

Capítulo VII. BASES FISIOLÓGICAS DE LA REPRODUCCIÓN DE PECES TROPICALES

Mauricio Carrillo Avila¹
José Ariel Rodríguez Pulido²

INTRODUCCIÓN

La pesca continental en Colombia ha presentado una notable disminución durante los últimos años pasando de una producción en el año 1988 de 48 693 ton a 26 531 ton para el año 1999, lo que significa una reducción del 45.51% (INPA, 2000), debido a factores como la contaminación de las fuentes de agua, la sedimentación, la sobrepesca y el uso de métodos ilegales de pesca, entre otros.

No obstante lo anterior, la piscicultura ha permitido suplir este déficit logrando un desarrollo importante durante los últimos años incrementando la producción de 2 104 ton en 1988 a 42 969,32 ton para 1999, lo que significa un aumento del 2 042% (INPA, 2000). Sin embargo hay que tener en cuenta que esta producción continental se limita casi exclusivamente a cinco grandes grupos representativos de peces entre los que se tienen la tilapia, la carpa, la trucha, la cachama y el bocachico, siendo únicamente estos dos últimos especies nativas, situación que hace necesario que se encaminen recursos técnicos y financieros para evaluar el potencial de nuevas especies, con el fin de incorporarlas a la acuicultura o para programas de siembra en ambientes naturales que ayuden a aumentar la población y disminuir el esfuerzo pesquero ejercido sobre ellas.

Una característica particular de los peces es que además de la escasa información disponible sobre su biología se infiere que no existe un modelo único de reproducción, sino que, por el contrario, existe una gran variabilidad y por tanto los mecanismos implicados en el control de la reproducción son múltiples y totalmente influenciados por el medio ambiente en que viven las especies (Zanuy y Carrillo, 1997 y Harvey y Hoar, 1980). Es así como los individuos sexualmente aptos pueden identificar los lugares adecuados para su reproducción y el momento propicio para hacerlo. De este modo la reproducción se llevará a cabo en los sitios con características óptimas de temperatura, oxígeno, pH, corrientes, etc. y en lugares donde abunde el alimento y no haya presencia de predadores.

En conclusión podemos afirmar que cualquiera que sea el modo reproductivo de determinada especie, siempre buscará perpetuarse valiéndose para ello de diversas tácticas, estrategias y mecanismos reproductivos.

Por lo anterior es necesario tener en cuenta que el cautiverio afecta de una manera importante las funciones fisiológicas de los peces y en muchos casos, una o varias etapas del proceso reproductivo se ven afectadas negativamente, situación que hace imprescindible dirigir los esfuerzos al estudio de técnicas de reproducción artificial. La importancia de estas técnicas se basa en la necesidad de proporcionar un número suficiente de semilla para sustentar un nivel de producción continuo y constante (García, 1995).

1. MECANISMOS REPRODUCTIVOS DE LOS PECES

Los mecanismos de reproducción en los peces son muy variados presentándose por lo menos tres modelos diferentes: bisexual o gonocorístico, partenogénesis y hermafroditismo. Sin embargo, muchos autores incluyen a la hibridogénesis y superfertilización dentro de los mecanismos reproductivos (Vazzoler, 1996).

Se sabe que existen especies que se reproducen de manera continua, cíclica (anual o estacional) o única a lo largo de su vida y que el grado de fecundidad de los peces y la duración del periodo de puesta también varía según las especies (García, 1995 y Zanuy y Carrillo, 1997).

1 Biólogo Marino, Especialista en genética y mejoramiento animal. División Recursos Acuícolas. INPA. E-mail: mauricar@inpa.gov.co

2 Biólogo, Candidato a M.Sc. en Biología. Docente Asistente. Universidad de los Llanos (Unillanos). E-mail: jarpul517@yahoo.com

En resumen se podría afirmar que en los peces existen todos los mecanismos reproductivos existentes en la naturaleza y que inclusive hay algunos que son exclusivos para este tipo de animales.

La clasificación más común incluye los siguientes mecanismos:

- ◆ **Bisexual:** está presente en la mayoría de las especies y corresponde al mecanismo en el cual los gametos sexuales se desarrollan en individuos macho y hembra separados. Dentro de esta modalidad podemos citar principalmente tres tipos, aunque en algunas ocasiones es común encontrar clasificación de un cuarto tipo de reproducción. Los tipos de reproducción incluidos en este mecanismo según Vazzoler (1996) son:
 - * **Ovoparidad:** los productos sexuales son fertilizados dentro de la madre, mientras que el desarrollo embrionario tiene lugar fuera de ella.
 - * **Ovuliparidad:** tanto la fertilización como el desarrollo del embrión son externos.
 - * **Ovoviviparidad:** el desarrollo embrionario al igual que la fertilización se llevan a cabo dentro de la madre; sin embargo, el nuevo individuo es liberado al exterior aún dentro del huevo.
 - * **Viviparidad:** con similares características que el anterior, con la única variación de que se obtienen individuos ya desarrollados y al nacer pueden nadar libremente e ingerir su propio alimento. Mientras se sucede el desarrollo del embrión este depende nutricionalmente de la madre.
- ◆ **Hermafrodita:** es un tipo de intersexualidad, caracterizado por la presencia de los dos sexos en un solo individuo, el cual en caso de poderse autofecundar se llamará hermafrodita verdadero. El hermafroditismo puede ser simultáneo o secuencial. En el primer caso las estructuras femeninas y masculinas se presentan en un mismo individuo a la vez, mientras que en el segundo caso se refiere a un organismo protándrico cuando el pez funciona primero como macho o protogínico cuando su primera función la realiza como hembra.
- ◆ **Partenogénesis:** consiste en el desarrollo de un óvulo sin fertilización. En verdad se debería hablar de Ginogénesis y sería el mecanismo mediante el cual una hembra se aparea con un macho de una especie afín (Ej: *Poecilia formosa*), pero el espermatozoide cumple con la función de iniciar el desarrollo en el óvulo, pero no participa en la herencia para el nuevo individuo. Por este motivo la descendencia siempre será de hembras las cuales serán triploides y no presentarán característica alguna aportada por su padre.
- ◆ **Hibridogénesis:** es el mecanismo mediante el cual el óvulo de una hembra es fertilizado por un espermatozoide de una especie afín, el cual mediante fusión de gametos puede originar un híbrido verdadero que originará una descendencia de hembras diploides.
- ◆ **Superfertilización:** es un mecanismo exclusivo de los peces teleósteos y consiste en que se lleva a cabo una fertilización interna a una hembra, la cual puede almacenar el esperma en su ovario por periodos de tiempo relativamente largos, pudiendo fertilizar varios lotes de oocitos con el esperma allí almacenado.

2. ANATOMÍA MACRO Y MICROSCÓPICA DE LAS GÓNADAS EN TELEÓSTEOS

Las gónadas en los teleósteos se originan de un solo primordio germinal que evoluciona a partir del epitelio peritoneal correspondiente al cortex en los vertebrados (Nagahama et al., 1983) y no existe evidencia de que el mesonefros contribuya en su formación.

Esta particular organización podría influir en la diversidad de patrones sexuales de los teleósteos, principalmente entre los perciformes que prácticamente presentan todos los tipos de patrones sexuales conocidos.

2.1 OVARIO

En general el ovario de los teleósteos se presenta como dos sacos alargados, situados a cada lado del cuerpo unidos a la cavidad corporal, en posición ventro-lateral a la vejiga hidrostática unidos a la pared celómica por el mesorquio (Fig. 1).

En muchos teleósteos las paredes de las gónadas se extienden hacia atrás formando gonoductos que:

- a. Terminan en el celoma sin comunicación directa al poro genital, conocida como gimnoaria o condriectina.
- b. Se fusionan y abren en el poro genital. Condición cistoaria.



FIGURA 1. Anatomía del ovario. 1. Ovario, 2. Mesonefros, 3. Oviducto, 4. Poro urinario, 5 Papila y poro genital.

Externamente el ovario está recubierto por la túnica o zona albugínea, compuesta de tres capas.

- ◆ Capa externa: compuesta por epitelio cúbico ciliar epitelio peritoneal
- ◆ Capa media: compuesta de tejido conectivo, con fibras musculares longitudinales en la cual se localizan los vasos sanguíneos que la irrigan.
- ◆ Capa interna: formada por fibras musculares dispuestas de manera irregular que forman una capa compacta y fibrosa.

La parte interna del ovario o estroma ovárico está recubierto por una capa de células epiteliales llamada epitelio germinal, el cual se pliega en forma de láminas alojando las ovogonias. Esta capa contiene vasos sanguíneos y células somáticas asociadas al desarrollo del oocito, células foliculares y tecales (Valeria *et al.*, 1996).

El grosor del epitelio germinal está influenciado por la actividad sexual, siendo máximo durante la puesta y mínimo en la fase de reposo (Zanuy y Carrillo, 1977 y Takano, 1968). Este epitelio parece estar involucrado en la secreción del fluido ovárico, permitiendo que los oocitos ovulados mantengan su viabilidad durante un tiempo determinado que depende de la especie.

La estructura del ovario en los teleósteos depende del desarrollo de los oocitos, variando desde un simple saco con un oviducto comunicado a la cloaca a un órgano complejo formado por diversos folículos, comunicados con la cavidad corporal mediante conductos. Así, existen especies en las que la ovulación se lleva a cabo en la cavidad ovárica y después los huevos son expulsados (desovados) al exterior a través de un oviducto (cachama); otras especies (trucha) ovulan los huevos hacia la cavidad abdominal a través de ductos y no poseen oviducto.

De acuerdo con el grado de complejidad estructural se tienen diferentes tipos de ovarios (Zanuy y Carrillo, 1987).

- ◆ **Sincronismo total.** A este grupo pertenecen las especies que ponen una sola vez en su vida, postura y muerte y se caracteriza por tener todos sus oocitos en un mismo estado de desarrollo. La característica en este tipo de ovario es que no existen oocitos en stock de reserva para futuros desoves, por ello el tipo de desove en estas especies se denomina UNICO. Ej. Ribulos, anguila y salmón del Pacífico.
- ◆ **Sincronismo por grupos.** Peces con intervalos de puesta relativamente cortos, cuyos ovarios contiene al menos dos grupos de oocitos en estados evolutivos diferentes.
- ◆ **Sincronismo en dos grupos.** En el ovario se pueden apreciar dos lotes de oocitos. Uno que serían los oocitos de stock de reserva y otro que serían los oocitos que van a madurar hasta ser desovados durante el periodo de desove. En este periodo "todo" ese lote sería desovado y se hablaría de desove TOTAL. Otro lote comenzaría a madurar para el próximo periodo de desove y así sucesivamente.

- ◆ **Sincronismo en más de dos grupos.** Existen varios lotes de oocitos dentro del ovario. Uno que serían los oocitos de stock de reserva y otros que estarían en diferentes fases de maduración. Cada lote alcanzaría la maduración individualmente y de manera sincrónica. Cuando existen lotes maduros son desovados y es cuando se habla de desove MÚLTIPLE O PARCELADO. La característica es que en el ovario debe haber por lo menos tres lotes diferentes de oocitos y que en cada época de desove por lo menos dos son desovados. Ej. cachama blanca (Vásquez 1994).
- ◆ **Asincrónicos.** En este caso los peces ovulan los oocitos en diversas oportunidades en el transcurso de su época de puesta, la cual suele ser muy espaciada. Los ovarios en este grupo contienen oocitos en todos los estados de desarrollo y NO están distribuidos en lotes. Los oocitos que van madurando son desovados y no existe época de desove definida, se habla de desove INTERMITENTE. Ej. tilapia y el lenguado.

2.2 TESTÍCULO

Generalmente los teleósteos presentan testículos pares de forma alargada, localizados en posición ventral a la columna vertebral y a la vejiga hidrostática, prolongándose en dirección caudal por el canal deferente. De la superficie medio dorsal posterior de cada testículo se origina un espermiducto que desemboca en la papila urogenital, ubicada entre el recto y los ductos urinarios (Fig. 2).

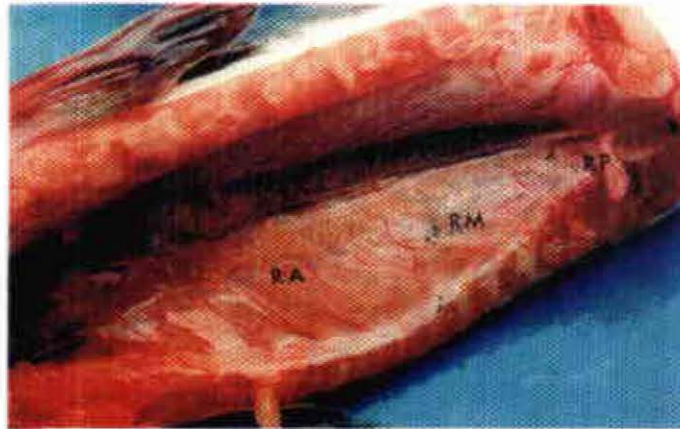


FIGURA 2. Anatomía macroscópica del testículo; RA: Testículo cefálico, RM: Región mediar, RP: Región posterior.

Sin embargo, se encuentran múltiples formas de testículos que van desde los sacos elongados de muchos Caracidos a los tractos reproductivos digitiformes típicos de los bagres, en los que inclusive pueden llegar a presentar vesículas seminales y gonopodios (Loir et al., 1989).

Los testículos se encuentran rodeados por una capa simple continua de células fibrosas denominadas Capa Albugínea. El espesor de esta capa está condicionada a la actividad sexual siendo máximo durante el reposo y mínimo durante la maduración (Zanuy y Carrillo, 1977).

Después de la capa albugínea se encuentra una zona de tejido fibroso conectivo que se proyecta en forma ramificada al interior del testículo formando una red que rodea completamente las cavidades testiculares.

La forma estructural de los testículos varía de acuerdo con la especie, pero las dos más comunes según Zanuy y Carrillo (1977), Grier (1981) y Billard (1986), son:

- ◆ Estructura tubular (Fig. 3)
- ◆ Estructura lobular
- ◆ Tipo tubular. Esta conformación está restringida a los Ateriniformes, ej. guppy, *Poecilia reticulata*. Esta forma de

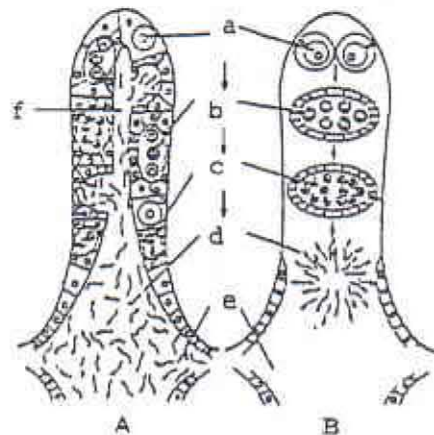


FIGURA 3. Estructura del testículo en teleosteos. A. Tipo lobular, B. Tipo tubular.
a. Espermatogonias, b. Espermatocitos. c. espermátidas. d. Espermatozoides.
e. Conductos espermáticos. f. Lumen lobular (Nagahama *et al.*, 1983).

testículos presenta tubos orientados entre las tunicas externa y la cavidad central, dentro de la cual los espermatozoides son liberados.

- ◆ Estructura lobular. Esta conformación se encuentra presente en la mayoría de los teleosteos. Está compuesto por una serie de lóbulos separados por tejido conectivo fibroso.

Sin embargo existe controversia sobre la diferencia entre túbulo y lóbulo. Algunos autores usan los términos como sinónimo y otros no. La diferencia entre túbulo y lóbulo está relacionada a la ausencia de un epitelio germinativo verdadero y permanente en el lóbulo; por esa característica, lóbulo sería usado para peces teleosteos y túbulo (que si tiene epitelio permanente) sería para mamíferos y otros.

En el testículo de tipo tubular las espermatogonias están totalmente restringidas a la parte distal del túbulo, mientras que en el lobular existe una serie de lóbulos separados por tejido fibroso y con un solo lumen central. (Zanuy y Carrillo, 1977; Grier, 1981 y Billard, 1982). Denominándose, entonces, como:

Testículo Espermatogonial irrestricto: con espermatogonias a lo largo del lóbulo.

Testículo Espermatogonial restringido: con espermatogonias exclusivamente en la extremidad ciega del lóbulo, la mayoría de teleosteos tropicales.

En el interior de los lóbulos las espermatogonias presentan numerosas divisiones mitóticas originando grupos celulares, caracterizados por presentar el mismo estado de desarrollo, lo que indica que estos cistos de células germinales se originan de una única célula. Al producirse la espermiogénesis, los cistos se expanden y se rompen liberando las células espermáticas dentro del lumen lobular, pasando luego al conducto espermático.

De forma general el testículo de los teleosteos comprende una parte lobular y una intersticial. La primera consta de:

- ◆ Células limítrofes
- ◆ Membrana basal
- ◆ Células germinales
- ◆ Células de Sertoli (equivalentes a las Células de Sertoli de los mamíferos)

La segunda contiene células intersticiales.

- ◆ Fibroblastos
- ◆ Vasos sanguíneos

- ◆ Vasos linfáticos
- ◆ Células de leydig
- ◆ Colágeno
- ◆ Otros componentes celulares

3. DESARROLLO DE LOS PRODUCTOS SEXUALES

3.1 OVOGÉNESIS

El folículo ovárico de los teleósteos es relativamente simple. En fases tempranas del desarrollo, los oocitos están rodeados por una capa de células foliculares. A medida que crece, las células foliculares se incrementan y diferencian para formar una capa folicular continua y unicelular, llamada granulosa, separada del oocito por el tejido conectivo del estroma que se organiza formando la teca o envoltura folicular externa (Fig. 4). Ambas capas están separadas por la membrana basal (Urbinati, 1999 a y Zanuy y Carrillo, 1987).

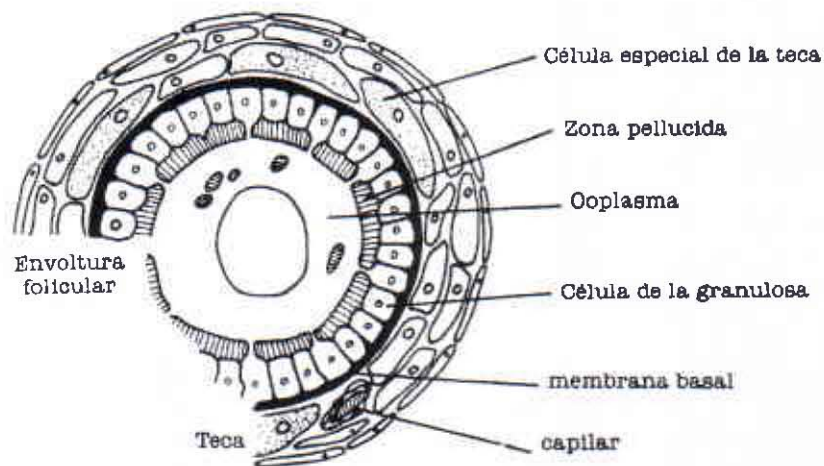


FIGURA 4. Estructura del oocito (Tomado de Zanuy y Carrillo, 1987)

Como la mayoría de los vertebrados inferiores, el crecimiento del oocito es largo y el aumento de tamaño considerable. El proceso de crecimiento primario continúa durante toda la vida de los peces que desovan repetidamente y los oocitos previtelogénicos están presentes en el ovario durante todo el año. En general, cada año se forman nuevos oocitos, como consecuencia de las divisiones oogoniales, de manera que los oocitos de nueva formación no madurarán hasta el próximo año (Zanuy y Carrillo, 1987 y Urbinati, 1999 a).

Una vez finalizadas las divisiones oogoniales, el oocito no posee más inclusiones que una célula somática cualquiera y se distingue por las transformaciones que tienen lugar durante la vitelogénesis.

El conjunto de acontecimientos que tienen lugar en el ovario, se puede resumir así:

- ◆ Transformación de oogonias en oocitos: multiplicación de oogonias por mitosis - transformación en oocitos (primera división meiótica).
- ◆ Vitelogénesis: endógena - exógena.
- ◆ Maduración: clarificación del vitelo - breakdown - migración del núcleo.
- ◆ Ovulación: expulsión del oocito fuera del folículo.
- ◆ Atresia: rotura de la zona radiada - formación de cuerpos atrésicos.

3.1.1 Transformación de las oogonias en oocitos

Las oogonias se multiplican en el ovario por división mitótica. Su transformación en oocitos primarios tiene lugar en el momento en que entran en la primera división meiótica. Las oogonias se encuentran distribuidas en el ovario de una manera no uniforme, aisladas o formando cistes. Se encuentran presentes en el ovario a lo largo de todo el año y su abundancia relativa varía con las especies y con la época del año (Hails y Abdullah, 1982 y Forberg, 1982).

Los oocitos antes de entrar a la fase de vitelogénesis presentan cambios a nivel de citoplasma y núcleo, variando considerablemente su aspecto. El cambio más notorio es su crecimiento y el comienzo de la diferenciación de las células del folículo (Wallace, 1981 y Forberg, 1982).

Una vez finalizado el primer crecimiento de los oocitos, estos se dispersan dirigiéndose aisladamente al estroma ovárico, en ese momento se les denomina oocitos previtelogénicos. En esta fase permanecen hasta que las condiciones externas activen los mecanismos hormonales de reproducción (Vásquez, 1994; Takano, 1968 y Zanuy y Carrillo, 1977).

3.1.2 Vitelogénesis

Esta fase se caracteriza por una alta tasa de crecimiento del oocito, el cual es generado por la inclusión de material nutritivo o vitelo, al interior del ooplasma.

La vitelogénesis parece tener origen endógeno y exógeno. El primero consiste en la aparición de remanentes citoplasmáticos internos en la periferia del oocito, llamadas vesículas de vitelo. Estas vesículas aumentan en número y tamaño a medida que evoluciona el proceso, dirigiéndose hacia la membrana nuclear, es cuando aparecen las primeras inclusiones lipídicas y el citoplasma aumenta considerablemente de tamaño. La zona radiata empieza a distinguirse y se define bien las células foliculares y la membrana basal (Azevedo *et al.*, 1988 y Vizziano y Berois, 1990).

La vitelogénesis exógena se presenta cuando aparecen las segundas inclusiones de vitelo, denominadas gránulos de vitelo. Estos gránulos al igual que las vesículas aparecen en la periferia y son captadas al interior del oocito por micropinocitosis, allí desplazan a las vesículas del vitelo hacia la periferia, tomando el lugar de estas alrededor del núcleo. Los gránulos de vitelo aumentan de tamaño ocupando todo el ooplasma, provocando una fusión de las inclusiones lipídicas, dando como resultado la disminución del número de éstas. La zona radiata aumenta de tamaño al igual que las células de la granulosa, la teca se hace más visible y adquiere mayor irrigación sanguínea (Wallace *et al.*, 1993).

Esta última inclusión de vitelo que incluye vitelogeninas hepáticas y otros compuestos, proporcionan el mayor crecimiento al oocito (Romagosa, 1990).

Finalizando este crecimiento, el núcleo en posición central permanece en su fase meiótica, listo para madurar (Greeley *et al.*, 1988 y Hails y Abdullah, 1982).

3.1.3 Maduración

Una vez terminado el crecimiento vitelogénico del oocito comienza el proceso de maduración. Este estado se caracteriza por la clarificación del vitelo (fusión de los gránulos de vitelo), la migración del núcleo a la periferia y un incremento en el tamaño del oocito proporcionado por la hidratación, la cual provoca una disminución en el grosor del folículo y la zona radiata.

Cuando termina la migración del núcleo a la periferia, la membrana nuclear se diluye haciendo casi invisible los cromosomas que se hallan en la metafase de la primera división meiótica. En este estado el oocito está próximo a la ovulación.

3.1.4 Ovulación

Una vez ha finalizado la migración del núcleo hacia el micrópilo y su membrana se ha diluido (Break Down), las microvellosidades de las células foliculares y el oocito se separan de la membrana o corión mediante un proceso

enzimático proteolítico y el oocito maduro e hidratado es expulsado hacia la cavidad ovárica en un evento mecánico producido por las contracciones de las células tecales. El folículo vacío se contrae y se pliega en una especie de bolsa que se adhiere al epitelio germinal.

Los oocitos ovulados continúan con la meiosis hasta la metafase, estado en el cual es posible la fertilización de los oocitos.

El tiempo de permanencia de los óvulos en la cavidad ovárica depende de la especie y de los factores externos que predisponen el desove.

Los oocitos que no alcanzan la madurez total son reabsorbidos, originando cuerpos atrésicos, que son fagocitados por las células de la granulosa, una vez terminada ésta digestión se observa residuos uniformes de células que terminan por desaparecer (Vizziano y Berois, 1990).

El ovario es potencialmente capaz de sintetizar: Corticosteroides, Progestinas, Andrógenos (precursores de los estrógenos tras la aromatización) y Estrógenos.

Pese a las distintas clasificaciones en el desarrollo de los oocitos (anexo 1) de manera general y a partir de las características observadas en el microscopio las células de dicha línea son:

- ◆ **Oogonias.** Células primordiales de la línea germinativa que están presentes durante todo el año en las lamelas ovígeras.
- ◆ **Oocitos en cromatina nucleolar.** Son células pequeñas, las cuales por lo general se encuentran agrupadas en nidos. Tienen poco citoplasma, un núcleo grande y por lo general circular y normalmente tienen un solo nucleolo en el centro.
- ◆ **Oocitos perinucleolares.** Células de tamaños variables, un poco más grandes que las anteriores, presentan un citoplasma bien definido, un núcleo grande, el cual contiene varios nucleolos en su periferia. Ocasionalmente se pueden observar los cuerpos de Balbiani.
- ◆ **Oocitos en alveolo cortical.** El citoplasma es cada vez más abundante, presenta alvéolos corticales junto a su membrana.
- ◆ **Oocito vitelogénico.** Citoplasma mucho más abundante con gránulos de vitelo, los cuales van aumentando su cantidad comparativamente con los alveolos corticales.
- ◆ **Oocito maduro.** Células de tamaño mayor, citoplasma completamente lleno de vitelo, núcleo con forma poco definida (casi desintegrado y migrado a la periferia) conteniendo algunos nucleolos también periféricos.

Escala de maduración, es de aclarar que las escalas encontradas en la literatura son numerosas (Fig 5), pero que en general todas siguen más o menos un patrón tanto para hembras como para machos:

Inmaduro: es un animal que aun no está en actividad sexual (virgen), con ovarios pequeños y está comenzando las divisiones celulares.

Reposo: es un animal que ya no es virgen, pero su gónada no está en actividad y las características son semejantes al anterior, teniendo SIEMPRE como diferencia el mayor tamaño si es comparado con el ovario inmaduro.

Maduración: Algunos autores la dividen en maduración inicial y final dependiendo de la cantidad de oocitos vitelogénicos, del tamaño del ovario y de la vascularización que presenta el mismo.

Maduro: los cuales tienen en su mayoría oocitos maduros y algunos pocos vitelogénicos. En la etapa final, la mayoría de los oocitos presentarán un núcleo irregular y migrado hacia la periferia. Después vendrá la ovulación y el desove.

Vacío: el ovario tiene una apariencia flácida y se encuentran restos de los óvulos.

EN REGRESIÓN, el cual se usa EXCLUSIVAMENTE para animales en cautiverio que NO desovaron y reabsorberán los óvulos. En el medio natural siempre se hablaría de vacío (desovado).



FIGURA 5. Escala de maduración gonadal utilizada en hembras de bagre (Tomado de Agudelo *et al.*, 2000).

3.2 ESPERMATOGÉNESIS

Este proceso consiste en la transformación de una espermatogonia en un espermatozoide funcional determinada por una compleja serie de eventos hormonales (Zanuy y Carrillo, 1977; Billard, 1986 y Takano, 1968).

En el testículo existen varios tipos de espermatogonias, dependiendo del estado de madurez sexual, las cuales proliferan en los lóbulos testiculares durante el periodo de reposo sexual.

En general, las primeras generaciones de espermatogonias se identifican por la talla del núcleo y la última por la talla de los cistes, las cuales mediante divisiones celulares forman grupos de espermatocitos al ir avanzando la maduración gonadal, por ello cada grupo de células tiene el mismo desarrollo espermatogénico, lo que supone un origen común para todas ellas. Al ir creciendo estos lotes celulares el diámetro de la sección se incrementa.

Los espermatocitos pasan por las fases del leptonema, zigonema, paquinema, y espermatocito secundario obtenidos tras la segunda división de maduración.

Mediante estas divisiones celulares se convierten en espermatocitos secundarios distinguiéndose entre sí por una disminución progresiva de la talla nuclear al ir avanzando su desarrollo, por el tamaño y por el aspecto contraído de los cromosomas.

Los espermatocitos secundarios dan lugar a las espermatidas que a su vez se pueden subdividir en varios tipos, dependiendo de la especie. La transformación de las espermatidas en espermatozoides maduros o espermatogénesis consiste en la organización del núcleo y el citoplasma, junto con el desarrollo total del flagelo. Los espermatozoides están solamente presentes durante la época de puesta o como elementos residuales durante la post-puesta. Lo más característico de los espermatozoides de los teleósteos es la carencia de acrosoma. La forma depende del tipo de fertilización siendo alargados en la cabeza y una pieza media en especies de fertilización interna, y de núcleo redondo y pieza media corta en especies de fertilización externa.

Escala de maduración, igualmente, es de aclarar que las escalas encontradas en la literatura son numerosas, pero que en general todas siguen un mismo patrón tanto para hembras como para machos:

Inmaduro: es un animal con testículos pequeños que aún no está en actividad sexual (virgen), con gónadas pequeñas y está comenzando las divisiones celulares.

Reposo: no es virgen pero también tiene testículos pequeños con la diferencia que en ellos predominan cistos de espermatogonias secundarias.

Maduración: algunos autores la dividen en maduración inicial y final, primero comenzaría la actividad mitótica, después aumentaría el tamaño y la vascularización, posteriormente aparecerían bastantes cistos de espermatides y después espermatozoides.

Maduro: con intensa irrigación, tamaño del testículo máximo y espermatozoides en la luz.

Vacío: los testículos tienen una apariencia flácida con algunos espermatozoides residuales.

EN REGRESIÓN, al igual que en hembras se usa EXCLUSIVAMENTE para animales en cautiverio que NO desovaron y reabsorberán los espermatozoides (gametos). En el medio natural siempre se hablaría de vacío (desovado).

4. CONTROL NEUROENDOCRINO DE LA REPRODUCCIÓN

La reproducción es un evento condicionado a diversos factores, enmarcado por las condiciones ambientales y fisiológicas del pez. Las condiciones externas son captadas por el pez y transformadas en señales nerviosas que activan la formación y liberación hormonal, desencadenando el proceso reproductivo (Fig. 6). Tanto en machos

como en hembras se pueden distinguir tres fases espermato/ovo génesis; espermiación /ovulación; emisión de esperma / ovoposición (Lam, 82).

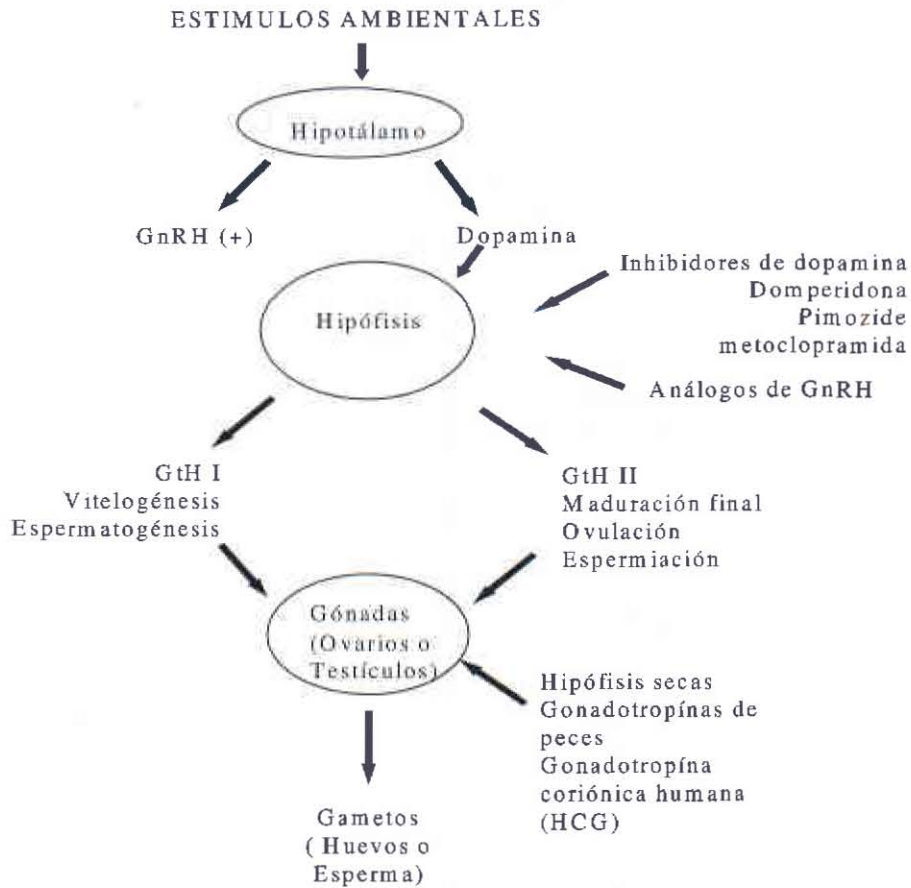


FIGURA 6. Esquema de la cascada de eventos en la función reproductiva de teleósteos (Venturieri y Bernardino, 1999)

4.1 COMPONENTES NEUROENDOCRINOS

La reproducción es una actividad que involucra diversos factores fisiológicos, controlados por órganos específicos (Fig. 7). Los componentes más involucrados en este proceso son:

- ◆ Glándula pineal
- ◆ El hipotálamo
- ◆ La hipófisis
- ◆ El hígado
- ◆ Las gónadas

4.1.1 Glándula pineal

Esta estructura es una evaginación del diencefalo ubicada en la superficie dorsal de la región diencefálica posterior del cerebro, se piensa que usa la información para sincronización del comportamiento diario y estacional de los eventos fisiológicos. No está todavía claro si esto se lleva a cabo por el camino neural o endocrino (Porter et al.,

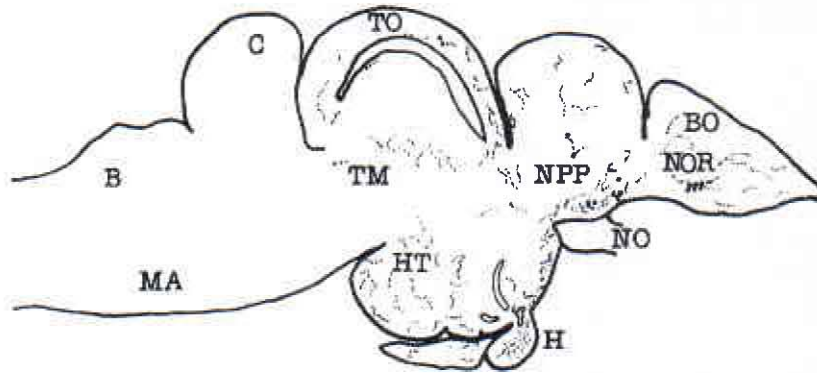


FIGURA 7. Esquema de las estructuras cerebrales del lenguado. B: Bulbo; BO: Bulbo Olfatorio; C: Cerebelo; H: Hipófisis; HT: Hipotálamo; MA: Médula Oblonga; NO: Nervio Óptico; NOR: Núcleo Olfatorio Reticularis; NPP: Núcleo Preóptico Periventricularis; TM: Tegumento; T: Telencéfalo; TO: Techo óptico. Corte longitudinal. (Tomado de Zanuy y Carrillo, 1987)

1995). Al parecer presenta actividad secretora de gran importancia en la actividad reproductiva. Su posición anatómica en el cráneo, bajo una depresión traslúcida, la hace sensible a los cambios en la duración e intensidad del fotoperiodo.

Su estructura sensorial está constituida por tres tipos celulares:

- ◆ Células de sostén
- ◆ Células ganglionales
- ◆ Células fotorreceptivas

Estas últimas son similares a las células fotorreceptivas de la retina, por lo tanto son las directamente encargadas de recibir los estímulos lumínicos.

La glándula pineal secreta una hormona llamada melatonina, que en ciertos teleósteos es un potente inhibidor de la reproducción. Esta secreción está regulada por los cambios de luz, siendo mayor para los periodos largos de luz y menor en los cortos. Los cambios estacionales en la longitud del día se reflejan en las modificaciones, también estacionales, del patrón de secreción de la melatonina, proporcionando una información precisa de los cambios fóticos a escala diaria y anual (Zanuy y Carrillo, 1997 y Porter, 1995).

Es importante recalcar que algunas especies tropicales, desovadoras durante periodos secos, no parecen afectadas reproductivamente por la secreción de melatonina, siendo estas épocas coincidentes con fotoperiodos largos.

Se puede concluir que la glándula pineal actúa como reloj endocrino y fisiológico, que predispone al pez frente a las condiciones óptimas de reproducción.

4.1.2 Hipotálamo

Ubicado en la región ventral del diencefalo, este órgano está constituido por cuerpos neurales agrupados en núcleos y con función neurosecretora.

En el hipotálamo y en la región preóptica existen receptores para la melatonina; ambas son regiones diana para los esteroides sexuales y lugares con abundante presencia de inervaciones dopaminérgica y factor liberador de gonadotropinas (GnRH), que son los principales sistemas de inhibición y estimulación de la liberación de la gonadotropinas (GtH), respectivamente, que actúan sobre la adenohipófisis (Zanuy y Carrillo, 1997; Sorbera, 1995 y Urbinati, 1999 b).

El hipotálamo capta impulsos nerviosos procedentes del cerebro transformándolos en mensajeros químicos llamados Hormonas Liberadoras Hipotalámicas (RH)

Los núcleos directamente involucrados en el proceso reproductivo son:

- ◆ Núcleo lateral Tuberis (NLT)
- ◆ Núcleo preóptico (NPO)

El primero se encarga de la liberación de la hormona liberadora de gonadotropina, GnRH y el segundo al parecer está involucrado en la liberación de la hormona inhibidora de la liberación de gonadotropina, GRIF (Fig. 8).

En cuanto a las hormonas liberadoras e inhibidoras de gonadotropinas existen las siguientes:

Hormonas liberadoras

Las hormonas liberadoras de gonodotropinas son las claves en la regulación de la reproducción. Las células neurosecretoras responden a una señal procedente del cerebro, liberando un mensajero químico en el terminal del axón, llamado hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH).

Esta a su vez actúa sobre las células gonadotropas de la adenohipófisis, estimulando la liberación de gonadotropinas (FSH y LH en mamíferos o GtH I y GtH II en peces) (Zanuy y Carrillo, 1987).

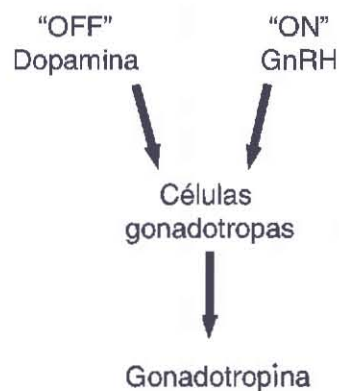


FIGURA 8. Estimulación e inhibición de las células gonadotrópicas (Harvey y Carosfield, 1995).

El término GnRH y LHRH son usados en el mismo sentido, pero el LHRH se refiere a un GnRH específico que libera LH (hormona luteinizante).

Estructuralmente el GnRH de los teleósteos es un pequeño péptido con una cadena lineal de 10 aminoácidos (Tabla 1), el cual ha mantenido su organización a lo largo de la evolución (Zanuy y Carrillo, 1987 y De Leeuw et al., 1987).

Solamente el GnRH de salmón y humano ha sido usado en la rutina de inducción reproductiva en peces. Una molécula de GnRH de salmón es semejante en un 80% al LH-RH humano (Sorbera, 1995 y Urbinati, 1999 b).

Cuando la GnRH es liberada sobre la hipófisis ésta es detectada por estructuras especiales en la superficie de la membrana llamados receptores de las células adenohipofisarias.

Estos receptores tiene afinidad química y son hormonas específicas. Al llegar a la célula, hormona y receptor se acoplan y desencadenan una serie de eventos intracelulares que culminan con la síntesis de la hormona que

TABLA 1. Estructura primaria de GnRHs aislados del cerebro de algunos vertebrados (Modificado de Sorbera, 1995).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Pollo	pGlu	His	Trp	Ser	His	Gly	Trp	Tyr	Pro	Gly-NH ₂
Mamífero	pGlu	His	Trp	Ser	Tyr	Gly	Leu	Arg	Pro	Gly-NH ₂
Pez gato	pGlu	His	Trp	Ser	His	Gly	<i>Leu</i>	Asp	Pro	Gly-NH ₂
Salmón	pGlu	His	Trp	Ser	Tyr	Gly	Trp	Leu	Pro	Gly-NH ₂
Seabream	pGlu	His	Trp	Ser	Tyr	Gly	<i>Leu</i>	<i>Ser</i>	Pro	Gly-NH ₂
Dogfish	pGlu	His	Trp	Ser	His	Gly	Trp	<i>Leu</i>	Pro	Gly-NH ₂

produce la célula. El conocimiento de esta fase del mecanismo de acción de GnRH es importante para la práctica de la reproducción controlada, pues el uso de análogos de hormonas que actúan en la hipófisis ya hace parte de la rutina de reproducción inducida (Urbinati, 1999 b).

El principal efecto de la GnRH es causar un aumento de GtH plasmática, liberada por la células gonadotropas, cuyos receptores son estimulados (Sorbera, 1995).

Hormonas inhibidoras

Entre los descubrimientos que vienen siendo realizados sobre el sistema de liberación de gonadotropinas (GtH), la existencia de otras sustancias inhibidoras ya está evidenciada. El agente inhibidor de GtH (GRIF) más conocido como dopamina, es una neurohormona de la familia de la adrenalina (catecolamina). La función de la dopamina en los vertebrados, así como de otros agentes químicos, no está completamente aclarada, otras investigaciones muestran que este péptido bloquea la liberación de GtH en muchos teleósteos.

El bloqueo de la dopamina por el uso de antagonistas del receptor de dopamina (domperidona u pimozide) aumentan la liberación de GtH cuando el pez es inyectado con GnRH (Urbinati, 1999 b; Zanuy y Carrillo, 1987 y De Leeuw et al., 1987).

4.1.3 Hipófisis

Ubicada ventral al hipotálamo, esta glándula es el puente de transición de la actividad neuroendocrina (Fig 9).

La hipófisis es un sitio de síntesis, almacenaje y liberación de varias hormonas peptídicas, puede ser considerada como un transductor que, a través de sus secreciones, posibilita que el sistema nervioso central controle un rango muy amplio de funciones endocrinas, entre las que cabe mencionar por su importancia la reproducción, la osmoregulación, el crecimiento y alguna forma de control del metabolismo (Zanuy y Carrillo, 1987 y Villaplana et al., 1995).

Su estructura anatómica está constituida por tres segmentos:

- ◆ Neurohipófisis
- ◆ Parte intermedia
- ◆ Adenohipófisis

La primera está formada de fibras axónicas neuronales procedentes de los núcleos hipotalámicos. La neurohipófisis en los teleósteos presenta una distribución característica que la hace diferente de los demás vertebrados. La irrigación sanguínea no se presenta independiente del tallo neural sino que va embebida en los cuerpos neurales irrigando directamente a la adenohipófisis.

Esta distribución podría presumir una deficiencia en el sistema regulador hormonal, pero la enervación directa de las fibras peptidérgicas y adrenérgicas sobre las células de la parte distal de la adenohipófisis, hacen esto improbable.

La adenohipófisis está constituida por tres lóbulos:

- ◆ Parte distal rostral (PDR)
- ◆ Parte distal proximal (PDP)
- ◆ Parte intermedia (PI)

Parte distal rostral. Ubicada en la región antero dorsal de la adenohipófisis, esta porción ocupa 1/6 del volumen total y está constituida por:

- ◆ Células de prolactina (PrI)
- ◆ Células tireotropas (TSH)
- ◆ Células corticotropas (ACTH)

Parte distal proximal. Se halla en la región central de la glándula, ocupando la tercera parte del volumen total de la adenohipófisis y las células que las constituyen son:

- ◆ Células somatotropas (STH)
- ◆ Células gonadotropas (GSH)

Parte intermedia. Estrechamente relacionada con la neurohipófisis por cordones delgados y ramificados, esta parte se halla en la región ventro posterior de la adenohipófisis y ocupa la mitad del volumen total de la glándula (Complejo neuro intermedio). Está constituido por entre otras por células melanocito estimulantes (MSH).

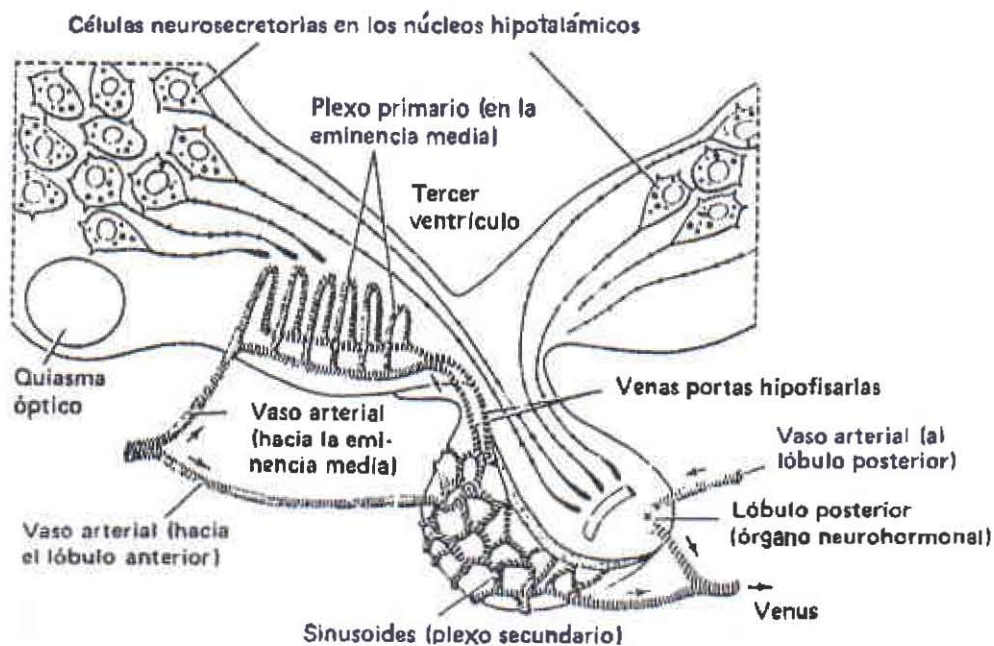


FIGURA 9. Representación esquemática de la hipófisis de un teleosteo

4.2 CONTROL ENDOCRINO

Todos los eventos fisiológicos ocurridos en el pez influyen en su desarrollo reproductivo, sin embargo existen eventos hormonales que marcan este proceso.

Como se mencionó anteriormente el desarrollo y posterior proceso de reproducción está condicionado por factores externos e internos del pez. Durante las etapas de crecimiento los niveles hormonales involucrados en la reproducción, mantienen una tasa constante de producción relativamente baja. Una vez llegada la madurez gonadal, la actividad hormonal es alterada por diferentes factores como temperatura, fotoperíodo, señales asociadas con las lluvias y demás factores que pueden cambiar el entorno del pez provocando que se disparen los mecanismos activadores del proceso reproductivo.

Estos estímulos son procesados por receptores sensoriales y transformados en señales neuronales que llegan a los núcleos hipotalámicos, produciéndose la liberación de GnRH. Este neuropéptido se dirige por los cuerpos neuronales hacia la hipófisis, siendo captado por las células gonadotropas (GSH), las cuales se estimulan para producir gonadotropina (GtH). Esta hormona glicoprotéica es vertida al torrente sanguíneo, más exactamente a la vena hipofisiaria y conducida hasta las gónadas, en donde influenciará la producción de esteroides sexuales responsables de la maduración de los gametos y su posterior ovulación o espermiación (Mylongas *et al.*, 1997).

4.2.1 Control endocrino en hembras

La influencia hormonal en el desarrollo sexual de la hembra, viene dado a partir de la fase de crecimiento secundario o vitelogénesis. La presencia de las GtH hipofisiarias en la fase previtelogénica no parece tener efecto en esta etapa.

Según las investigaciones más recientes, los procesos de desarrollo sexual en un pez maduro están controlados por dos clases de gonadotropinas hipofisiarias denominadas GtH A1 y GtH A2, la primera tiene carácter vitelogénico y es llamada hormona madurativa y su composición es altamente glicosilada y la segunda es conocida como hormona vitelogenética (Fig. 10).

Las GtH liberadas al torrente sanguíneo, previa estimulación hipotalámica hipofisiaria son conducidas al ovario. En esta primera instancia los niveles de GtH II son mayores que los de GtH I. Estos niveles gonadotrópicos dan comienzo a los procesos vitelogénicos (exógeno y endógeno).

La GtH II estimula la producción de andrógenos a partir del colesterol en las células tecaes. Estos andrógenos, especialmente la testosterona pasa a las células granulosa en donde mediante una acción aromatasa son transformados en estrógenos (Fig. 11).

Los estrógenos, principalmente 17β estradiol son dirigidos al torrente sanguíneo y posteriormente captados por los receptores hepáticos, estimulando la síntesis hepática de vitelogenina (Vg). Este complejo lipo - fosfo - proteico específico en hembras es el principal precursor de las proteínas y lípidos del vitelo; una vez la Vg llega a las gónadas es captada por micropinocitosis al interior del ooplasma. En el momento de la captura de Vg los niveles de GtH I aumentan y los de GtH II disminuyen (Tyler, 1991).

Cuando se ha completado el proceso de vitelogénesis, el oocito comienza su maduración, caracterizada por la clarificación del vitelo y la migración de la vesícula germinal a la periferia. En esta etapa los niveles de 17β estradiol, caen debido a una pérdida aromatasa de las células de la granulosa, ocasionado un aumento en los niveles de testosterona, los cuales serán utilizados para la síntesis de MIS (Esteroides inductores de maduración), principalmente la progestina 17α - 20β dihidroxiprogesterona (Petrino *et al.*, 1989).

En la etapa de maduración y ovulación la GtH II alcanza los valores máximos como consecuencia de la eliminación del feed-back negativo de los estrógenos .

Cuando la migración del núcleo ha finalizado, el óvulo es expulsado del folículo (ovulación), permaneciendo en la cavidad ovárica hasta el desove. Estos eventos finales están regulados por la GtH, mediante la acción de los MIS y

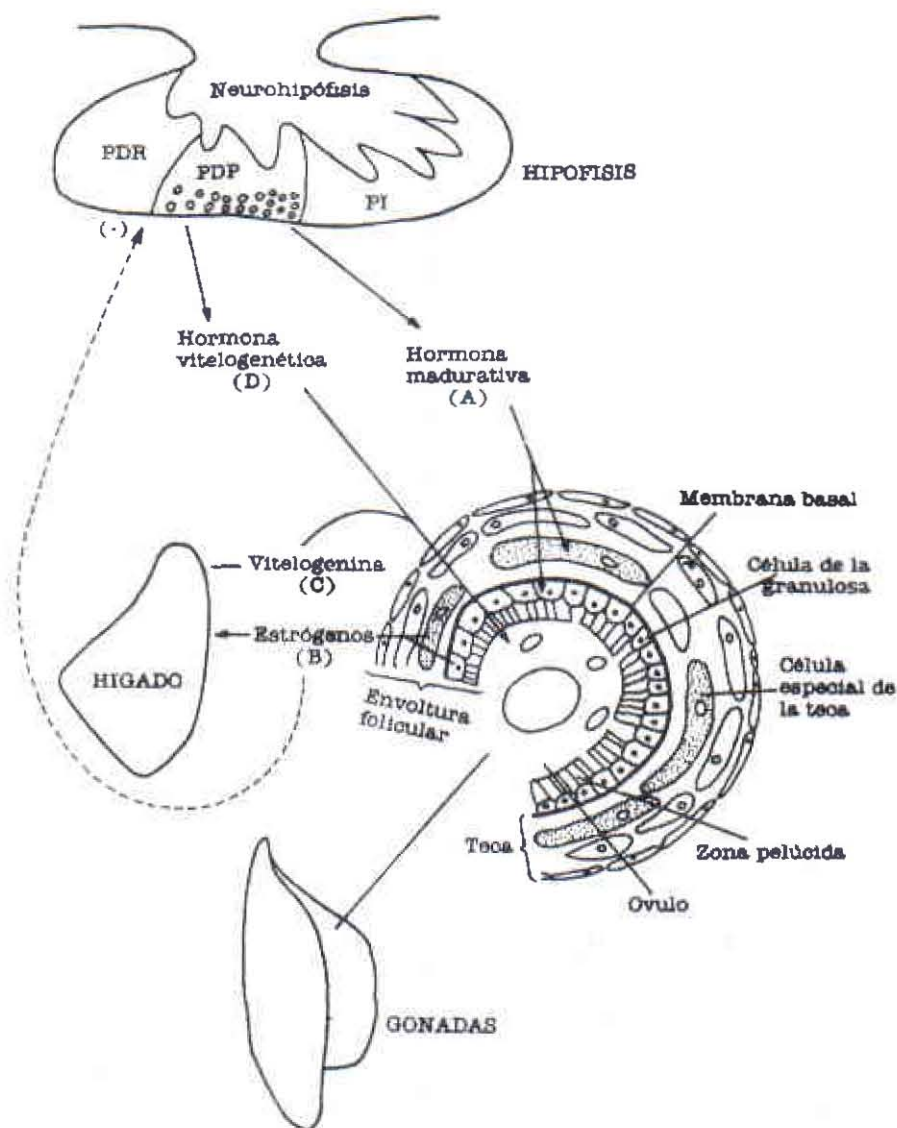


FIGURA 10. Representación del mecanismo del control de la vitelogenesis de los teleosteos (Tomado de Zanuy y Carrillo, 1987)

las prostaglandinas, estas ultimas estimulan la contracción y la ruptura folicular (Stacey y Pandey, 1975; Jalabert, 1976 y Goetz, 1983) (Fig.12).

4.2.2 Control endocrino en machos

La GtH hipofisiaria es la hormona reguladora de todos los eventos reproductivos ocurridos en el testículo del pez. Los niveles de GtH estimulan la síntesis de esteroides gonadales (testosterona) en las células de Leydig. Este andrógeno causa la división de espermatogonias en espermatozoides haploides en la ESPERMATOGÉNESIS.

La 11 Keto – testosterona producida por las células de Leydig permite la liberación de las espermátidas al lumen testicular, lo que se conoce como ESPERMIOGENESIS. Este evento es mantenido en niveles bajos hasta justo antes

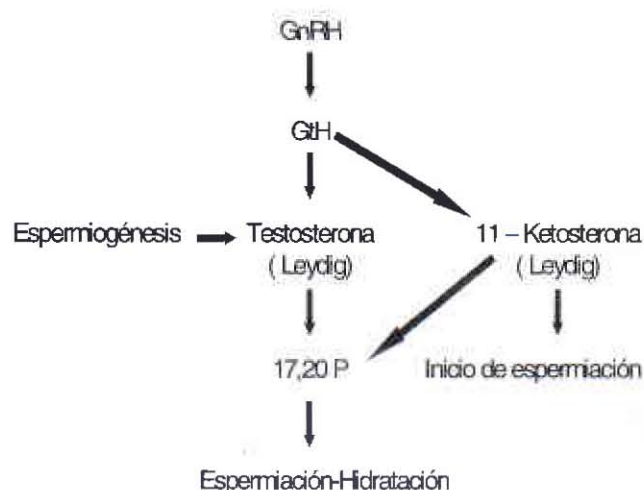


FIGURA 14. Esquema de los mecanismos y secreciones implicados en el proceso madurativo de los machos.

son en éstos periodos en los cuales las aguas y los alimentos se hallan en las mejores disposiciones para supervivencia de los alevinos.

Debido a las condiciones medioambientales privilegiadas con que contamos en nuestro país, los factores medioambientales determinantes de los procesos reproductivos no presentan gran influencia sobre este, aun menos si se trata de ejemplares mantenidos bajo condiciones de cautiverio y con una amplia oferta alimentaria.

Sin embargo, para otras latitudes existen factores que pueden influir en la reproducción como:

5.1 FACTORES ÚLTIMOS

Según Zanuy y Carrillo (1987) los factores últimos son aquellas variables ambientales que han ejercido una presión de selección para que la actividad reproductiva se lleve a cabo en un periodo determinado de tiempo. Estos factores suelen presentar gran variación de acuerdo con las especies y son:

- ◆ Inundaciones
- ◆ Temperaturas elevadas
- ◆ Disponibilidad de alimento
- ◆ Competitividad por alimento y espacio
- ◆ Grado de predación inter e intra especies
- ◆ Características físico químicas del agua

El más importante de los anteriores factores es la disponibilidad del alimento, ya que ésta condiciona de forma directa y en gran parte la supervivencia de las especies.

5.2 FACTORES PRÓXIMOS

La acumulación de la información de los factores últimos a través del proceso evolutivo de la especie les permite determinar con cierto grado de exactitud la periodicidad de los eventos climáticos óptimos para su reproducción. A tal grado que puede llegar a cambiar la frecuencia génica de los animales.

Una de las formas para determinar el grado de selección de los factores ultimo por parte de un organismo es tener en cuenta sus requerimientos ecológicos, las propiedades del ambiente en que se desarrolla y la actividad que requiere sincronizar (reproducción) (Greeley et al., 1988).

6. INDUCCIÓN A LA PUESTA

La creciente necesidad de obtener gran cantidad de fuentes proteicas, hace que se busque aumentar las poblaciones de animales de consumo, por medios artificiales.

Como bien es sabido una ínfima parte de las especies, con posibilidades de explotación comercial son manejadas en la actualidad. Lo que hace necesario el conocimiento biológico de las especies para propagarlas de forma adecuada y eficiente. Podríamos clasificarlas en:

- ◆ Naturales
- ◆ Artificiales

6.1 PROPAGACIÓN NATURAL

Este sistema consiste en ofrecer al pez ciertas condiciones medio ambientales para la reproducción propia de su especie. El manejo que se realiza en estos individuos trata de simular ciertos aspectos biológicos involucrados en su actividad reproductiva. Las estrategias utilizadas para esto, son:

- ◆ Proporcionar un sustrato artificial para el desove, como nidos, superficies, receptáculos, etc., que faciliten el desove del pez, simulando el medio natural.
- ◆ Simular condiciones naturales manejando corrientes de agua, relaciones macho - hembra, densidades adecuadas, fotoperíodos, sustratos naturales de postura, propiedades físico-químicas del agua como temperatura, pH, salinidad, dureza, oxígeno disuelto y todas aquellas que tengan un papel preponderante en la biología reproductiva del pez.

6.2 PROPAGACIÓN ARTIFICIAL

Muchas especies manejadas comercialmente no se reproducen en cautiverio, lo que hace necesario el uso de sustancias que medien esta actividad. La utilización de los diferentes compuestos manejados en la inducción depende de factores, tales como:

6.2.1 Especificidad del inductor hormonal

Estos pueden ser:

- ◆ **Homoplásticos:** hace referencia a compuestos hormonales aplicados a una especie determinada y que proceden de la misma.
- ◆ **Heteroplásticos:** se refiere a la utilización de sustancias de una especie, aplicada a otras diferentes.

6.2.2 Dosificación

La cantidad de sustancia aplicada depende de factores tales como:

- ◆ Origen del producto. Algunos compuestos tienen sitios específicos para actuar y sus niveles de dosificación varían. Las sustancias purificadas tienen niveles de dosificación más bajos que los extractos brutos.
- ◆ Especificidad. Los compuestos homoplásticos suelen tener una dosificación menor que los heteroplásticos.
- ◆ Estado fisiológico. Los peces que muestran estados avanzados de maduración gonadal requieren dosis menores que los que presentan fases tempranas de desarrollo.
- ◆ Peso del pez. La dosis es directamente proporcional al peso del pez.
- ◆ Sitio de acción. Las sustancias utilizadas presentan composiciones variadas, lo que exige un manejo individual de cada una de ellas.
- ◆ Lugar y forma de aplicación. los inductores tienen diferentes sitios y formas de aplicación dependiendo del sitio de acción, se puede aplicar ya sea intramuscular, intraperitoneal y oral (Fig. 15).



FIGURA 15. Vías de administración hormonal (Tomado de Contreras y Contreras, 1994)

6.2.3 Hora y época de aplicación.

Los niveles hormonales del pez presentan cierta periodicidad en el transcurso del tiempo (horas, día y año), dependiendo de factores medioambientales como temperatura, humedad, fotoperiodo, etc., que pueden influenciar en gran medida la cantidad y clase de sustancia utilizada en la inducción.

6.2.4 Lugar de acción

Como ya se indicó, la reproducción en los peces (teleosteos) está controlada a través del eje hipotálamo-hipófisis-gónada. Este mecanismo secuencial permite la intervención en cada uno de los tres niveles, interfiriendo o promoviendo el proceso reproductivo en su conjunto mediante el empleo de distintas sustancias hormonales.

Teniendo en cuenta el sitio de impacto de los compuestos utilizados en la inducción reproductiva, se puede realizar la siguiente clasificación, tomando como base el lugar donde actúan (Zanuy y Carrillo, 1987; García, 1995 y Venturieri y Bernardino, 1999).

Hipotálamo:

Antiestrogénicos. Son compuestos que inhiben o modifican la acción de los estrógenos, quienes a su vez regulan a modo de retroalimentación negativa la secreción de gonadotropinas. Los Antiestrógenos toman los sitios de ligado de los receptores estrogénicos en la hipófisis ocasionando un aumento en los niveles de GtH plasmática, los cuales provocarían ovulación, previa finalización de la vitelogenénesis.

Los más utilizados son el citrato de clomifeno, el tamoxifen y el ciclofenil.

Al usarlos hay que tener en cuenta que si se usan dosis muy bajas pueden provocar un efecto contrario, es decir inhibir la secreción de gonadotropinas en vez de estimularla.

Igualmente deben administrarse cuando los ovocitos están finalizando su vitelogenénesis, es decir, cuando los niveles de estrógenos son altos; puesto que en fases posteriores no tiene ningún efecto.

Antidopaminérgicos. Tras la determinación de la catecolamina: dopamina, como factor inhibidor de la secreción de gonadotropina (GRIF), se han empleado diversos compuestos antagonistas de la dopamina para contrarrestar la

acción del GRIF y por tanto potenciar la maduración y puesta de los peces. Entre los más empleados se encuentran el pimozide y la domperidona. Generalmente se emplean junto con la GnRH.

Los compuestos hasta ahora utilizados sobre el hipotálamo, ha sido a escala experimental, y las investigaciones al respecto no son muy concluyentes.

Hipófisis

La administración de hormonas liberadoras hipotalámicas es otro método que se investiga con buenos resultados. Las hormonas liberadoras de gonadotropinas (GnRH), inducen la secreción de gonadotropinas en la hipófisis. Las más empleadas hasta el momento han sido la GnRH de mamíferos (LH – RH) y sus análogos estructurales (LH-RHa).

En el caso de los análogos estructurales, producidos por sustitución y/o eliminación de algún aminoácido de la secuencia original, presentan la ventaja que poseen una mayor actividad biológica que la molécula original posiblemente debido a que poseen una tasa de degradación enzimática más lenta y por tanto actúan por más tiempo.

Estos análogos estructurales provocan liberación de gonadotropinas a nivel hipofisiario y sus respuestas ovulatorias depende de la especie, dosificación, intervalo entre dosis, vía de administración, estado gonadal de la especie, época de puesta y la combinación que se haga con otras sustancias en el proceso de inducción, especialmente con GtH. Aunque su uso es prometedor, por ahora está restringido debido a su costo.

Las ventajas del uso de las hormonas hipotalámicas con respecto a las hipofisiarias, son que estas han cambiado poco en el transcurso de la evolución y son moléculas relativamente pequeñas pero muy activas (actúan a dosis muy bajas), pueden ser sintetizadas a nivel comercial y no provocan efectos secundarios de tipo inmunitario.

Gónada

El manejo que se realiza a este nivel es el más implementado en acuicultura, principalmente el método de hipofisación por ser práctico y económico. A este nivel se utilizan los siguientes compuestos:

- ◆ Esteroides
- ◆ Antiéstrógenos
- ◆ Prostaglandinas
- ◆ Extractos purificados de GtH
- ◆ hCG
- ◆ Extractos hipofisiarios

Esteroides: tres son los grupos de esteroides que están involucrados en la ovogénesis y ovulación; las progestinas, los corticosteroides y los estrógenos. En la maduración de los oocitos, quien comienza todo el proceso en el ovario es un andrógeno, la testosterona.

Las progestinas son usadas para la maduración final del ovocito (migración y ruptura de la vesícula germinal). Para su acción requiere la presencia de al menos una mínima cantidad de GtH en el plasma.

Los corticosteroides (de origen renal o sintetizados en el tejido gonadal) inducen la maduración final del ovocito y la ovulación en la mayoría de los teleosteos cuando se administra en dosis altas o en combinación de GtH

Los estrógenos se utilizaron para favorecer la vitelogénesis pero prácticamente no se utilizan debido a que se comprobó que interferían en los procesos de maduración y ovulación dado que en esos momentos los niveles de estrógenos disminuyen, mientras que aumentan los de progestinas.

Estos compuestos actúan como mediadores de la acción de la GtH a nivel gonadal, la utilización en acuicultura de los esteroides ha sido muy poca debido a los resultados contradictorios mostrados en experimentación. La 11 Ketotestosterona es un andrógeno utilizado para provocar espermiación en machos y los estrógenos 17 α 20 β dihidroxiprogesterona provocan la maduración folicular y la ruptura de la vesícula germinal en las hembras maduras.

El uso de esteroides debe realizarse en combinación con gonadotrofinas o extractos pituitarios, debido a que su actividad afecta determinadas etapas fisiológicas y no el proceso en general. De otra parte la dosificación y momento de utilización son un cuello de botella que restringe de momento su aplicación comercial.

Prostaglandinas: este compuesto estimula la contracción y rotura folicular (Stacey y Pandey, 1975) y parece ser que favorece la conducta de puesta, este método no se utiliza en la práctica pero se pueden recomendar en hembras maduras próximas a la ovulación.

Gonadotrofinas: las gonadotrofinas (GtH) son hormonas glicoproteicas de origen hipofisiario o placentario (mamíferos) que estimulan el desarrollo y función de las gónadas. Se ha demostrado que la hipófisis de los teleósteos secreta dos clases de gonadotropinas, la GtH I y la GtH II. El principal responsable de la secreción y liberación de ambas es el GnRH.

La GtH I está implicada en el control de la vitelogénesis y la espermatogénesis. La GtH II en la maduración final del oocito y la ovulación.

Las GtH empleadas para inducir la maduración y ovulación de los peces se pueden dividir según su origen en mamíferos y de peces. Las de mamíferos a su vez se dividen según su origen en: Hipofisiarias (LH y FSH) y placentarias, principalmente la hCG.

Respecto a las gonadotropinas de peces empleadas, se pueden clasificar según su grado de pureza. Glándula de la hipófisis en fresco, extractos acuosos de la glándula, hipófisis secada en acetona o etanol, liofilizada y gonadotropinas parcialmente purificadas.

La gonadotropina más usada actualmente es la hCG en sus diversas denominaciones comerciales, seguida de los extractos de hipófisis ya sean comerciales (carpa y salmón) u obtenidos de hipófisis recolectadas en fresco de la misma o distinta especie tratada.

7. INDUCCIÓN HORMONAL DE LA MADURACIÓN Y PUESTA

El control de la reproducción en los teleósteos puede intentar llevarse a cabo mediante la modificación de los parámetros ambientales y/o mediante la puesta en práctica de técnicas de inducción hormonal. En el primer caso, la respuesta de los ejemplares tratados es más "natural"; es decir, con mejores resultados en cuanto al volumen y calidad de la progenie. Pero cuando no se obtiene resultados suficientes es necesario acudir a las técnicas hormonales.

Para seleccionar la técnica de inducción hormonal más adecuada para la maduración y puesta de los peces, han de tenerse en cuenta: la especie elegida, su comportamiento reproductivo en cautividad, el sexo y la disponibilidad de los productos a emplear.

Una vez conocido el nivel en que se encuentra bloqueado el proceso fisiológico de la reproducción, para una determinada especie y sexo, es posible definir las sustancias hormonales a emplear. Cuando el bloqueo se sitúa a un nivel alto del eje hipotálamo- hipófisis - gónada, es decir que no se produce la maduración de los productos sexuales, se emplean habitualmente sustancias como las GnRH o GtH. En cambio, si el bloqueo está en la ovulación y/o espermiación o en la emisión de óvulos y/o esperma, entonces suelen emplearse productos que actúan a un nivel mas bajo del eje (esteroides, prostaglandinas, catecolaminas, etc.).

Las técnicas empleadas hasta el momento han consistido en el empleo de un único producto o bien en la combinación de varios, simultánea o sucesivamente. En el primer caso es habitual el empleo de extractos de hipófisis (hipofisación), la hCG y distintos tipos de GnRH sintéticas. En otras especies, con más dificultades para reproducirse, se emplean combinaciones como: LH-RH + hCG, Hipofisación + hCG, GnRH + antidopaminérgicos, hCG + esteroides, etc.

7.1 HIPOFISACIÓN

El uso de hipófisis en la inducción hormonal es el procedimiento más generalizado en las explotaciones piscícolas. Los extractos hipofisiarios utilizados deben provenir de animales sexualmente maduros, como regla general se debe

tener en cuenta que los extractos hipofisarios sólo son efectivos en hembras que presenten la mayoría de sus ovocitos en fase de maduración final, lo que significa el final de vitelogénesis. Las hipófisis pueden ser inyectadas en fresco o en estado de preservación.

Ventajas y desventajas del método de hipofisación (Contreras y Contreras, 1994):

Ventajas:

- * Es simple y requiere pocos conocimientos para su aplicación
- * No se requiere determinar el momento preciso de la ovulación ni vigilar a la hembra para decidir si está lista al desove artificial a mano
- * Requiere poco capital
- * Se evita lesiones en los reproductores
- * La dosis puede calcularse fácilmente
- * Reducción de tiempo y personal
- * Se evita la sobremaduración de los huevos en el ovario, ya que el desove se presenta al finalizar la maduración

Desventajas:

- * Difícil de estandarizar la dosis por desconocer la potencia gonadotropa del donador
- * La potencia gonadotropa varía a lo largo del año
- * Existe alta especificidad en algunos teleósteos al utilizar heteroplásticos
- * Algunas hembras no liberan sus huevos en el tanque llevando a una sobremaduración
- * Pueden presentarse efectos de inmunización hormonal por los otros compuestos contenidos en el extracto
- * Las hembras pueden desovar en ausencia de macho
- * El extracto fresco puede ser vector de enfermedades
- * Hay que sacrificar una especie madura para inducir a otra

A manera de ilustración en la tabla 2 se presenta uno de los protocolos de inducción hormonal con extractos de hipófisis de carpa, utilizado comúnmente para la reproducción artificial de algunas especies de interés comercial, en donde se especifican los diferentes parámetros a tener en cuenta como son el intervalo en horas para la aplicación de las dosis hormonales y la cantidad de hormona necesaria por cada dosis. Igualmente se presenta la duración del desarrollo embrionario de algunas especies nativas como son el yamú, coporo y bagre rayado (Tabla 3).

TABLA 2. Dosis hormonales de E.P.C. utilizadas en inducción de peces a 27°C

Especie	Hora	1ª Dosis mg / kg	Hora	2ª Dosis mg / kg	Desove (Grados-hora)
Cachama	0	0.5	18	5.0	260-300
Yamú	0	0.5	12	5.0	150
Coporo	0	2.0	12	6.0	243-260
Bagre rayado	0	0.6	12	6.0	240-270
Yaque	0	0.6	12	6.0	173
Carpa	0	0.5	18	5.0	250

TABLA 3. Desarrollo embrionario de especies nativas a 27°C

Fase o estadio	Yamú (minutos)	Coporo (minutos)	Bagre rayado (minutos)
Disco germinativo	5	15	
Primer clivaje	20	30	30
4 Blastómeros	25	45	45
8 Blastómeros	35	60	50
16 Blastómeros	45	75	90
32 Blastómeros	55	90	110
Mórula	70	105	135
Blástula	180	120	240
Gástrula	300	150	300
Cierre de blastoporo	360	360	420
Eclosión	720	720	900
Poslarva	36 Horas	30-36 Horas	36 Horas

BIBLIOGRAFÍA

- AGUDELO, E.; Y. SALINAS; C. L. SÁNCHEZ; D. MUÑOZ; J.C. ALONSO; M. E. ARTEAGA; O. J. RODRÍGUEZ; N. R. ANZOLA; L.E. ACOSTA; M. NÚÑEZ y H. VALDÉS. 2000. Ciclo reproductivo de los bagres en la Amazonía colombiana. 151 - 176 p. En: Noemí, N., J.C. Donato y J.C. Alonso (Eds.). Bagres de la Amazonía colombiana : un recurso sin fronteras. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, SINCHI, Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, D.C., Colombia. 253 p.
- AZEVEDO, C. de O.; M. CRUZ e G. BARBIERI. 1988. Ciclo reproductivo de Parodon tortuosus (Eigenmann and Norris, 1900) do rio passa-cinco, peuna-sp II. Estados de maduracao do ovario. Epoca de reproducao. Rev. Bra. Biol., 48 (3): 571-575.
- BILLARD, R. 1986. Spermatogénesis and spermatology of some teleost fish species. Reprod. Nitri. develop 26. 817-920 p.
- CONTRERAS, P. J. y J. CONTRERAS. 1994. Reproducción inducida de Peces Tropicales. 125-138 p. En: Rodríguez, H.; G. Polo y G. Salazar. (Eds). Fundamentos de Acuicultura en Colombia. INPA, Bogotá, Colombia. 286 p.
- DE LEEUW, R.; H. J. T. H. GOOS y P. G. W. J. VAN OORDT. 1987 The regulation of gonadotropin release by neurohormones and gonadal steroids in the African Catfish, *Clarias gariepinus*. Aquaculture, 63: 43-58 p.
- FORBERG, K. G. 1982. A histological study of development of oocytes in capelin *Mallotus villosus villosus* (Muller). J. Fish Biol., 20: 143-154 p.
- GARCÍA, A. 1995. Control hormonal de la reproducción e inducción de la maduración y puesta en los peces teleósteos. Aulas del Mar. Universidad de Murcia. España. 139-157p.
- GREELEY, M. S.; R. MC GREGOR y K. R. MARION. 1988. Changes in the ovary of the gulf killifish, *Fundulus grandis* (Baird and Girard), during seasonal and semilunar spawning cycles. J. Fish Biol., 33: 97-107.
- GOETZ, F. Hormonal control of oocyte final maturation and ovulation in fishes. In: Fish physiology (9B), 1983. New York Academic Press. HECHT T. y A. PIENAAR. 1993. A review of cannibalism and its implications in fish larviculture. Journal of the world aquaculture society, 24(2): 246-261.
- GRIER, H. J. 1981. Cellular organization of the testis and spermatogenesis in fishes. Am. Zool., 21: 345-357.
- HAILS, A. J. y ABDULLAH. 1982. Reproductive biology of the tropical fish *Trichogaster pectoralis* (Regan) J. Fish Biol., 21: 157-170.
- HARVEY, B. y J. CAROLSFIELD. 1995. Induced breeding in tropicla fish culture. G C R, Croome. 144 p.
- HARVEY, B. y W. HOAR. 1980. Teoría y práctica de la reproducción inducida de peces. Centro Internacional de Investigación para el Desarrollo. CIID. Ottawa. Canadá, 48 p.
- INPA. 2000. Boletín estadístico pesquero. Grupo de estadísticas. Bogotá, D.C. 63 p + Tablas.
- JALABERT, B. 1976. In vitro oocyte maturation and ovulation in rainbow trout (*Salmo gairdneri*), northern pike (*Esox lucius*) and goldfish (*Carassius auratus*). J. Fish. Res. Board Ca., 33: 974-988.
- LAM T. J. 1982. Applications of endocrinology to fish culture. Can. J. Fish Aquat. Sci., 39: 111- 137.

- LOIR, M.; C. CAUTY; P. PLANQUETTE y P. YVES. 1989. Comparative study of the male reproductive tract in seven families of South American catfishes. *Aquat. Living Resour.* 2, 45-56 p.
- MYLONGAS, C. C.; Y. MAGNUS; Y. KLEBANOV; A. GISSIS e Y. ZOHAR. 1997. Reproductive biology and endocrine regulation of pineal oocyte maturation of captive white bass. *Journal of Fish Biology*, 51: 234-250.
- NAGAHAMA, Y.; K. HIROSE; G. YOUNG; S. ADACHI; K. SUZUKI y B. TANAOKI. 1983. Relative in vitro effectiveness of 17 α 20 β - dihydroxy-4-pregnen-3-one and other pregnene derivatives of germinal vesicle breakdown in oocytes of four species of teleost, ayu (*Plecoglossus altivelis*), amago salmon (*Oncorhynchus rhodurus*), rainbow trout (*Salmo gairdneri*), and gold fish (*Carassius auratus*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 51: 15-25.
- PETRINO, T. R.; M. S. GREELEY; M. S. SELMAN; K. LIN y R. A. WALLACE. 1989. Steroidogenesis in fundulus heteroclitus production de 17alfa trihydroxy 20 beta dihydroprogesterone. Testosterone and 17 beta estradiol by various components of the ovarian. *Pollice. Gen. Comp. Endocrinol.*, 76. 230 p.
- PORTER, M.; C. RANDALL y N. BROMAGE. 1995. The effect of pineal removal and enucleation on circulating melatonin levels in atlantic salmon parr. p. 75. En: Goetz, FW. y P. Thomas (Eds). *Proceedings of the Fifth International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish.* University of texas of Austin. 389 p.
- RODRÍGUEZ, M. 1992. Técnicas de evaluación cuantitativa de la madurez gonádica en peces. Agt editor.
- ROMAGOSA, E.; P. DE PAIVA y H. M. GODINHO. 1990. Pattern of oocyte diameter frequency distribution in females of the pacu *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg 1887) induced to spawn. *Aquaculture*, 86: 105-110.
- SORBERA L. 1995. Endocrine control of reproduction in teleost. *Aulas del Mar.* Universidad de Murcia. España. 111-125 p.
- STACEY, N. y S. PANDEY. 1975. Effects of indomethacin and prostaglandins on ovulation of goldfish. *Prostaglandins*, 9: 597-608.
- TAKANO, K. 1968. Fine structure of the wall of the ovarian lumen in the teleost, *Oryzias latipes*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 19: 76-82.
- TYLER, C. 1991. Vitellogenesis in salmonids, In *Proc. Fourth. Int. Symp. Reprod. Physiol. Fish.* Scott. Fish. Symp 91, Sheffield 295 p.
- URBINATI, E. 1999 a. Controle hormonal da vitelogenesis, maduraçao, ovulaçao e desova. Seminario Morfofisiología de la reproducción de los teleosteos. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- URBINATI, E. 1999 b. Endocrinologia reproductiva de peixes. En: Memorias del seminario Morfofisiología de la reproducción de los teleosteos. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- VALERIA, M.; F. PERDICHIZZI y G. BASCIANO. 1996. Aspects of the reproductive biology of the sharpnose seabream *Diplodus pontazzo* (Cotti 1777). I. Gametogenesis and gonadal cycle in captivity during the third year of life. *Aquaculture*, 140: 281-291.
- VASQUEZ, W. 1994. Efeito de dietas com níveis crescentes de proteína e energia na evoluçao ovocitária da pirapitinga, *Piaractus brachipomus* (Cuvier, 1818). Dissertação apresentada ao curso de Pós-graduação em Aquicultura do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Santa Catarina, como requisito parcial para a obtençao do título de Mestre em Aquicultura. Florianópolis- SC. Brasil. 91p.
- VAZZOLER, E. 1996. Biología da reprodução de peixes teleosteos : teoria e prática. Ed. Nupelia. Maringá-PR (Brasil).
- VENTURIERI, R. L. L. y G. BERNARDINO. 1999. O uso de hormônios na reprodução artificial de peixes. *Revista Panorama da Aquicultura*. Rio de Janeiro. 9(55): 39 - 48.
- VILLAPLANA, M.; B. AGULLEIRO; M. P. GARCIA y A. GARCIA. 1995 Ontogenia de los diferentes tipos celulares endocrinos de la hipófisis de peces teleosteos y posible significado fisiológico de los mismos durante las primeras etapas del desarrollo. *Aulas del Mar.* Universidad de Murcia. España. 167-191p.
- VIZZIANO, D y N. BEROIS. 1990. Histología del ovario de *Macrodon ancylodon* (Bloch y Schneider 1801, teleostei: sciaenidae) ovogénesis folículos post-ovulatorios o atresia. *Rev. Bra. Biol.*, 50 (2): 523-536.
- WALLACE, R. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleost. *Amer. Zool.*, 21: 325-343.
- WALLACE, R.; S. M. BOYLR; H. J. GRIER; K. SELMAN y T. R. PETRINO. 1993. Preliminary observations on oocyte maturation and others aspects of reproductive biology in captive females snook *Centropomus undecimalis*. *Aquaculture*, 116: 257 – 273.
- ZANUY, S y M. CARRILLO. 1977. Some observed correlations in the hypophysis-gonadal axis of *Spicara*. *Chryselis C.V. Ins. Pesq.*, 41 (1): 103-119.
- ZANUY, S. y M. CARRILLO. 1987. La reproducción de los teleosteos y su aplicación en acuicultura. *Reproducción en acuicultura.* España: CAYCIT.
- ZANUY, S. y M. CARRILLO. 1997. El porqué de la investigación fundamental en la reproducción de peces en cautividad. VI Congreso Nacional de Acuicultura. Cartagena, España, 1-7 p.

ANEXO 1

En general, se puede describir el proceso de desarrollo de los huevos en los siguientes estadios:

Estadio 1. Las células primitivas u oogonias son muy pequeñas, apenas mayores que las demás células (8 a 12 micras) y se multiplican por mitosis.

Estadio 2. Las oogonias crecen hasta 12 a 20 micras, y comienza la formación del folículo alrededor de ellas. Este tiene la función de alimentar y proteger al óvulo durante su desarrollo, convirtiéndose finalmente en una capa doble de células.

Estadio 3. Durante esta fase el óvulo crece considerablemente, llegando a 40-200 micras, siendo encerrados en su totalidad por el folículo.

Estos tres primeros estadios corresponden a la etapa previtelogénica.

Estadio 4. Durante esta fase comienza la producción y acumulación del vitelo. Proceso conocido con el nombre de vitelogénesis. El óvulo sigue creciendo hasta 200-300 micras y acumula en su protoplasma gotas de sustancias lipídicas.

Estadio 5. Constituye la segunda parte de la vitelogénesis. El citoplasma está lleno de gotas lipídicas y comienza la producción de vitelo, el tamaño del óvulo llega a 350-500 micras.

Estadio 6. Es la tercera parte de la vitelogénesis, durante la cual las placas de vitelo empujan las gotas lipoides hacia los bordes de la célula, donde empiezan a formar dos anillos. Los nucleolos que intervienen en la síntesis de proteínas y en la acumulación de nutrientes pueden verse adheridos a la membrana del núcleo. El tamaño del óvulo es de 600 a 900 micras.

Estadio 7. Durante esta fase se completa el estadio de vitelogénesis y el óvulo alcanza un tamaño de 900 a 1000 micras. Cuando termina la acumulación de vitelo los nucleolos se retiran al centro del núcleo, durante este estadio se desarrolla el micrópilo.

Los estadios 4, 5, 6 y 7 son los de vitelogénesis, durante los cuales se sintetiza el vitelo y se acumula en la célula.

Al terminar el estadio 7, el óvulo puede permanecer en reposo o latencia, (diploteno), por algún tiempo dependiendo de la especie, hasta que se presenten condiciones favorables para la ovulación, en caso contrario los óvulos entran en un proceso de atresia, siendo reabsorbidos por el organismo.

Las medidas descritas en los distintos estadios corresponden a los óvulos de la carpa común. El tamaño de los óvulos es representativo de la especie, pero el proceso de desarrollo es generalizado en teleósteos (Azevedo *et al.*, 1988).

Es interesante resaltar que el ovario tiene muchos vasos sanguíneos secundarios, pero no es rico en capilares. Ello significa que los senos linfáticos son los que desempeñan el papel principal en el transporte de hormonas, lípidos, aminoácidos, oxígeno, CO₂, etc., entre la pared del ovario y la célula del huevo.

Sin embargo, existen diferentes propuestas de escalas de maduración, según su desarrollo gonadal dentro de las cuales se encuentran las reportadas en la tabla 4.

TABLA 4. Escalas de valoración subjetiva del desarrollo gonadal (Rodríguez, 1992 y Vazzoler, 1996).

	Escala de Kesteven	Escala de Nikolsky	Escala de Vazzoler
ESTADIO I	VIRGEN: gónadas pequeñas, ventrales. Gónadas transparentes y un poco grises. No se ven a simple vista.	INDIVIDUOS VÍRGENES.	INMADURO O VIRGEN Ovarios pequeños, diámetro reducido. Lamelas ovígeras paralelas, células germinativas en división
ESTADIO II	VIRGEN-MADURANDO: gónadas translúcidas, color gris rojizo. Ocupan la mitad de la cavidad celómica. Oocitos se ven con lupa.	Los gametos aún no han empezado su desarrollo. Las gónadas están a lo largo de la cavidad celómica son pequeñas. Los óvulos no se distinguen a simple vista.	EN MADURACIÓN Ovarios 1/3- 2/3 de la cavidad celómica, intensamente vascularizados oocitos de reserva en vitelogenénesis. Vitelogenesis I y II
ESTADIO III	EN DESARROLLO: testículos y ovarios opacos, ligeramente rojizos con capilares. Ocupan la mitad de la cavidad ventral. Los oocitos se ven como gránulos.	MADURANDO: los óvulos son visibles a simple vista. Los testículos cambian de transparente a color palo de rosa. Las gónadas incrementan su peso rápidamente.	MADURO Ovarios túrgidos < 2/3, lamelas ovígeras distendidas. Maduración inicial oocitos grande opacos y Maduración final con oocitos translucidos, rompimiento folicular.
ESTADIO IV	DESARROLLÁNDOSE: testículo rojizo-blancuzco con presión ventral no presentan líquido seminal. Ovarios de color naranja-rojizo. Los óvulos son observables y opacos. Las gónadas ocupan 2/3 partes de la cavidad celómica	MADURO: los gametos están maduros. Las gónadas han alcanzado su peso máximo, pero los gametos no son expulsados aún a la presión del abdomen.	EN RECUPERACIÓN Ovarios flácidos, zonas hemorrágicas, proliferación de linfocitos y macrófagos.
ESTADIO V	GRAVIDEZ: las gónadas llenan la cavidad ventral. Los testículos son de color blanco y sueltan semen a suave presión del vientre. Los óvulos son redondos y translúcidos, también son vertidos a suave presión.	REPRODUCCIÓN: los gametos salen a ligera presión, el peso de la gónada decrece rápidamente por el inicio del proceso de desove.	REPOSO. Ovarios > inmaduros ocupan 1/3 con oocitos dispuestos ordenadamente, pero no siempre tan ordenados como en un ovario inmaduro.
ESTADIO VI	DESOVE: los huevos y el semen salen con una ligera presión del vientre. La mayoría de los huevos son translúcidos y quedan unos opacos en el ovario.	GASTADO: los gametos ya fueron expulsados. La gónada parece un saco vacío; generalmente permanecen pocos óvulos en las hembras (de acuerdo con el tipo de desarrollo del ovario) o esperma en los machos.	
ESTADIO VII	DESOVADO: las gónadas están vacías, quedan pocos huevos opacos en el ovario.		