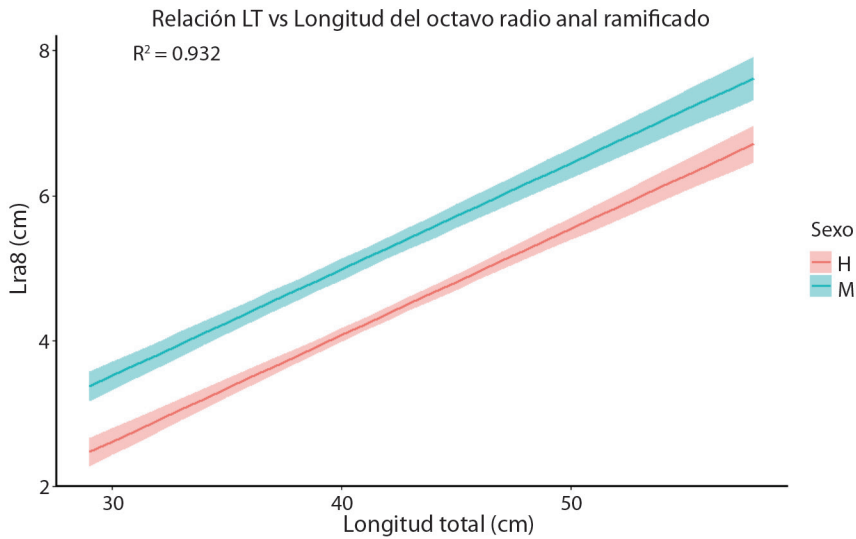


Fig. 4. Relación entre la longitud total (LT) y la longitud del octavo radio anal ramificado (Lra8) en individuos de *Brycon costaricensis*. Las bandas sombreadas representan el intervalo de confianza del 95%. / **Fig. 4.** Relationship between total length (LT) and the length of eighth branched anal ray (Lra8) in *Brycon costaricensis* specimens. Shaded bands illustrate the 95% confidence intervals.

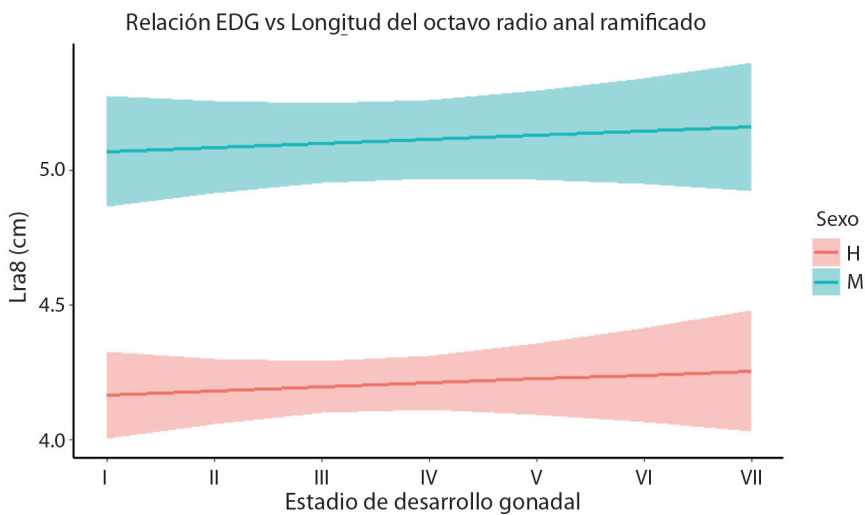


Fig. 5. Relación entre el estadio de desarrollo gonadal (EDG) y la longitud del octavo radio anal ramificado (Lra8) en individuos de *Brycon costaricensis*. Las bandas sombreadas representan el intervalo de confianza del 95%. / **Fig. 5.** Relationship between the stage of gonadal development (EDG) and the length of eighth branched anal ray (Lra8) in *Brycon costaricensis* specimens. Shaded bands illustrate the 95% confidence intervals.

Tabla 4
Coeficientes del modelo lineal generalizado (MLG) para los valores logarítmicos ($\log_{10}$) del índice gonadosomático (IGS) de *Brycon costaricensis* según el mes de captura. / **Table 4.** Coefficients of the Generalized Linear Model (GLM) for the logarithmic ($\log_{10}$) gonadosomatic index (GSI) of *Brycon costaricensis* according to the month of capture.

Mes	β	Error Estándar	t	p
Febrero	0.19	0.20	0.96	0.34
Marzo	-0.24	0.20	-1.18	0.24
Abril	-0.23	0.17	-1.33	0.19
Mayo	-0.29	0.20	-1.43	0.16
Junio (ref.)	-	-	-	-

superficie del cuerpo, pero se presentaron sobre los radios de las diferentes aletas de *B. costaricensis*, tanto en los radios ramificados como en los no ramificados. Las ESS encontradas en las diferentes aletas presentaron formas que variaron de muy puntiagudas hasta más romas (Fig. 7A y 7B); esta variación se observó tanto entre

organismos como entre las aletas un mismo individuo, incluyendo diferencias entre aletas pares (pectorales y pélvicas) e impares (dorsal, anal y caudal).

Un total de 12 organismos presentaron ESS en las aletas pectorales y 15 en las aletas pélvicas (Tabla 5). En estas aletas, las ESS fueron más comunes en el primer radio (no ramificado) y se presentaron con menos frecuencia en los radios ramificados (Fig. 7B y 7C). En la aleta dorsal solamente siete organismos presentaron las ESS (Tabla 5), mismas que fueron, en general, escasas a lo largo de la aleta; se concentraron en mayor cantidad en el primer radio (no ramificado) y en menor medida en los radios ramificados.

Por otro lado, solamente cuatro especímenes presentaron ESS en la aleta caudal (Tabla 5), en donde fueron escasas de forma general; se encontraron ubicadas de forma aislada en los radios ramificados, cercanos al borde de la aleta, además, en los radios procurrentes dorsales y ventrales (Fig. 7D y 7E). La aleta anal

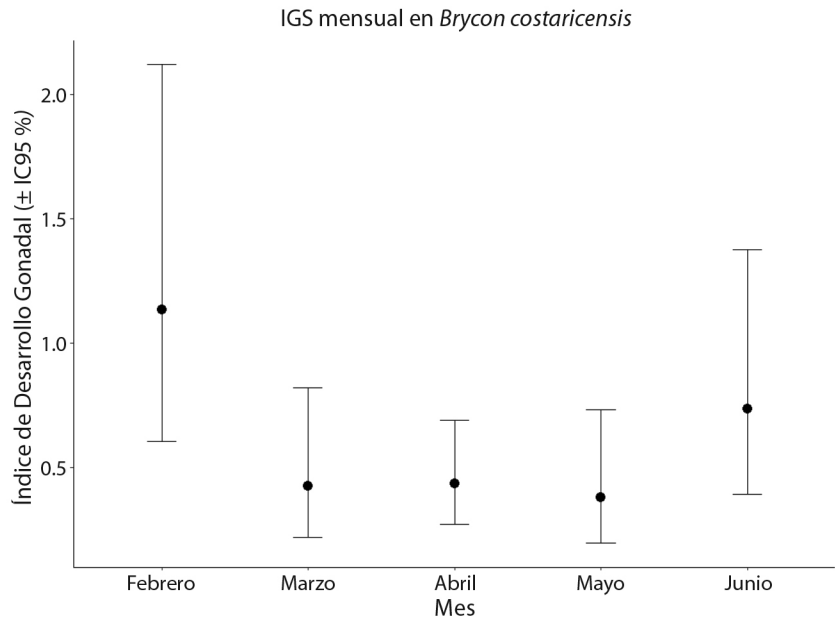


Fig. 6. Índice gonadosomático (IGS) mensual en *Brycon costaricensis*. Los puntos representan los valores predichos por el modelo lineal generalizado, y las barras corresponden a intervalos de confianza al 95%. / **Fig. 6.** Monthly gonadosomatic index (GSI) in *Brycon costaricensis*. Points represent the values predicted by the generalized linear model, and error bars correspond to 95% confidence intervals.

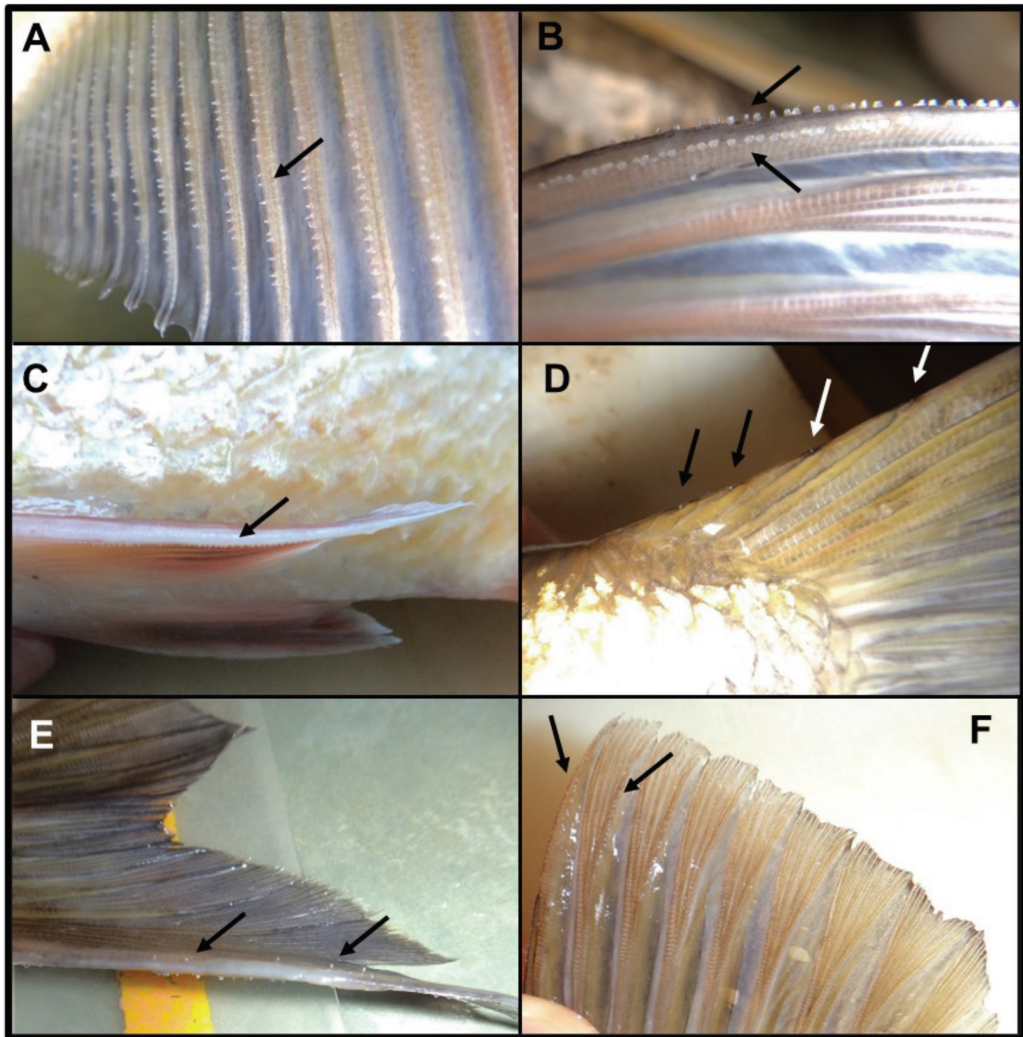


Fig. 7. Estructuras sexuales secundarias (ESS) presentes en los radios de las aletas de *B. costaricensis*. **A.** ESS puntiagudas (aleta anal), **B.** ESS romas (aleta pectoral), **C.** ESS en el primer radio (aleta pélvica), **D.** ESS presentes en el margen superior (aleta caudal), **E.** ESS presentes en el margen inferior (aleta caudal) y **F.** ESS ubicadas a lo largo de la aleta anal (Fotos: J. A. Valerio-Vargas) / **Fig. 7.** Secondary sexual structures (ESS) present on the fin rays of *B. costaricensis*. **A.** Pointed ESS (anal fin), **B.** Rounded ESS (pectoral fin), **C.** ESS on the first ray (pelvic fin), **D.** ESS present on the upper margin (caudal fin), **E.** ESS present on the lower margin (caudal fin), and **F.** ESS distributed along the anal fin (Photos: J. A. Valerio-Vargas).

fue en donde más comúnmente se encontraron las ESS, con 22 organismos que las presentaron. En esta aleta, las ESS se distribuyeron muy densamente a lo largo de toda su extensión (Fig. 7A y 7F).

La asociación entre la presencia de ESS en función del sexo evidenció que los machos

presentaron una mayor frecuencia de ESS en todas las aletas comparado con las hembras; sin embargo, la prueba de Fisher no reveló una asociación estadísticamente significativa entre el sexo y la presencia de ESS ($p = 0.186$). Por otro lado, al evaluar la relación entre la distribución de ESS y el EDG, por separado para cada sexo,



Tabla 5

Frecuencia de ESS observadas por tipo de aleta, sexo y EDG en individuos de *Brycon costaricensis*. / **Table 5.** Frequency of secondary sexual structures observed by fin type, sex, and gonadal development stage (EDG) in *Brycon costaricensis* specimens.

Sexo	EDG	Aleta				
		Pectoral	Dorsal	Pélvica	Anal	Caudal
Hembras	Maduro	0	0	2	3	0
	Desovando	2	0	2	4	0
	Desovado	1	0	1	3	0
Machos	En maduración	0	0	0	1	0
	En desarrollo	2	0	3	4	0
	Maduro	3	3	3	3	2
	Desovando	3	3	3	3	2
	Desovado	1	1	1	1	0
TOTAL		12	7	15	22	4

Factores que influyen en la presencia de ESS.

se observó que en hembras la distribución de ESS entre aletas no difirió significativamente entre estadios gonadales ($p = 1.00$). De forma similar, en machos no se encontraron diferencias significativas entre la distribución de ESS y los estadios gonadales ($p = 0.654$; Tabla 5), esto a pesar de que solamente los machos en avanzado estado de desarrollo gonadal presentaron las ESS en la aleta dorsal y caudal. Además, se presentaron leves diferencias en la distribución de las ESS en la aleta anal entre los sexos, siendo que solamente las hembras en avanzados estadios de desarrollo gonadal (IV, V y VII) presentaron las ESS en promedio a partir del noveno radio y típicamente hasta los radios del final de la aleta, mientras que ya en algunos machos a partir de estadios II y en todos los de estadios superiores, las ESS se encontraron en promedio a partir del segundo radio hasta los radios del final de la aleta. En dos de las hembras estadio VII que presentaron las ESS en la aleta anal, las estructuras se presentaron como pequeños bultos, apenas perceptibles al tacto.

El análisis de correlación entre las variables predictoras realizado previo al MLG mostró que las variables precipitación total mensual (PTM) y precipitación promedio mensual (PPM) presentaron una colinealidad elevada ($r = 0.95$); por lo anterior, se excluyó la PTM de los MLGs. De acuerdo con el AICc se observó

que el mejor MLG incluyó el estadio de desarrollo gonadal, el índice gonadosomático y el mes de captura, con un AIC de 34.5 y un peso de Akaike de 17.6% (Tabla 6). Modelos similares que añadieron sexo y longitud total también mostraron un buen ajuste, con pesos de Akaike superiores al 20%. En contraste, la incorporación de variables ambientales no mejoró significativamente el ajuste. Estos resultados sugieren que la presencia de ESS está principalmente asociada al estado reproductivo y a la variación temporal, más que a las condiciones ambientales evaluadas.

Las predicciones del mejor modelo muestran que la probabilidad de presencia de ESS varía significativamente con el índice gonadosomático y el estadio de desarrollo gonadal a lo largo de los meses muestreados. En particular, la probabilidad aumenta con valores mayores de IGS y con estadios gonadales avanzados, reflejando la relación estrecha entre el desarrollo reproductivo y la expresión de estas estructuras (Fig. 8).

DISCUSIÓN

El conocimiento sobre los procesos reproductivos de especies de peces de agua dulce con valor ecológico y pesquero es fundamental para

Tabla 6

Resultados de los mejores Modelos Generalizados Lineales de los factores que influyen en la presencia de estructuras sexuales secundarias en *Brycon costaricensis*. / **Table 6.** Results of the best Generalized Linear Models of factors influencing the presence of secondary sexual structures in *Brycon costaricensis*.

Modelo	gl	AICc	Δ AICc	w
PresESS ~ EDG + IGS + Mes	7	34.48	0.00	0.176
PresESS ~ Sexo + EDG + IGS + Mes	8	34.93	0.45	0.140
PresESS ~ Sexo + LT+ EDG + IGS + Mes	9	34.60	0.12	0.166
PresESS ~ Sexo + EDG + IGS + PDC + Mes	9	36.85	2.37	0.054
PresESS + Sexo + LT + EDG + IGS + PPM + PDC + Mes	11	36.27	1.78	0.072

PresESS: presencia de estructuras sexuales secundarias. Factores biológicos: sexo, longitud total (LT), estadio de desarrollo gonadal (EDG) e índice gonadosomático (IGS); factores ambientales: precipitación promedio mensual (PPM) y precipitación el día de captura (PDC); factor fijo: Mes de captura. AICc: criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas; Δ AICc: variación en AICc con respecto al modelo con menor AICc; w: peso de Akaike. El modelo con mayor soporte se destaca en negrita. | PresESS: presence of secondary sexual structures. Biological factors: sex, total length (LT), gonadal development stage (EDG), and gonadosomatic index (IGS); environmental factors: average monthly precipitation (PPM) and precipitation on the day of capture (PDC); fixed factor: month of capture. AICc: Akaike Information Criterion corrected for small samples; Δ AICc: difference in AICc relative to the model with the lowest AICc; w: Akaike weight. The model with the strongest support is highlighted in bold.

fortalecer las bases científicas que sustenten su manejo y conservación. Ante el incremento de las actividades humanas, la variabilidad de las condiciones ambientales y el incremento en la pesca recreativa resulta imprescindible contar con información sólida que permita diseñar estrategias eficaces para preservar la diversidad biológica en los ecosistemas acuáticos tropicales (Bucher et al., 1997). En este sentido, el presente estudio brinda un panorama detallado sobre las características morfométricas, la expresión de estructuras sexuales secundarias y la dinámica reproductiva de *B. costaricensis* en la cuenca del Río Sarapiquí, Costa Rica.

El análisis morfométrico evidenció que no existe un dimorfismo sexual marcado en la LT entre machos y hembras. La ausencia de diferencias significativas en tamaño corporal entre sexos coincide con lo reportado para especies congéneres (Reynalte-Tataje et al., 2004; Silva et al., 2012). Por ejemplo, en *B. amazonicus*, la talla no siempre permite discriminar claramente entre sexos (Silva et al., 2012). La estabilidad en el tamaño corporal podría reflejar un balance evolutivo donde ambos sexos encuentran ventajas adaptativas al mantener tallas similares, ya sea como mecanismo para explotar hábitats específicos, evadir depredadores o para la

optimización energética en la búsqueda de alimento (Odreitz & Sefc, 2015; Yeager & Hovel, 2017). En especies tropicales, el dimorfismo sexual suele manifestarse más notoriamente en rasgos morfológicos específicos, como aletas o pigmentación, en lugar del tamaño corporal (Lee et al., 2025; Tobler, 2007).

En el presente estudio, la *Lra8* demostró ser un carácter morfométrico sensible para discriminar entre sexos de *B. costaricensis*, mostrando una correlación positiva con la LT, pero sin ser afectada significativamente por el EDG. Esto es particularmente relevante, ya que implica que esta estructura no depende de la época reproductiva, sino de que los individuos alcancen la madurez sexual, siendo un carácter de dimorfismo sexual permanente. Este patrón es consistente con la revisión de ejemplares de la colección ictiológica de la Universidad de Costa Rica con tallas inferiores a la de primera madurez ($LT < 27$ cm), en los cuales no se observa el desarrollo de la forma convexa característica de la aleta anal en adultos (Fig. 9).

A su vez, en animales adultos la *Lra8* es indicativa del tamaño de la curvatura de la aleta anal en su parte convexa (Fig. 10), por lo que animales con mayores longitudes de radios anales van a tener aletas anales más grandes,

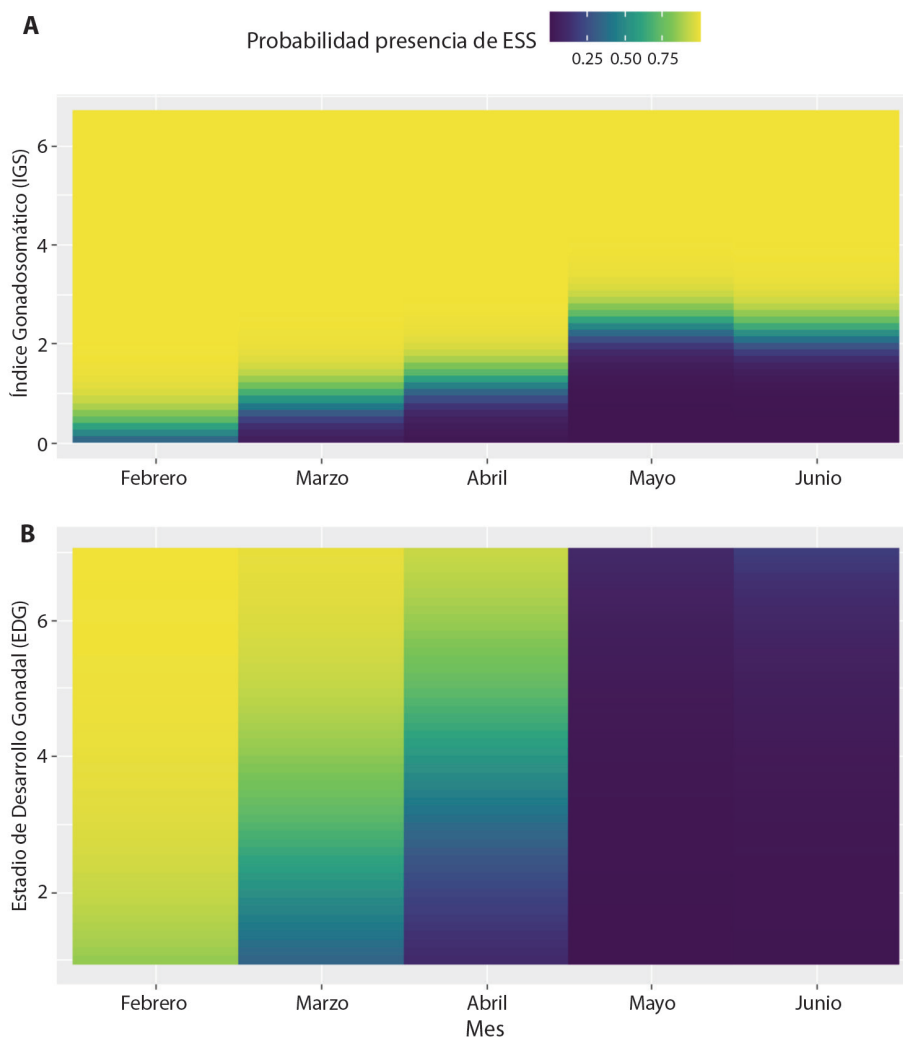


Fig 8. Probabilidad predicha de presencia de estructuras sexuales secundarias por mes con respecto al **A.** índice gonadosomático (IGS) y al **B.** estadio de desarrollo gonadal (EDG) de *Brycon costaricensis*. | **Fig. 8.** Predicted probability of presence of secondary sexual structures by month in relation to **A.** gonadosomatic index (IGS) and **B.** gonadal development stage (EDG) of *Brycon costaricensis*.

de mayor área. Por lo anterior, el tamaño de la aleta anal podría emplearse como factor discriminante de identificación en campo entre machos y hembras, siendo un método no invasivo y no letal, facilitando estudios poblacionales y estrategias de manejo pesquero.

Funcionalmente, el tamaño de la aleta anal podría desempeñar un papel importante en la comunicación intraespecífica, facilitando la atracción de parejas, la intimidación de competidores o el establecimiento de jerarquías, tal

como se ha reportado en especies congéneres, donde las aletas modificadas constituyen un claro carácter sexual secundario (Bianchini et al., 2024; Mancera-Rodríguez, 2017; Wheeler et al., 2020). Un mayor tamaño de aleta anal en machos sugiere que la selección sexual ha favorecido la conservación de esta característica, posiblemente porque incrementa el éxito reproductivo en situaciones de competencia por parejas, en la exhibición durante el cortejo o en la construcción de nidos. Por

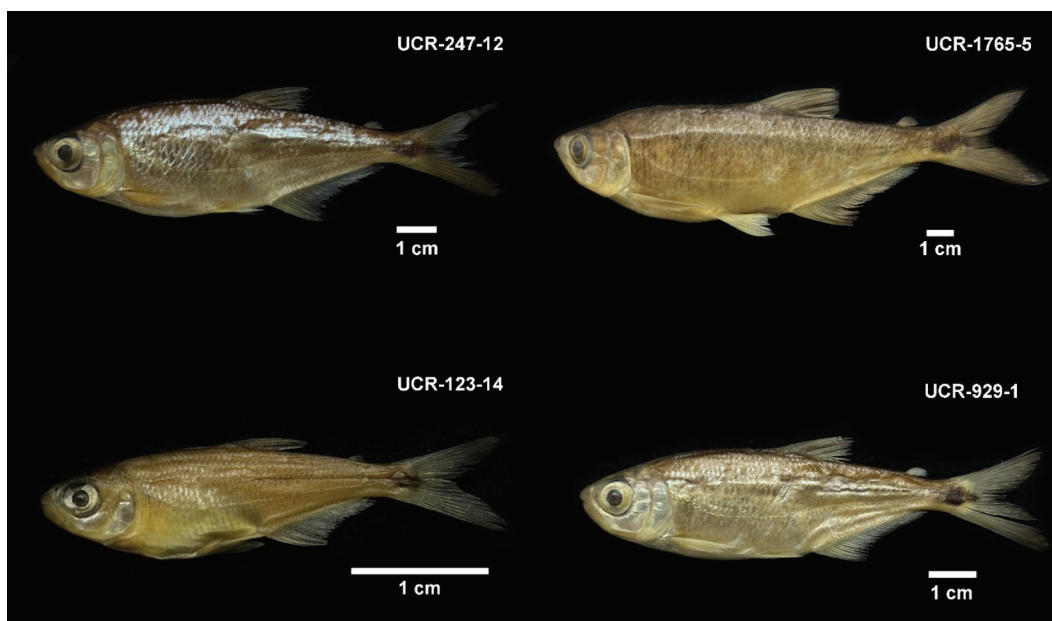


Fig. 9. Ejemplares de *Brycon costaricensis* de la colección ictiológica del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica (MZUCR) (LT < 27 cm) que no presentan la forma convexa de la aleta anal (Fotos: Naidely Vidaurre Quesada y B. Fariás-Tafolla). | **Fig. 9.** Specimens of *Brycon costaricensis* from the ichthyological collection of the Zoological Museum of the University of Costa Rica (MZUCR) (TL < 27 cm) that do not exhibit the convex shape of the anal fin (Photos: Naidely Vidaurre Quesada and B. Fariás-Tafolla).

ejemplo, en salmónidos, se ha reportado que los radios anales y caudales se utilizan para excavar nidos y depositar sus huevos (National Marine Fisheries Service, 2025). *Brycon costaricensis* presenta huevos pegajosos y de flotabilidad negativa (Molina, 2006), por lo que posiblemente la forma convexa de la aleta anal podría tener un papel análogo en la excavación de nidos.

La información acerca del desove en *B. costaricensis* es limitada, y sugiere que parejas de la especie depositan los huevos en nidos excavados en sustratos arenosos en riachuelos (Bussing, 1998). Observaciones personales de J.A. Valerio-Vargas, respaldadas con evidencia en video, indican que el cortejo ocurre en aguas calmas, mientras que el desove se realiza en zonas someras, con mayor velocidad de corriente, sobre sustratos de grava o arena y cerca de las orillas. Durante estos eventos se observó a los peces romper la superficie del agua y generar una conmovión importante. No se detectó evidencia de construcción de nidos,

como ocurre en algunas familias de peces (Bessa et al., 2021); en su lugar, el desove involucró una remoción localizada del sustrato. Bessa et al. (2021) en su revisión de anidamiento en peces, incluyeron únicamente un registro de Characidae y no reportaron información para miembros de la familia Bryconidae, lo que resalta la necesidad de realizar más estudios sobre la ecología reproductiva de *B. costaricensis*.

Por otro lado, cambios en los radios anales a través de la ontogenia sugieren que la elongación y forma de la aleta anal podían estar asociados con funciones reproductivas. Burcham (1988) indica que los juveniles (<80 mm) de *B. costaricensis* se ven favorecidos por la disponibilidad de alimento en quebradas o ríos pequeños, por lo que la escogencia del sitio de reproducción puede ser una estrategia para maximizar la supervivencia de los juveniles.

La presencia de ESS se observó con mayor frecuencia en machos, apoyando su papel en interacciones reproductivas, como la



Fig 10. A. Holotipo de *B. costaricensis*, juvenil de 128.1 mm en longitud estándar (Angulo & Gracián-Negrete, 2013) B. Adulto de ~45 cm LT de *B. costaricensis* (Foto: J.A. Valerio-Vargas). | **Fig 10.** A. Holotype of *B. costaricensis*, juvenile of 128.1 mm in standard length (Angulo & Gracián-Negrete, 2013) B. *B. costaricensis* adult specimen ~45 cm TL (Photo: J.A. Valerio-Vargas).

competencia intraespecífica y la facilitación del contacto durante el desove (Bianchini et al., 2024; Montoya-López et al., 2006). Su distribución homogénea a lo largo de los distintos estadios gonadales sugiere que su aparición podría estar modulada por interacciones sociales, factores hormonales o estímulos ambientales (Godwin, 2009; Wheeler et al., 2020). No obstante, la ausencia de asociación entre la presencia de ESS y el sexo, o el estadio gonadal, podría deberse a la variabilidad natural de estas estructuras o a limitaciones de la muestra. Por lo tanto, futuras investigaciones enfocadas en estos aspectos resultan fundamentales para

esclarecer sus funciones e impacto en la dinámica poblacional.

La evaluación de factores que influyen en la presencia de ESS mediante MLGs reveló que los factores biológicos son los principales predictores de su expresión, mientras que variables ambientales no mostraron un efecto significativo. En el caso de la precipitación, esto podría deberse a que las condiciones ambientales influyen indirectamente a través de la fenología reproductiva, en lugar de afectar directamente la expresión morfológica (Gogbé et al., 2025). La asociación con factores biológicos sugiere que la expresión de estas estructuras morfológicas está estrechamente ligada al estado

reproductivo de los individuos, lo cual refuerza la hipótesis de que estas modificaciones constituyen adaptaciones especializadas para optimizar el éxito reproductivo, más que respuestas directas a fluctuaciones ambientales inmediatas (Wheeler et al., 2020).

Lima (2017) en su revisión de 21 especies de *Brycon* al este de los Andes, indica que los ganchos (ESS) están presentes principalmente en la aleta anal y aletas pélvicas de los machos maduros y están casi por completo ausentes en las hembras. Sin embargo, este autor también reporta que en *B. coquenani* los machos maduros presentan las ESS en todas las aletas radiadas, mientras que en una única hembra madura de *B. vonoi* se encontraron en la aleta anal. Otros estudios con especies al oeste de los Andes (e.g. *B. henni*) también han documentado ESS en las aletas pectorales, pélvicas y anales de machos maduros, y en las aletas anales de las hembras maduras (Montoya-López et al., 2006). Adicionalmente, la presencia de ESS ha sido observada en otras especies del género, como *B. behrae*; sin embargo, no han sido documentadas formalmente en la literatura científica (J.A. Valerio-Vargas, *obs. pers.*), lo cual sugiere que la presencia de ESS en el género *Brycon* podría ser más amplia de lo que actualmente reflejan los estudios disponibles.

Bussing (1998) menciona que en *B. guatemalensis* (ahora *B. costaricensis*), de la Vertiente Atlántica de Costa Rica, las ESS solo se encuentran en la aleta anal de los machos. Los resultados del presente estudio muestran machos maduros con ESS en todas las aletas radiadas, y el primer registro de hembras de esta población con presencia de ESS en las aletas pectorales, pélvicas y anal, siendo esta última la condición más frecuente. Además, constituye el primer análisis sobre la condición temporal de las ESS en *Brycon*, asociadas a estadios sexuales intermedios o avanzados. Cabe destacar que la mayoría de los estudios previos sobre *B. costaricensis* provienen de especímenes depositados en colecciones, generalmente inmaduros o de talla pequeña, incluidos el holotipo y parte de la serie tipo (Fig. 10A; Angulo & Gracián-Negrete, 2013). En contraste, los ejemplares

de este estudio fueron capturados en campo, permitiendo analizar individuos más grandes y sexualmente maduros, lo que facilitó la observación de las ESS. Estas tallas son representativas de los individuos que capturan los pescadores deportivos, por lo que los datos también tienen aplicación práctica en campo.

La naturaleza estacional y de dimorfismo sexual de las ESS reportadas en la literatura para las especies de *Brycon* (e.g. Lima, 2017; Montoya-López et al., 2006) así como los resultados de este estudio, coinciden con la descripción realizada por Wiley y Collette (1970) para los órganos de contacto (OC) presentes en múltiples grupos de peces. En su trabajo de revisión, estos autores describen los tubérculos reproductivos como estructuras queratinizadas de origen epidérmico distribuidas en la superficie del cuerpo, mientras que los OC son estructuras análogas dermales presentes en escamas y radios de las aletas (Wiley & Collette, 1970). La función primaria de los OC es la de facilitar el contacto entre los especímenes durante el desove para incrementar los chances de fertilización de los huevos, y en la mayoría de las especies están solo en el macho o, más desarrollados en el macho que en la hembra (Collette, 1977; Wiley & Collette, 1970). Sin embargo, otra posible función de los OC en *B. costaricensis* es la de proteger la aleta anal contra la abrasión durante la excavación de nidos sugerida anteriormente. Nuestros resultados respecto a la aparición de estas estructuras en estadios intermedios, su mayor presencia en distintas aletas en estadios avanzados y su regresión luego del desove, son coincidentes con los patrones encontrados por Collette (1977) en múltiples familias de peces en seis órdenes taxonómicos.

La dinámica reproductiva, evaluada mediante el IGS mostró una marcada temporalidad, con un pico reproductivo concentrado en febrero y una disminución gradual hasta mayo. Este patrón coincide con la fenología reproductiva reportada en otros peces neotropicales, donde la reproducción se sincroniza con factores ambientales, maximizando así la supervivencia de la descendencia (Alkins-Koo, 2000). En el Río Sarapiquí, esta temporalidad



reproductiva podría estar vinculada a la dinámica hidrológica, caracterizada por ciclos de lluvias y variaciones en el caudal (Rojas, 2011), asociados a la época lluviosa (aproximadamente mayo a noviembre) en Costa Rica. Estas fluctuaciones afectan, tanto la calidad, como la disponibilidad de hábitats reproductivos, tales como áreas de desove o sitios de refugio de alevines. Por lo anterior, las estrategias reproductivas de *B. costaricensis* podrían estar adaptadas para maximizar la fecundidad en ventanas temporales específicas, un fenómeno común en especies tropicales. La identificación de esta ventana reproductiva es fundamental para la gestión y conservación de la especie, ya que señala períodos críticos en los que la actividad humana debería ser regulada con la finalidad de evitar perturbaciones que puedan afectar la reproducción y el reclutamiento poblacional.

Desde una perspectiva de manejo, los hallazgos del presente estudio indican que *B. costaricensis* ha desarrollado una estrategia reproductiva compleja que integra características morfológicas especializadas con una estacionalidad reproductiva adaptada a las condiciones ambientales del trópico húmedo. Esta combinación estratégica parece estar orientada a maximizar la supervivencia de la especie en un entorno donde la ventana de condiciones óptimas para la reproducción es restringida, debido a la dinámica hidrológica y estacional de la Vertiente Norte (Rojas, 2011).

Así mismo, es importante destacar que, en un contexto de creciente presión por pesca recreativa y ausencia de regulaciones específicas, el conocimiento detallado del ciclo reproductivo, la madurez sexual y las características morfológicas de *B. costaricensis* resulta fundamental para diseñar estrategias de manejo que aseguren la sostenibilidad de la especie. La identificación de marcadores externos no invasivos como la *Lra8* y la presencia de ESS (OC), junto con la caracterización temporal del patrón reproductivo, proporcionan herramientas valiosas para identificar el estado reproductivo sin recurrir al sacrificio de ejemplares (Bianchini et al., 2024; Reynalte-Tataje et al.,

2004), favoreciendo una pesca recreativa responsable y sostenible.

Declaración de ética: Los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Club Nacional de Pesca de Costa Rica y a sus miembros por su apoyo y colaboración en las actividades de campo relacionadas con este estudio, en particular a Rodolfo Barrantes. Agradecimiento especial a Gilberto Jarquín por su compromiso y asistencia durante todo el proceso de muestreo; a Bruce B. Collette por su valioso aporte con literatura impresa no disponible en línea; a Maurizio Protti, Juan B. Ulloa y Silvia Valverde por su apoyo en las etapas iniciales del proyecto, así como a Naidely Vidaurre Quesada por su aporte con fotografías desde el MZUCR, y a la FECOP por su apoyo para concretar la escritura de este trabajo. JAVV desea agradecer a Mayela Vargas por su apoyo incondicional en todo el proceso. Este trabajo se dedica a la memoria de Uberne González quien incentivó la curiosidad de JAVV por la biología reproductiva de esta especie.

REFERENCIAS

- Alkins-Koo, M. (2000). Reproductive timing of fishes in a tropical intermittent stream. *Environmental Biology of Fishes*, 57(1), 49–66.
- Angulo, A. (2021). New records and range extensions to the Costa Rican freshwater fish fauna, with an updated checklist. *Zootaxa*, 5083(1), 1–72.

- Angulo, A., & Gracián-Negrete, J. M. (2013). Una nueva especie de *Brycon* (Characiformes: Bryconidae) de Costa Rica y Nicaragua. *Revista de Biología Tropical*, 61(1), 77–94.
- Angulo, A., Naranjo-Elizondo, B., Rojas, E., & Ley-López, J. M. (2017). Fishes from the Tirimbina Biological Reserve, La Virgen de Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. *Check List*, 13(5), 683–702.
- Arias, J. A. (2006). Estado actual del conocimiento sobre el yamú, *Brycon amazonicus*. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 19(2), 125–133.
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6), 716–723. <https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
- Bessa, E., Lombardi Brandão, M., & Gonçalves-de-Freitas, E. (2021). Integrative approach on the diversity of nesting behaviour in fishes. *Fish and Fisheries*, 22(6), 1234–1252.
- Bianchini, B. C., Quirino, P. P., Cristan, M. D. O., Delgado, M. L. R., Gomes-Silva, L., Benevente, C. F., Grigoli-Olivio, M. L., Ninhaus-Silveira, A., & Verissimo-Silveira, R. (2024). Dispersion of hooks on the anal fins of primary and secondary males in *Brycon orbignyanus* (Characiformes: Bryconidae): a secondary sexual trait for breeder selection. *Neotropical Ichthyology*, 22(01), e230123.
- Bucher, E., Castro, G., & Floris, V. (1997). *Conservación de ecosistemas de agua dulce: hacia una estrategia de manejo integrado de recursos hídricos*. Inter-American Development Bank, Washington, DC. 43pp.
- Burcham, J. (1998). Fish communities and environmental characteristics of two lowland streams in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 36(2A), 273–285.
- Bussing, W. A. (1998). *Peces de las aguas continentales de Costa Rica*. Editorial Universidad de Costa Rica.
- CastilloPérez, D. (2016). Composición de especies y vulnerabilidad de peces de los ríos Sabogal y Medio Queso, vertiente atlántica norte de Costa Rica. *Brenesia*, 8586, 43–54.
- Collette, B. B. (1977). Epidermal breeding tubercles and bony contact organs in fishes. In *Symposia of the Zoological Society of London*, 39, 225–268.
- Correa, S. B., Winemiller, K. O., López-Fernández, H., & Galetti, M. (2007). Evolutionary perspectives on seed consumption and dispersal by fishes. *BioScience*, 57(9), 748–756.
- Eschmeyer, W. N., Fricke, R., & van-der-Laan, R. (Eds.). (2024). *Catalog of fishes: Genera, species, references*. California Academy of Sciences. <https://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- Farah-Pérez, A., Umaña-Villalobos, G., Picado-Barboza, J., & Anderson, E. P. (2020). An analysis of river fragmentation by dams and river dewatering in Costa Rica. *River Research and Applications*, 36(8), 1442–1448.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). (2018). *The State of World Fisheries and Aquaculture*. FAO. Rome, Italy. 250pp.
- Godwin, J. (2009). Social determination of sex in reef fishes. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 20(3), 264–270.
- Gogbé, Z. M., Adou, Y. E., Kra, K. M., & N'Douba, V. (2025). Influence of precipitation and water-level on the reproduction of *Ctenopoma petherici* Günther, 1861. *Fisheries and Aquatic Sciences*, 28(2), 97–106.
- Gokhale, S.V. (1957). Seasonal histological changes in the gonads of the whiting (*Gadus marlangus* L.) and the Norway pout (*G. esmarkii* Nilsson). *Indian Journal of Fisheries*, 4(1): 92 - 112.
- Gomiero, L. M., & Braga, F. M. D. S. (2007a). Reproduction of Pirapitinga do Sul (*Brycon opalinus* Cuvier, 1819) in the Parque Estadual da Serra do Mar-Núcleo Santa Virgínia, São Paulo, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 67, 541–549.
- Gomiero, L. M., & Braga, F. M. D. S. (2007b). Gonadosomatic relation and reproductive strategy of *Brycon opalinus* (Cuvier, 1819) in the Serra do Mar State Park - Núcleo Santa Virgínia, Atlantic Forest, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 67(4), 727–733.
- Gräns, A., Kenter, L., Meinhold, W., Saxer, A., Schwerte, T., & Brijs, J. (2026). From tradition to innovation: Effects of manual and automated *ikejime* on welfare and product quality of rainbow trout and hybrid striped bass. *Aquaculture*, 613(Part 2), 743458.
- Hernández-Portocarrero, A., & Saborido-Rey, F. (2009). Reproductive Cycle, Fecundity and Maturity Ogive of *Brycon guatemalensis* in Lake Cocibolca. En D. Wyanski & N. Brown-Peterson (Eds.) *Proceedings of the 4th Workshop on Gonadal Histology of Fishes* (pp. 195–197). <http://hdl.handle.net/10261/24937>.
- Howes, G. (1982). Review of the genus *Brycon* (Teleostei: Characoidei). *Bulletin British Museum Natural History*, 43(1), 1–47.



- Instituto Meteorológico Nacional (IMN). (2008). *Clima, variabilidad y cambio climático en Costa Rica*. IMN. 75pp.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). (2023). *The IUCN Red List of Threatened Species*. <https://www.iucnredlist.org>
- Kerguelén-Durango, E., & Atencio-García, V. (2015). Environmental characterization of the reproductive season of migratory fish of the Sinú river (Córdoba, Colombia). *Revista MVZ Córdoba*, 20(3), 4766-4778.
- Lee, H. J., Lee, M.-G., Cho, J.-H., Kim, M. S., & Lee, S. Y. (2025). Comprehensive transcriptome profiling of silvertip tetra (*Hasemanian nana*), a new freshwater fish model for gender classification based on color and establishment of a caudal fin-derived cell line. *Frontiers in Marine Science*, 12, 1517938.
- Lima, F. C. (2017). A revision of the cis-andean species of the genus *Brycon* Müller & Troschel (Characiformes: Characidae). *Zootaxa*, 4222 (1), 1–189.
- Mancera-Rodríguez, N. J. (2017). Biología reproductiva de *Brycon henni* (Teleostei: Bryconidae) y estrategias de conservación para los ríos Nare y Guatapé, cuenca del río Magdalena, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 65(3), 1105-1119.
- Molina, A. (2006). Desarrollo larval de *Brycon guatemalensis* (Regan, 1908) (Pisces: Characidae). *Brenesia*, 66, 31-36.
- Montoya-López, A. F., Carrillo, L. M., & Olivera-Ángel, M. (2006). Algunos aspectos biológicos y del manejo en cautiverio de la Sabaleta *Brycon henni* Eigenmann, 1913 (Pisces: Characidae). *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 19(2), 180-186.
- National Marine Fisheries Service. (2025). *Atlantic salmon*. National Oceanic and Atmospheric Administration. Recuperado de <https://www.fisheries.noaa.gov/species/atlantic-salmon>.
- Odreitz, U., & Sefc, K. M. (2015). Territorial competition and the evolutionary loss of sexual size dimorphism. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(4), 593–601.
- Otero, R. (1989). Reproducción y técnicas de propagación de la dorada *Brycon moorei sinuensis* Dahl 1955. *Memorias - Red Nacional de Acuicultura*, 157-168.
- QGIS Development Team. (2025). *QGIS Geographic Information System*. Open-Source Geospatial Foundation Project. Available at <https://qgis.org>.
- Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511806384>
- R Core Team. (2024). *R: A language and environment for statistical computing* (Version 4.4.0) [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Reynalte-Tataje, D., Zaniboni-Filho, E., & Esquivel, J. R. (2004). Embryonic and larval development of piracanjuba, *Brycon orbignyanus* Valenciennes, 1849 (Pisces: Characidae). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 26(1), 67-71.
- Rojas, N. (2011). *Estudio de las cuencas hidrográficas de Costa Rica: Análisis biofísico, climatológico y socioeconómico*. Instituto Meteorológico Nacional; Ministerio de Ambiente, Energía y Telecomunicaciones; PNUD Costa Rica.
- Romagosa, E., Narahara, M. Y., Airoso, L. M. S., Borella, M. I., & Fenerich-Verani, N. (2000). Reproductive cycle of male matrinxã, *Brycon cephalus* (Günther, 1869) (Teleostei: Characidae). *Brazilian Journal of Morphological Sciences*, 17, 101-105.
- Sánchez, K., Jiménez Otárola, F., Velásquez, S., Piedra, M., & Romero, E. (2004). Metodología de análisis multicriterio para la identificación de áreas prioritarias de manejo del recurso hídrico en la cuenca del río Sarapiquí, Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente Número 41*, 88-95.
- Silva, J. P., Lima, F. C. T., & Vari, R. P. (2012). Family Bryconidae. In R. E. Reis, S. O. Kullander, & C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America* (pp. 71–75). EDIPUCRS.
- Silva, E. M., Wong, M. S. L., Martins, C., & Wasko, A. P. (2012). Screening and characterization of sex-specific DNA fragments in the freshwater fish matrinxã, *Brycon amazonicus* (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Fish Physiology and Biochemistry*, 38(5), 1487–1496.
- Tobler, M. (2007). Reversed sexual dimorphism and courtship by females in the topaz cichlid, *Archocentrus myrnae* (Cichlidae, teleostei), from Costa Rica. *The Southwestern Naturalist*, 52(3), 371-377.
- Villegas-Arguedas, J. C., & Protti, M. (2015). Diversidad de peces y calidad de agua en ríos de la Zona Norte de Costa Rica. *Brenesia*, 8384, 47–61.
- Wheeler, J. R., Segner, H., Weltje, L., & Hutchinson, T. H. (2020). Interpretation of sexual secondary characteristics (SSCs) in regulatory testing for endocrine activity in fish. *Chemosphere*, 240, 124943.
- Wiley, M.L., & Collette, B. B. (1970). Breeding tubercles and contact organs in fishes: their occurrence, structure and significance. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 143(3), 143-216.

Wootton, R. J., (1998). *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman & Hall. London. 386pp.

Yeager, M. E., & Hovel, K. A. (2017). Structural complexity and fish body size interactively affect habitat optimality. *Oecologia*, 185(2), 257–267.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in Ecology with R*. Springer. 574pp.