

Biología reproductiva y primeros estadios del desarrollo en teleósteos

Reproductive biology and early stages of development in teleosts

FERNANDO BALBONTIN

Instituto de Oceanología, Universidad de Valparaíso,
Casilla 13-D, Viña del Mar, Chile

In this review some of the more relevant aspects of the reproductive biology and early stages of development in teleosts are analyzed. Maturation of gonads is focused in relation to serum calcium level, which in turn is partly dependent on sex steroids secretion. Timing of spawning is supposed to be coupled with plankton production events according to the match-mismatch hypothesis.

Predation on eggs and larvae, and starvation of larvae after the yolk-sac stage are considered the main sources of natural mortality. The concept of critical period in larvae that begin to feed on plankton is discussed. Some data on the feeding behavior and physiology of larval sardines are presented to illustrate these concepts. It is concluded that in some way, the environmental variability is acting at all different levels of the reproductive cycle and early life history of fish. The importance of multidisciplinary studies to provide the answers to specific problems outlined is stressed.

Los cambios morfológicos y fisiológicos que se producen en las gónadas de los peces teleósteos durante el proceso de maduración sexual también se reflejan en los constituyentes séricos, en particular el calcio. Esta relación a veces es difícil de establecer claramente, ya que existe un gran número de glándulas endocrinas y factores exógenos que afectan el nivel del calcio sérico (Balbontín *et al.*, 1978). En cuanto al momento del desove, se cree que ha evolucionado como un mecanismo de sincronización de la ocurrencia de los estados larvales con la fase óptima del ciclo de producción del plancton. La hipótesis del ajuste-desajuste (Cushing, 1975) explica esa relación que involucra factores intrínsecos del pez y la variabilidad ambiental. Por otra parte, el proceso reproductivo en peces puede presentar dos estrategias cuyas inferencias posteriores también inciden en el éxito o fracaso del desove. Estas son el desove total y el desove fraccionado (Fischer y Balbontín, 1970).

Una vez efectuado el desove, se produce la fertilización de los óvulos en el agua. En algunas especies hay copulación pero la fertilización externa es la forma más generalizada. La información respecto al por-

centaje de fertilización en la naturaleza es escasa. La falta de datos en este sentido mueve a pensar que el fenómeno es poco común. Los huevos no fertilizados se hunden rápidamente por lo que su número sería difícil de estimar en el mar. Por otra parte, la existencia de un sesgo hacia el número de machos en stocks desovantes de peces pelágicos podría ser un mecanismo para asegurar una alta tasa de fertilización (Blaxter y Hunter, 1982).

Durante el período embrionario se ha detectado una alta mortalidad atribuida fundamentalmente a la predación y en menor medida a factores abióticos (Hunter, 1984). Una vez producida la eclosión, las larvas disponen por un cierto período de tiempo del vitelo remanente del estado embrionario para su alimentación. Al consumirse el vitelo, la larva debe comenzar su alimentación exógena, etapa en la vida larvaria que se ha denominado período crítico (Hjort, 1914).

En esta revisión se pretende destacar algunos de los aspectos más interesantes de la reproducción y de las primeras etapas de la vida de los teleósteos, ya sea por el carácter multidisciplinario de la problemática como por su relación directa con el éxito o fra-

caso de la sobrevivencia larval. A continuación se ejemplifican algunos de los aspectos señalados.

El calcio sérico y la maduración gonadal

Los constituyentes del suero en teleósteos, particularmente el calcio, están bajo la influencia de diversas glándulas endocrinas (Pang *et al.*, 1980). En la mayoría de las especies hay un aumento en el nivel de calcio sérico durante la época de desove. Esto sucede siempre en las hembras pero no necesariamente en los machos (Balbontín *et al.*, 1978). En *Fundulus kansae* (Flemming *et al.*, 1964) hay un ciclo anual del calcio sérico sólo en las hembras. En los ejemplares con gónadas en regresión, el nivel de calcio es similar en ambos sexos. En la merluza, *Merluccius gayi gayi*, se observa un aumento en el nivel de calcio sérico durante el proceso de maduración sexual tanto en hembras como en machos, alcanzando los valores más altos en ejemplares con gónadas completamente maduras (Fig. 1). Se ha señalado que esta especie presenta un desove fraccionado (Fischer y Balbontín, 1970) y se pueden muestrear peces sexualmente maduros y en diferentes estadios de madurez a lo largo del año. De esta manera es posible separar el efecto de

los cambios ambientales estacionales de aquellos producidos por la maduración gonadal.

El alza en el nivel de calcio sérico en hembras en maduración se puede relacionar con el proceso de vitelogénesis en curso. El calcio es parte integrante de un precursor de las proteínas del vitelo denominado vitelín, el que se sintetiza en el hígado y se deposita en el ovario (Bailey, 1957). La concentración de vitelín en el suero aumenta con el grado de madurez ovárica, como también después de administrar estradiol (Hara *et al.*, 1984).

La explicación a las diferencias encontradas en los niveles de calcio sérico de machos de *Fundulus kansae* y *Merluccius gayi gayi* en relación a la maduración testicular se podría hallar en los diferentes patrones de secreción de hormonas sexuales. Todos los esteroides gonadales conocidos en mamíferos se han identificado en extractos de tejido testicular de teleósteos o en incubaciones *in vitro* con precursores esteroidales radiactivos (Lance y Callard, 1980). Por otra parte, inyecciones de estradiol a machos de *Fundulus heteroclitus* dieron como resultado una elevación significativa de los valores de calcio sérico, no así las inyecciones de testosterona (Pang y Balbontín, 1978). Es probable que la respuesta se encuentre en los diferentes niveles de alguna hormona como el estradiol que pudiera detectarse en los machos de las especies comparadas.

Estrategias de desove

En teleósteos se pueden presentar dos modalidades de desove: el desove parcial, múltiple o heterocronal y el desove total o isocronal (Fischer y Balbontín, 1970). En el primer caso, el ovario en maduración presenta un grupo de oogonias de pequeño tamaño y oocitos en diferentes grados de vitelogénesis que pueden agruparse en modas de tamaño (Fig. 2). Al alcanzarse la madurez, los oocitos de la moda de mayor diámetro experimentan un proceso de hidratación y son expulsados al agua. A continuación una nueva moda de oocitos crece y son desovados de igual manera, actividad que al parecer se puede prolongar por varias semanas.

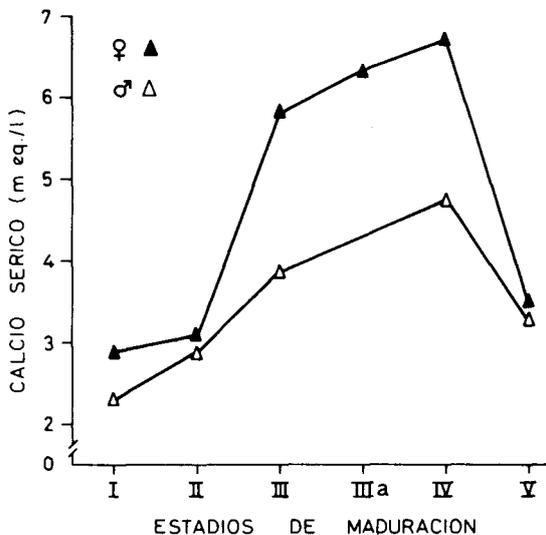


Fig. 1: Promedios anuales de los niveles de calcio sérico en hembras y machos de *Merluccius gayi gayi*, en relación a los estadios de maduración gonadal. I, virginal; II, inmaduro; III, en maduración; IIIa, en maduración, desove parcial reciente (sólo hembras); IV, maduro; V, en regresión. (Adaptada de Balbontín *et al.*, 1978).

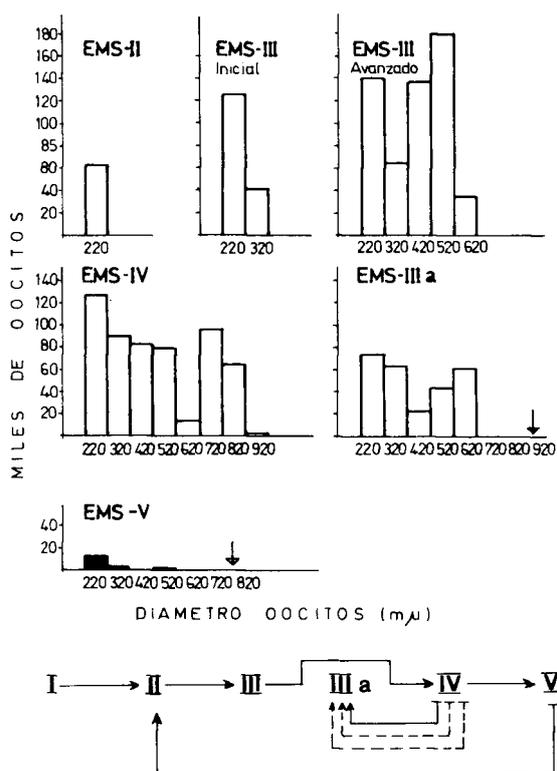


Fig. 2: Distribución de frecuencia de oocitos intraováricos de *Merluccius gayi gayi* en diferentes estadios de maduración sexual (EMS). En negro, oocitos en reabsorción; la flecha indica la presencia de oocitos en reabsorción con gota oleosa. En la parte inferior de la figura se esquematiza el ciclo de maduración ovárica. (Adaptada de Balbontín y Fischer, 1981).

Las especies que presentan desove parcial son características de latitudes medias y muchas veces la actividad reproductiva se extiende durante todo el año. Otro indicador útil para reconocer la existencia de este tipo de desove es la presencia en ovarios en maduración de un pequeño número de oocitos en proceso de reabsorción incipiente, en algunos casos con caracteres semejantes a los huevos planctónicos de la especie, incluyendo la presencia de la gota oleosa (Balbontín y Garretón, 1977; Voigth y Balbontín, 1981). En concordancia con lo descrito, un análisis histológico mostrará la presencia de folículos postovulatorios, estructura que en la actualidad se está utilizando para determinar el día en que se produjo el desove en el mar (Hunter y Goldberg, 1980).

En el caso del desove total, un cierto número de oocitos se desarrolla simultáneamente a partir del stock de oogonias,

formando una sola moda de tamaño. Una vez que estos oocitos han madurado, son expulsados al agua en su totalidad en un corto período de tiempo. De los teleósteos de la costa de Chile, el bagre, *Aphos porosus*, presenta este tipo de desove (Balbontín, datos sin publicar). Consecuentemente, la actividad reproductiva en el bagre dura aproximadamente un mes.

Las estrategias de desove señaladas para los peces podrían ser el resultado de una adaptación evolutiva frente a la disponibilidad de alimento para las larvas. La hipótesis del ajuste-desajuste (Cushing, 1975) permite conjugar armoniosamente la variabilidad ambiental y los cambios del clima. Las especies con desove total se ajustan adecuadamente a ciclos de producción planctónica bien circunscritos en el tiempo. En cambio, los desovantes parciales estarían en buenas condiciones de aprovechar los ciclos de producción observables en áreas templadas caracterizadas por su gran amplitud y al mismo tiempo muy variables en su fecha de inicio. Esta hipótesis ha sido replanteada y referida fundamentalmente al arenque, *Clupea harengus harengus* (Sinclair y Tremblay, 1984). Estos autores incluyeron un aspecto relativo a la importancia de la sincronización de la metamorfosis con el momento del desove y consideraron las características promedio del área geográfica de retención larval en vez de eventos estacionales del fitoplancton. El conocimiento sobre la historia de vida de los peces frente a la costa de Chile es todavía muy precario como para intentar aplicar esta hipótesis, pero la fundamentación teórica involucrada es atractiva.

El concepto de período crítico

En el transcurso de la vida de la mayoría de las especies de teleósteos, hay un período donde se produce una alta mortalidad natural. Esta etapa ocurre en la fase de larva, justamente cuando el vitelo remanente de la fase embrionaria se ha terminado y la larva debe comenzar su alimentación exógena, comúnmente sobre la base de pequeños organismos planctónicos. Este período fue denominado por Hjort (1914) como "período crítico" y está en íntima

relación con el planteamiento de la hipótesis del ajuste-desajuste descrita anteriormente.

El concepto original de período crítico ha sido revisado utilizando la información obtenida de recientes investigaciones y aún faltan antecedentes para comprobar su papel determinante en el éxito o fracaso del reclutamiento. Otros enfoques incluyen la alternativa de la determinación de la sobrevivencia larval a través de la regulación de la población por un mecanismo de densidad-dependiente versus la inanición larval por falta de alimento después de consumido el vitelo (Lasker, 1985).

Se ha determinado experimentalmente el efecto de la temperatura en la tasa de desarrollo de los huevos y larvas de la sardina española, *Sardinops sagax musica* (Garretón y Balbontín, 1982). La larva recién eclosionada posee ojos sin pigmento y la boca todavía no se forma. En esta etapa la principal causa de mortalidad es la predación. Dependiendo de la temperatura, al cabo de dos a seis días la larva ha consumido el vitelo embrionario. Este momento coincide con la pigmentación del ojo y la formación de una boca funcional (Fig. 3). Desde ese

momento comienza el período crítico en la larva de sardina española. Si no encuentra en el medio el alimento adecuado, morirá de inanición, que es otra de las fuentes de mayor incidencia en la mortalidad larval (Hunter, 1981). Al mismo tiempo, la temperatura del agua de mar para que el desarrollo se complete, debe ser de más de 12,5°C.

Por otra parte, debe existir en el medio natural una densidad mínima de alimento para que las larvas logren sobrevivir y esa densidad no siempre se observa en el mar (Lasker, 1975). Aunque las larvas privadas de alimento por un tiempo dispongan nuevamente de él, llega el momento en que, dependiendo de la extensión del período de ayuno, ya no se pueden recuperar y llegan a un "punto de no retorno" (Blaxter y Hempel, 1963), redefinido posteriormente como punto de inanición irreversible.

No sólo la densidad del alimento es importante para la sobrevivencia larval sino también su tamaño. El mayor número de las presas ingeridas por las larvas de sardina española tienen un tamaño menor que el 60% del ancho de la boca las larvas (Fig. 4). Excepcionalmente ingieren presas igual al 80% de esa medida (Herrera y Balbontín,

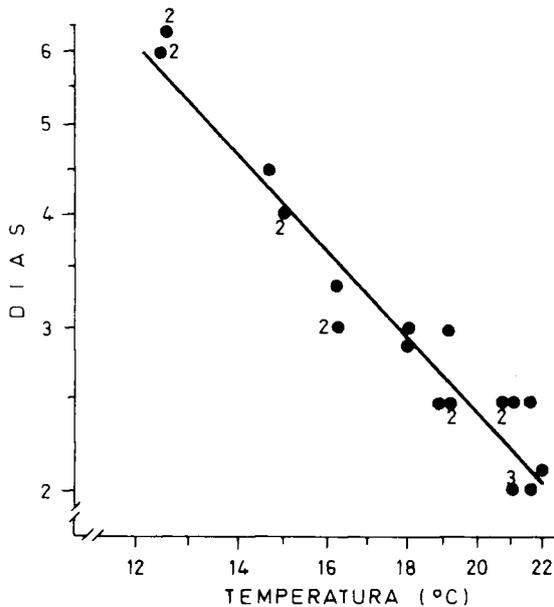


Fig. 3: Relación entre el tiempo para completar la pigmentación del ojo y la temperatura en las larvas de *Sardinops sagax musica*. Cada punto representa la observación realizada en un acuario; (2) y (3) corresponden a puntos coincidentes. Escala logarítmica. (Tomada de Garretón y Balbontín, 1982).

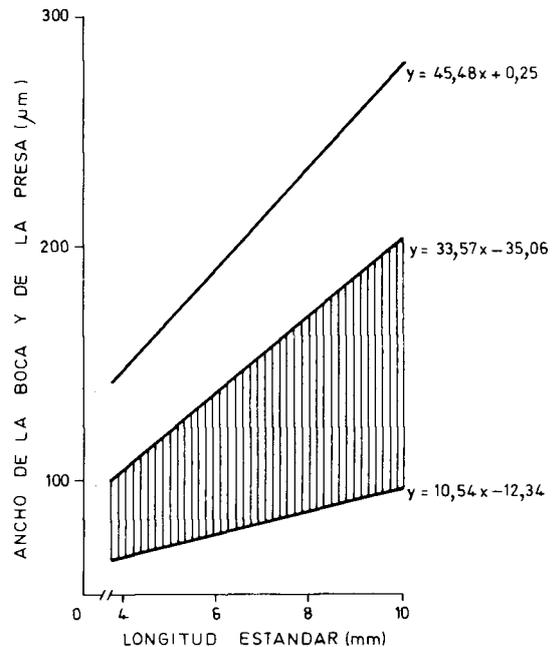


Fig. 4: Rango de tamaño del alimento en relación a la longitud de las larvas de *Sardinops sagax musica*. La línea superior representa el ancho de la boca. (Tomada de Herrera y Balbontín, 1983).

1983). Estos autores observaron un patrón de alimentación diurna en las larvas. La incidencia alimentaria durante la noche disminuyó gradualmente hasta alcanzar su valor mínimo justo antes del amanecer. El porcentaje más alto de incidencia alimentaria se observó en las primeras horas de la tarde, de lo que se puede deducir la importancia del contacto visual para la captura de la presa.

CONCLUSIONES

En todos los aspectos aquí revisados de la biología reproductiva y de las primeras etapas de la vida de los teleosteos, la variable ambiental está actuando de alguna manera. Durante la maduración de las gónadas hay un complejo ajuste hormonal que culmina con el desove, gatillado por algún estímulo externo. Las estrategias reproductivas han evolucionado para ajustarse a los ciclos de producción planctónica y así optimizar la sobrevivencia larval, pero es probable que mecanismos densidad-dependientes regulen el número final de sobrevivientes.

Hay evidencias que identifican a la predación y a la inanición por falta de alimento como las principales causas de mortalidad en los primeros estadios de desarrollo. Una vez consumido el vitelo, las larvas necesitan encontrar el alimento en la densidad y del tamaño adecuado a sus requerimientos. Las interrelaciones esbozadas sólo podrán resolverse mediante estudios multidisciplinarios.

REFERENCIAS

- BAILEY, R.E. (1957) The effect of estradiol on serum calcium, phosphorus and protein of goldfish. *J. Exp. Zool.* 136: 455-469.
- BALBONTIN, F.; ESPINOSA, X.; PANG, P.K.T. (1978) Gonadal maturation and serum calcium levels in two teleosts, the hake and the killifish. *Comp. Biochem. Physiol.* 61A: 617-621.
- BALBONTIN, F.; FISCHER, W. (1981) Ciclo sexual y fecundidad de la merluza, *Merluccius gayi gayi*, en la costa de Chile. *Rev. Biol. Mar., Valparaíso* 17: 285-334.
- BALBONTIN, F.; GARRETON, M. (1977) Desove y primeras fases de desarrollo de la sardina española, *Sardinops sagax musica*, en Valparaíso. *Rev. Biol. Mar., Valparaíso* 16: 171-181.
- BLAXTER, J.H.S.; HEMPEL, G. (1963) The influence of egg size on herring larvae. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 28: 211-240.
- BLAXTER, J.H.S.; HUNTER, J.R. (1982) *The Biology of Clupeoid Fishes*. Advances in Marine Biology 20: 1-223. Academic Press, London and New York.
- CUSHING, D.H. (1975) *Ecología Marina y Pesquerías*. Editorial Acribia, España, 1-256.
- FISCHER, W.; BALBONTIN, F. (1970) On the investigation of ovarian cycle and fecundity of fish with special reference to partial spawners. *Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch.* 21: 56-77.
- FLEMMING, W.R.; STANLEY, J.G.; MEIER, A.H. (1964) Seasonal effects of external calcium, estradiol, and ACTH on the serum calcium and sodium levels of *Fundulus kansae*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 4: 61-67.
- GARRETON, M.; BALBONTIN, F. (1982) Efecto de la temperatura en el desarrollo embrionario y crecimiento inicial de las larvas de la sardina española, *Sardinops sagax musica*, en condiciones de laboratorio. *Rev. Biol. Mar., Valparaíso* 18: 57-71.
- HARA, A.; MATSUBARA, T.; SANEYOSHI, M.; TAKANO, K. (1984) Vitellogenin and its derivatives in egg yolk proteins of whitespotted char (*Salvelinus leucomaenis*). *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 35: 144-153.
- HERRERA, G.; BALBONTIN, F. (1983) Tasa de evacuación intestinal e incidencia de alimentación en larvas de *Sardinops sagax musica* (Pisces, Clupeiformes). *Rev. Biol. Mar., Valparaíso* 19: 113-132.
- HJORT, J. (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 20: 1-228.
- HUNTER, J.R. (1981) Feeding ecology and predation on marine fish larvae. In: Lasker, R. (ed.) *Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology, and Relation to Fisheries*. University of Washington Press, Seattle, 33-37.
- HUNTER, J.R. (1984) Inferences regarding predation on the early life stages of cod and other fishes. In: E. Dahl, D.S. Danielssen, E. Moksness and P. Solemdal (eds.) *The Propagation of Cod Gadus morhua L.* Flodevigen rapportser 1: 533-562.
- HUNTER, J.R.; GOLDBERG, S.R. (1980) Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *U.S. Fish. Bull.* 77: 641-652.
- LANCE, V.; CALLARD, I.P. (1980) Phylogenetic trends in hormonal control of gonadal steroidogenesis. In: Pang, P.K.T. and A. Epplé (eds.) *Evolution of Vertebrate Endocrine Systems*. Graduate Studies 21. Texas Tech Press, Texas, 167-231.
- LASKER, R. (1975) Field criteria for survival of anchovy larvae; the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *U.S. Fish. Bull.* 73: 453-462.
- LASKER, R. (1985) What limits clupeoid production? In: Brett, J.R. (ed.) *Proceedings of the Symposium on the Biological Characteristics of Herring and Their Implication for Management*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: (Suppl. 1), 31-38.
- PANG, P.K.T.; BALBONTIN, F. (1978) Effects of sex steroids on plasma calcium levels in male killifish, *Fundulus heteroclitus*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 36: 317-320.
- PANG, P.K.T.; KENNY, A.D.; OGURO, C. (1980) Evolution of endocrine control of calcium regulation. In: Pang, P.K.T. and A. Epplé (eds.) *Evolution of Vertebrate Endocrine Systems*. Graduate Studies 21: Texas Tech Press, Texas, 323-356.

- SINCLAIR, M.; TREMBLAY, M.J. (1984) Timing of spawning of Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) populations and the match-mismatch theory. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 1055-1065.
- VOIGTH, M.; BALBONTIN, F. (1981) Madurez sexual y fecundidad del lenguado *Hippoglossina macrops* Steindachner (Pisces: Bothidae). *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile* 38: 285-334.