



**HAL**  
open science

## The reproductive cycle in teleost fish

Roland Billard

► **To cite this version:**

Roland Billard. The reproductive cycle in teleost fish. *Rivista Italiana di Piscicoltura e Ittiopatologia*, 1981, 16.3, pp.79-85. hal-01600963

**HAL Id: hal-01600963**

**<https://hal.science/hal-01600963>**

Submitted on 2 Jun 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - ShareAlike 4.0 International License

# THE REPRODUCTIVE CYCLE IN TELEOST FISH

## Introduction:

Reproduction is a cyclic activity corresponding to an adaptation to the changing environment. Fish live in a variety of biota, leading to great diversity in their reproductive patterns. Reproduction is linked to the environment via the endocrine system; studying hormonal changes may help to determine the most important factor involved in the reproductive cycle. This paper describes some types of reproductive cycles and discusses endocrine change and the experimental alteration of reproduction. Other reviews on these subjects have been published: SCHWASSMANN, 1971; BILLARD & BRETON, 1978; BILLARD et al., 1978; SCOTT, 1979.

## I. Types of reproductive cycles

### A. Temperate zone fish

1. *Gametogenesis*. Three main groups of fish can be identified by the period at which spermatogenesis and oogenesis + vitellogenesis occur. These events could be related to the main environmental factors of photoperiod and temperature. Only some examples from the recent literature on each of these groups are presented here.

a) *Group I: gametogenesis in summer and autumn (decreasing photoperiod and temperature)* (table 1). Gametogenesis in European trout starts in the early summer (i.e. beginning of vitellogenesis in females and division of type-B spermatogonia in males) and the GSI increases regularly during that season. Spermatogenesis normally ends in September-October and vitellogenesis in October-November. An example of the trout reproductive cycle is given in fig. 1 (see fig. 13 to 16 also). All salmonids show the same characteristic annual reproductive cycle: *Salmo salar* (JONES, 1940), *Salvelinus fontinalis* (HENDERSON, 1962), *Plecoglossus altivelis* (HONMA & TAMURA, 1962).

Other species can also be included in this group: *Embiotoca jacksoni* (LAGIOS, 1965), *Sebastes paucispinis* (MOSER, 1967), *Cymatogaster aggregata* (females) (WEIBE, 1968), *Dicentrarchus labrax* (sea-bass) (fig. 2).

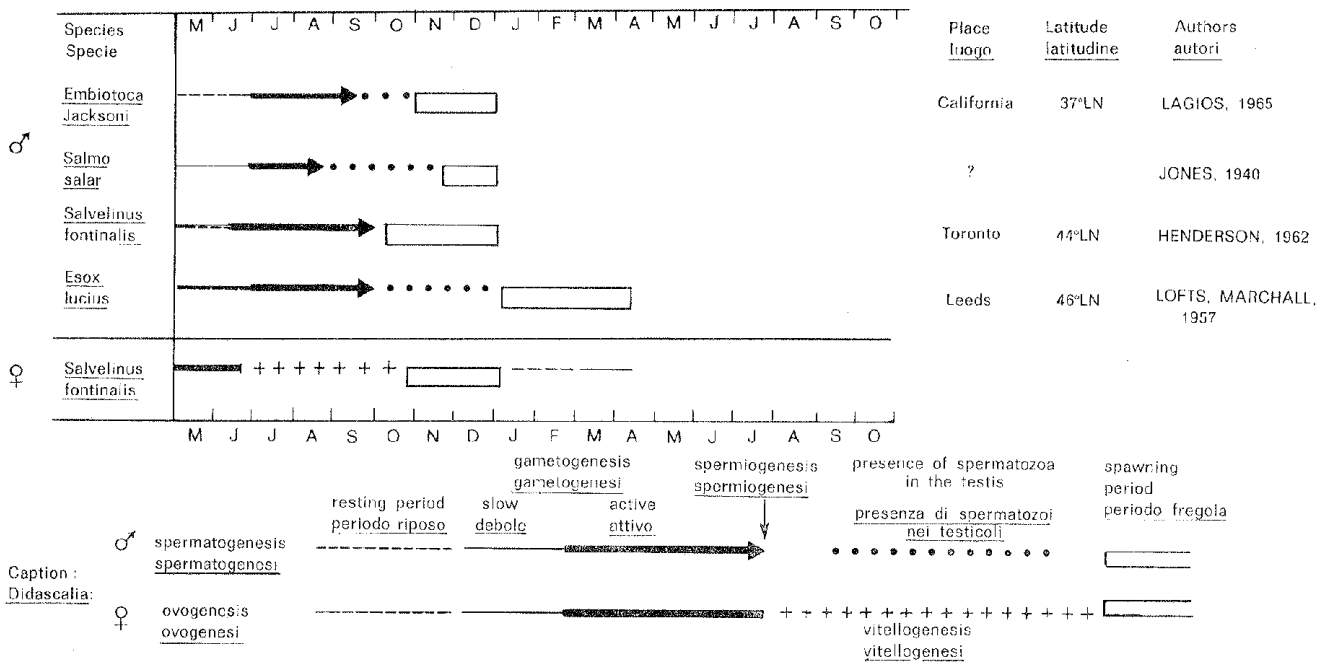
b) *Group II: gametogenesis in autumn, winter and spring* (table 2). The roach cycle is shown in fig. 3. In autumn the number of type-B spermatogonia rises. Meiosis starts in late December and continues until April. Spermiogenesis occurs in March, April and May. Spermatozoa are very abundant in May-June. SHIKHSHABEKOV (1974) described a similar cycle in the *Caspicus* variety. Many other species showing the same timing of gametogenesis are: *Hippoglossoides platessoides* (PITT, 1966), *Pleuronectes platessa* (BARR, 1963; LAHAYE, 1972), *Pseudopleuronectes americanus*, *Hypseleotris galii* (MACKAY, 1973), *Agonus cataphractus* (fig. 4), *Abramis brama* (SHIKHSHABEKOV, 1974), *Couesius plumbeus* (AHSAN, 1966).

c) *Group III: gametogenesis in late winter and spring* (table 3). In some species, gametogenesis begins in late December and January and ends in late spring or early summer (*Tinca tinca*; fig. 5). Some type-B spermatogonia and a few spermatocytes can be seen in January. Their number rises progressively until June. Spermiogenesis begins in May and continues until August. Available data in the literature show that the following species can also be included: *Cymatogaster aggregata* male (WEIBE, 1968), *Plyodictus olivaris* (TURNER & SUMMERFELT, 1971), *Paralabrax clatharus* (SMITH and YOUNG, 1966), *Notropis stramineus* (SUMMERFELT & MINCKLEY, 1969), *Scomber scomber* (BARA, 1960), *Chromis chromis* (CONTINI & DONATO, 1973), *Cynoscion regalis* (fig. 6) (MERRINER, 1976), *Epinephelus* (BRUSLE & BRUSLE, 1975).

2. *Breeding season*. Three main periods of reproduction can be identified in the temperate zones (fig. 7):

(\*) R. BILLARD: Laboratoire de Physiologie des Poissons, I.N.R.A. - 78350 Jouy-en-Josas, France.

Table 1: Group I Gametogenesis in decreasing photoperiod and temperature  
 Gruppo I Gametogenesi quando decresce fotoperiodo e temperatura



- late autumn and early winter (salmonids; group I in this paper);
- early spring (pike, perch, sander);
- late spring and early summer (cyprinids).

Some species reproduce in the summer: *Chromis chromis* (CONTINI & DONATO, 1973), *D. diaphanus* (FOURNIER & MAGNIN, 1975), *Notropis longirostris* (HEINS & CLEMMER, 1976), but most of these species are intermittent spawners. The duration of the spawning period may depend on the latitude; in the U.S.S.R. for instance the bream spawning season varies from 58 to 60 days in the north to 16 days in the Volga delta (SHIKHSHABEKOV, 1974). The period of running sexual product is usually longer than the breeding season, especially in males. Sperm release begins before ovulation and can be observed by hand stripping a long time after the breeding season is over. Running male trout have been seen in May (BILLARD, unpublished data) and carp in November (SHIKHSHABEKOV, 1974). It has been shown lately that sperm taken at the end of the reproductive season is of poor quality (BILLARD et al., 1977).

3. *Conclusion.* Various annual reproductive patterns can be identified in temperate zone fish. These patterns are not characteristic of

any one group. Cyprinids are found in either group II (roach) or III (tench). Most of the salmonid species belong to group I, but *Thymallus* is a spring spawner. Sometimes male and female sexual maturity does not correspond well; female pike, for instance, may ovulate before the males show spermiation. An extreme case is the viviparous fish, *Cymatogaster aggregata*, where the males produce sperm in the summer which is stored after copulation in the female ovary (group I) until the end of vitellogenesis and oocyte maturation in January.

Gametogenesis as well as the breeding season lasts longer in group II fish. The duration of incubation should also be considered. When reproduction occurs in winter, the hatching period of freshwater species (mainly salmonids) is delayed due to the large amount of vitellus and the low temperature. For instance, in northern Sweden the salmon spawn in the fall and the swimming-up stage occurs 5 to 6 months later. The same phenomenon occurs to a lesser extent in the pike which is a late winter spawner: the eggs are bigger and incubation (130 degree-day) lasts longer than in spring-spawning fish. If the hatching period is considered, groups I and II overlap, and whatever the breeding season, the fry are liberated in the water in late winter and early spring when food is available.

Table 2: Group II Arrest of gametogenesis in winter  
 Gruppo II Arresto di gametogenesi in inverno

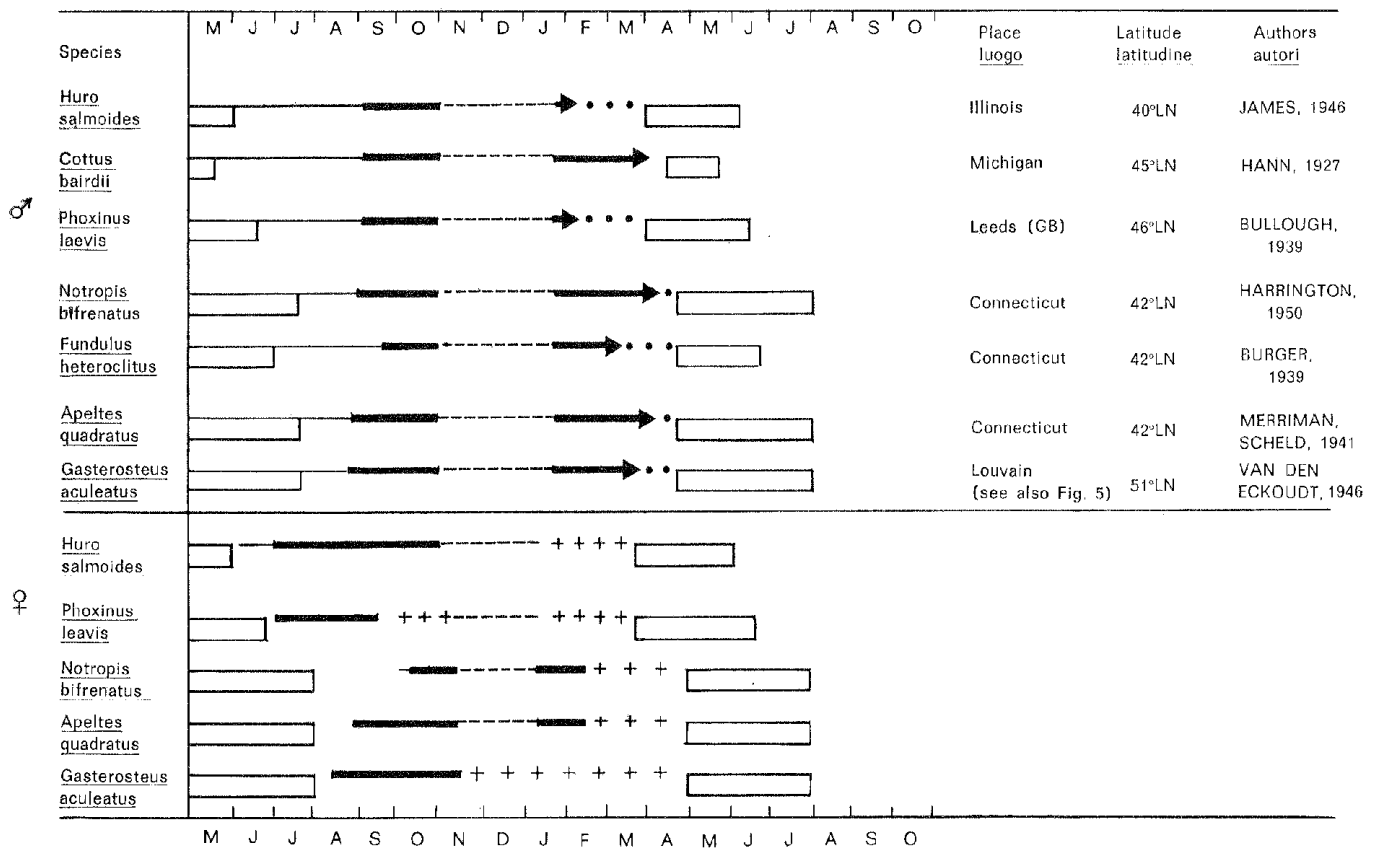
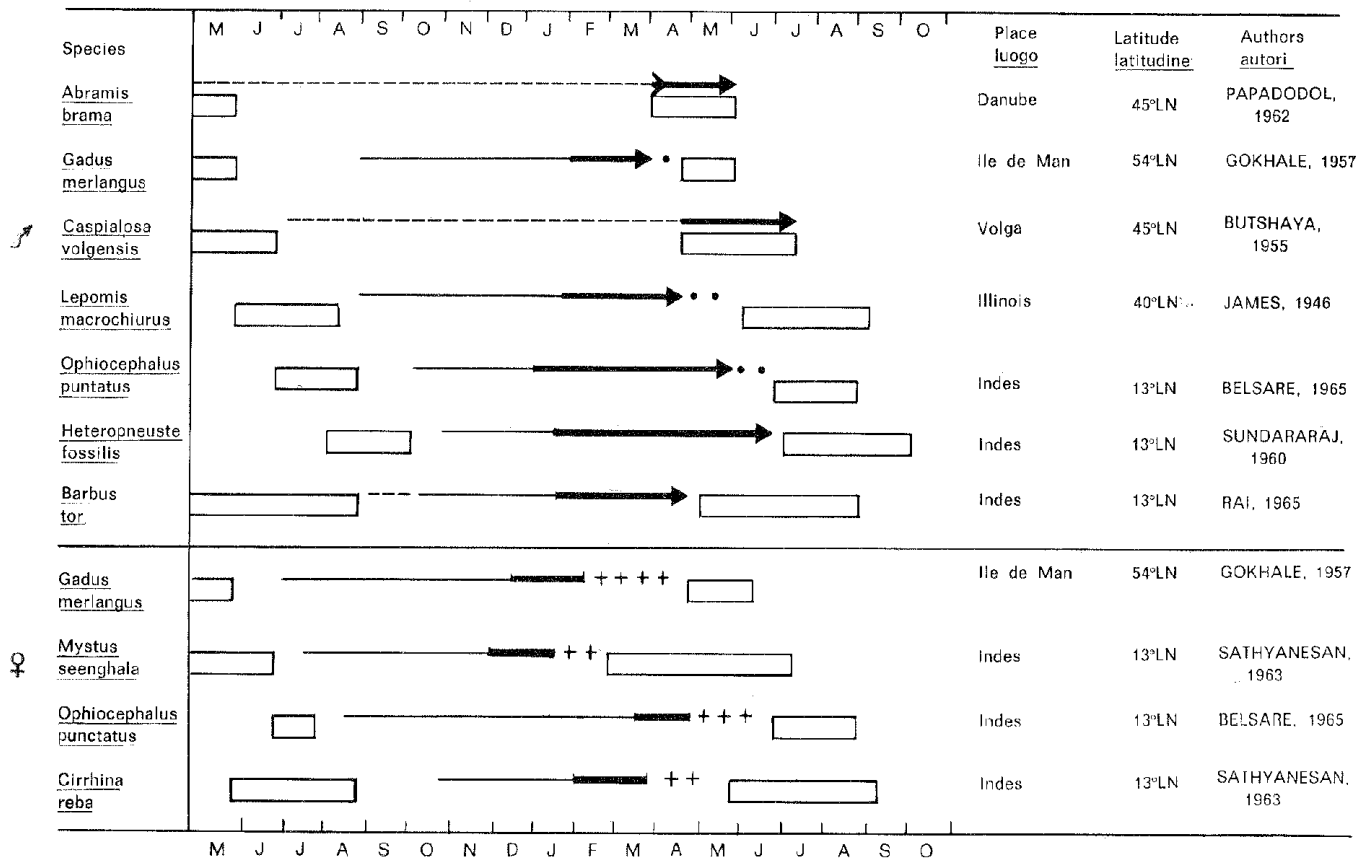


Table 3: Group III Gametogenesis in rising photoperiod and temperature  
 Gruppo III Gametogenesi quando aumenta fotoperiodo e temperatura



B. Tropical and equatorial zone fish.

1. *Tilapia*. Some field studies have been carried out on *Tilapia* in tropical or equatorial zones. In the latter zone, although environmental factors such as photoperiod and temperature do not vary much, there is a seasonal reproductive activity corresponding to the onset of the rainy season.

MOREAU (1970) showed that the breeding season in Madagascar occurs in the austral summer and coincides with the highest temperature, the rainy season and food availability.

Growth rate is also maximal during this period (fig. 8). KIENER (1963) showed that at the same latitude (i.e. the same photoperiodic regime) the duration of the breeding season varies with the altitude and probably with the temperature (fig. 9). Data from HYDER (1970) on *T. leucostica* in the equatorial zone are not so clear (fig. 10). The seasonal testicular activity observed in fall and winter and a resting period in the summer can hardly be correlated with the known environmental factors. In females GSI variation is not always correlated with the percentage of brood females, particularly in June

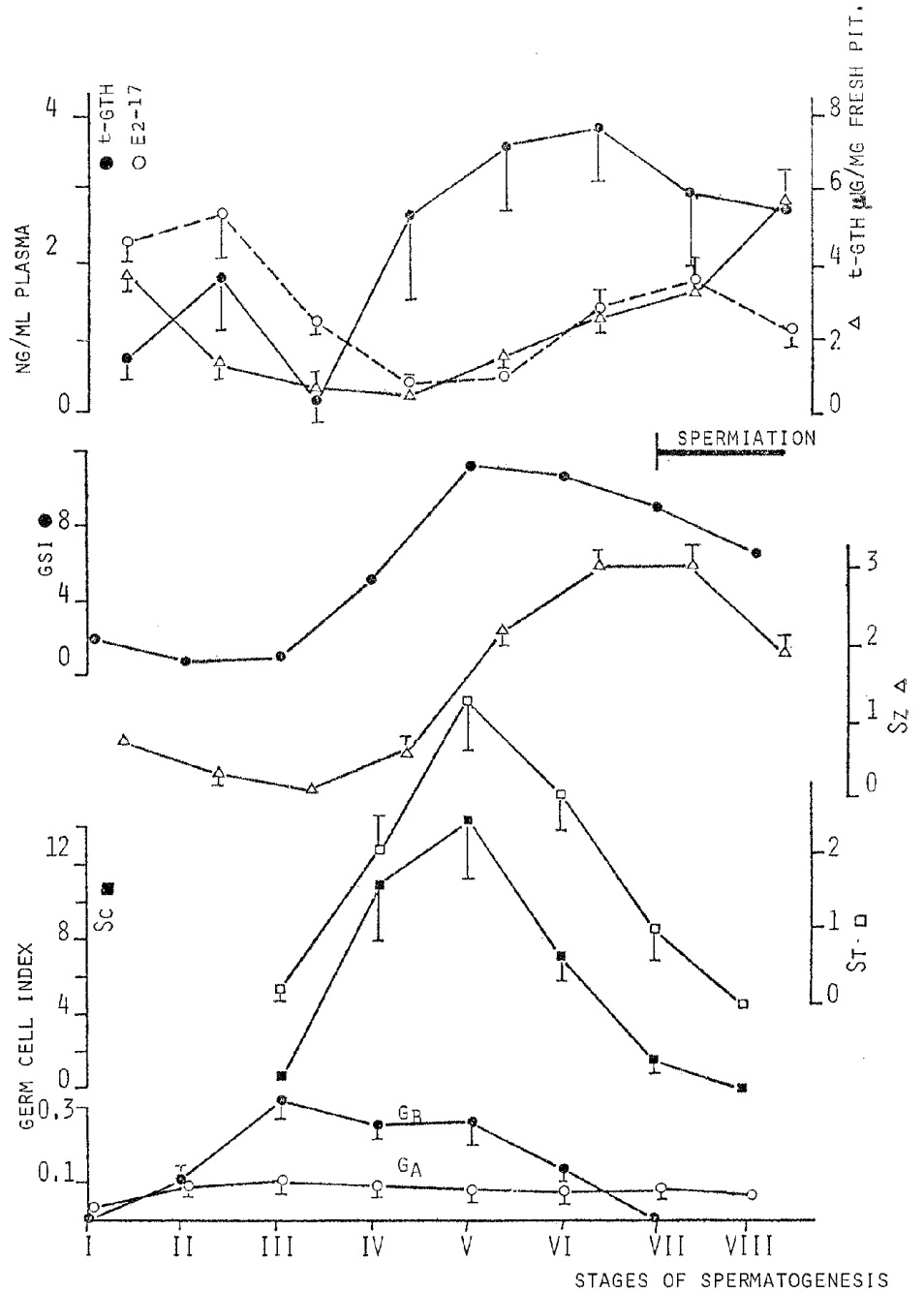


Fig. 1 - Spermatogenic cycle in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Spermatogenesis is quantitatively analysed according BILLARD et al., 1974.

Sc spermatocytes  
 St spermatids  
 Sz spermatozoa  
 after BILLARD and BRETON 1978

Fig. 1 - Ciclo spermatogenetico nella trota iridea. La spermatogenesi è analizzata quantitativamente secondo BILLARD & C., 1974.

Sc spermatociti  
 St spermatodi  
 Sz spermatozoi  
 secondo BILLARD & BRETON, 1978.

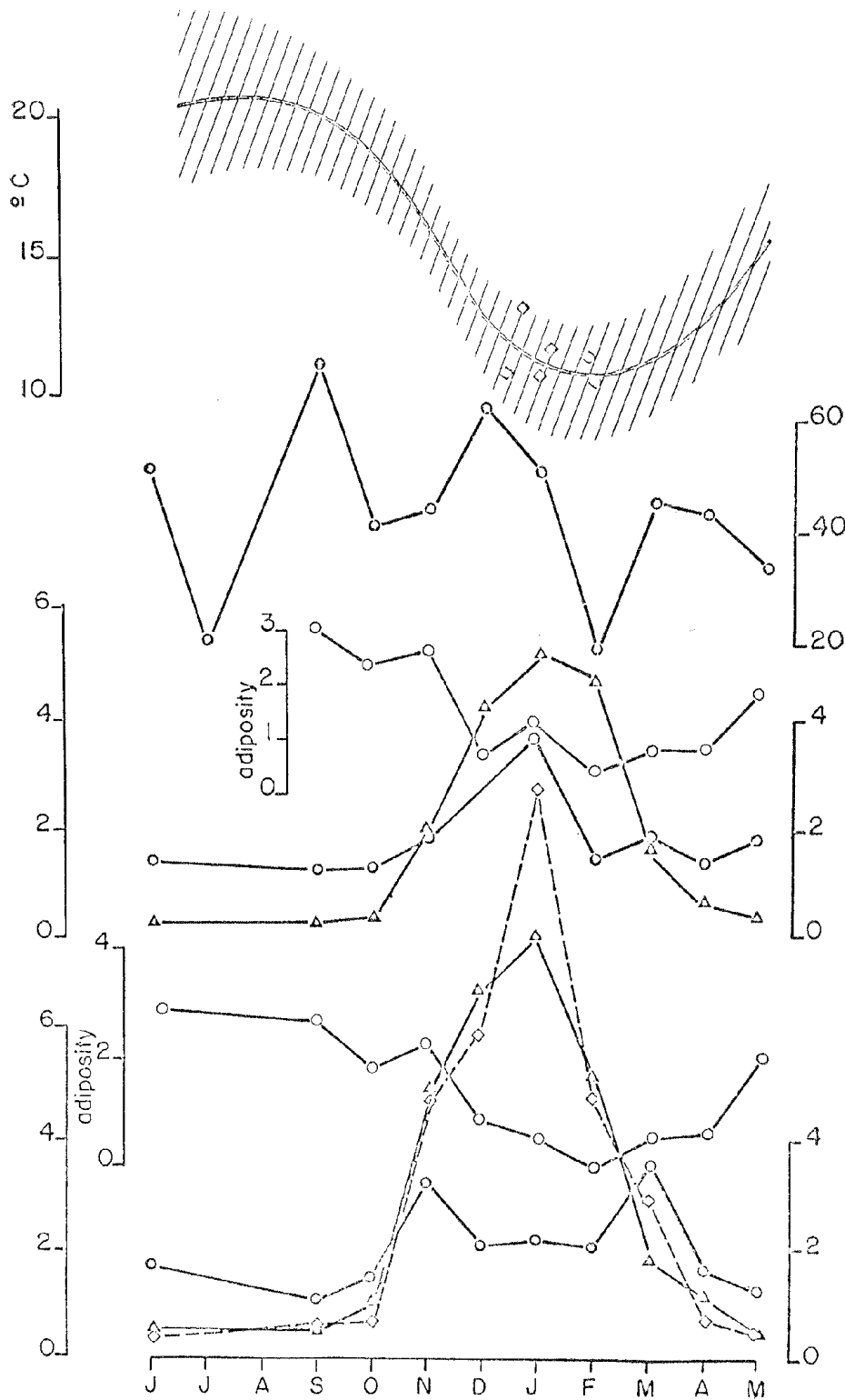


Fig. 2 - Reproductive cycle of the sea bass *Dicentrarchus labrax* (from BARNABÉ, 1976 et CAPORICCIO, 1976).

Fig. 2 - Ciclo riproduttivo del branzino (da BARNABÉ, 1976 e CAPORICCIO, 1976).

or July. Histological features showed a resting period from July to September as in males. This lack of gonadal activity cannot be correlated with the known environmental factors, although HYDER concluded that illumination and temperature might have an effect (it should be pointed out that air temperature is not necessarily correlated with water temperature).

The effect of rain on *Tilapia* is controversial (see HYDER for discussion).

2. *Other species of tropical fish.* PAYNE (1975) studying a tropical stream-dwelling cyprinid, *Barbus liberiensis*, showed an annual reproductive cycle with a phase of gonad recrudescence (January to April) and a breeding

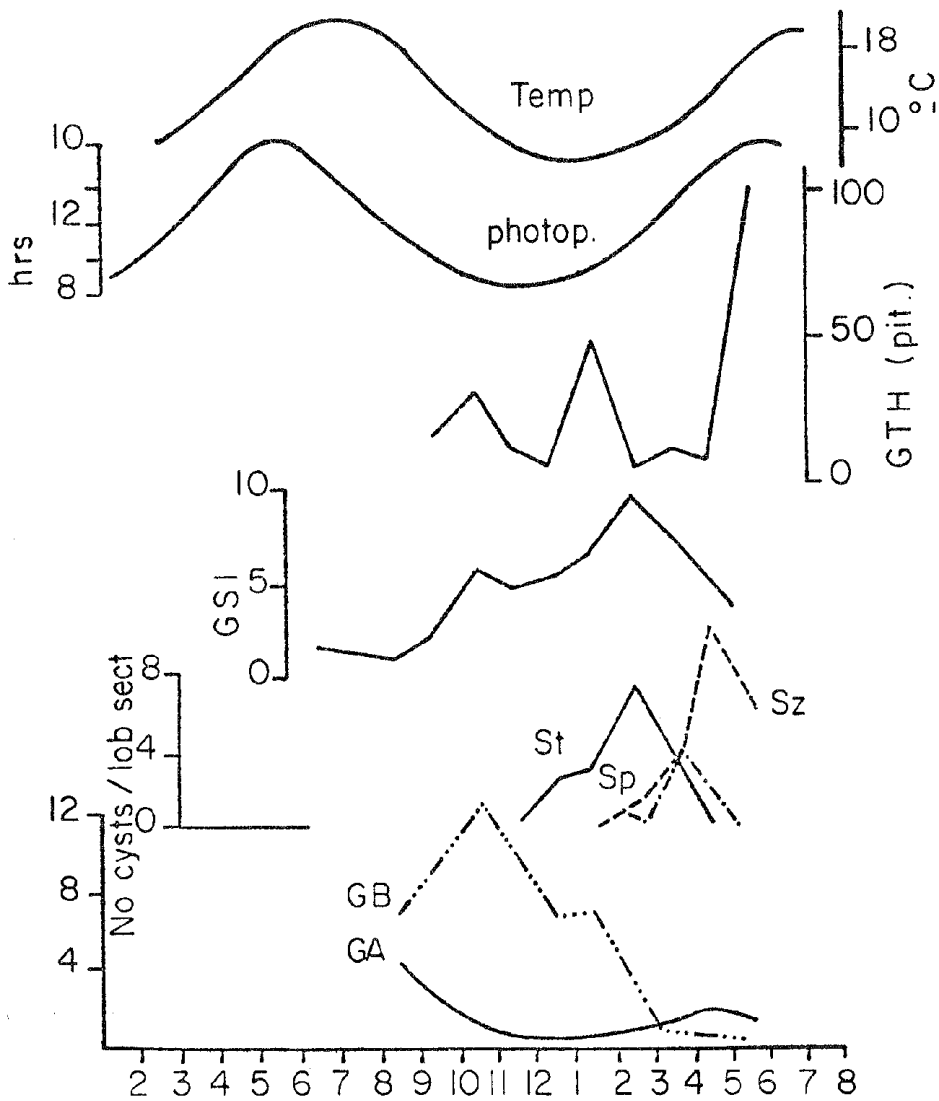


Fig. 3 - Reproductive cycle of the male roach spermatogenesis, GSI and pituitary content in GTH (equivalent c-GTH) in  $\mu\text{g}/\text{mg}$  pituitary (acetone dried) (from ESCAFFRE & BILLARD, 1976). Sp: spermatocytes, St: spermatids in cysts for section of lobule, Sz: spermatozoa in percentage of the surface of the lobule section.

Fig. 3 - Ciclo riproduttivo della spermatogenesi del triotto maschio, GSI e contenuto ipofisario in GTH (equivalente c-GTH) da ESCAFFRE, & BILLARD, 1976).

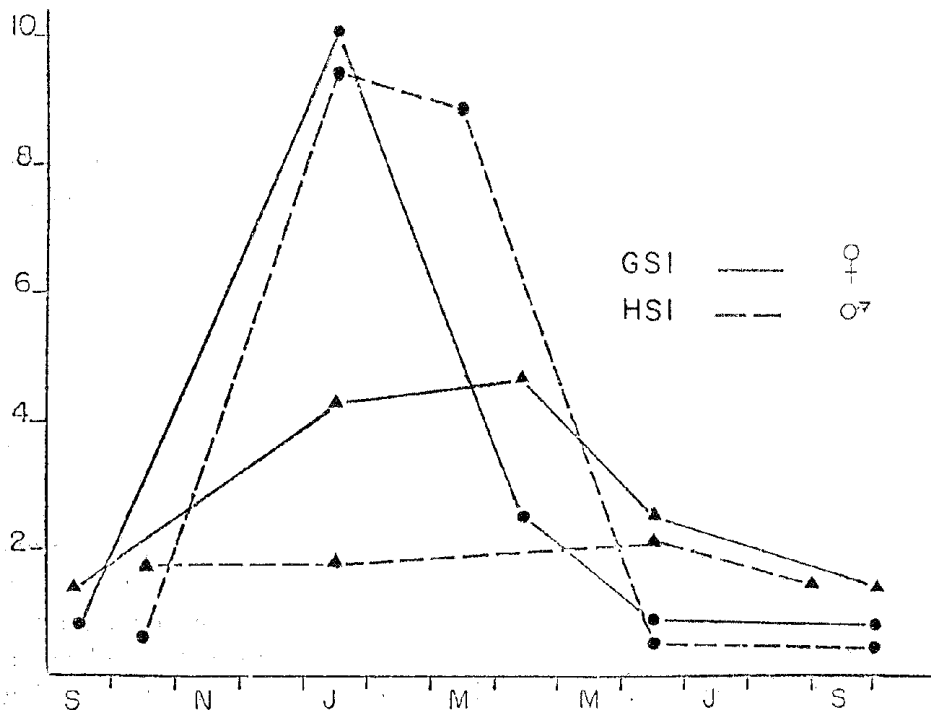


Fig. 4 - Changes in GSI and HSI (hepatosomatic index) in *Agonus cataphractus* (from LE GALL, 1969).

Fig. 4 - Variazioni in GSI e HSI (indice epatosomatico) in *Agonus cataphractus* (da LE GALL, 1969).





season (May-July) followed by a resting period (fig. 11).

Among the possibly important factors initiating the various stages of reproduction, rainfall coincides with the beginning of the breeding season. The end of the breeding season corresponds to a low somatic condition, low water temperature and declining rainfall. Gametogenesis starts at the beginning of the dry period and takes place in slightly rising temperatures, photoperiods and ionic water concentrations. At the end of gametogenesis, no fish showed an empty foregut. A similar annual reproductive cycle was reported for *Barbus* and *Heterop-*

*neustes fossilis* in India (MATHUR, 1962; SUNDARARAJ & VASAL, 1976). They resemble the cycles observed in the temperate zones and could be included in group III.

The spawning of Caribbean reef fishes was studied by MUNRO et al. (1973) in a tropical environment. The majority of the species studied spawn mostly in February, March and April when water temperatures are minimal or about 28 °C. The sergeant major, *Abudefduf saxatilis*, which is eurythermal (GRAHAM, 1972), has two main spawning periods — March to April and July to September. OKERA (1974) indicates an annual spawning season of 3 to 4

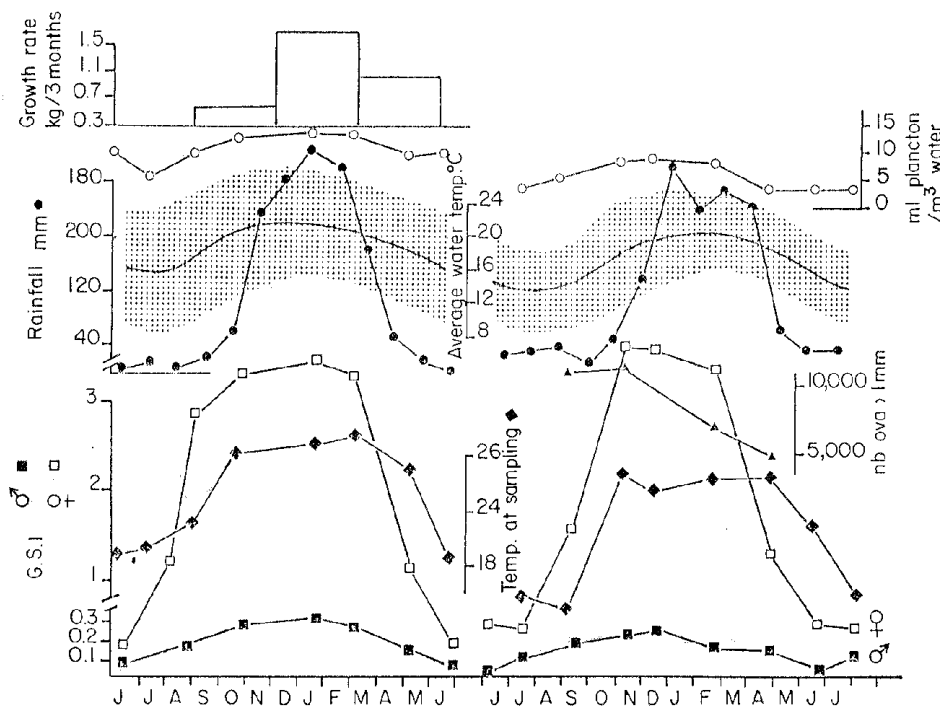


Fig. 8 - Reproductive cycle of tilapia in Malagasy. (From MOREAU, 1970, 1979).

Fig. 8 - Ciclo riproduttivo della tilapia in Malagasy. (Da MOREAU, 1970, 1979).

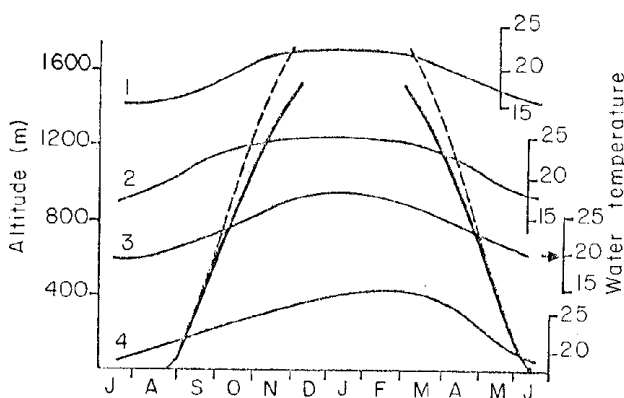


Fig. 9 - Variations in the duration of the spawning period with latitude in Malagasy (from KIEBNER, 1963).

Fig. 9 - Variazioni nella durata del periodo di fregola con la latitudine in Malagasy (da KIEBNER, 1963).

months (August to November) in the Indian Ocean for *Sardinella gibbosa* and a much longer one (at least from August to February) for *S. albella*. The reproductive cycle of some viviparous fish was studied by MENDOZA (1962) who found large variations in the length of the reproductive season for three species living in the same lake: a short reproductive cycle with one brood for *Allosporus* and *Goodea* and a breeding season extended over an 8 to 9-month period for *Neophorus*.

3. *Fish reproducing continuously throughout the year.* In the study by MUNRO et al. (1973), two groups of tropical fish, Carangidae

and Lutjanidae, appear to spawn throughout the year. Some other species of fish can reproduce all year round provided that environmental conditions are favorable. For instance, continuous reproduction was observed in the guppy, *Poecilia reticulata*, kept at 27°C under a constant 12L:12D photoperiod (fig. 12). Sper-

val between two parturitions was longer and more variable in winter than in summer. In other poecilids, such as *Gambusia*, reproduction is virtually continuous in males and females under favorable conditions. BARNEY and ANSON (1921) considered that there is a cyclic phenomenon in the egg production indepen-

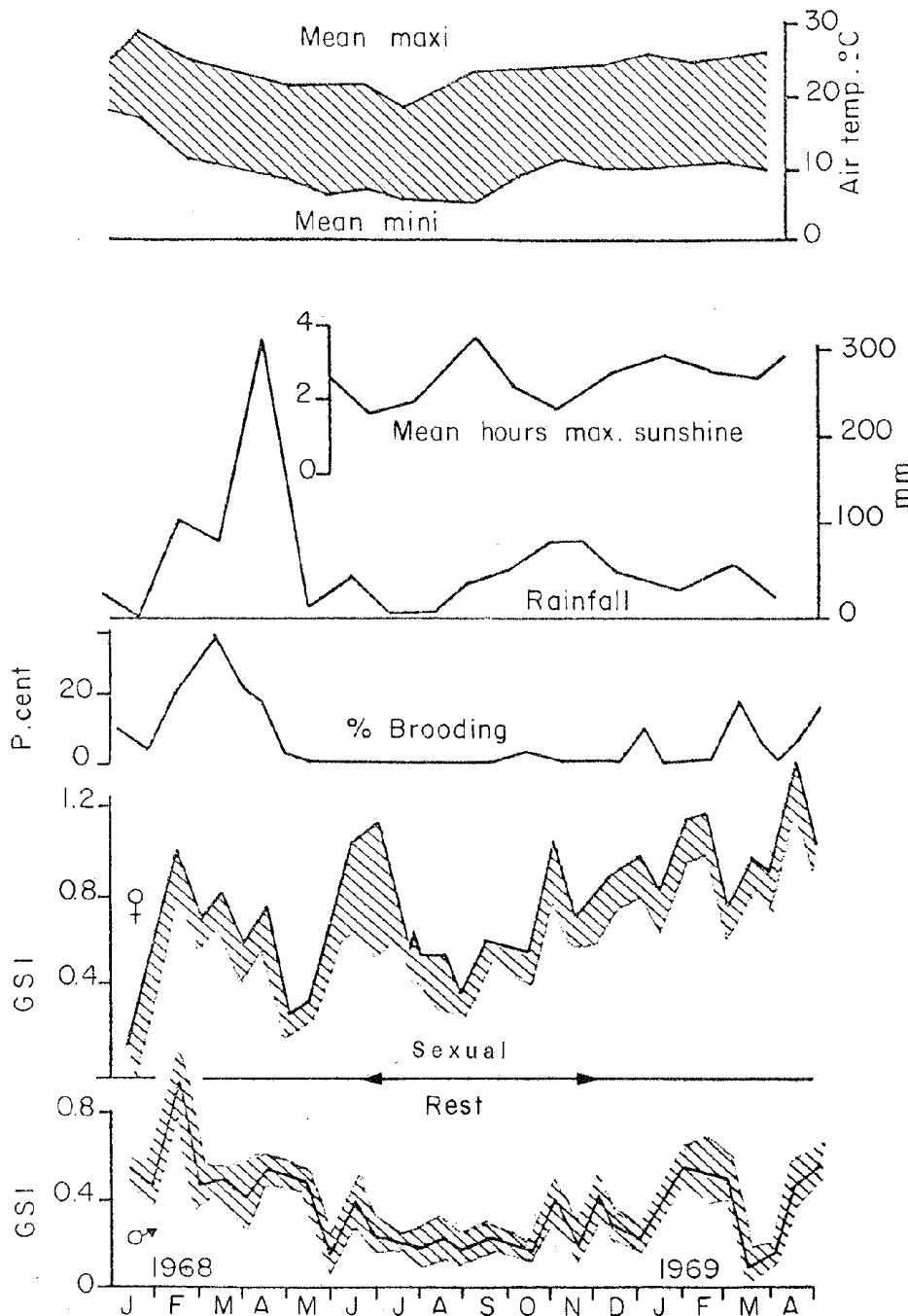


Fig. 10 - Data on reproductive activity (GSI and percentage of brooding females) and some environmental factors, *Tilapia leucostica*. (From. HYDER, 1970).

Fig. 10 - Dati sull'attività riproduttiva (GSI e percentuale di femmine in fregola) e qualche fattore ambientale, *Tilapia leucostica* (da HYDER, 1970).

matozoan production, measured on a group of 25 fish, was continuous throughout the year with some variations. The young were born continuously over a 12-month period. The inter-

val between two parturitions was longer and more variable in winter than in summer. In other viviparous fish, *Brachyrhaphis episcopi*, TURNER

(1938) found that breeding occurs throughout the year. This phenomenon of continuous reproduction is known to aquaculturists: aquarium fish kept under constant environmental conditions may exhibit continuous gametoge-

nesis, but slight changes (temperature, water substitution) are needed to induce spawning.

4. *Conclusion.* Most fish in tropical or equatorial zones show an annual reproductive cycle. The environmental factors responsible for the various phases of the cycle are not easy to identify by field observation where many parameters vary at the same time. Gametogenesis seems to take place under subtle environmental changes (including slight photoperiodic variations which fish can detect) but more dramatic events, such as seasonal rainfall and flooding, as shown by KHANNA (1958) in Indian carp, are required to induce ovulation. This would seem to be logical since more food is available for the young during the rainy season. At the limit of the temperate and tropical zones, JOHN (1963) noted that the reproductive cycle of *Rhinichthys osculus* in the Chiricahua Mountains of Arizona is basically regulated by the photoperiod but that spawning activity is enhanced in swollen streams and flash floods which also induce late summer spawning.

#### C. Other cycles associated with reproduction.

A seasonal cycle was observed in the seminal vesicles and the sperm duct (RASTOGI, 1969). Organs other than the gonads show some variation in activity or weight during the annual reproductive cycle. One of the more obvious is the liver in females. The liver weight usually increases during the resting period (fig. 4) or gonadal recrudescence (fig. 13) and is minimal at the end of the spawning season. This organ is considered as the main reservoir and source of lipid for vitellogenesis (TAKAHASHI, 1974). This annual cyclic variation in liver weight is not always connected with a gonadal event: an 18-month study of brown trout revealed a rise of GSI in December during the first year when the trout were still immature and during the second year after ovulation (fig. 13). Body and visceral lipid contents also vary with the season and usually show a peak before the onset of vitellogenesis (RAO, 1967; SHIKHSHABEKOV, 1974; LIZENKO et al., 1975). Variation is greater in males than in females (LAPIN, 1973). Seasonal variation in feeding activity (HOMANS & VLADYKOV, 1954) and also a circadian rhythm in food consumption have been reported (STEPKINA, 1973). The pituitary weight has

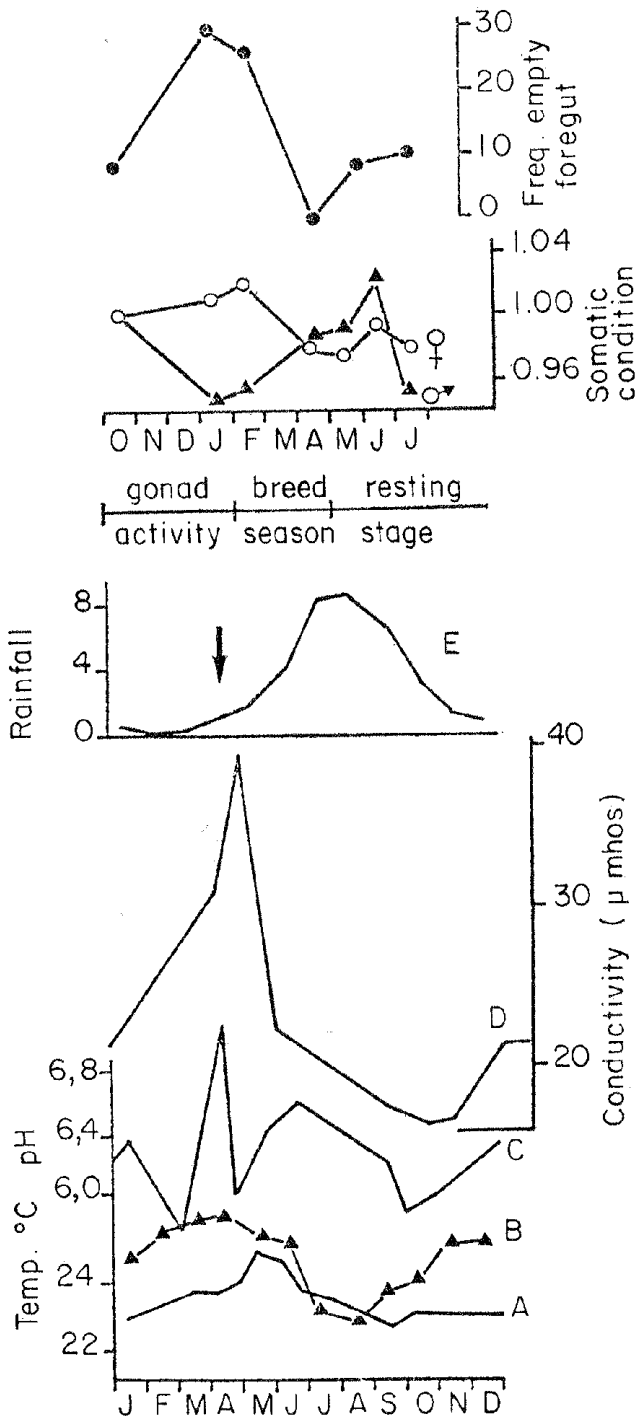


Fig. 11 - The annual cycle of reproduction of *Barbus liberiensis* and some of the possible timing agents (from PAYNE, 1975). Arrows indicates first major rainfall.

Fig. 11 - Il ciclo annuale di riproduzione di *Barbus liberiensis* e qualcuno dei possibili agenti di tempo (da PAYNE, 1975). Le frecce indicano le prime cadute di piogge maggiori.

been shown to vary during the reproductive cycle with a rise during gonadal recrudescence in salmon (FONTAINE et al., 1950); in brown trout females it decreases when gonadal recrudescence starts, then rises later (fig. 13).

Blood composition varies throughout the year. Thyroid activity is low during the reproductive and breeding seasons and high in the resting period in *Agonis cataphractus* (fig. 4), but in a gobiid fish, *Leucopsarion petersi*, TAMURA & HONMA (1973) found the highest activity in the breeding season. At the same time they observed a drastic enlargement in the parenchymatous tissue of the thymus and hyperplasia of the ultimobranchial bodies.

#### D. Spawning rhythm.

1. *Circadian spawning activity.* The daily oviposition cycle of the medaka, *Oryzias latipes* (ROBINSON & RUGH, 1943), is well known. The eggs are laid almost every day just before dawn during the breeding season. Under artificial illumination (14L:10D) spawning occurs 30 min after lighting (YAMAUCHI & YAMAMOTO, 1973).

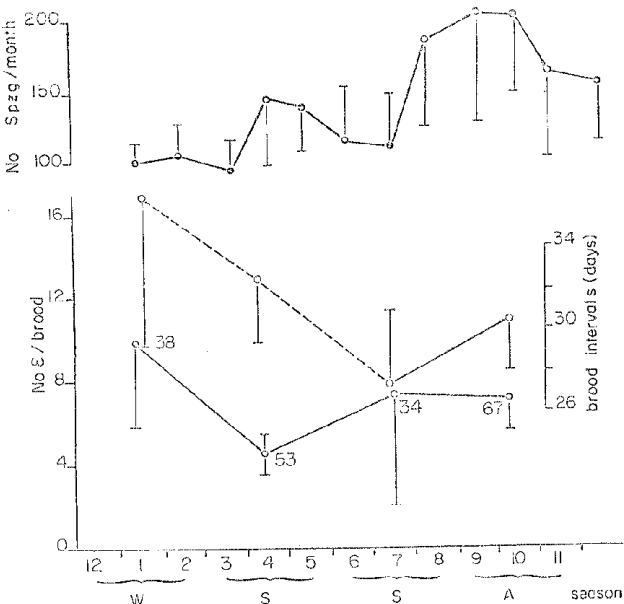


Fig. 12 - Continuous reproduction in the viviparous fish *Poecilia reticulata*. Top: average number of spermatozeugma (Spzg.) collected per month; Down: number of fry per brood (—) and intervals between two broods in days (.....) (from BILLARD, 1966).

Fig. 12 - Riproduzione continua nel pesce viviparo *Poecilia reticulata*. Superiormente: numero medio di spermatozeugma raccolti per mese; in basso: numero di avannotti per deposizione (—) ed intervalli fra due deposizioni in giorni (.....) (da BILLARD, 1966).

Additional work by EGAMI & NAMBU (1961) showed that stimuli other than photoperiodicity may also be important in determining the time of oviposition. Other species showing a circadian spawning rhythm are reported. The hermaphrodite oviparous fish, *Rivulus marmoratus*, exhibits a 24-hour rhythm of internal self-fertilization and oviposition (HARRINGTON, 1963). During the reproductive season *Menidia audens* lays eggs mainly in the morning (HUBBS, 1976).

Two species of *Trichopsis* spawn at the end of the light period (MARSHALL, 1967) and *Pomatomus saltatrix* shows a daily spawning activity near sundown between 19 and 21 h (NORCROSS et al., 1974); this is probably related to the photoperiod. Similarly, the sardine spawns in the evening (GAMULIN and HURE, 1956).

A daily spawning cycle was mentioned for *Pagrus ehrenbergii*, an intermittent tropical spawner having a 4 to 6-month spawning period which coincides with the rains (STEPKINA, 1973). Spawning activity may occur at different times over a 24-hour period, and is observed when the more saline and colder (denser) ocean water moves to the shelf. As the time of this advance is not the same every day, the time of spawning activity changes. This is likely to be a tidally-induced cycle.

2. *Lunar spawning rhythm.* MAY (1979) has shown a cyclic spawning activity occurring once a month in a population of *Polydactylus sexfilis*, suggesting lunar or tidal influences. In Japan the puffer, *Fugu niphobles*, exhibits a lunar spawning rhythm associated with the evening tide (NOZAKI et al., 1976). There are other examples of lunar and tidal spawning cycles and even of gonadal development (see SCHWASSMANN, 1971 for review).

3. *Other rhythms associated with spawning.* The spawning intervals in a single pair of zebrafish, *B. rerio*, left together continuously (EATON & FARLEY, 1974) were not circadian but varied between 1.9 and 2.7 days during a 3-month experiment.

Migration rhythm is often associated with spawning. The migratory reproductive cycle of many species is well known but some fish have a subtle migration rhythm. For instance, the hogchoker, *Trinectes maculatus*, spawns in

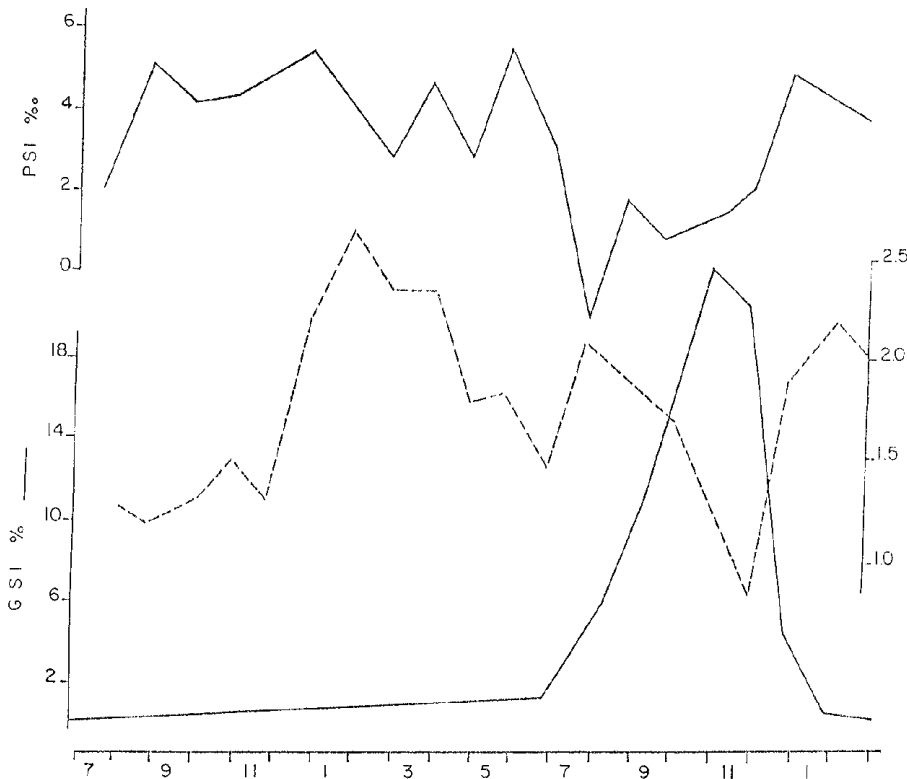


Fig. 13 - Changes in GSI, HSI and PSI (pituitary-somatic index) before and during the first reproductive cycle in brown trout (from BILLARD & HILL, unpublished).

Fig. 13 - Variazioni in GSI, HSI e PSI (indice ipofisario-somatico) prima e durante il primo ciclo riproduttivo nella fario (da BILLARD & HILL, non public.).

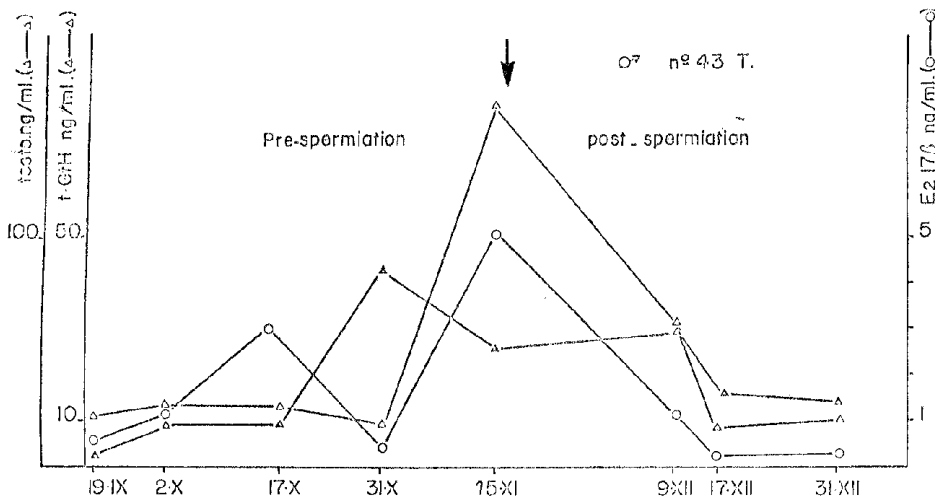


Fig. 14 - Example of variations in the plasma level of gonadotropin and steroids (testosterone and estradiol 17 $\beta$ , RIA) around spermiation in rainbow trout. Testo: testosterone, t-GTH: trout immunoreactive gonadotropin. Arrow indicates the beginning of sperm release identified by hand stripping (BRETON & MANAC'H, unpublished).

Fig. 14 - Esempi di variazioni nel livello plasmatico della gonadotropina e degli steroidi (testosterone ed estradiolo 17 beta, RIA) al tempo della spermiatione nell'iridea. Testo: testosterone, t-GTH: gonadotropina immunoreattiva della trota. La freccia indica l'inizio della produzione di sperma mediante spremitura (BRETON & MANAC'H, non public.).

brackish water and the juveniles move upstream to congregate in a low salinity nursery area where they remain during the winter. In the spring they move to the spawning area and in September they return. This cyclic movement continues through the fourth year as the fish mature, and is progressively extended towards higher salinities. Thus, the fish return to the spawning area even when they are immature (DOVEL et al., 1969).

#### E. Duration of various phases of the reproductive cycle.

The length of the stages of gametogenesis varies according to the species and the rearing temperature. In *Oryzias latipes* the preleptotene-early spermatid interval (roughly meiosis) is 5 days at 25 °C and 12 days at 15 °C (EGAMI & HYODO-TAGUCHI, 1967). The leptotene-spermatzoa interval is 12 days in *Oryzias* and 14

days in *Poecilia* (BILLARD, 1968). The total duration of spermatogenesis in guppies reared at 25 °C is estimated as 26 days (BILLARD, 1969). The duration of oogenesis in viviparous female fish is known approximately. *Xiphophorus* exhibits a 24 °C reproductive cycle of 35 days, including a gestation period of 27 days. In the guppy (fig. 12), the brood interval varies throughout the year, suggesting variations in the length of the reproductive cycle. These diversities may be due to food availability, as shown by WOOTTON & EVANS (1976) in *Gasterosteus aculeatus*: the number of times a fe-

male spawns during the season depends on the amount of food available during that period.

## II. Endocrine components of the reproductive cycle.

### A. Circannual endocrine cycle.

The few data available concerning hormonal variations during the reproductive cycle refer either to pituitary and blood gonadotropin or to circulating sex steroids.

1. Technical aspects of hormone assay and nomenclature. This chapter deals with hor-

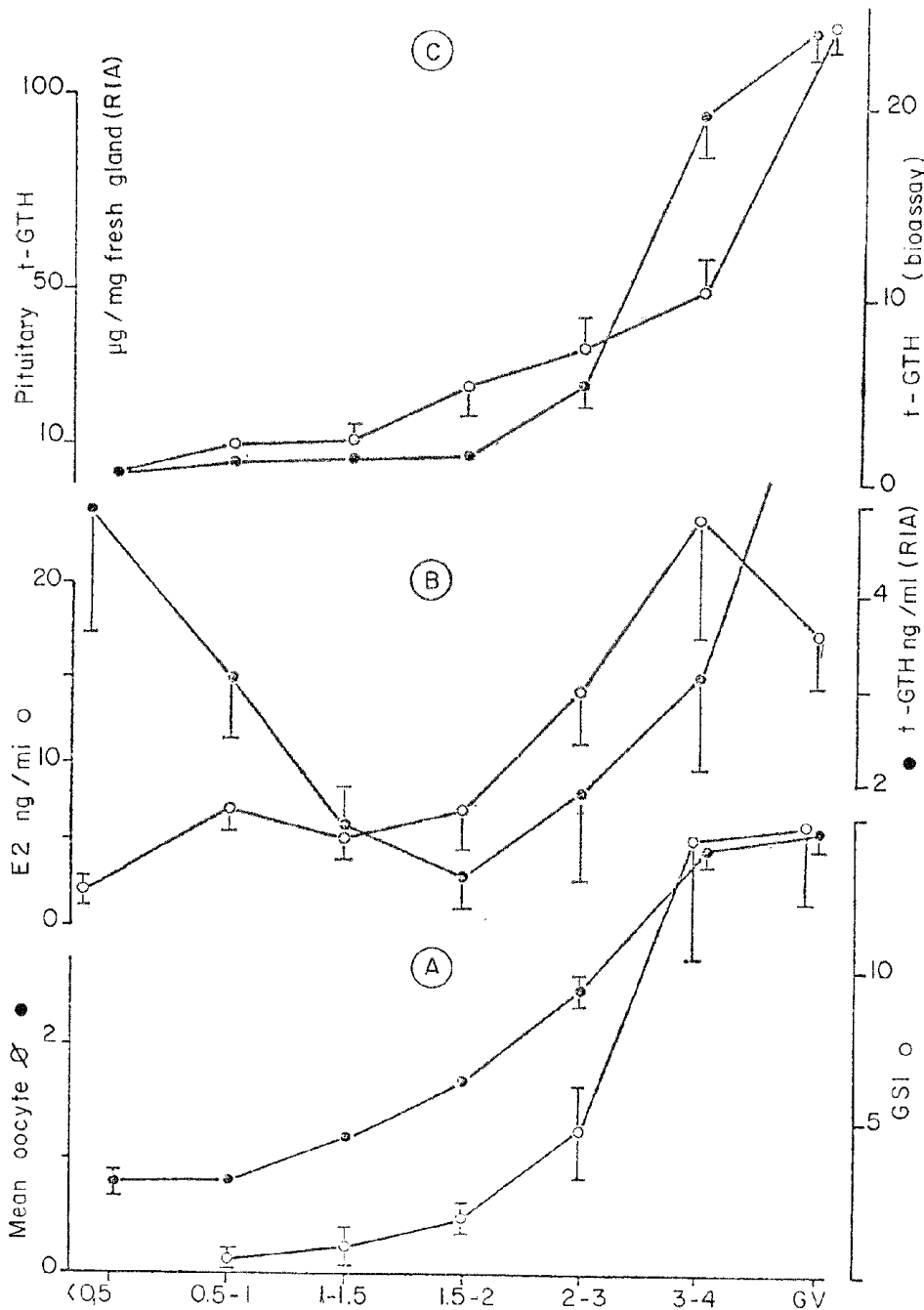


Fig. 15 - Reproductive cycle in the rainbow trout female. Change in oocytes diameter and GSI (A) plasma  $E_2$  and t-GTH (B) and t-GTH in pituitary measured by radioimmunoassay (RIA) and bioassay (C) after BRETON et. al.

Fig. 15 - Ciclo riproduttivo nella femmina di iridea. Variazioni nel diametro e GSI (A) plasmatico  $E_2$  a t-GTH (B) e t-GTH nell'ipofisi calcolati con prove radioimmunologiche (RIA) e biologiche (C). secondo BRETON & C.

mone measurement using various assays. Radioimmunoassays (RIA) and bioassays are used to measure gonadotropins (GTH). The validity of RIA procedures has been discussed by CRIM et al. (1976) and that of bioassay by JALABERT et al. (1974). RIA has been used so far only in cyprinids and salmonids. SANDOR & IDLER (1972) have discussed various steroid assays and their validity. Specific GTH's are termed as follows: c-GTH = carp gonadotropin, s and t-GTH = salmon and trout gonadotropin, respectively.

2. *Salmonids*. In rainbow trout males (fig. 1), a peak of t-GTH secretion is observed at the beginning of the spermatogenic cycle when a slight multiplication of type-A spermatogonia occurs in the testis and some type-B spermatogonia appear. A high estradiol-17 $\beta$  level is found in the plasma at the same moment. During the great testicular activity leading to a sharp increase of the GSI, there is a parallel rise in t-GTH and a slight increase in estradiol. At the time of spermiation, the GTH drops slightly and the estradiol rises.

Pituitary t-GTH content is maximal right at the onset of spermatogenesis and when spermiation occurs. A similar pattern was found in studies of the pituitary gonadotropic cell using immunofluorescence.

At the end of spermatogenesis, an estradiol peak is seen, then a testosterone peak followed by another estradiol peak; a plasma t-GTH surge occurs at the same time. Spermiation starts immediately afterwards (fig. 14). At the onset of the oogenetic cycle female rainbow trout (fig. 15) show a high level of estradiol and a slight rise in t-GTH. Pituitary t-GTH content, measured either by RIA or bioassay, and plasma t-GTH, estradiol, oocyte diameter and GSI increase simultaneously. At the time of vitelline maturation and ovulation, plasma estradiol levels are lower, while GTH increases after ovulation; both estradiol and GTH then decrease (fig. 16).

Work by CRIM et al. (1975) on Atlantic salmon (chilko variety) and brook trout is summarized in figure 17. Salmon plasma GTH rises slightly during vitellogenesis, reaching huge amounts during the spawning season at the time of ovulation. As in rainbow trout, the rise of the GSI in brook trout males and females

is closely associated with a rise in t-GTH (fig. 17). Male androgens (testosterone and 11-ketotestosterone) increase just before spermiation, the testosterone reaching a peak earlier than the 11-ketotestosterone, suggesting that the latter may be more closely associated to

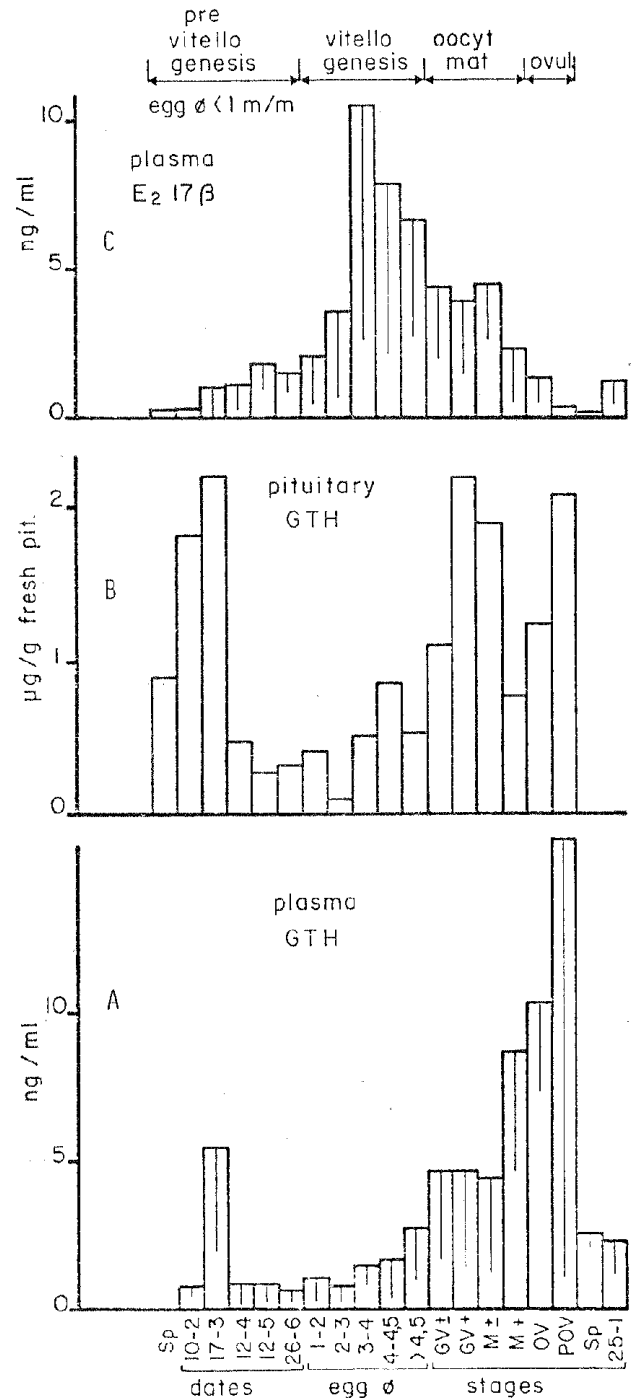


Fig. 16 - Changes in plasma estradiol (C) and GTH (A) and pituitary GTH (B) in brown trout during the oogenetic cycle (after FOSTIER and BRETON).

Fig. 16 - Variazioni nell'estradiolo plasmatico (C) e GTH (A) e GTH ipofisario (B) in fario durante il ciclo oogenetico (secondo FOSTIER e BRETON).

the phenomenon of spermiation than testosterone (fig. 18). Additional information on steroid hormones in the plasmas of Atlantic salmon males and females is due to SCHMIDT & IDLER (1962). They showed notable deviations associated with migration, sexual maturation and spawning season (see OZON, 1972 also for review).

3. *Pleuronectides*. The data on this group mainly concern plasma steroids. There is only a little information on GTH potency during the sexual cycle (BARR & HOBSON, 1964). Female plaice plasma steroids, such as cortisol, testosterone and estradiol, are low in the summer during the resting period (fig. 19 and 20). They all rise with gonadal recrudescence. Estradiol reaches a maximum and drops just before the

to and during the spawning season. Except for estradiol, the males exhibit a similar seasonal change. The highest steroid level is reached in January-February before the peak spawning season. In immature plaice, a pronounced cortisol peak is observed, indicating that seasonal changes of this steroid are independent of the gonadal cycle and may be associated with feeding activity, as suggested by CAMPBELL et al. (1976), studying the winter flounder. In this latter species, seasonal variation in the peripheral steroids is closely associated with the GSI, as in the plaice (fig. 21). Moreover, testosterone levels are higher in females than in males. 11-ketotestosterone remains low throughout the year in females and appears to be more important than testoste-

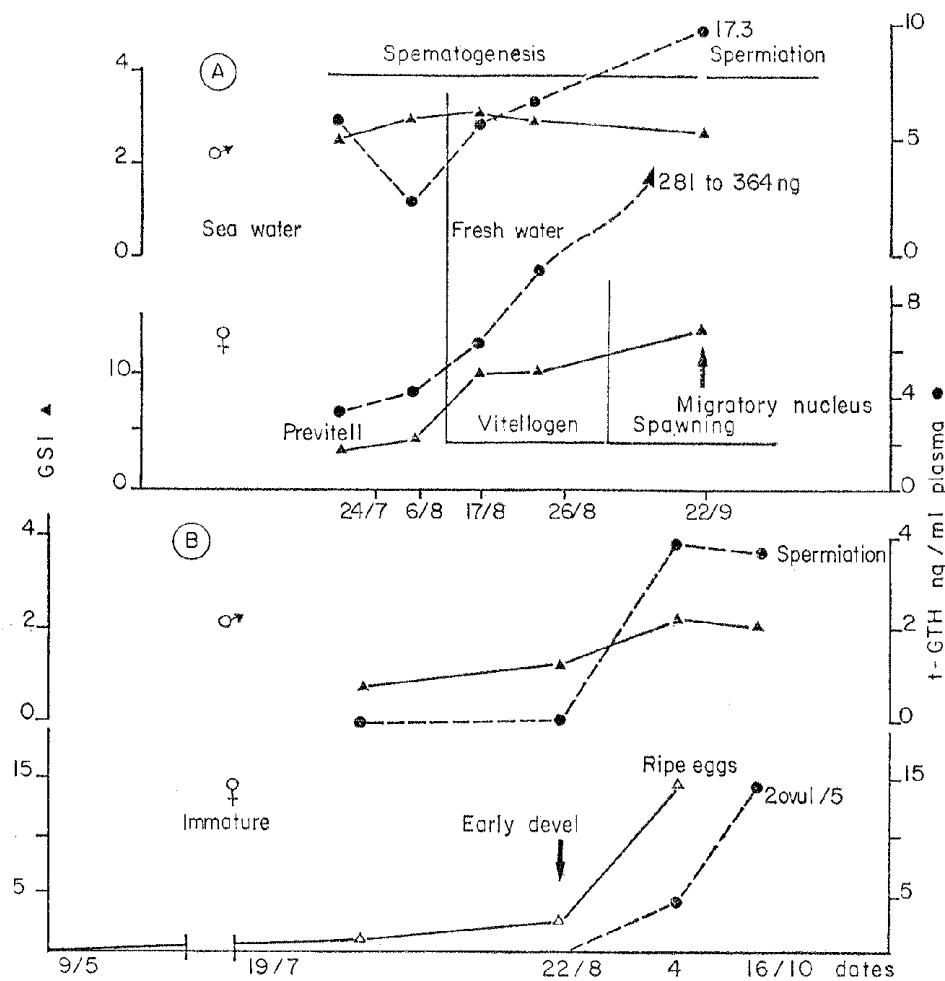


Fig. 17 - Evolution of GSI and plasma GTH levels (RIA) in two salmonid species A: chilko atlantic salmon; B: brook trout (from CRIM et al., 1975).

Fig. 17 - Evoluzione di GSI e livelli plasmatici GTH (RIA) in due specie salmonidi A: salmone atlantico chilko; B: salmerino (da CRIM & C., 1975).

peak spawning season, while testosterone and cortisol reach their maximum levels just at the beginning of this period. Testosterone decreases during this time and cortisol drops later. Pituitary gonadotropin content is minimal prior

to and during the spawning season. Except for estradiol, the males exhibit a similar seasonal change. The highest steroid level is reached in January-February before the peak spawning season. In immature plaice, a pronounced cortisol peak is observed, indicating that seasonal changes of this steroid are independent of the gonadal cycle and may be associated with feeding activity, as suggested by CAMPBELL et al. (1976), studying the winter flounder. In this latter species, seasonal variation in the peripheral steroids is closely associated with the GSI, as in the plaice (fig. 21). Moreover, testosterone levels are higher in females than in males. 11-ketotestosterone remains low throughout the year in females and appears to be more important than testoste-

4. *Cyprinids*. Carp (fig. 22). Cyprinid species are often intermittent spawners and the pattern of the reproductive cycle is quite dependent



on the thermal rearing regime. In carp, some data, obtained by RIA and estimated by immunofluorescence, are available on pituitary c-GTH content in males (BILLARD & BRETON, 1978). RIA pituitary GTH concentration decreases in the winter and rises during the spring at the time of gonadal recrudescence and the spawning season. Gonadotropin cell fluorescence is very strong in spring during the first wave and very weak in summer and early fall during the second spermatogenetic wave. Cyclic depletion of the pituitary may occur, but this suggestion requires further experimentation. A study by ELEFTHERIOU et al. (1968) (fig. 23) showed that

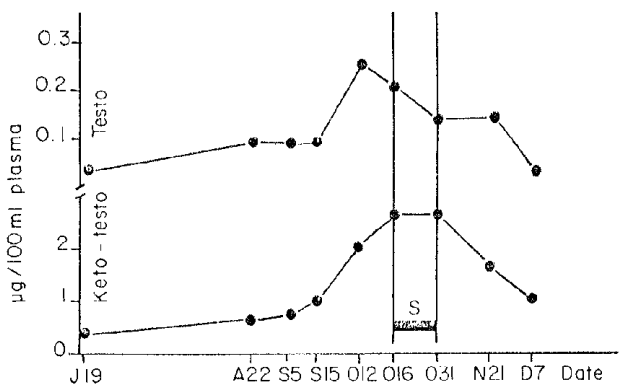


Fig.18 - Plasma 11-ketotestosterone and testosterone in the brook trout *Salvelinus fontinalis* during sexual maturation (double isotope derivative assay; DIDA) (from SANGALANG & FREEMAN, 1974) Black area. spawning period.

Fig. 18 - 11-ketotestosterone e testosterone nel salmerino durante la maturazione sessuale (prova derivante da doppio isotopo: DIDA) (da SANGALANG & FREEMAN, 1974). Aree nere: periodo di fregola.

the progress of gonadal development is strongly correlated to the level of plasma estradiol-17β and to a lesser extent to 16-ceto-estradiol. Gonadal development is associated with rising temperature and the spawning season occurs when the temperature cycle is at its highest.

Goldfish. Goldfish c-GTH increases with gonadal recrudescence (fig 24). Male androgens but not estrogen also rise prior to the spawning season (SCHRECK and HOPWOOD, 1974). Androgens and estrogens are present in females during the spawning season. An ovulatory GTH surge has been found in goldfish (BRETON et al., 1972; STACEY et al., 1979). In the same species, the amount of pituitary c-GTH estimated by immunofluorescence decreases during gonadal recrudescence and rises later, minimal fluore-

scence intensity being in summer as for carp (BILLARD & BRETON, 1978). Other studies have been carried out on cyclic variation in goldfish.

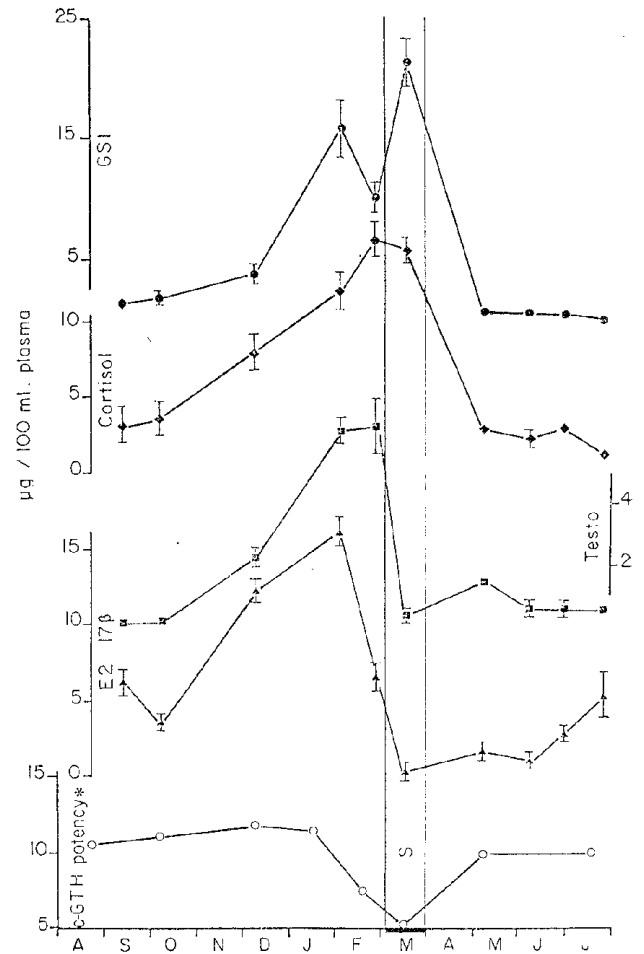


Fig. 19 - Seasonal variations of GSI, plasma cortisol-testosterone-estradiol 17β and pituitary potency (corresponds to the number of pituitaries needed to induce spermiation in toad from BARR & HOBSON, 1964) in the female plaice *Pleuronectes platessa* (L.) (from Wingfield and Grimm, 1977). S. area: peak spawning season (CPBA and RIA).

Fig. 19 - Variazioni stagionali di GSI plasmatico cortisolo-testosterone-estradiolo 17-beta e potenza ipofisaria (corrispondente al numero di ipofisi necessarie per indurre spermiazione nel rospo, sec. BARR & HOBSON, 1964) nella passera femmina *Pleuronectes platessa* (da WINGFIELD & GRIM, 1977). Aree S.: picco della stagione di fregola (CPBA e RIA).

For instance, BEACH (1959) found that the surface of the pituitary basophils first increases at the same time as the oocyte diameter, then decreases near maturity. The neurosecretory material in the NPO also varies, being very low in the spring and high in the summer and autumn (MIEZKOWSKA & JASINSKI, 1973).

Tench. A rise in GTH concentration is ob-

served in the plasma in February at the onset of the spermatogenic cycle (fig. 5). It is low in April, then rises as oogenesis progresses, to decrease slightly during the spawning season. Pituitary GTH concentration is very high in the middle of the spawning season (BRETON et al., 1980a et b).

5. *Experimental modification of the reproductive cycle.* Work has been done principally on circannual rhythm to advance reproduction time, especially in salmonids (see DE VLAMING, 1974 for review). Recent salmonid studies have confirmed that photoperiodic variation is one the main environmental factors involved in the gonadal development in that species (fig. 25):

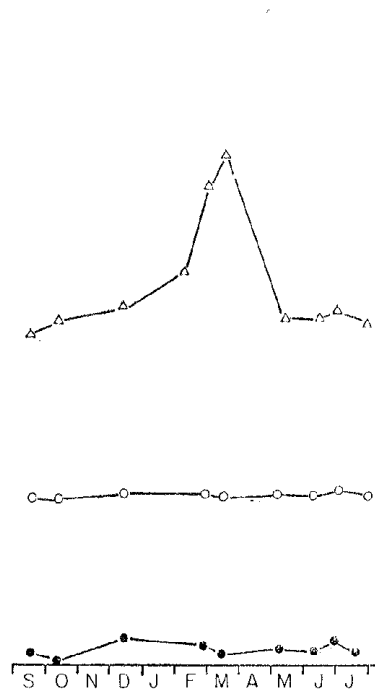
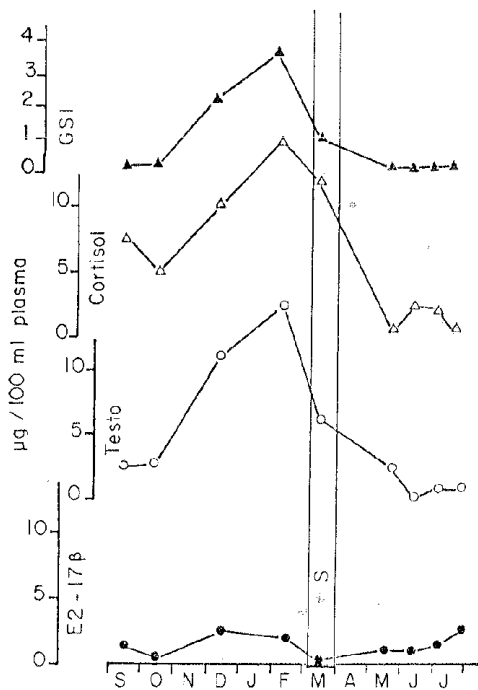


Fig. 20 - Seasonal variations of the gonadosomatic index, plasma cortisol, estradiol 17 $\beta$  and testosterone in the mature male and immature plaice *Pleuronectes platessa* L. (CPBA and RIA) (left: male, right: immature) (from WINGFIELD & GRIMM, 1977).

Fig. 20 - Variazioni stagionali dell'indice gonadosomatico, cortisolo plasmatico, beta estradiolo e testosterone nel maschio maturo ed immaturo di passera *Pleuronectes platessa* (CPBA e RIA) (a sinistra: maschio, a destra: immaturo) (da WINGFIELD & GRIMM, 1977).

neither a long (16L:8D) nor short (8L:16D) constant photoperiod induces gonadal recrudescence. Only a decreasing photoperiod (16D:8L to 8L:16D) from February 24 to June 19 brings about full spermatogenesis and spermiation. The amount of plasma t-GTH as well as the efficiency of spermatogenesis is significantly increased at 16 °C, indicating that temperature may help but is not a limiting factor in trout reproduction (BRETON & BILLARD, 1977).

In cyprinids, both temperature and photoperiod are important factors which may interact. In goldfish females (fig. 26) taken in October, gonadal recrudescence is more important

under decreasing temperature (17 to 10 °C) than under constant elevated temperature (20 °C). The periodic effect (short and long day-length) is the opposite with the two different temperature regimes. In January long day-length is stimulatory, especially when associated with low temperature (10 °C). In March when oogenesis is more advanced, only long day and low temperature are stimulatory. Experiments carried out in tench under three thermal regimes show that the GSI peaks early and that the pattern of plasma GTH is different in heated ponds (fig. 27); also, there are more oogenetic waves, and consequently spawns, in heated ponds. During the spawning period,

pituitary GTH content is higher between two spawns and lower during each spawn.

6. *Conclusions.* Photoperiod and temperature are probably the main seasonal timing agents for temperate and cold water fish and for some tropical and equatorial species. Field observation does not establish which factor is essential but experimental work has provided clues.

Temperature effects are important (although not fully understood) in cyprinids and other groups which are often intermittent spawners. Gametogenesis may occur in a large temperature range, provided that feeding conditions

are satisfactory (10 to 30 °C in goldfish; GILLET, personal communication). In their natural environment, carp complete gametogenesis at about 10 to 15 °C and full gametogenesis is obtained at 23 °C (GUPTA, 1975). Thermal requirements are more strict for ovulation (about 20 °C), the minimal spawning temperature being 17 °C (SHIKHSHABEKOV, 1974). Ovulation can be induced in goldfish at 12 °C by antiestrogen implantation in the pituitary (BILLARD & PETER, 1977). All these data suggest temperature action at both the gonad and the central nervous system + pituitary levels.

Photoperiod is probably the main environ-

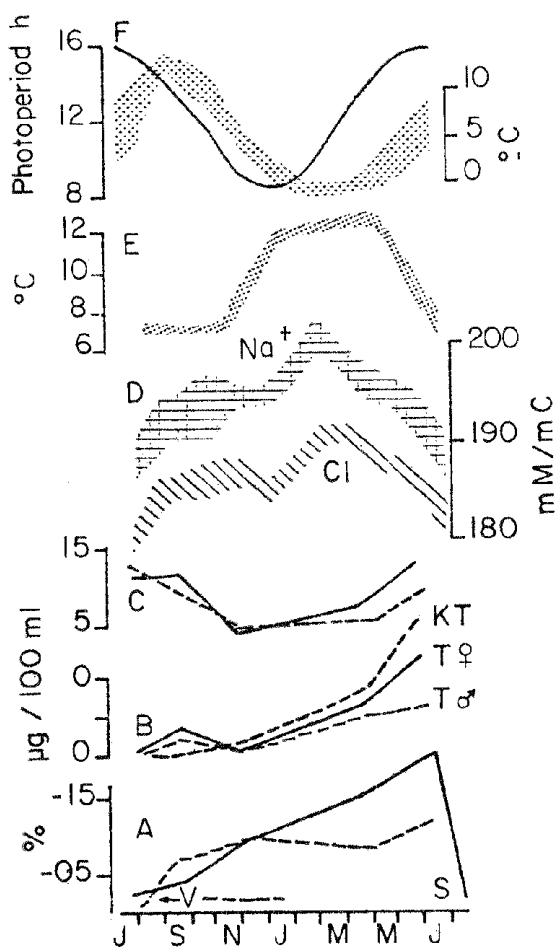


Fig. 21 - Circannual changes of GSI (A), steroids (B-C), plasma  $\text{Na}^+\text{Cl}^-$  (D) and freezing point depression (E) in winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*); correlation with water temperature and photoperiod (F), (A, B, C: after CAMPBELL, 1975 and CAMPBELL et al., 1976). — female, ---- male, KT ketotestosterone, T testosterone, V vitellogenesis, S spawned, C cortisol/cortisol ratio. (D, E, F after FLETCHER, 1977).

mental timing or helping agent for some species such as salmonids (fig. 25) and gasterosteids (DE VLAMING, 1972). The presence of a photosensitive circadian rhythm, responsible for the annual reproductive cycle in birds, has been demonstrated in some fish which reproduce under long photoperiod: stickleback (BAGGERMAN, 1972), *Heteropneustes fossilis* (SUN-

DARARAJ & VASAL, 1976) and *Oryzias latipes* (CHIAN, 1976). The effect of photoperiodic variation on the reproductive cycle may be mediated through an endogenous light-receptivity cycle in some fish.

### B. Circadian rhythm.

Circadian endocrine rhythm has been demonstrated in fish. The gonadotropin level may vary over a 24-hour period but variation seems to depend on season, photoperiod and even sex. In cyprinids, there is a peak in pituitary GTH concentration at 16h which disappears after pinealectomy. In goldfish, plasma c-GTH level varies according to temperature, photoperiod and sex (fig. 28). In salmonids, a circadian rhythm in pituitary GTH content was shown by O'CONNOR (1972), but the specificity of the assay used and the FSH reference were not convincing. Some oscillations in plasma t-GTH have been shown (fig. 29) after a 24-hour sampling period. A rise is observed just after sunset and the high variability suggests some individual variation at the time. SCHRECK et al. (1972,

Fig. 21 - Variazioni circannuali di GSI (A), steroidi (B-C), plasma  $\text{Na}^+\text{Cl}^-$  (D) e depressione del punto di congelamento (E) nella passera atlantica d'inverno (*Pseudopleuronectes americanus*); relazioni con la temperatura dell'acqua ed il fotoperiodo (F), A, B, C: secondo CAMPBELL, 1975 e CAMPBELL & C., 1976). — femmina; ---- maschio, KT ketotestosterone, T testosterone, V vitellogenisi, S deposto, C rapporto cortisolo/cortisolo. (D, E, F secondo FLETCHER, 1977).

1973) sampling 4 times a day did not find major circadian variations in androgens and estrogens.

### III. General conclusions

Most species of teleost fish exhibit an annual reproductive cycle correlated with some climatic events. In the temperate zones, photo-

periodic and temperature variations are the most obvious environmental factors determining or favouring this cycle. In the tropical zones, photoperiod and temperature are also involved but additional factors, such as the

tion, oviposition, spermiation+sperm release and spawning behavior).

Gametogenesis appears to depend on regular and long-term changes: circannual variations in temperature or photoperiod in some species;

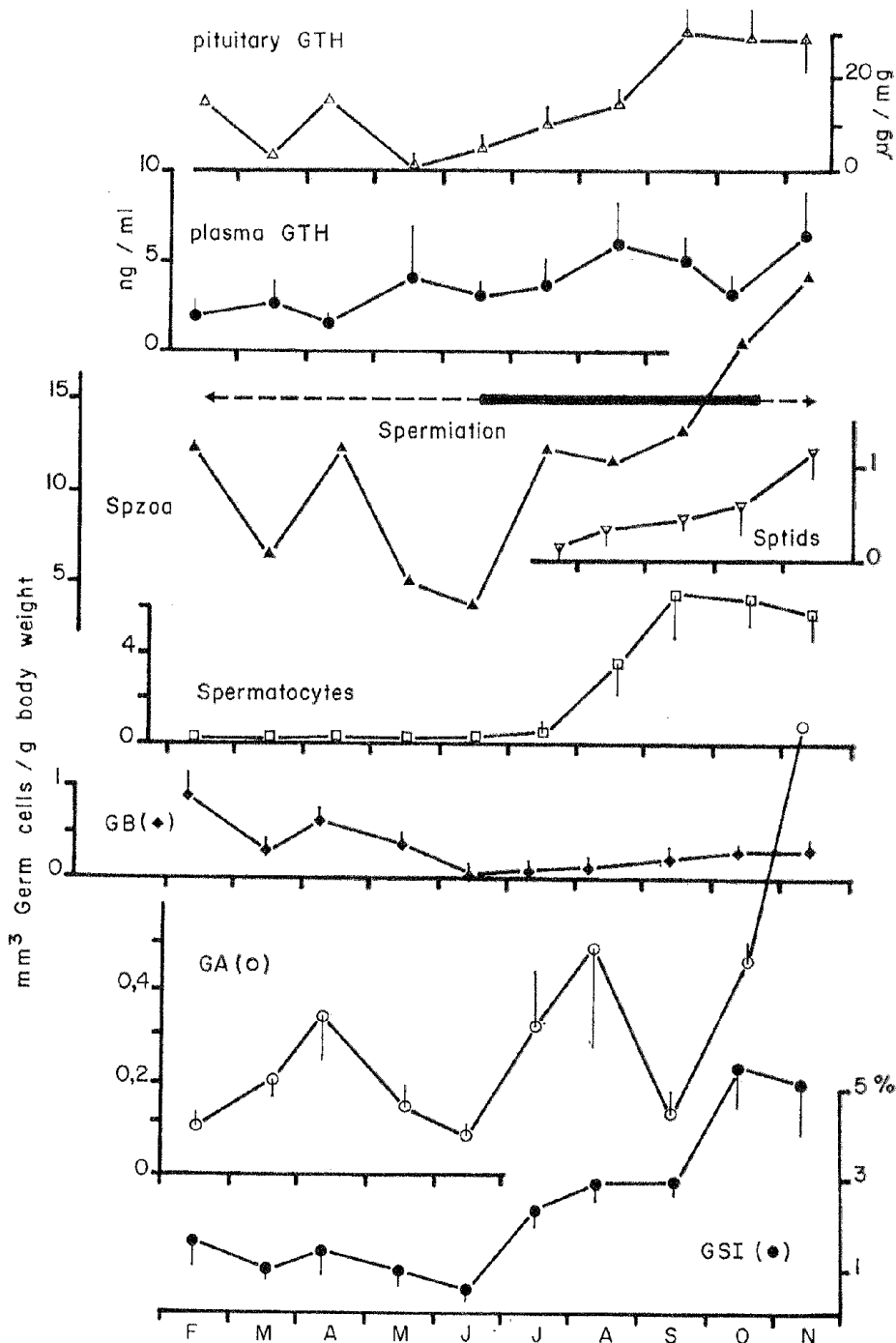


Fig. 22 - Spermatogenic cycle and GTH changes in adult common carp (from WEIL, unpublished).

Fig. 22 - Ciclo spermatogenico e variazioni di GTH nella carpa comune adulta (da WEIL, non pubblicato).

rainy season, intervene. The timing agents of the annual reproductive cycles observed in fish under the equator are less obvious (e.g. temperature, food availability, rainfall, sunshine).

The two parts of the reproductive cycle include gametogenesis and spawning (ovula-

tion, oviposition, spermiation+sperm release and spawning behavior). Gametogenesis appears to depend on regular and long-term changes: circannual variations in temperature or photoperiod in some species; both temperature and photoperiod, sometimes interactive, in others. The presence of a circadian light-sensitive phase has been demonstrated in fish, suggesting that induction of gametogenesis by photoperiodic change is mediated through an endogenous daily rhythm. Endo-

crine studies have shown that relatively low and regularly increasing amounts of GTH are required for gametogenesis, indicating a secretion-type of « tonic release » compatible with regular change.

Appearing to be the most critical period of the reproductive cycle, spawning seems to require more specific stimuli, even in fish with continuous reproduction. These stimuli may be a thermal shock in the temperate zones (cy-

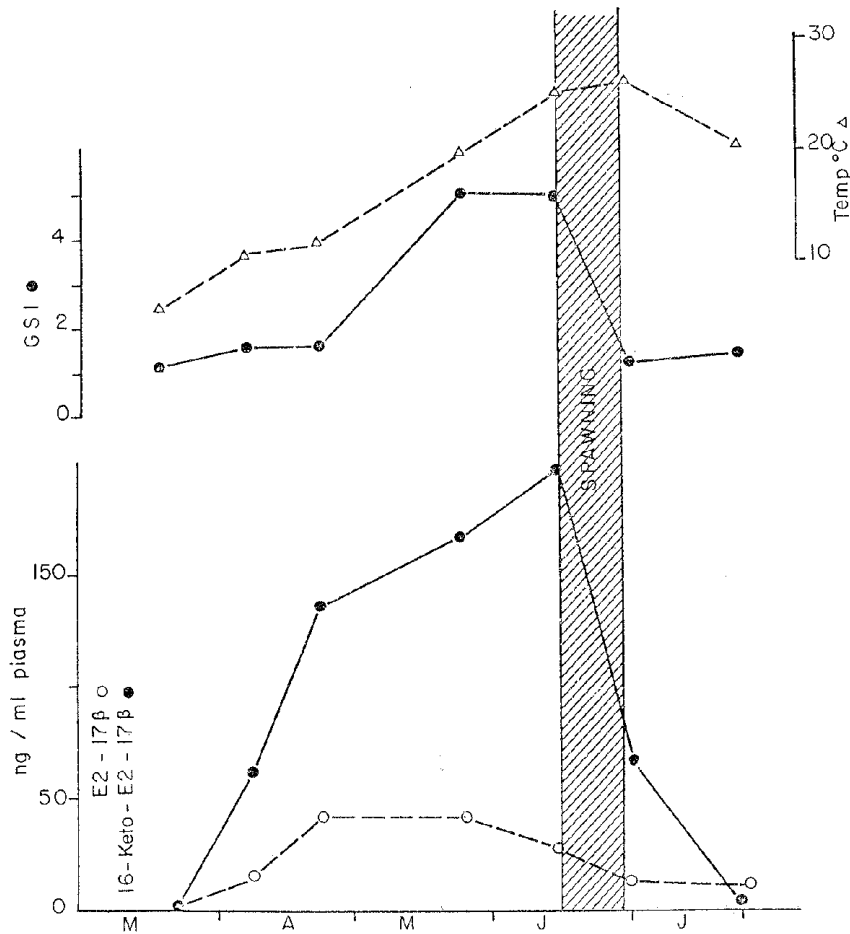


Fig. 23 - Variation of GSI, plasma estradiol 17β and 16-ketoestradiol 17β in carp during the reproductive cycle (fluorescence) (from ELEFTHERIOU et al., 1968) (Shaded area: spawning period).

Fig. 23 - Variazioni di GSI, estradiolo 17 beta plasmatico e 16-ketoestradiolo 17 beta in carpa durante il ciclo riproduttivo (fluorescenza) (da ELEFTHERIOU & C., 1968) (aree ombreggiate: periodo riproduttivo).

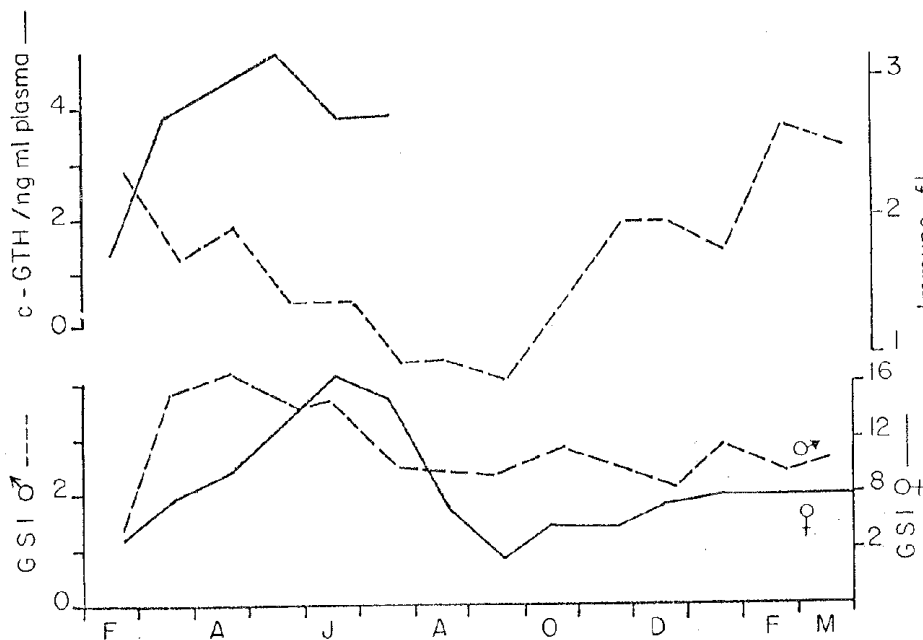


Fig. 24. - Annual variation in GSI, intensity of fluorescence in the gonadotropic pituitary cell (males) and plasma c-GTH in goldfish (ESCAFFRE and GILLET, unpublished).

Fig. 24. - Variazione annuale in GSI, intensità di fluorescenza nelle cellule ipofisarie gonadotropiche (maschi) e c-GTH plasmatico in pesce rosso (ESCAFFRE e GILLET, non pubblicato).

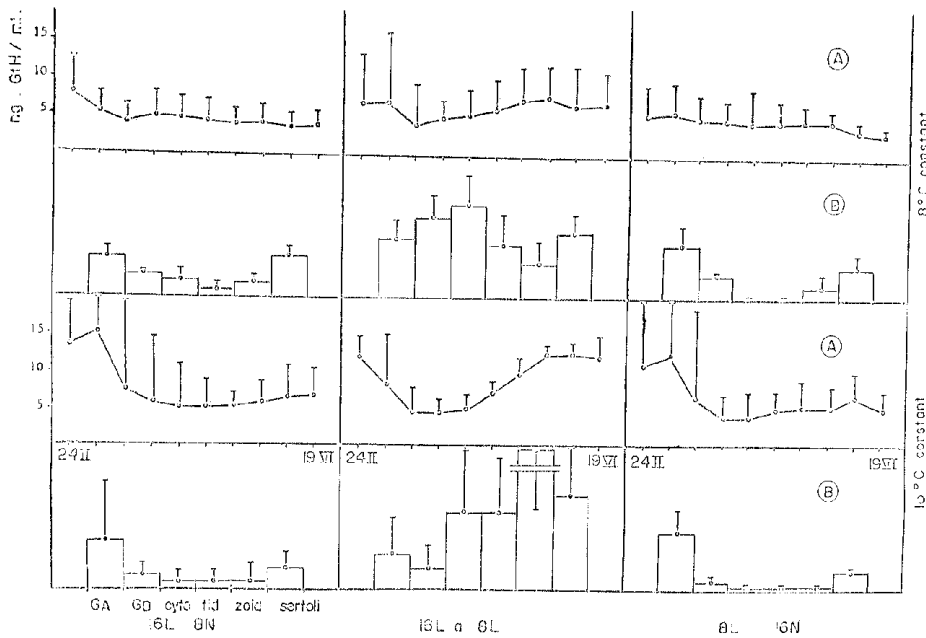


Fig. 25. - Effect of various photoperiodic regimes of the gonadal development and plasma t-GTH ( $\pm$ SD) of male rainbow reared under constant temperature ( $16^{\circ}\text{C}$  and  $8^{\circ}\text{C}$ ) (BRETON and BILLARD, 1977); gonadal development is expressed by the germ cell index for type A and B spermatogonia (GA-GB), spermatocytes (cyte), spermatids (tid), spermatozoa (zoid) and sertoli cells (Sertoli).

Fig. 25. - Effetto di vari regimi fotoperiodici nello sviluppo gonadico e t-GTH plasmatico ( $\pm$ SD) di maschio di iridea allevato a temperature costanti ( $16^{\circ}\text{C}$  e  $8^{\circ}\text{C}$ ) (BRETON & BILLARD, 1977); lo sviluppo gonadico è espresso dall'indice delle cellule germinali per gli spermatogoni di tipo A e B (GA-GB), spermatociti, spermatidi, spermatozoi e cellule di Sertoli.

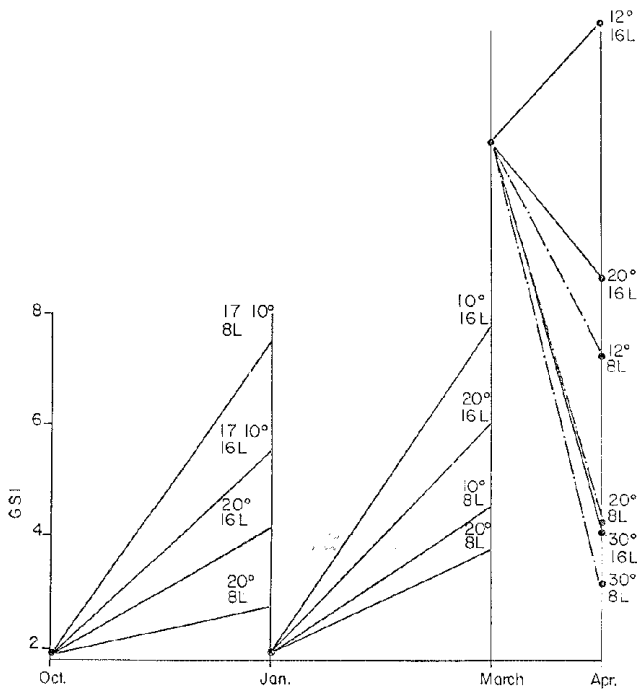


Fig. 26. - Effects of various photoperiod-temperature combinations on gonadal development (GSI) in the goldfish (after GILLET et al., 1978).

Fig. 26. - Effetti di varie combinazioni fotoperiodo-temperatura sullo sviluppo gonadico (GSI) nel pesce rosso (sec. GILLET & C., 1978).

prinids, pike) or flooding, rainfall and probably many others in the tropical and equatorial zones. Endocrine studies indicate that ovulation usually occurs after a surge of GTH (associated with other hormonal changes and variation in gonadal receptivity to GTH) probably due to climatic stimuli. It is thus likely that spawning is triggered by a climatic event and corresponds to environmental adaptation, bearing in mind that hatching occurs soon after

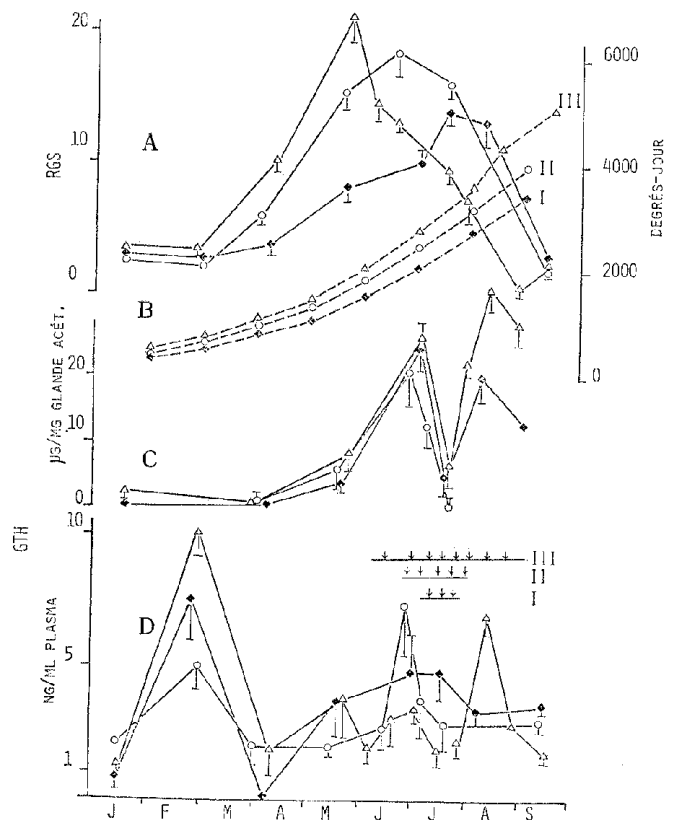


Fig. 27. - Annual reproductive cycle of female tench under three thermal regimes I (natural), II ( $I + 3^{\circ}\text{C}$ ), and III ( $II + 3^{\circ}\text{C}$ ). A: GSI, B: temperature (total degree-days), C: pituitary content in immunoreactive gonadotropin (c-GTH equivalent), D: plasma gonadotropin (BRETON et al., 1980 b).

Fig. 27. - Ciclo annuale riproduttivo della tinca femmina sotto tre regimi termici I (naturale), II ( $I + 3^{\circ}\text{C}$ ), e III ( $II + 3^{\circ}\text{C}$ ). A: GSI, B: temperatura (gradi-giorno totali), C: contenuto ipofisario in gonadotropina immunoreattiva (c-GTH equivalente), D: gonadotropina plasmatica (BRETON & C., 1980 b).

reproduction, at least for small-egg breeders, and that vulnerable larvae require minimal environmental conditions. However, this « triggered » concept may be associated with endogenous rhythms since they are, for example,

present in *O. latipes* ovulation-oviposition. Mammalian species have developed an endogenous cycling mechanism for ovulation but because of thermoregulation, gestation and suckling they are less dependent on the immediate environment than fish.

*Acknowledgments.* We wish to thank our colleagues Ms. ESCAFFRE, Drs. BRETON FOSTIER, GILLET & JALABERT and REINAUD for their personal results, advice and criticism and Ms. DAIFUKU who edited the manuscript. The graphs were drawn or redrawn by M. GALLÉ. The laboratory work was funded partly by grants from the E.E.C., E.D.F., C.N.R.S. and C.S.P.

REFERENCES - BIBLIOGRAFIA

AHSAN, S. N. (1966) - Can. J. Zool. 44, 149-159.  
 BAGGERMAN, B. (1972) - Gen. Comp. Endocrinol. Suppl. 3, 466-476.  
 BARA, G. (1960) - Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser B. 25, 49-91.  
 BARNABE, G. (1976) - Thesis, Univ. Sci. Tech. du Languedoc, 426 pp.  
 BARNEY, R. L. and ANSON, B. J. (1921) - Anat. Rec. 22, 317-335.  
 BARR, W. A. (1963) - Gén. Comp. Endocrinol. 3, 197-204.  
 BARR, W. A., HOBSON, B. M. (1964) - Gén. Comp. Endocrinol. 4, 608-613.  
 BEACH, A. W. (1959) - Can. J. Zool. 37, 615-625.  
 BELSARE, O. K. (1965) - Ph. D. Univ. Ujjain, Inde.  
 BILLARD, R. (1966) - Thèse 3ème cycle Fac. Sci. Lyon, 83 pp.  
 BILLARD, R. (1968) - C. R. Acad. Sci. 266, 2287-2290.  
 BILLARD, R. (1969) - Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys. 9, 251-271.  
 BILLARD, R., SOLARI, A. and ESCAFFRE, A. M. (1974) - Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 14, 87-104.  
 BILLARD, R., and PETER, R. P. (1977) - Gen. Comp. Endocrinol. 32, 213-220.  
 BILLARD, R., DUPONT, J., and BARNABE, G. (1977) - Aquaculture, 11, 363-367.

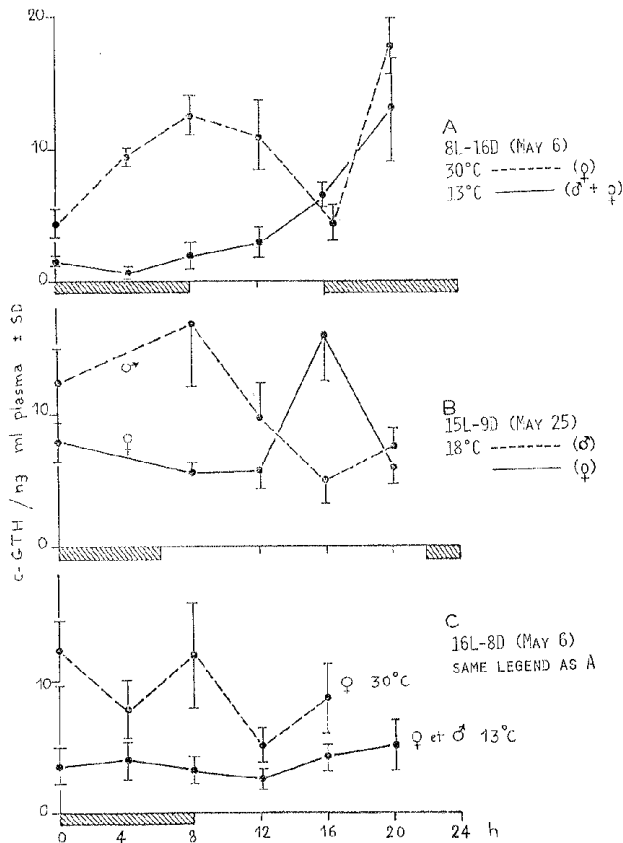


Fig. 28. - Circadian rhythms in GTH plasma concentration during a 24h period in goldfish maintained under various environmental conditions (GILLET, unpublished).

Fig. 28. - Ritmo circadiano nella concentrazione plasmatica di GTH durante un periodo di 24 ore in pesce rosso tenuto sotto diverse condizioni ambientali (GILLET, non pubbl.).

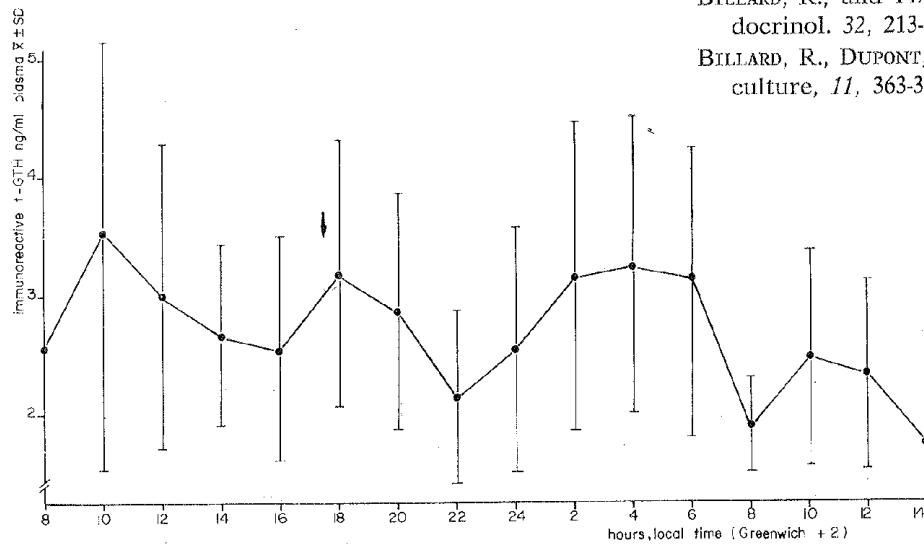


Fig. 29. - Circadian change in female rainbow trout (after BRETON et al. unpublished). Arrow indicates sunset time (12-13 May, 1977).

Fig. 29. - Variazioni circadiane nella femmina di iridea (sec. BRETON & C., non pubbl.). La freccia indica il tempo del tramonto (12-13 maggio 1977).

- BILLARD, R., BRETON, B. (1978) - In Rhythmic activity of fishes, J. E. Thorpe, Ed. Acad. Press, 31-45.
- BILLARD, R., BRETON, B., FOSTIER, A., JALABERT, B., WEIL, C. (1978) - In: Comp. Endocrinol., Gaillard and Boer Eds., Elsevier/North Holland, Medical Press, Amsterdam 37-48.
- BRETON, B., BILLARD, R., JALABERT, B. (1972) - Gen. Comp. Endocrinol., 18, 463-468.
- BRETON, B., BILLARD, R. (1977) - Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 17, 331-340.
- BRETON, B., HOROSZEWICZ, L., BILLARD, R., BIENIARZ, K. (1980a) - Reprod. Nutr. Develop., 20, 105-118.
- BRETON, B., HOROSZEWICZ, L., BIENIEAZ, K., EPLER, P. (1980b) - Reprod. Nutr. Develop., 20, 1011-1024.
- BRUSLE, J., BRUSLE, S. (1975) - Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 39, 313-320.
- BULLOUGH, W. S. (1939) - Proc. Zool. Soc. London, 109, 79-102.
- BURGER, J. W. (1939) - Biol. Bull., 77, 96-103.
- BUTSKAGA, N. A. (1955) - Dokl. Akad. Nauk. SSSR, 100, 809-812.
- CAMPBELL, C. M. (1975) - Ph. D. Thesis Memorial Univ. of Newfoundland, St John's.
- CAMPBELL, C. M., WALSH, J. M., IDLER, D. R. (1976) - Gen. Comp. Endocrinol., 29, 14-20.
- CAPORICCIO, B. (1976) - Thèse 3è cycle, Univ. Sci. Techn. Languedoc.
- CHAN, K. K. S. (1976) - Can. J. Zool., 54, 852-856.
- CONTINI, A., DONATO, A. (1973) - Mem. Biol. Mar. Oceanogr. Messina, 3, 173-184.
- CRIM, L. W., WATTS, E. G., EVANS, D. M. (1975) - Gen. Comp. Endocrinol., 27, 62-70.
- CRIM, L. W., PETER, R. E., BILLARD, R. (1976) - Gen. Comp. Endocrinol., 30, 77-82.
- DOVEL, W. L., MIHURSKY, J. A., Mc ERLEAN, A. J. (1969) - Chesapeake Sci., 10, 104-119.
- EATON, R. G., FARLEY, R. D. (1974) - Copeia, 195-204.
- EGAMI, N., NAMBU, M. (1961) - J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Ser. IV, 9, 263-278.
- EGAMI, N., HYODO-TAGUCHI, Y. (1967) - Exp. Cell. Res., 47, 665-667.
- ELEFTHERIOU, B. E., NORMAN, R. L., SUMMERFELT, R. (1968) - Steroids, 11, 89-95.
- ESCAFFRE, A. M., BILLARD, R. (1976) - Cahiers lab. Montereau, 3, 43-46.
- FLETCHER, G. L. (1977) - Can. J. Zool., 55, 789-795.
- FONTAINE, M., CALLAMAND, O., VIBERT, R. (1950) - Ann. Stat. Cent. Hydrobiol. Appl., 3, 43-46.
- FOURNIER, P., MAGNIN, E. (1975) - Nat. Can., 102, 181-187.
- GAMULIN, T., HURE, J. (1956) - Nature, 177, 193-194.
- GILLET, C., BRETON, B., BILLARD, R. (1978) - Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 18, 1045-1049.
- GOKHALE, S. V. (1957) - Indian J. Fish., 4, 92-112.
- GRAHAM, J. B. (1972) - Physiol. Zool., 45, 1-13.
- GUPTA, S. (1975) - J. Fish. Biol., 7, 775-782.
- HANN, H. W. (1927) - J. Morph., 43, 427-497.
- HARRINGTON, R. W. (1950) - Copeia, 4, 304-311.
- HARRINGTON, R. W. (1963) - Physiol. Zool., 36, 325-341.
- HEINS, D. C., CLEMMER, G. H. (1976) - J. Fish. Biol., 8, 365-379.
- HENDERSON, N. E. (1962) - Can. J. Zool., 40, 631-641.
- HOMANS, R. E. S., VLADYKOV, V. D. (1954) - J. Fish. Res. Board Can., 11, 535-542.
- HONMA, Y., TAMURA, E. (1962) - Jap. J. Ichtyol., 9, 135-152.
- HUBBS, C. (1976) - Copeia, 386-388.
- HYDER, M. (1970) - J. Zool. London, 162, 179-195.
- JALABERT, B., BRETON, B., BILLARD, R. (1974) - Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 14, 217-228.
- JAMES, M. F. (1946) - J. Morph., 79, 63-92.
- JOHN, K. R. (1963) - Copeia, 286-291.
- JONES, J. W. (1940) - Proc. Roy. Soc. Ser. B, Biol. Sci., 128, 499-509.
- KHANNA, D. V. (1958) - Indian J. Fish., 5, 282-290.
- KIENER, A. (1963) - C.I.F.T. Ed., 160 pp.
- LAGIOS, M. D. (1965) - Gen. Comp. Endocrinol., 5, 207-221.
- LAHAYE, J. (1972) - Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 36, 191-207.
- LAPIN, V. I. (1973) - J. Ichtyol., 13, 262-274.
- LE GALL, S. (1969) - Vie et Milieu, 1A, 153-234.
- LIZENKO, Y. I., SIDEROV, V. S., POTAPOVA, O. I. (1975) - J. Ichtyol., 15, 465-472.
- LOFTS, B., MARSHALL, A. J. (1957) - Quart. J. Micro. Sci., 98, 79-88.
- MACKAY, N. J. (1973) - Aust. J. Zool., 21, 67-74.
- MARSHALL, J. A. (1967) - Anim. Behaviour, 15, 510-513.
- MATHUR, D. S. (1962) - Zool. Poloniae, 12, 131-144.
- MAY, R. D. (1979) - Fish. Bull., 76, 900-904.
- MENDOZA, J. (1962) - Biol. Bull., 123, 351-365.
- MERRIMAN, D., SCHIEDL, H. J. (1941) - J. Exp. Zool., 88, 431.
- MERRINER, J. V. (1976) - Fish. Bull., 74, 18-26.
- MIESKOWSKA, A., JASINSKI, A. (1973) - Bull. Acad. Pol. Sci., 21, 395-398.
- MOREAU, J. (1970) - Thèse 3è cycle, Fac. Sci. Paris, 112 pp.
- MOREAU, J. (1979) - Thèse Doc. Etat, Univ. Toulouse.
- MOSER, G. H. (1967) - J. Morph., 123, 329-353.
- MUNRO, J. L., GAUT, V. C., THOMPSON, R., REESON, P. H. (1973) - J. Fish. Biol., 5, 69-84.
- NORCROSS, J. J., RICHARDSON, S. L., MASSMAN, W. H., JOSEPH, E. B. (1974) - Trans. Amer. Fish. Soc., 103, 477-497.
- NOZAKI, M. et al. (1976) - Zool. Mag. Tokyo, 85, 156-158.
- O'CONNOR, J. M. (1972) - Comp. Biochem. Physiol., 43A, 739-746.
- OKERA, W. (1974) - J. Fish. Biol., 6, 801-812.



- OZON, R. (1972) - In Steroids in nonmammalian vertebrates (D. R. Idler Ed.) 329-389 and 390-414. Academic Press, London.
- PAPADODOL, M. (1962) - Stud. Cercet. Biol. Ser. Biol. anim., 14, 393-400.
- PAYNE, A. I. (1975) - J. Zool., 176, 247-269.
- PITT, T. K. (1966) - J. Fish. Res. Board Can., 23, 651-672.
- QUASIM, S. Z. (1973) - Indian J. Fish., 20, 166-181.
- RAI, B. P. (1965) - Acta. Anat., 62, 461-475.
- RAO, K. S. (1967) - J. Mar. Biol. Ass. India, 9, 303-322.
- RASTOGI, R. K. (1969) - Acta anat., 72, 624-639.
- ROBINSON, E. J., RUGH, R. (1943) - Biol. Bull. 84, 115-125.
- SANDOR, T., IDLER, D. R. (1972) - In Steroids in nonmammalian vertebrates, (D. R. Idler Ed.) Acad. Press, London, 6-36.
- SANGALAND, G. B., FREEMAN, H. C. (1974) - Biol. Reprod., 11, 429-435.
- SATHYANESAN, A. G. (1963) - Proc. Nat. Sci. India, 28, 497-506.
- SCHMIDT, P. J., IDLER, D. R. (1962) - Gen. Comp. Endocrinol., 2, 204-214.
- SCHRECK, C. B., LACKEY, R. F., HOPWOOD, M. L. (1972) - Copeia, 865-868.
- SCHRECK, C. B., LACKEY, R. F., HOPWOOD, M. L. (1973) - J. Fish. Biol., 5, 227-230.
- SCHRECK, C. B., HOPWOOD, M. L. (1974) - Trans. Am. Fish. Soc., 103, 375-378.
- SCHWASSMANN, H. O. (1971) - In Fish Physiology (Hoar and Randall Eds.), VI, 371-428, Acad. Press, London.
- SCOTT, D. B. C. (1979) - Symp. Zool. Soc. London, 19, 715-730.
- SHIKHSHABEKOV, M. M. (1974) - J. Ichtyol., 14, 79-87.
- SICILIANO, M. J. (1972) - J. Fish Biol., 4, 131-140.
- SMITH, C. L., YOUNG, P. H. (1966) - Calif. Fish and Game, 52, 283-292.
- STACEY, N. E., COOK, A. F., PETER, R. E. (1979) - Gen. Comp. Endocrinol., 37, 246-249.
- STEPKINA, M. V. (1973) - J. Ichtyol., 13, 641-649.
- SUMMERFELT, R. C., MINCKLEY, C. O. (1969) - Trans. Amr. Fish. Soc., 98, 444-453.
- SUNDARARAJ, B. I. (1960) - Acta Anat., 40, 305-322.
- SUNDARARAJ, B. I., VASAL, S. (1976) - J. Fish. Res. Biol. Canada, 33, 959-973.
- TAKAHASHI, S. (1974) - Bull. Jap. Soc. Sci. Fish, 40, 847-857.
- TAMURA, E., HONMA, Y. (1973) - Bull. Jap. Soc. Sci. Fish, 39, 1003-1011.
- TURNER, C. C. (1938) - Biol. Bull., 75, 56-65.
- TURNER, P. R., SUMMERFELT, R. C. (1971) - Amer. Fish. Soc. Spec. Publ., 8, 107-119.
- VAN DER ECKHROUDT, J. P. (1946) - Ann. Soc. Zool. Belg., 77, 83-89.
- DE VLAMING, V. L. (1972) - J. Fish. Biol., 4, 131-140.
- DE VLAMING, V. L. (1974) - In: Control of sex in Fishes (C. B. Schreck Ed.) Extension Division Virginia Polytechnic Institute and State University Blacksburg, Virginia, 13-83.
- WEIBE, J. P. (1968) - Can. J. Zool., 46, 1221-1234.
- WINGFIELD, J. C., GRIMM, A. S. (1977) - Gen. Comp. Endocrinol., 31, 1-11.
- WOOTTON, R. J., EVANS, G. W. (1976) - J. Fish. Biol., 8, 385-395.
- YAMAUCHI, K., YAMAMOTO, K. (1973) - Ann. Zool. Jap., 46, 144-153.

R. BILLARD (\*):

## IL CICLO RIPRODUTTIVO NEI TELEOSTEI

### Introduzione

La riproduzione è una attività ciclica corrispondente a un adattamento alle variazioni ambientali. I pesci vivono in una varietà di ambienti che portano ad una grande differenza nei loro modelli riproduttivi. La riproduzione è legata all'ambiente attraverso il sistema endocrino; lo studio delle variazioni ormonali può aiutare a determinare il fattore più importante legato al ciclo riproduttivo. Questo lavoro descrive alcuni tipi di cicli riproduttivi e discute le variazioni endocrine e le variazioni sperimentali della riproduzione. Altre recensioni

sono state pubblicate su tale argomento (SCHWASSMANN, 1971; BILLARD & BRETON, 1978; BILLARD & C., 1978; SCOTT, 1979).

### I. Tipi di cicli riproduttivi

#### A. Pesci di zone temperate

1. *Gametogenesi*. Tre principali gruppi di pesci possono essere identificati per mezzo del periodo durante il quale avviene la spermatogenesi e l'oogenesi + la vitellogenesi. Questi eventi possono essere in relazione ai principali fattori ambientali di fotoperiodo e temperatura. Qui sono presentati solo alcuni esempi di

ognuno di questi gruppi, in base alla recente letteratura.

a) Gruppo I: gametogenesi in estate e autunno (calo del fotoperiodo e temperatura) (Tabella 1). La gametogenesi della trota europea comincia all'inizio dell'estate (cioè inizio della vitellogenesi nelle femmine e divisione degli spermatozoni di tipo B nei maschi) e il GSI aumenta regolarmente durante questa stagione.

Normalmente la spermatogenesi termina in settembre-ottobre e la vitellogenesi in ottobre-novembre. Un esempio del ciclo riproduttivo della trota è dato nella Fig. 1 (vedi anche Fig. 13 a 16). Tutti i salmonidi presentano lo stesso ciclo autunnale caratteristico: *Salmo salar* (JONES, 1940), *Salvelinus fontinalis* (HENDERSON, 1962), *Plecoglossus altivelis* (HONMA & TAMURA, 1962). Altre specie possono anche essere incluse in questo gruppo: *Embiotoca jacksoni* (LAGIOS, 1965), *Sebastes paucispinis* (MOSER, 1967), *Cymatogaster aggregata* (femmine) (WEIBE, 1968), *Dicentrarchus labrax* (branzino) (Fig. 2).

b) Gruppo II: gametogenesi in autunno, inverno e primavera (Tabella 2). Il ciclo del triotto è dato dalla Fig. 3. In autunno il numero di spermatozoni di tipo B sale. La meiosi inizia nel tardo dicembre e continua fino ad aprile. La spermiogenesi avviene in marzo, aprile e maggio. Gli spermatozoi sono molto abbondanti in maggio-giugno. SHIKHSHABEKOV (1974) ha descritto un ciclo simile nella varietà *Caspicus*. Molte altre specie che dimostrano lo stesso periodo di gametogenesi sono: *Hippoglossoides platessoides* (PITT, 1966), *Pleuronectes platessa* (BARR, 1963; LAHAYE, 1972), *Pseudopleuronectes americanus*, *Hypseleotris galii* (MACKAY, 1973), *Agonus cataphractus* (Fig. 4), *Abramis brama* (SHIKHSHABEKOV, 1974), *Couesius plumbeus* (AHSAN, 1966).

c) Gruppo III: gametogenesi nel tardo inverno e primavera (Tabella 3). In alcune specie, la gametogenesi comincia nel tardo dicembre e gennaio e finisce nella tarda primavera o principio dell'estate (*Tinca tinca*; Fig. 5). Alcuni spermatozoni di tipo B e pochi spermatozoi si possono vedere in gennaio. Il loro numero aumenta progressivamente fino a giugno. La spermiogenesi comincia in maggio e continua fino ad agosto. Dati disponibili nella letteratura dimostrano che vi possono essere incluse le seguenti specie: maschio di *Cymatogaster aggregata*

(WEIBE, 1968), *Plyodictus olivaris* (TURNER & SUMMERFELT, 1971), *Paralabrax clatharus* (SMITH & YOUNG, 1966), *Notropis stramineus* (SUMMERFELT & MINCKLEY, 1969), *Scomber scomber* (BARA, 1960), *Chromis chromis* (CONTINI & DONATO, 1973), *Cynoscion regalis* Fig. 6 (MERRINER, 1976), *Epinephelus* (BRUSLE & BRUSLE, 1975).

2. Stagione di riproduzione. Nelle zone temperate si possono identificare tre principali periodi di riproduzione (Fig. 7):

- tardo autunno e inizio inverno (salmonidi; gruppo I in questo lavoro);
- inizio primavera (luccio, pesce persico, sandra);
- tarda primavera e inizio estate (ciprinidi).

Qualche specie si riproduce in estate: *Chromis chromis* (CONTINI & DONATO, 1973), *D. diaphanus* (FOURNIER & MAGNIN, 1975), *Notropis longirostris* (HEINS & CLEMMER, 1976), ma la maggior parte di queste frègola ad intermittenza. La durata del periodo della deposizione può dipendere dalla latitudine: in URSS, per esempio, la stagione della deposizione varia in *A. brama* da 58 a 60 giorni nel nord a 16 giorni nel Delta del Volga (SHIKHSHABEKOV, 1974). Il periodo di espulsione dei prodotti sessuali è generalmente più lungo della stagione di riproduzione, specialmente nei maschi. L'emissione dello sperma incomincia prima dell'ovulazione e può essere osservata mediante la spremitura manuale molto tempo dopo che la stagione della riproduzione è terminata. La risalita dei maschi di trota è stata notata in maggio (BILLARD, dato non pubblicato) e di una carpa in novembre (SHIKHSHABEKOV, 1974). E' stato dimostrato più tardi che lo sperma prelevato alla fine della stagione riproduttiva è di scarsa qualità (BILLARD e C., 1977).

3. Conclusione. Vari schemi annuali di riproduzione possono essere identificati nei pesci delle zone temperate. Questi schemi non sono caratteristici di alcun gruppo. I ciprinidi si trovano sia nel gruppo II (triotto) che nel III (*tinca*). La maggior parte delle specie di salmonidi appartiene al gruppo I, ma il temolo depone in primavera. A volte la maturazione sessuale del maschio e della femmina non corrisponde bene: la femmina del luccio, ad esempio, può ovulare prima che il maschio abbia

maturato lo sperma. Il caso estremo è quello del pesce viviparo, *Cymatogaster aggregata*, dove i maschi producono in estate lo sperma, che è conservato dopo la copula nell'ovaio femminile (gruppo I) fino alla fine della vitellogenesi e la maturazione dell'ocita in gennaio.

La gametogenesi e la stagione di riproduzione dura più a lungo nei pesci del gruppo II. Anche la durata dell'incubazione potrebbe essere considerata. Quando la riproduzione avviene in inverno, il periodo della schiusa delle specie di acqua dolce (specialmente salmonidi) è ritardato a causa della grande quantità del vitello e della bassa temperatura. Per esempio, nel nord della Svezia il salmone depone in autunno e lo stadio dell'inizio dell'alimentazione avviene 5 o 6 mesi dopo. Lo stesso fenomeno accade in minor grado nel luccio che depone nel tardo inverno: le uova sono più grandi e l'incubazione (130 gradi giorno) dura più a lungo di quella dei pesci che depongono in primavera. Se si considera il periodo della schiusa, il gruppo I e II si sovrappongono e qualunque sia la stagione di riproduzione, gli avannotti sono liberati nell'acqua nel tardo inverno e inizio estate quando il cibo è abbondante.

## B. Pesci della zona tropicale ed equatoriale

1. *Tilapia*. Sulla tilapia sono stati svolti alcuni studi in pratica nelle zone tropicali o equatoriali. In quest'ultima zona, sebbene i fattori ambientali come il fotoperiodo e la temperatura non variano molto, esiste una attività riproduttiva stagionale corrispondente all'inizio della stagione delle piogge.

MOREAU (1970) dimostrò che la stagione della riproduzione in Madagascar si verifica durante l'estate australe e coincide con la più alta temperatura, la stagione delle piogge e la disponibilità di cibo. Il tasso di crescita è anche massimale durante questo periodo (Fig. 8). KIENER (1963) dimostrò che alla stessa latitudine (cioè lo stesso regime di fotoperiodo) la durata del periodo di riproduzione varia con l'altitudine e probabilmente con la temperatura (Fig. 9). Dati da parte di HYDER (1970) su *T. leucostica* nella zona equatoriale non sono troppo chiari (Fig. 10). L'attività testicolare stagionale osservata in autunno e inverno e in periodo di quiescenza in estate può a mala pe-

na essere correlata con i fattori ambientali conosciuti.

Nelle femmine la variazione di GSI non è sempre correlata con la percentuale di femmine in riproduzione particolarmente in giugno o luglio. Immagini istologiche mostrano un periodo di quiescenza da luglio a settembre come nei maschi. Questa mancanza di attività delle gonadi non può essere correlata con i fattori ambientali noti, sebbene HYDER concludeva che l'illuminazione e la temperatura potessero avere un effetto (bisognerebbe sottolineare che la temperatura dell'aria non è necessariamente correlata con la temperatura dell'acqua). L'effetto della pioggia su tilapia è controverso (vedi HYDER per la discussione).

2. *Altre specie di pesci tropicali*. PAYNE (1975) studiando un ciprinide tropicale di fiume, *Barbus liberiensis*, dimostrò un ciclo annuale riproduttivo con una fase di aumento nell'attività delle gonadi (da gennaio ad aprile) e un periodo di riproduzione (maggio-luglio) seguiti da un periodo di quiescenza (Fig. 11).

Tra i possibili fattori importanti che danno inizio ai vari stadi della riproduzione, la caduta delle piogge coincide con l'inizio della stagione della riproduzione. La fine di tale stagione corrisponde con una bassa condizione somatica, bassa temperatura dell'acqua e diminuzione delle piogge. La gametogenesi incomincia durante l'inizio del periodo secco e si verifica con lieve aumento della temperatura, di fotoperiodi e concentrazioni ioniche dell'acqua. Alla fine della gametogenesi, nessun pesce mostrava un intestino anteriore vuoto. Un ciclo di riproduzione annuale simile è stato descritto per *Barbus* e *Heteropneustes fossilis* in India (MATHUR, 1962; SUNDARARAJ & VASAL, 1976). Questi sembrano i cicli osservati nelle zone temperate e potrebbero essere inclusi nel gruppo III.

La deposizione dei pesci nella scogliera dei Caraibi è stata studiata da MUNRO & C. (1973) in ambiente tropicale. La maggior parte delle specie studiate depone prevalentemente in febbraio, marzo e aprile quando la temperatura dell'acqua è minima o circa 28 °C. Il pesce « sergente maggiore » (*Abudefduf saxatilis*) che è euritermico (GRAHAM, 1972), ha due principali periodi di deposizione, da marzo ad aprile e da luglio a settembre. OKERA (1974) indica una sta-

gione annuale di deposizione da 3 a 4 mesi (agosto a novembre) nell'Oceano Indiano per *Sardinella gibbosa* e una più lunga (almeno da agosto fino a febbraio) per *S. alberella*. Il ciclo riproduttivo di alcuni pesci vivipari è stato studiato da MENDÓZA (1962) che trovò grandi variazioni nella durata della stagione riproduttiva per 3 specie che vivono nella stesso lago: un ciclo riproduttivo breve con una deposizione per *Allophorus* e *Goodea* e una stagione di riproduzione estesa per 8-9 mesi per *Neophorus*.

3. *Pesci che riproducono continuamente durante tutto l'anno.* Negli studi di MUNRO & C. (1973), due gruppi di pesci tropicali, Carangidi e Lutianidi, sembrano deporre durante tutto l'anno. Alcune altre specie di pesci si possono riprodurre tutto l'anno a patto che le condizioni ambientali siano favorevoli. Per esempio, la riproduzione continua è stata osservata in *Poecilia reticulata*, tenuto a 27 °C costantemente e con un fotoperiodo di 12 ore luce e 12 di buio (Fig. 12). La riproduzione di spermatozoi, valutata su un gruppo di 25 pesci, era continuamente durante tutto l'anno con qualche variazione. I giovani pesci nascevano continuamente per un periodo di 12 mesi. L'intervallo tra due parti era più lungo e più variabile in inverno che in estate. In altri pecilidi, come Gambusia, la riproduzione è virtualmente continua nei maschi e nelle femmine in condizioni favorevoli. BARNEY & ANSON (1921) consideravano che esiste un fenomeno ciclico nella produzione delle uova indipendentemente dalla temperatura e regolato dalla taglia della madre e dalle sue potenzialità metaboliche (necessità di un periodo di recupero). In un altro viviparo, *Brachyrhaphis episcopi*, TURNER (1938) notò che l'allevamento avviene durante tutto l'anno. Questo fenomeno di riproduzione continua è conosciuto agli acquaristi: i pesci d'acquario, tenuti in condizioni ambientali costanti, possono avere una gametogenesi continua, ma per indurre la deposizione sono necessari piccoli cambiamenti (temperatura, sostituzione dell'acqua).

4. *Conclusioni.* La maggior parte dei pesci di zone tropicali o equatoriali mostrano un ciclo annuale riproduttivo. I fattori ambientali responsabili delle varie fasi del ciclo non sono facilmente identificabili con le osservazioni pratiche, dove molti parametri variano nello

stesso tempo. La gametogenesi sembra avvenire con cambiamenti ambientali (incluse minime variazioni del fotoperiodo che il pesce può avvertire) ma molti eventi importanti, come la stagione delle piogge e le inondazioni, come dimostrato da KHANNA (1958) nella carpa Indiana, sono richieste per indurre l'ovulazione. Ciò sembrerebbe logico poiché durante la stagione delle piogge molto cibo è disponibile per i giovani. Al limite fra le zone temperate e tropicali JOHN (1963) notò che il ciclo riproduttivo di *Rhinichthys osculus* nelle montagne Chiricaua dell'Arizona è fondamentalmente regolato dal fotoperiodo ma che la deposizione è intensificata nei fiumi ingranditi e dalle veloci inondazioni che inducono la deposizione nella tarda estate.

#### C. Altri cicli associati con la riproduzione

Un ciclo stagionale è stato osservato nelle vescicole e nei dotti spermatici (RASTOGI, 1969). Altri organi oltre alle gonadi mostrano qualche variazione in attività o peso durante il ciclo annuale riproduttivo. Uno dei più evidenti è il fegato delle femmine. Il peso del fegato abitualmente aumenta durante il periodo di quiescenza (Fig. 4) o di risveglio delle gonadi (Fig. 13) ed è minimo alla fine della stagione della frègola. Questo organo è considerato come la principale riserva e fonte di lipidi per la vitellogenesi (TAKAHASHI, 1974). Questa variazione ciclica annuale del peso del fegato non sempre è collegata con l'attività delle gonadi: uno studio di 18 mesi sulla trota fario rilevò un incremento di GSI in dicembre durante il primo anno quando la trota era ancora immatura e durante il secondo anno dopo l'ovulazione (Fig. 13). Il contenuto di lipidi del corpo e dei visceri varia anche con la stagione e normalmente mostra un picco prima dell'inizio della vitellogenesi (RAO, 1967; SHIKHSHABEKOV, 1974; LIZENKO & C., 1975). La variazione è più grande nei maschi che nelle femmine (LAPIN, 1973). La variazione stagionale nell'attività nutrizia (HOMANS & VLADYKOV, 1954) e anche il ritmo nel consumo del cibo sono stati descritti (STEPKINA, 1973). E' stato dimostrato che il peso della ghiandola pituitaria varia durante il ciclo riproduttivo con un incremento durante il risveglio delle gonadi nel salmone (FONTAINE & C., 1950); nelle femmine della trota fa-

rio esso decresce quando inizia il risveglio delle gonadi, quindi sale dopo (Fig. 13).

La composizione del sangue varia durante tutto l'anno. L'attività della tiroide è bassa durante la stagione della riproduzione e dell'accoppiamento ed alta nel periodo di quiescenza in *Agonia cataphractus* (Fig. 4), ma in un gobide (*Leucopsarion petersi*), TAMURA & HONMA (1973) hanno trovato la più alta attività nella stagione di riproduzione. Allo stesso tempo essi osservarono un drastico ingrossamento dei parenchimi del timo e iperplasia dei corpi ultimobranchiali.

#### D. Ritmo di frègola

1. *Attività di frègola giorno-notte.* Il ciclo giornaliero di ovodeposizione di medaka, *Oryzias latipes* (ROBINSON & RUGH, 1943, è ben noto. Le uova sono deposte quasi ogni giorno appena prima dell'alba durante la stagione di riproduzione. In condizioni di illuminazione artificiale (14L:10D) la deposizione avviene 30 minuti dopo l'illuminazione (YAMAUCHI & YAMAMOTO, 1973). Un ulteriore lavoro di EGAMI e NAMBU (1961) mostrò che stimoli al di fuori della fotoperiodicità possono anche essere importanti nella determinazione del tempo dell'ovodeposizione. Altre specie che hanno un ritmo di deposizione circadiano sono state riportate. Il pesce oviparo ermafrodita *Rivulus marmoratus* mostra un ritmo di 24 ore di autofecondazione interna e ovodeposizione (HARRINGTON, 1963). Durante la stagione riproduttiva *Menidia audens* depone le uova specialmente al mattino (HUBBS, 1976).

Due specie di *Trichopsis* depongono le uova verso la fine del periodo di illuminazione (MARS-HALL, 1967) e *Pomatomus saltatrix* mostra una attività di deposizione giornaliera vicina al tramonto, tra le 19 e 21 (NORCROSS e C., 1974); questo è probabilmente legato al fotoperiodo. Similmente la sardina depone alla sera (GAMULIN e HURE, 1956).

Un ciclo giornaliero di deposizione era ricordato per *Pagrus ehrenbergii*, un pesce tropicale che depone a intermittenza e che ha un periodo di deposizione di 4-6 mesi che coincide con le piogge (STEPKINA, 1973). La deposizione può avvenire in diversi tempi in un periodo di 24 ore, ed è stato osservato quando l'acqua più salata e fredda (densa) va verso la scogliera. Poi-

ché il tempo di questa avanzata non è sempre lo stesso ogni giorno, il periodo di deposizione cambia. Questo è simile ad un ciclo di marea indotto.

2. *Ritmo di frègola con la fase lunale.* MAY (1979) ha dimostrato una attività di deposizione ciclica che avveniva una volta al mese in una popolazione di *Polydactylus sexfilis*, che suggerisce un'influenza della luna o della marea. In Giappone il pesce palla (*Fugu niphobles*) dimostra un ritmo di deposizione lunare associato con la marea serale (NOZAKI & C., 1976). Vi sono altri esempi di cicli di deposizione lunari e tidali e anche di sviluppo delle gonadi (vedi SCHWASSMANN, 1971 per recensione).

3. *Altri ritmi associati con la deposizione.* Gli intervalli di deposizione di una singola coppia di pesci-zebra, *B. rerio*, capitati insieme continuamente (EATON & FARLEY, 1974) non erano circadiani ma variavano tra 1,9 e 2,7 giorni durante un esperimento di 3 mesi.

Il ritmo della migrazione è spesso associato con la deposizione. Il ciclo migratorio riproduttivo di molte specie è ben noto ma alcuni pesci hanno un debole ritmo migratorio. Per esempio, *Trinectes maculatus* depone in acqua salmastra ed i giovani risalgono il fiume per raccogliersi in un'area d'allevamento con bassa salinità e vi rimangono per tutto l'inverno. In primavera essi vanno verso l'area di deposizione ed in settembre ritornano. I movimenti ciclici continuano fino al 4° anno quando i pesci sono adulti e si estendono progressivamente verso più alte salinità. Così, i pesci ritornano verso l'area di deposizione anche se sono immaturi (DOVEL & C., 1969).

#### E. Durata delle varie fasi del ciclo riproduttivo

La lunghezza degli stadi della gametogenesi varia secondo le specie e le temperature d'allevamento. In *Oryzias latipes* l'intervallo pre-laptone-spermatidi (quasi meiosi) è di 5 giorni a 25 °C e 12 giorni a 15 °C (EGAMI & HYODO-TAGUCHI, 1967). L'intervallo leptone-spermatozoi è di 12 giorni in *Oryzias* e 14 giorni in *Poecilia* (BILLARD, 1968). La durata totale della spermatogenesi in *Lebistes* a 25 °C è stimata di 26 giorni (BILLARD, 1969). La durata dell'oogenesi in una femmina di pesce viviparo è approssimativamente conosciuta. *Xiphophorus* ha un ciclo

riproduttivo di 35 giorni a 24 °C, che comprende il periodo di gestazione di 27 giorni. In *Lebistes* (Fig. 12), l'intervallo di riproduzione varia per tutto l'anno e ciò suggerisce variazioni nella lunghezza del ciclo riproduttivo. Queste differenze possono esser dovute alla disponibilità di cibo, come dimostrato da WOOTTON & EVANS (1976) in *Gasterosteus aculeatus*: il numero di volte in cui una femmina depone durante la stagione dipende dalla quantità di cibo disponibile in questo periodo.

## II. Componenti endocrini del ciclo riproduttivo

### A. Ciclo endocrino annuale

I pochi dati disponibili riguardo le variazioni ormonali durante il ciclo riproduttivo si riferiscono o alla ghiandola ipofisi e alla gonadotropina del sangue o agli steroidi sessuali in circolo.

#### 1. Aspetti tecnici di prove ormonali e nomenclatura.

Questo capitolo tratta misure di ormoni usando vari tests. Le prove radioimmunogene (RIA) e prove biologiche sono usate per misurare le gonadotropine (GTH). La validità di RIA è stata discussa da CRIM & C. (1976) e quella della prova biologica da JALABERT & C. (1974). RIA è stato usato finora solo in ciprinidi e salmonidi. SANDOR & IDLER (1972) hanno discusso varie prove con steroidi e loro validità. La specificità di GTH è stata determinata come segue: c-GTH = gonadotropina di carpa, s e t-GTH = gonadotropina di salmone e trota rispettivamente.

2. *Salmonidi*. Nel maschio di trota iridea (Fig. 1) è stato osservato un picco di secrezione di t-GTH all'inizio del ciclo di spermatogenesi quando avviene nel testicolo una debole moltiplicazione di spermatozoi di tipo A ed appare qualche spermatogone di tipo B. Nel plasma è stato trovato un alto tasso di 17 beta estradiolo contemporaneamente. Durante la grande attività testicolare fino ad un acuto aumento della GSI, vi è un aumento parallelo di t-GTH ed un lieve aumento di estradiolo. Durante la spermiogenesi, GTH scende lievemente e l'estradiolo aumenta. Il contenuto di t-GTH ipofisario è massimo all'inizio della spermatogenesi e quando avviene la produzione di sperma. Uno sche-

ma simile si era trovato negli studi delle cellule gonadotropiche ipofisarie usando l'immunofluorescenza.

Alla fine della spermatogenesi, si vede un picco dell'estradiolo, quindi un picco di testosterone seguito da un altro picco di estradiolo; nello stesso tempo, si ha un aumento nel plasma di t-GTH. La spermatogenesi inizia subito dopo (Fig. 14). All'inizio del ciclo oogenetico, la femmina della trota iridea (Fig. 15) ha un alto livello di estradiolo ed una debole crescita di t-GTH. Il contenuto ipofisario di t-GTH, misurato sia con RIA che con prove biologiche, e il t-GTH del plasma, l'estradiolo, il diametro dell'oocita e GSI crescono simultaneamente. Al momento della maturazione del vitellino e dell'ovulazione, il livello plasmatico dell'estradiolo è più basso, mentre GTH aumenta dopo l'ovulazione; quindi sia l'estradiolo che il GTH decrescono (Fig. 16). Un lavoro di CRIM & C. (1975) sul salmone atlantico (varietà chilko) e sul salmerino è riassunto nella Fig. 17. GTH nel plasma del salmone sale di poco durante la vitellogenesi e raggiunge forti aumenti durante la stagione di deposizione al tempo dell'ovulazione. Come nella trota iridea, l'aumento di GSI nel salmerino maschio e femmina è strettamente associato con l'aumento di t-GTH (Fig. 17). Gli androgeni del maschio (testosterone e 11-chetotestosterone) aumentano appena prima della spermiogenesi, il testosterone raggiunge un picco prima dell'11-chetotestosterone, poiché pare che questo sia più strettamente associato al fenomeno della spermiogenesi che non il testosterone (Fig. 18). Ulteriori informazioni sugli ormoni steroidi nel plasma dei maschi e femmine di salmone atlantico sono dovuti a SCHMIDT & IDLER (1962). Essi hanno dimostrato notevoli deviazioni associate con la migrazione e la maturazione sessuale e la stagione di frégola (vedere anche OZON 1972 per recensione).

3. *Pleuronettidi*. I dati su questo gruppo riguardano principalmente gli steroidi del plasma. Vi è solo una piccola informazione sul potere del GTH durante il ciclo sessuale (BARR & HOBSON, 1964). Gli steroidi del plasma di passera femmina, come il cortisolo, il testosterone e l'estradiolo, sono bassi nella femmina in estate durante il periodo di quiescenza (Figg. 19 e 20). Tutti questi aumentano con il risveglio

delle gonadi. L'estradiolo raggiunge un massimo e cala appena prima del picco della stagione della deposizione, mentre il testosterone e il cortisolo raggiungono i loro massimi livelli appena all'inizio di questo periodo. Il testosterone diminuisce durante questo periodo e il cortisolo scende più tardi. Il tasso di gonadotropina ipofisaria è minimo prima e durante il periodo della deposizione. Eccetto che per l'estradiolo, i maschi hanno un cambiamento stagionale analogo. Il più grande livello di steroide è raggiunto in gennaio-febbraio prima del picco della stagione di deposizione. Nella passera atlantica immatura, si osserva un pronunciato picco di cortisolo, il quale indica che i cambiamenti stagionali di questo steroide sono indipendenti dal ciclo delle gonadi e possono essere associati con l'attività nutritiva, come proposto da CAMPBELL & C. (1976) mentre studiavano la passera d'inverno. In quest'ultima specie, la variazione stagionale degli steroidi periferici è strettamente legata con GSI, come nella passera atlantica (Fig. 21). Inoltre, i livelli di testosterone sono più alti nelle femmine che nei maschi. 11-chetotestosterone rimane basso per tutto l'anno nelle femmine e sembra essere più importante del testosterone nei maschi, dimostrando un notevole aumento vicino al tempo della frègola.

#### 4. Ciprinidi.

*Carpa* (Fig. 22). Le specie di ciprinidi depongono spesso ad intermittenza e lo schema del ciclo riproduttivo è del tutto dipendente dal regime termico. Nella carpa, alcuni dati, ottenuti da RIA e confermati con l'immunofluorescenza, sono disponibili sul contenuto di c-GTH ipofisario nei maschi (BILLARD & BRETON, 1978). La concentrazione RIA di GTH decresce in inverno e risale in primavera durante il risveglio delle gonadi e la stagione della frègola. La fluorescenza delle cellule gonadotropiche è molto forte in primavera durante la prima ondata e molto debole in estate ed all'inizio dell'autunno durante la seconda ondata spermatogenetica. L'esaurimento ciclico dell'ipofisi può avvenire, ma questa tesi richiede ulteriori sperimentazioni. Uno studio di ELEFThERIOU & C. (1968) (Fig. 23) dimostrò che il progresso dello sviluppo delle gonadi è fortemente correlato con il livello plasmatico di 17-beta estradiolo e in minor grado del 16-ceto-estradiolo. Lo sviluppo delle gonadi è associato con l'incremento della

temperatura e la stagione della frègola avviene quando il ciclo della temperatura è al suo valore massimo.

*Pesce rosso*. Il c-GTH del pesce rosso aumenta con il risveglio delle gonadi (Fig. 24). Gli androgeni maschili, ma non unitamente con l'estrogeno, salgono prima della stagione di frègola (SCHRECK & HOPWOOD, 1974). Androgeni ed estrogeni sono presenti nella femmina durante la stagione della frègola. Un'ondata di GTH ovulatoria è stata trovata nel pesce rosso (BRETON & C., 1972; STACEY & C., 1979). Nella stessa specie, la quantità di c-GTH ipofisaria stimata con l'immunofluorescenza diminuisce durante il risveglio delle gonadi e aumenta dopo e la minima intensità di fluorescenza comincia in estate come per la carpa (BILLARD & BRETON, 1978). Altri studi sono stati svolti sulla variazione ciclica nel pesce rosso. Per esempio, BEACH (1959) ha trovato che la superficie dei basofili ipofisari dapprima aumenta nello stesso tempo come il diametro dell'oocita, quindi diminuisce vicino alla maturità. Il materiale neurosecretorio nel NPO varia anche, iniziando molto basso in primavera ed aumentando in estate ed in autunno (MIESZKOWSKA & JASINSKI, 1973).

*Tinca*. Un aumento nella concentrazione di GTH nel plasma si osserva in febbraio all'inizio del ciclo di spermatogenesi (Fig. 5). E' bassa in aprile, quindi aumenta col progredire dell'oogenesi, per poi decrescere lentamente durante la stagione della frègola. La concentrazione di GTH ipofisaria è molto alta a metà della stagione di frègola (BRETON & C., 1980 a e b).

5. *Modificazione sperimentale del ciclo riproduttivo*. Sono stati fatti lavori principalmente sul ritmo circannuale per anticipare il tempo della riproduzione specialmente nei salmonidi (vedera DE VLAMING, 1974, per recensione). Recenti studi sui salmonidi hanno confermato che la variazione del fotoperiodo è uno dei principali fattori coinvolti nello sviluppo delle gonadi in queste specie (Fig. 25): né un lungo (16L:8D) né un breve (8L:16D) costante fotoperiodo induce il risveglio delle gonadi. Solo una diminuzione di fotoperiodo (16D:8L fino a 8L:16D) dal 24 febbraio al 19 giugno porta ad una completa spermatogenesi e spermiazione. La quantità di t-GTH plasmatico come pure l'efficienza della sperma-

togenesi è significativamente aumentata a 16 °C, indicando che la temperatura può aiutare ma non è un fattore limitante nella riproduzione della trota (BRETON & BILLARD, 1977). Nei ciprinidi, sia la temperatura che il fotoperiodo sono fattori importanti che possono interagire. Nel pesce rosso femmina (Fig. 26) catturato in ottobre, il risveglio delle gonadi è più importante sotto la diminuzione della temperatura (da 17 a 10 °C) che sotto costante elevazione della temperatura (20 °C). L'effetto periodico (breve e lunga durata del giorno) è opposto ai due diversi regimi di temperatura. In gennaio il lungo periodo di luce è stimolante, specialmente quando è associato a bassa temperatura (10 °C). In marzo, quando l'oogenesi è più avanzata, solo giornate lunghe e basse temperature sono stimolanti. Esperimenti condotti su tinca a 3 regimi termici dimostrano che il picco GSI è precoce e che lo schema del GTH plasmale è differente negli stagni riscaldati (Fig. 27); vi sono anche più ondate oogenetiche, e conseguentemente più deposizioni negli stagni riscaldati. Durante il periodo di frègola, il contenuto di GTH ipofisario è più alto tra due frègole e più basso durante ogni frègola.

6. *Conclusioni.* Il fotoperiodo e la temperatura sono probabilmente i principali agenti stagionali per i pesci di acque temperate o fredde e per qualche specie tropicale ed equatoriale. Le osservazioni pratiche non hanno stabilito quale fattore sia essenziale ma il lavoro sperimentale ha fornito indizi.

Gli effetti della temperatura sono importanti (sebbene non compresi appieno) nei ciprinidi ed altri gruppi che spesso depongono ad intervalli. La gametogenesi può avvenire in una vasta escursione di temperature, a patto che le condizioni di nutrizione siano soddisfacenti (da 10 a 30 °C nel pesce rosso; GILLET, comunicazione personale). Nel loro ambiente naturale, le carpe completano la gametogenesi a circa 10-15 °C e la totale gametogenesi si ottiene a 23 °C (GUPTA, 1975). I fabbisogni termici sono più ristretti per l'ovulazione (circa 20°C), essendo la minima temperatura per la frègola a 17°C (SHIKHSHABEKOV, 1974). L'ovulazione può essere indotta nel pesce rosso a 12°C con l'impianto di antiestrogeni nell'ipofisi (BILLARD e PETER, 1977). Tutti questi dati fanno pensare ad un'azione della temperatura sia sulle gonadi

ed il sistema nervoso centrale + livelli ipofisari.

Il fotoperiodo è forse l'agente principale ambientale di tempo o quello che aiuta per alcune specie come i salmonidi (Fig. 25) ed i gasterosteidi (DE VLAMING, 1972). La presenza di un ritmo circadiano fotosensitivo, responsabile del ciclo riproduttivo annuale degli uccelli, è stato dimostrato in alcuni pesci che si riproducono durante un lungo fotoperiodo: spinarello (BAGGERMAN, 1972), *Heteropneustes fossilis* (SUNDARARAJ & VASAL, 1976) e *Oryzias latipes* (CHAN, 1976). L'effetto della variazione fotoperiodica sul ciclo riproduttivo può essere mediata attraverso una fotorecettività ciclica endogena in alcuni pesci.

#### B. *Ritmo circadiano.*

Il ritmo endocrino circadiano è stato dimostrato nei pesci. Il livello di gonadotropina può variare durante un periodo di 24 ore ma la variazione sembra dipendere dalla stagione, dal fotoperiodo ed anche dal sesso. Nei ciprinidi, esiste un picco nella concentrazione di GTH ipofisaria nelle 16 ore che sparisce dopo ipofisiectomia. Nel pesce rosso, il livello di c-GTH del plasma varia in accordo con la temperatura, il fotoperiodo ed il sesso (Fig. 28). Nei salmonidi, un ritmo circadiano nel contenuto di GTH ipofisario è stato dimostrato da O'CONNOR (1972), ma la specificità della prova impiegata e le referenze dell'FSH non erano convincenti. Qualche oscillazione nel t-GTH plasmatico è stata dimostrata (Fig. 29) dopo un periodo di campionamento di 24 ore. Un aumento è osservato appena dopo il tramonto e la grande variabilità depone per variazioni individuali in questo periodo. SCHRECK & C. (1972, 1973) campionando 4 volte al giorno non hanno trovato maggiori variazioni circadiane negli androgeni ed estrogeni.

#### III. *Conclusioni generali.*

Molte specie di pesci teleostei dimostrano un ciclo annuale riproduttivo correlato con alcuni eventi climatici. Nelle zone temperate, variazioni del fotoperiodo e della temperatura sono i fattori ambientali più ovvi che determinano o favoriscono tale ciclo. Nelle zone tropicali, il fotoperiodo e la temperatura sono anche coinvolti ma intervengono fattori addizionali, come la stagione delle piogge. Gli agenti di tem-



po dei cicli annuali riproduttivi osservati nei pesci sotto l'equatore sono meno ovvi (es. temperatura, disponibilità di cibo, cadute di pioggia, luce del sole).

Le due parti del ciclo riproduttivo-gametogenesi e frègola includono ovulazione, ovodeposizione, spermiazione + emissione dello sperma e comportamento di frègola.

La gametogenesi sembra dipendere da cambiamenti regolari ed a lungo termine: variazioni circannuali di temperatura o fotoperiodo in qualche specie; sia temperatura che fotoperiodo, qualche volta interagenti, in altre. La presenza di una fase circadiana fotosensibile è stata dimostrata nei pesci, facendo pensare che l'induzione della gametogenesi per mezzo del cambiamento del fotoperiodo sia mediata tramite il ritmo giornaliero endogeno. Ricerche endocrinologiche hanno dimostrato che una quantità relativamente bassa e regolarmente crescente di GTH è necessaria per la gametogenesi e ciò indica una secrezione-tipo di « rilascio tonico » compatibile con modificazioni regolari.

La frègola, ossia il periodo più critico del ciclo riproduttivo, sembra richiedere stimoli più specifici, anche in pesci con riproduzione continua. Questi stimoli possono essere shock termici nelle zone temperate (ciprinidi, luccio) o inondazioni, caduta di piogge e probabilmen-

te molti altri nelle zone tropicali ed equatoriali. Ricerche endocrinologiche indicano che l'ovulazione normalmente avviene dopo un'ondata di GTH (associata con altre variazioni ormonali e nelle recettività delle gonadi a GTH) forse dovuta a stimoli climatici. Perciò è probabile che la frègola sia iniziata da un evento climatico e corrisponda all'adattamento ambientale, tenendo presente che la schiusa avvenga presto dopo la riproduzione, almeno per quelli che depongono uova piccole, e le cui larve vulnerabili richiedono condizioni ambientali minime. Comunque, questo concetto di « inizio » può essere associato con ritmi endogeni poiché sono presenti, per esempio, nell'ovulazione e ovodeposizione di *O. latipes*. I mammiferi hanno sviluppato un meccanismo ciclico endogeno per l'ovulazione ma a causa della termoregolazione, gestazione ed allattamento essi dipendono di meno dall'immediato ambiente che non i pesci.

*Ringraziamenti.* Desidero ringraziare i colleghi Ms. Escaffre, Drs. Breton, Fostier, Gillet e Jalabert e Ms. Reinaud per i loro risultati personali, consigli e critiche e Ms. Daifuku che ha édito il manoscritto. I grafici sono stati disegnati o ridisegnati da M. Gallè. Il lavoro di laboratorio è stato svolto in base ai sussidi avuti da E.E.C., E.D.F., C.N.R.S. e C.S.P.