

Influencia del fotoperiodo sobre la aparición de la primera madurez sexual, comportamiento reproductivo y calidad de puestas en hembras de lubina *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758)

J. Ramos, L. Rodríguez, S. Zanuy y M. Carrillo

Instituto de Acuicultura de Torre de la Sal. Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC). E-12595 Ribera de Cabanes (Castellón), España. Correo electrónico: ramos@iats.csic.es

Recibido en julio de 2001. Aceptado en febrero de 2002.

RESUMEN

Se estudió la influencia del fotoperiodo en juveniles de lubina *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758), de 4-5 meses de edad, mantenidos en cautividad durante 4 y 3 años consecutivos (experimentos I y II, respectivamente). En el experimento I, durante el primer ciclo reproductor, se observó que los grupos EX (fotoperiodo expandido) y LO (fotoperiodo largo constante) adelantaron y retrasaron el periodo medio de puesta en 53 y 58 días, respectivamente, en comparación con el grupo control. En el siguiente ciclo reproductor, estos grupos retrasaron el periodo medio de puesta en 21 y 31 días, respectivamente, con respecto al control. En general, las fecundidades relativas y las tasas de viabilidad de huevos y larvas de los grupos experimentales fueron un 50 % más bajas que las observadas en el grupo control. En el experimento II, los grupos SLmar y CO adelantaron en 1 o 2 meses el periodo medio de puesta en comparación con el grupo control (NP). En conclusión, el fotoperiodo puede alterar la aparición de la primera madurez sexual en las hembras, el periodo de puesta, la fecundidad y las tasas de viabilidad de huevos y larvas.

Palabras clave: Fotoperiodo, pubertad, reproducción, fecundidad relativa, lubina, *Dicentrarchus labrax*.

ABSTRACT

Effects of artificial day length on early sexual maturation, reproductive performance, and egg quality in female European sea bass Dicentrarchus labrax (Linnaeus, 1758)

Juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758), (4-5 months old) were kept during four (experiment I) or three (experiment II) consecutive years under artificial photoperiod conditions. Compared with the control group, in experiment I, during the first reproductive cycle, the EX and LO groups showed a statistically significant advance and delay of 53 and 58 days, respectively, in mean spawning time. In Experiment II, the SLmar and CO groups presented a significant advance in spawning time, of 1 and 2 months, respectively, compared with the controls. From these results, it can be concluded that long-term application of artificial photoperiods can advance or delay the time of first spawning in *D. labrax*, as well as altering their rates of relative fecundity, and the quality of eggs and larvae.

Keywords: Photoperiod, puberty, reproduction, relative fecundity, sea bass, *Dicentrarchus labrax*.

INTRODUCCIÓN

En los últimos años se han realizado estudios sobre la fisiología de la reproducción de peces teleosteos considerados de extraordinario interés desde el punto de vista de la producción industrial (Bromage, 1995). El adelanto o retraso del proceso de la pubertad y de la reproducción por factores ambientales son aspectos muy importantes por su implicación práctica en la producción controlada y continuada de huevos y larvas por parte de las piscifactorías.

El fotoperiodo y la temperatura son los principales factores ambientales que inciden directamente sobre el sistema nervioso central (SNC) y, en particular, sobre el eje hipotálamo - hipófisis - gónada (HHG) de los peces (Bye, 1987; Bromage *et al.*, 1990). El fotoperiodo es el parámetro medioambiental más utilizado en el control de la reproducción de los salmónidos (Duston y Bromage, 1987; Johnston *et al.*, 1990; Bromage *et al.*, 1993) y de otras especies de peces marinos (Hansen *et al.*, 1995; Norberg, Björnsson y Haux, 1995; Imsland *et al.*, 1997). En el caso de la lubina, *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758), hay muchos estudios realizados con individuos adultos mantenidos durante varios años en condiciones de cautividad. En ellos se ha investigado tanto el efecto de los factores ambientales (fotoperiodo y temperatura), sobre los procesos madurativos de las gónadas de ambos sexos, como el control hormonal de los mismos (Zanuy, Carrillo y Ruiz, 1986, 1995; Carrillo *et al.*, 1989, 1993, 1995a, b; Mañanos, Zanuy y Carrillo, 1997; Prat *et al.*, 1999). Sin embargo, en esta especie, existen pocos trabajos sobre la influencia de diferentes fotoperiodos aplicados a alevines, es decir, al principio del desarrollo de las gónadas, a excepción de las experiencias realizadas por Blázquez *et al.* (1998) sobre diferenciación sexual y los trabajos sobre pubertad en machos de Rodríguez *et al.* (2000) y Rodríguez, Zanuy y Carrillo (2001).

El objetivo del presente trabajo ha sido estudiar, por primera vez, el efecto de diferentes regímenes de fotoperiodos, aplicados desde etapas tempranas del desarrollo de la lubina (4-5 meses), que aceleren o retarden la aparición de la primera madurez sexual y el comportamiento reproductivo de las hembras, así como su posible acción sobre la fecundidad, la calidad y supervivencia de huevos y larvas producidas por los distintos tratamientos.

MATERIAL Y MÉTODOS

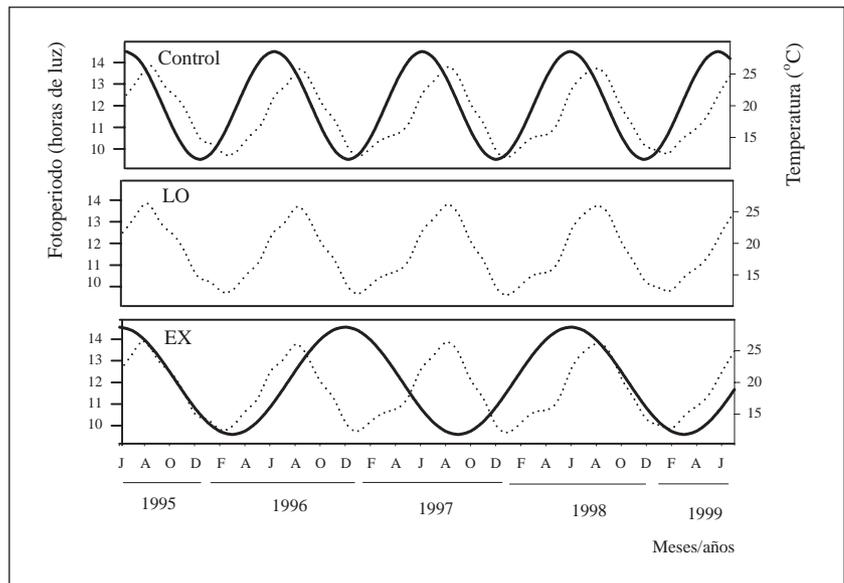
En el experimento I se utilizaron inicialmente 2 000 alevines de lubina de 4 meses de edad ($0,9 \pm 0,04$ g) procedentes de la empresa Gas y Electricidad, S. A. (Mallorca, España). Los peces fueron distribuidos en 3 grupos ($n = 500$) y mantenidos durante 4 años en tanques circulares de 2 m de diámetro y 2 m^3 de capacidad, con una renovación continua de agua de mar de $0,2 \text{ m}^3 \text{ h}^{-1}$ y una salinidad de 37-38. La temperatura del agua se mantuvo en condiciones naturales para todos los grupos experimentales. Los diferentes fotoperiodos aplicados desde junio de 1995 hasta junio de 1999 fueron: (grupo LO): fotoperiodo largo constante (15 horas de luz - 9 horas de oscuridad); (grupo EX): fotoperiodo expandido (simulación del ciclo anual natural pero extendido a 18 meses); (grupo NP o control): fotoperiodo natural (40° N ; 0° E) (figura 1).

En el experimento II se utilizaron inicialmente, y por duplicado, 3 grupos de 160 juveniles de 5 meses de edad ($1,1 \pm 0,03$ g) que fueron expuestos, desde julio de 1996 hasta julio de 1999, a diferentes regímenes de fotoperiodo: (grupo CO): ciclo natural comprimido a 6 meses; (grupo SImar): fotoperiodo corto constante (9L:15O) con un incremento a 15L:9O en el mes de marzo; (grupo control): fotoperiodo natural (40° N ; 0° E) (figura 2).

En ambas experiencias los tanques se cubrieron con toldos negros para impedir el paso de la luz, excepto los del grupo control, y se iluminaron con lámparas fluorescentes que proporcionaban una intensidad luminosa de 500 lux sobre la superficie del agua.

La alimentación en los dos experimentos estuvo constituida por pienso granulado (Ewos, S. A., Palencia, España) suministrado 3 veces al día durante el primer año de vida y 2 veces al día el resto del tiempo. La ración diaria estuvo comprendida entre el 0,5 y el 5 % de la biomasa del tanque y relacionada con la edad de los juveniles, la biomasa total del tanque y la temperatura, de manera que fue mayor en los meses de verano y en animales jóvenes e inferior en invierno y especímenes adultos. En el experimento I, durante el cuarto ciclo anual, se utilizó una dieta natural a base de carne troceada de boga, *Boops boops* (Linnaeus, 1758), distribuida 3 veces a la semana, de un sola vez a las 11:00 h a. m., y con una ración comprendida entre el 1,8 y el 2,5 % de la biomasa del tanque.

Figura 1. Diseño experimental del experimento I. Las líneas continuas representan los fotoperiodos utilizados y las líneas de puntos indican las fluctuaciones de la temperatura del agua de mar durante el estudio. (LO): fotoperiodo largo constante (15 horas luz - 9 horas de oscuridad); (EX): fotoperiodo natural expandido a 18 meses.



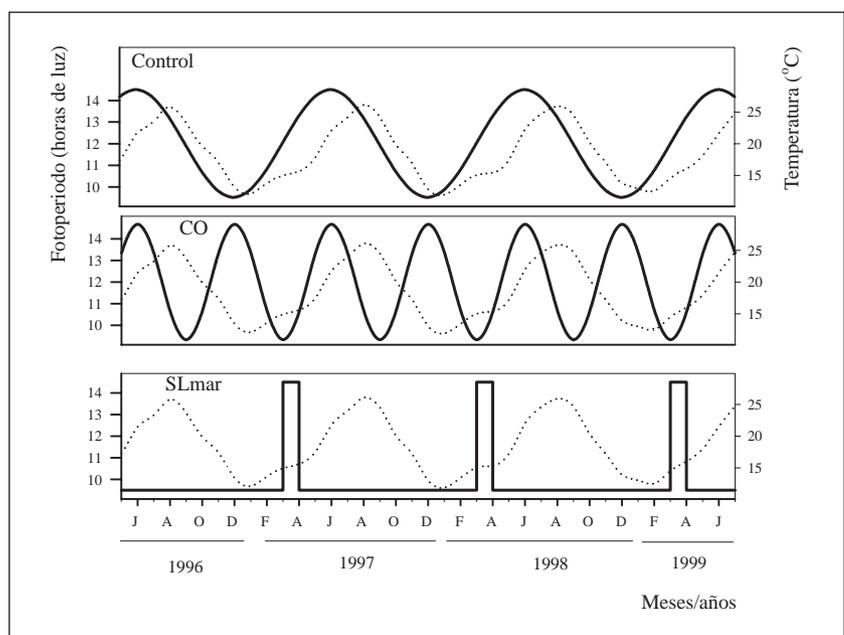
El cálculo de las distintas variables, y el control de las características de las puestas, se realizó siguiendo el método de Zanuy *et al.* (1995), en especial en lo relativo al cálculo del periodo medio de puesta, fecundidad y tasa de viabilidad de huevos. Para la determinación de las tasas de eclosión y supervivencia larvaria hasta los 10 días de cultivo se utilizó el método de Oyen *et al.* (1997).

Para el estudio estadístico de los resultados obtenidos se ha utilizado el análisis de la varianza (Anova) seguido por el test no paramétrico Kruskal-Wallis con una $p < 0,05$ en todos los casos.

RESULTADOS

En la figura 3 y en la tabla I se muestra el efecto de los diferentes fotoperiodos utilizados sobre el periodo y las características de las puestas de la lubina, en el experimento I, durante el primer y el segundo ciclo reproductor, respectivamente. En ambos periodos de puesta, el grupo control (NP) realizó la mayoría de las puestas después de que se alcanzaran temperaturas iguales o inferiores a 14 °C. Durante el primer ciclo reproductor, el grupo EX adelantó en 53 días el periodo medio de puesta con respecto al grupo NP. Además, presentó una fecundidad relati-

Figura 2. Diseño experimental del experimento II. Las líneas continuas representan los fotoperiodos utilizados y las líneas de puntos indican las fluctuaciones de la temperatura del agua de mar durante el estudio. (CO): fotoperiodo natural comprimido a 6 meses; (Slmar): fotoperiodo corto constante (9 horas de luz - 15 horas de oscuridad) todo el año, interrumpido por fotoperiodo largo constante (15 horas luz - 9 horas de oscuridad) de un mes de duración en marzo.



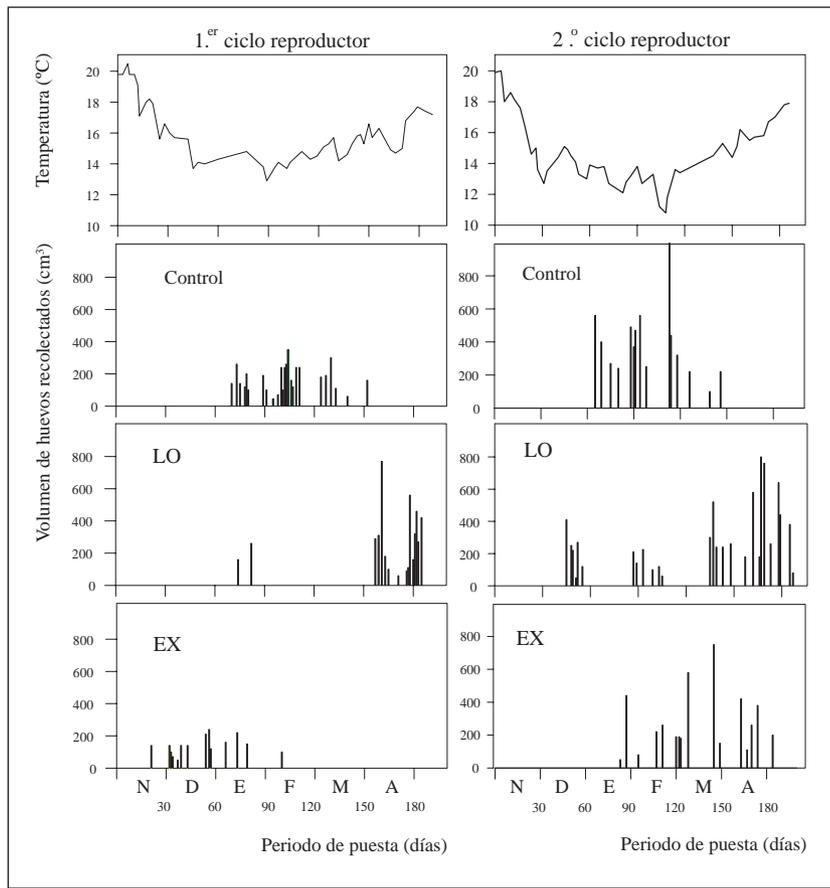


Figura 3. Influencia de los diferentes fotoperiodos en el periodo de puesta de la lubina durante el experimento I. Las barras verticales indican el volumen de huevos/puesta. En la parte superior, la línea continua indica las temperaturas observadas durante el periodo de puesta estudiado. (LO): fotoperiodo largo constante. (EX): fotoperiodo natural expandido.

va, un número de puesta por hembra, unas tasas de viabilidad y eclosión y, finalmente, una supervivencia larvaria más bajas que la observada en el grupo control. En el grupo LO se observó un retraso significativo ($p < 0,05$) de 58 días en el periodo medio de puesta con respecto al grupo NP. Las puestas se dis-

tribuyeron en dos periodos de tiempo diferentes, uno ligeramente adelantado y el otro, más numeroso, claramente retrasado. También se observó una reducción manifiesta de la fecundidad relativa, del número de puestas por hembra y de la tasa de viabilidad, eclosión y supervivencia larvaria, en compara-

Tabla I. Características de las puestas realizadas por las hembras de lubina durante el primer y el segundo ciclo reproductor en el experimento I. Los datos se expresan como media \pm error estándar. Las diferencias entre los superíndices -a, b y c- indican la pertenencia a grupos significativamente diferentes ($p < 0,05$). Entre paréntesis: n.º de puestas con huevos inviables; (1): n.º de huevos/kg hembra en pospuesta; (2): expresado como porcentaje de huevos viables respecto al total de huevos de la puesta; (3): expresado como porcentaje de huevos eclosionados respecto al n.º de huevos viables. (LO): fotoperiodo largo constante; (EX): fotoperiodo expandido. (4): porcentaje de supervivencia hasta los 10 días de edad.

	LO		EX		Control	
	1.er ciclo	2.º ciclo	1.er ciclo	2.º ciclo	1.er ciclo	2.º ciclo
N.º de puestas/hembra	1,06	1,8	1,16	2,0	2,5	2,5
N.º total de puestas	16	27	14	16	25	15
Periodo de puestas (días)	110	144	80	103	83	81
Día de la primera puesta	13-01	15-12	21-11	22-01	11-02	4-01
Día de la última puesta	2-05	7-05	7-02	4-05	1-04	26-04
Día medio de puesta	9-04	2-03	21-12	12-03	11-02	10-02
Periodo medio de puesta	160 \pm 8,4 ^a	122 \pm 9,6	55 \pm 5,8 ^b	133 \pm 8,1	103 \pm 4,3 ^c	102 \pm 6,3
Fecundidad relativa ¹	220 000	460 000	162 387	420 000	390 617	815 000
Tasa de viabilidad ²	16 \pm 5,4 (8)	8 \pm 3,0 (16) ^a	5 \pm 4,1 (12)	14 \pm 5,1 (6) ^{ab}	19 \pm 6,0 (14)	30 \pm 6,0 (2) ^b
Tasa de eclosión ³	3 \pm 2,2 (15)	0 (16) ^a	3 \pm 3 (11)	16 \pm 2,1 (6) ^b	0,6 \pm 0,6 (23)	54 \pm 15 (2) ^b
Supervivencia larvaria ⁴	2 \pm 1,6 (15)	0 (16)	1 \pm 12 (11)	0 (6)	0,2 \pm 0,2 (23)	36 \pm 13 (2)

ción con el grupo NP. Por el contrario, la duración del periodo de puesta fue más prolongada que la del grupo control (110 y 83 días, respectivamente).

En el segundo periodo de puesta del experimento I, todos los grupos experimentales duplicaron el número de puestas por hembra, la fecundidad relativa, el porcentaje de huevos flotantes y la calidad larvaria en comparación con los resultados obtenidos en la primera época de puesta (figura 3; tabla I). El grupo EX, presentó un retraso de 18 días en el inicio del periodo de puesta con respecto al grupo NP (22 de enero y 4 de enero, respectivamente) y una duración del periodo de puesta superior que el control (103 y 81 días, respectivamente). Sin embargo, la calidad de huevos y larvas fue muy similar en ambos grupos. En el grupo LO se observó, por un lado, un comportamiento de puesta similar al obtenido en la primera época de freza y, por otro lado, la fecundidad relativa, las ta-

sas de viabilidad, eclosión y supervivencia larvaria fueron significativamente más bajas que las del grupo NP de control ($p < 0,05$).

Los resultados y características de las puestas obtenidas en el experimento II se indican respectivamente en la figura 4 y en la tabla II. En general se observó que la mayor parte de las puestas tuvieron lugar a temperaturas inferiores a 14°C, como en el experimento I. Los grupos SLmar y CO adelantaron significativamente ($p < 0,05$) en 1 y 2 meses, respectivamente, el periodo medio de puesta en comparación con el grupo control (NP). La fecundidad relativa fue superior en el grupo control que en los experimentales SLmar y CO. La duración del periodo de puesta y el índice de puesta (número de puestas por hembra) fue más elevado en el grupo SLmar que en los otros dos grupos (CO y NP) y la tasa de eclosión y supervivencia larvaria fue nula en todos los grupos.

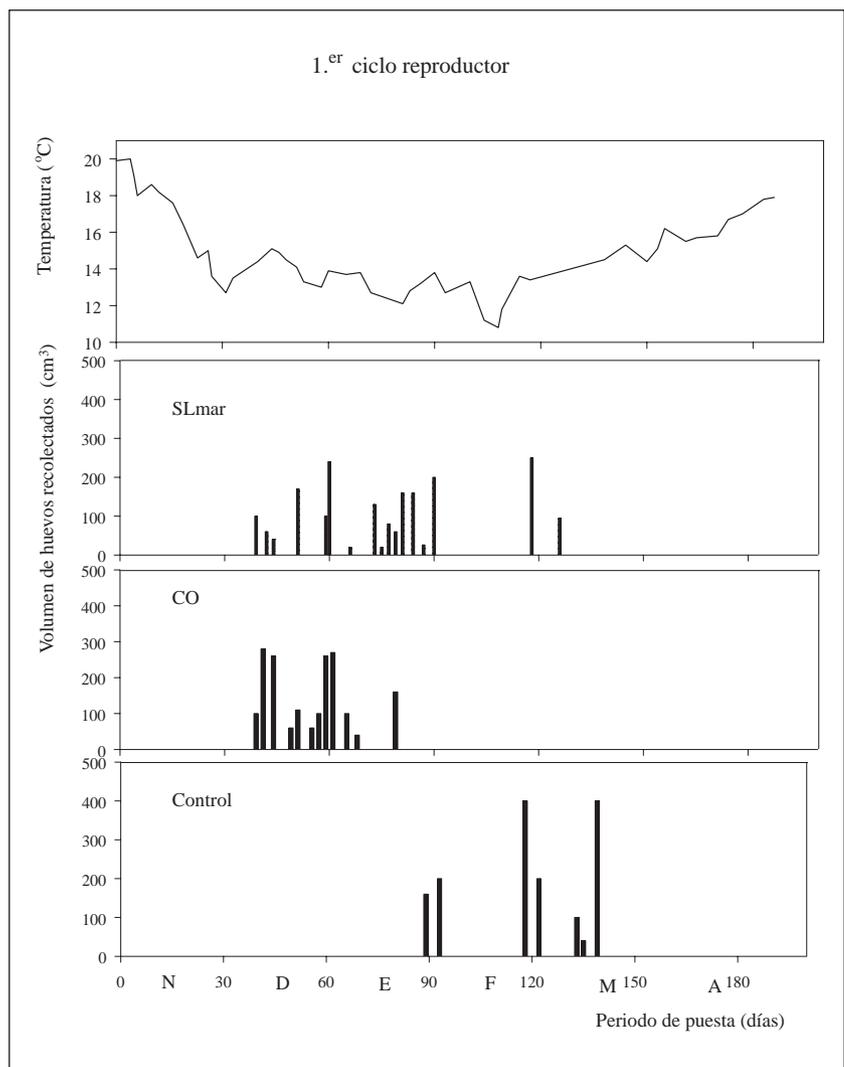


Figura 4. Influencia de los diferentes fotoperiodos en el periodo de puesta de la lubina durante el experimento II. Las barras verticales indican el volumen de huevos/puesta. En la parte superior, la línea continua indica las temperaturas observadas durante el periodo de puesta estudiado. (Slmar): fotoperiodo corto constante (9 horas de luz - 15 horas de oscuridad) todo el año, interrumpido por fotoperiodo largo constante (15 horas luz - 9 horas de oscuridad) de un mes de duración en marzo. (CO): fotoperiodo natural comprimido a 6 meses.

Tabla II. Características de las puestas realizadas por las hembras de lubina en el primer ciclo reproductivo en el experimento II. Los datos se expresan como media \pm error estándar. Las diferencias entre los superíndices -a y b- indican la pertenencia a grupos significativamente diferentes ($p < 0,05$). Entre paréntesis: n.º de puestas con huevos inviábiles; (1) n.º de huevos/kg hembra en pospuesta; (2): porcentaje de huevos viables respecto al total de huevos de la puesta; (3): porcentaje de huevos eclosionados respecto al n.º de huevos viables.

	SLmar	CO	Control
N.º de puestas/hembra	1,7	1,2	1,4
N.º total de puestas	17	12	7
Periodo de puesta (días)	89	39	51
Día de la primera puesta	9-12	9-12	28-01
Día de la última puesta	7-03	16-01	1-03
Día medio de puesta	12-01	25-12	26-02
Periodo medio de puesta	73,58 \pm 5,88 ^a	55,5 \pm 3,40 ^a	118,4 \pm 7,61 ^b
Fecundidad relativa ¹	221 263	190 624	296 254
Tasa de viabilidad ²	4,4 \pm 4,0 (15)	0,6 \pm 0,60 (11)	3,7 \pm 3,30 (6)
Tasa de eclosión ³	0	0	0

DISCUSIÓN

La lubina es una especie muy interesante para estudiar la influencia de los diferentes factores ambientales (fotoperiodo y temperatura) sobre el proceso de la diferenciación sexual y del inicio de la pubertad, ya que permanece histológicamente indiferenciada durante el primer año de vida (Blázquez *et al.*, 1998; Carrillo *et al.*, 1995a, b; Rodríguez, Zanuy y Carrillo, 2001). Por tanto, en el presente trabajo se han estudiado los efectos de diferentes fotoperiodos, aplicados en fases tempranas del desarrollo de esta especie, sobre el adelanto o retraso de la primera madurez sexual y sobre el comportamiento de puesta, calidad de huevos y larvas obtenidas en cada tratamiento.

En el primer periodo de puesta del experimento I, el grupo sometido a fotoperiodo expandido (EX) adelantó en 51 días la primera madurez sexual en comparación con el grupo control (NP). La fecundidad relativa, viabilidad y calidad de huevos y larvas fue aproximadamente un 50 % inferior a las obtenidas en el grupo control (NP); estos resultados tan negativos se explicarían como consecuencia de la asincronía existente, durante el periodo de puesta, entre fotoperiodos largos de verano y temperaturas bajas de invierno (Zanuy *et al.*, 1995 y Prat *et al.*, 1999). En la segunda época de freza, el grupo EX presentó una mejor calidad de puesta, ya que las diferentes frezas tuvieron lugar en un periodo de tiempo en donde las temperaturas fueron bajas y los fotoperiodos cortos y crecientes; estas condiciones son similares a las observadas en el grupo control (NP).

En ambos ciclos reproductivos del experimento I, el grupo LO presentó un retraso significativo del

periodo medio de puesta y una duración mayor de la época de freza en comparación con el grupo control (NP). Además, en este grupo LO se puso de manifiesto la existencia clara de dos ciclos de puestas separados e independientes. Este comportamiento de puesta fue observado por Zanuy *et al.* (1995) y Prat *et al.* (1999) en reproductores de lubinas sometidos a similares tratamientos de fotoperiodo. Estos autores pusieron de manifiesto que existían dos picos bien diferenciados en el tiempo y de distinta magnitud, en los niveles plasmáticos de estradiol y testosterona de los reproductores. Esta anomalía en los niveles de esteroides en plasma podría, de alguna manera, explicar los bajos valores observados en la fecundidad relativa, en el número de puestas por hembra y en la calidad de huevos y larvas de este grupo (LO) en comparación con el grupo control (NP). Estos resultados están de acuerdo con los observados en reproductores adultos de lubina sometidos a este mismo tratamiento con fotoperiodo por Carrillo *et al.* (1989), Zanuy *et al.* (1995) y Prat *et al.* (1999). Entonces se puede concluir que condiciones inadecuadas de factores ambientales (fotoperiodos largos y temperaturas bajas) producen alteraciones claras en los procesos endocrinos controlados por el eje hipotálamo - hipófisis - gónada (HHG), que a su vez afectan a la calidad de huevos y larvas producidas con estos tratamientos.

En relación con el experimento II, el grupo CO adelantó significativamente en un mes el periodo de puesta respecto del grupo control (NP). Bromage *et al.* (1993) observaron, en salmónidos, que fotociclos comprimidos de 6 o 9 meses producían adelantos en el periodo de puesta. Similares

resultados fueron obtenidos con reproductores adultos de lubina sometidos a ciclos comprimidos (Girin y Devauchelle, 1978). El comportamiento de puesta del grupo SLmar fue similar al observado en adultos de esta misma especie, con idénticos tratamientos, por Carrillo *et al.* (1991) y Mañanos, Zanuy y Carrillo (1997).

El hecho de que determinados vertebrados, y en particular diferentes especies de peces, presenten una baja calidad de huevos y larvas durante el primer ciclo reproductor, en comparación con las obtenidas en los ciclos siguientes, ha sido relacionado con el complejo desarrollo de los diferentes procesos que tienen lugar durante la pubertad (Bromage, 1995; Bromage y Cumarantunga, 1988). Por otro lado, en la lubina se ha observado que la manipulación del fotoperiodo puede disminuir la fecundidad relativa y las tasas de viabilidad de huevos y larvas obtenidas, especialmente en las puestas retrasadas, siendo menos patente en las adelantadas (Carrillo *et al.*, 1989; Zanuy *et al.*, 1995; Mañanos, Zanuy y Carrillo, 1997; Prat *et al.*, 1999). Ello explicaría, de alguna manera, los pobres resultados obtenidos en algunos grupos experimentales de este estudio.

En conclusión, los resultados del presente estudio han confirmado la influencia del fotoperiodo sobre el momento de la aparición de la primera madurez sexual y sobre el comportamiento de puesta de la lubina. El desarrollo de estas técnicas puede representar una considerable ventaja en la producción masiva y controlada de huevos y larvas por parte de las piscifactorías, así como, en el caso del adelanto de la pubertad, una importante reducción del tiempo de mantenimiento de los reproductores en las instalaciones.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo ha sido financiado por el Programa FAIR de la UE (proyecto CT96-1410) y el Plan Nacional I + D (Proyecto MAR 1997-1883-CE). L. Rodríguez ha disfrutado de una beca del Programa de Formación de Personal Investigador (FPI) de la Dirección General de Investigación Científica y Técnica (DGICYT).

BIBLIOGRAFÍA

Blázquez, M., S. Zanuy, M. Carrillo y F. Piferrer. 1998. Effects of rearing temperature on sex differentiation in the

- European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *J. Exp. Zool.* 281: 207-216.
- Bromage, N. y P. Cumarantunga. 1988. Egg production in the rainbow trout. En: *Recent Advances in Aquaculture*. J. F. Muir y R. J. Roberts (eds.) III: 63-138. Gromm Helm (Timber Press). Sidney; Portland (Oregón), EE UU.
- Bromage, N., J. Duston, C. F. Randall, A. Brook, M. Thrush, M. Carrillo y S. Zanuy. 1990. Photoperiodic control of teleost reproduction. *Prog. Comp. Endocrinol.* 342: 620-626.
- Bromage, N., C. Randall, B. Davies, M. Thrush, J. Duston, M. Carrillo y S. Zanuy. 1993. Photoperiodism and the control of reproduction and development in farmed fish. En: *Aquaculture: Fundamentals and Applied Research*. B. Lahlou y P. Vitiello (eds.): 81-102. American Geophysical Union. Washington, EE UU.
- Bromage, N. 1995. Broodstock management and seed quality. General considerations. En: *Broodstock Management and Egg and Larval Quality*. N. Bromage y R. J. Roberts (eds.): 1-24. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Reino Unido.
- Bye, V. J. 1987. Environmental management of marine fish reproduction in Europe. En: *Reproductive Physiology of Fish. Proceedings of the 3rd International Symposium on Reproductive Physiology of Fish* (2-7 de agosto, 1987. St. John's, Canadá). D. R. Idler y L. W. Crim (eds.): 289-298. J. M. Memorial University Press. St. John's, Canadá.
- Carrillo, M., N. R. Bromage, S. Zanuy, R. Serrano y F. Prat. 1989. The effects of modifications in photoperiod on spawning time, ovarian development and egg quality in the sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Aquaculture* 81: 351-365.
- Carrillo, M., N. R. Bromage, S. Zanuy, R. Serrano y J. Ramos. 1991. Egg quality and fecundity in the sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) and the effects of photoperiodically-induced advances and delays on spawning time. En: *Reproductive Physiology of Fish. Proceedings of the International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish* (2-7 de julio, 1991. Norwich, Reino Unido). A. P. Scott, J. P. Sumpter, D. E. Kime y M. S. Rolfe (eds.): 259-261. University of East Anglia. Norwich, Reino Unido.
- Carrillo, M., S. Zanuy, F. Prat, R. Serrano y N. Bromage. 1993. Environmental and hormonal control of reproduction in sea bass. En: *Recent advances in Aquaculture*. J. F. Muir y R. J. Roberts (eds.) IV: 43-54. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Reino Unido.
- Carrillo, M., S. Zanuy, F. Prat, J. Cerdá, E. Mañanós, N. Bromage, J. Ramos y O. Kah. 1995a. Nutritional and photoperiodic effects on hormonal cycles and quality of spawning in sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Neth. J. Zool.* 45: 204-209.
- Carrillo, M., S. Zanuy, F. Prat, J. Cerdá, J. Ramos, E. Mañanós y N. Bromage. 1995b. Sea bass (*Dicentrarchus labrax*). En: *Broodstock Management and Egg and Larval Quality*. N. Bromage y R. J. Roberts (eds.): 138-168. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Reino Unido.
- Duston, J. y N. Bromage. 1987. Photoperiodic mechanisms and rhythms of reproduction in the female rainbow trout. *Fish Physiol. Biochem.* 2: 35-51.
- Girin, M. y N. Devauchelle. 1978. Décalage de la période de reproduction par raccourcissement des cycles photope-

- riodique et thermique chez des poissons marins. *Ann. Biol. Anim. Biochem. Biophys.* 18: 1059-1066.
- Hansen, T., O. S. Kjesbu, J. C. Holm y J. C. Karlsen. 1995. Growth, gonadal development and spawning time of Atlantic cod (*Gadus morhua*) reared under different photoperiods. En: *Proceedings of the Fifth International Symposium on the Reproductive Physiology in Fish* (2-8 de julio, 1995. Austin, Tejas, EE UU). F. W. Goetz y P. Thomas (eds.): p. 186. University of Texas. Austin (Tejas), EE UU.
- Imsland, A. K., L. M. Folkvord, O. D. B. Jónsdóttir y S. O. Stefánsson. 1997. Effects of exposure to extended photoperiods during the first winter on long-term growth and age at first maturity in turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture* 159: 125-141.
- Johnston, C. E., S. R. Farmer, R. W. Gray y M. Hambrook. 1990. Reconditioning and reproductive response of Atlantic salmon kelts (*Salmo salar*) to photoperiod and temperature manipulation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 701-710.
- Mañanos, E., S. Zanuy y M. Carrillo. 1997. Photoperiodic manipulations of the reproductive cycle of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) and their effects on gonadal development, and plasma 17 β -estradiol and vitellogenin. *Fish Physiol. Biochem.* 16: 211-222.
- Norberg, B., B. Björnsson y C. Haux. 1995. Photoperiod controls the timing of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*). En: *Proceedings of the Fifth International Symposium on the Reproductive Physiology in Fish* (2-8 de julio, 1995. Austin, Tejas, EE UU). F. W. Goetz y P. Thomas (eds.): p. 167. University of Texas. Austin (Tejas), EE UU.
- Oyen, F., M. Bruce, J. F. Asturiano, J. Ramos, M. Carrillo y S. Zanuy. 1997. An improved method for monitoring eggs and larvae of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). En: *Actas del VI Congreso Nacional de Acuicultura* (9-11 de julio, 1997. Cartagena, Murcia, España). J. Costa, E. Abellán, B. García, A. Ortega y S. Zamora (eds.): 526-530. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- Prat, F., S. Zanuy, N. Bromage y M. Carrillo. 1999. Effects of constant short and long photoperiod regimes on the spawning performance and sex steroid levels of female and male sea bass. *J. Fish Biol.* 54: 125-137.
- Rodríguez, L., I. Begtashi, S. Zanuy y M. Carrillo. 2000. Development and validation of an enzyme immunoassay for testosterone: Effects of photoperiod on plasma testosterone levels and gonadal development in male sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Fish Physiol. Biochem.* 23 (2): 141-150.
- Rodríguez, L., S. Zanuy y M. Carrillo. 2001. Influence of daylength on the age at first maturity and somatic growth in juvenile male sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Aquaculture* 196: 159-175.
- Zanuy, S., M. Carrillo y F. Ruiz. 1986. Delayed gametogenesis and spawning of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) kept under different photoperiod and temperature regimes. *Fish Physiol. Biochem.* 2: 1-4.
- Zanuy, S., F. Prat, M. Carrillo y N. R. Bromage. 1995. Effects of constant photoperiod on spawning and plasma 17 β -oestradiol levels of sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquat. Living Resour.* 8: 147-152.