

REVISIÓN: INFLUENCIA DE LA TEMPERATURA SOBRE EL DESARROLLO Y CRECIMIENTO MUSCULAR DE LA LUBINA, *Dicentrarchus labrax* L.

Temperature effect on muscle growth and development of the sea bass, *Dicentrarchus labrax* L.

M^o. D. Ayala^{1*}, O. López Albors¹, F. Gil¹, E. Abellán², A. García Alcázar², I. Abdel², R. Latorre¹

¹ Departamento de Anatomía y Anatomía Patológica Comparadas. Universidad de Murcia. Campus de Espinardo. Murcia

² Instituto Español de Oceanografía (Centro Oceanográfico de Murcia), Ctra. de la Azohía s/n 30860, Pto. de Mazarrón, España

* Autor de referencia: mdayala@um.es

RESUMEN

La presente revisión recopila los principales resultados hallados en la lubina, referidos al efecto de la temperatura (T^o) sobre el desarrollo larvario y el crecimiento muscular a lo largo de las diferentes etapas de su ciclo biológico.

Durante las fases iniciales de desarrollo, las altas T^os aceleran el desarrollo embrionario y larvario de la lubina, aunque este hecho no siempre se acompaña de un mayor crecimiento corporal y del miotomo al final de cada estadio de desarrollo. Durante la fase vitelina de esta especie predomina la hipertrofia fibrilar, siendo dicho parámetro el único que manifiesta cierta influencia de la T^o durante este periodo.

Con el comienzo de la alimentación exógena, incrementan ambos parámetros fibrilares: hipertrofia e hiperplasia fibrilares. Las altas T^os aumentan ambos parámetros, aunque el efecto es más significativo sobre la hiperplasia. Al final de cada estadio de desarrollo (fase vitelina y metamorfosis larvaria), la lubina presenta diferencias intraespecíficas en la respuesta frente a la T^o. Tales diferencias se manifiestan en una diferente contribución relativa de la hipertrofia e hiperplasia fibrilares al total del miotomo, lo que puede estar asociado a diferencias genéticas.

Por otra parte, la aplicación de altas T^os durante las fases iniciales de desarrollo ejerce un efecto positivo sobre el crecimiento muscular en estadios larvarios posteriores y comienzo de la fase postlarvaria, aunque dicho efecto se pierde progresivamente. En el periodo estival, alevines de 15g cultivados siempre en agua a T^o ambiental, presentan un crecimiento muscular muy elevado, lo que les permite al final del verano adquirir el mismo número y tamaño fibrilar que ejemplares previamente cultivados a mayor T^o. Posteriormente, la aplicación de incrementos de T^o durante el periodo invernal determina un mayor crecimiento hiperplásico de los juveniles de lubina, con respecto a los peces mantenidos a T^o ambiente. No obstante, al final del 2^o verano (≈ 350g) la constitución fibrilar vuelve a equipararse en todos los peces, con independencia del tratamiento térmico previo.

Palabras clave: músculo, desarrollo, crecimiento, temperatura, hiperplasia, hipertrofia.

ABSTRACT

This revision presents the main results on sea bass, related with thermal effects on both larval development and muscle growth throughout the different phases of its biological cycle.

During the initial phases, high temperature accelerates the larval development, whereas the growth of both body and total myotome is not always greater at higher T at the end of each developmental stage. During the vitelline phase, the growth is mainly due to hypertrophy, being this parameter more influenced by T than the hyperplasia.

From exogenous feeding, both hypertrophy and hyperplasia increase. Both parameters are influenced by high T, although hyperplasia is usually more significantly influenced.

At the end of each stage (vitelline phase and larval metamorphosis), sea bass shows intraspecific differences on the response to T. Such differences are represented by a different relative contribution on hypertrophy and hyperplasia to the total transverse area of the myotome, that can be associated to genetic differences. On the other hand, the application of high T during initial phases shows a positive effect on muscle growth during subsequent larval and postlarval stages. However, the positive effect of the early temperature on the postlarval muscle growth is progressively reduced due to the increase of the environmental T during the summer months. In this period, muscle growth of fingerlings (15g) reared at ambient T is very high, so that at the end of the summer fish show a similar number and size of muscle fibres that specimens previously reared at high T. On the other hand, water heating during winter months increases hyperplastic muscle growth of sea bass postlarvae, although muscle cellularity at the end of the second summer ($\approx 350g$) was similar in both preheated and non-preheated fish.

Key words: muscle, development, growth, temperature, hyperplasia, hypertrophy.

INTRODUCCIÓN

La temperatura (T^a) ejerce un profundo efecto sobre la tasa de desarrollo en las larvas de peces (Blaxter y Hemple 1963; Herzig y Winkler 1986; Blaxter 1988). Así, diversos estudios muestran que la T^a acelera la miogénesis y el desarrollo de órganos y tejidos corporales de embriones y larvas de diferentes especies de teleósteos, tales como el salmón, *Salmo salar*, L (Stickland *et al.* 1988; Usher *et al.* 1994; Nathanailides *et al.* 1995), el arenque, *Clupea harengus*, L (Vieira y Johnston 1992; Johnston 1993; Johnston *et al.* 1995, 1997), la solla (*Pleuronectes platessa*, L.) (Brooks y Johnston 1993), el halibut atlántico (*Hippoglossus hippoglossus*, L.) (Galloway *et al.* 1999) y el bacalao (*Gadus morhua*, L.) (Hall y Johnston 2003).

La T^a ejerce una notable influencia sobre el crecimiento y desarrollo de la musculatura lateral en larvas y postlarvas de teleósteos, pero dicha influencia muestra una gran variabilidad intra- e interespecífica. Así, en el arenque, la

aplicación de altas T^a s de incubación causó un incremento de la hiperplasia de las fibras musculares blancas a la eclosión (Vieira y Johnston 1992, Johnston *et al.* 1995). Sin embargo, en el salmón (Stickland *et al.* 1988; Usher *et al.* 1994; Nathanailides *et al.* 1995) y en otro stock de arenque (Johnston 1993), las altas T^a s de incubación ocasionaron un incremento de la hipertrofia de las fibras blancas. La diferente respuesta que presentan los teleósteos frente a la T^a ha sido también constatada en otros estudios (Johnston *et al.* 1996; Johnston y Mclay 1997), siendo asociada, no sólo a factores genéticos, sino también a otros factores que influyen en el crecimiento larvario, tales como el tamaño de los huevos y la calidad de la puesta.

La lubina (*Dicentrarchus labrax*, L.) es un teleósteo marino distribuido en los mares mediterráneo y atlántico. Es una especie euriterma, por lo que soporta amplias variaciones de T^a (máxima: 30°C, mínima: 5-6°C y óptima: 22°C). La lubina es una especie de gran interés acuícola por su rápido crecimiento y alto valor comercial.

El desarrollo muscular y el crecimiento de esta especie han sido caracterizados por diversos autores (Scapolo *et al.* 1988; Veggetti *et al.* 1990; Ramírez-Zarzosa *et al.* 1995, 1998; López-Albors *et al.* 1998).

Al igual que en otros teleósteos, diversos estudios han mostrado que la T^a tiene un marcado efecto sobre el desarrollo y crecimiento muscular de la lubina. Tales estudios fueron realizados inicialmente en juveniles por Nathanailides *et al.* (1996). Posteriormente, la influencia de la T^a sobre la musculatura ha sido estudiada exhaustivamente durante las fases iniciales del cultivo larvario y postlarvario (Ayala *et al.* 2000, 2001 a,b, 2003; López-Albors *et al.* 2003), así como en las siguientes etapas que tienen lugar a lo largo del crecimiento hasta alcanzar el tamaño comercial (Abdel 2004). El objetivo de la presente revisión es exponer los resultados más relevantes hallados a lo largo de diversas experiencias desarrolladas en las diferentes fases de esta especie: larvaria, postlarvaria, preengorde y engorde final.

FASE VITELINA

Durante la fase vitelina o de alimentación endógena, los resultados encontrados en la lubina muestran una correlación positiva entre desarrollo y temperatura (Ayala *et al.* 2000, 2001 a, 2003, López-Albors *et al.* 2003). Así, tanto el periodo de incubación como el prelarvario se acortan en lotes incubados y cultivados a altas T^as (2 días a 17°C y 3 días a T^a ambiente: 15°C), lo que coincide con estudios previos en otras especies (Johnston 1993; Usher *et al.* 1994; Johnston *et al.* 1995, 1997; Nathanailides *et al.* 1995).

El crecimiento muscular de la lubina en esta fase es escaso y tiene lugar principalmente por hipertrofia de las fibras musculares blancas y rojas (Fig. 1 a,b). La influencia de la T^a sobre el crecimiento muscular en la fase vitelina muestra algunas diferencias intraespecíficas, en función del lote cultivado. Así, en la mayoría de experi-

mentos encontramos un incremento de la hipertrofia en lotes de lubina atlántica y mediterránea mantenidos a alta T^a (19°C) (Ayala *et al.* 2001, 2003) (Fig. 1), si bien en un stock de lubina mediterránea no se observó influencia de la T^a sobre dicho parámetro (Ayala *et al.* 2000). Esta variación intraespecífica frente a la T^a durante la fase vitelina puede atribuirse a factores genéticos y medioambientales, así como a la competición entre crecimiento y metabolismo por la energía contenida en el saco vitelino.

Por su parte, el número de fibras musculares (blancas y rojas) permanece prácticamente constante a lo largo de toda esta fase (Fig. 1 c,d). Este resultado, en claro contraste con el efecto descrito sobre la hipertrofia muscular, muestra que la hipertrofia e hiperplasia musculares muestran una sensibilidad diferente frente a la T^a en esta fase, tal y como ha sido observado en el salmón (Stickland *et al.* 1988; Usher *et al.* 1994), lo que pone de manifiesto que la T^a tiene un efecto diferencial sobre la división celular (hiperplasia) y la síntesis proteica (hipertrofia) (Stickland *et al.* 1988), en función de la fase de crecimiento de que se trate.

FASE LARVARIA DE ALIMENTACIÓN EXÓGENA

Después de la reabsorción del saco vitelino, la lubina muestra un rápido crecimiento larvario y una gran sensibilidad a la T^a. Así, a los 25 días posteclosión, los lotes de lubina atlántica y mediterránea cultivados a alta T^a (19°C) muestran mayores valores de hipertrofia e hiperplasia fibrilares que los lotes mantenidos a T^a ambiente (Ayala *et al.* 2000, 2001 a, 2003) (Figs. 1, 3 a,b) (Fig. 2), aunque dicha influencia es, generalmente, más significativa sobre la hiperplasia. Resultados similares se han encontrado en larvas de otras especies y muestran la relación existente entre rapidez de crecimiento e hiperplasia (rodaballo, *Scophthalmus maximus*, Gibson y Johnston 1995; salmón, Johnston y Mclay 1997).

FINAL DE LA METAMORFOSIS LARVARIA E INICIO DE LA FASE POSTLARVARIA

La influencia de la T^a sobre la tasa de desarrollo larvario de la lubina se pone también de manifiesto al final de la fase larvaria. Así, las larvas cultivadas a altas T^as finalizan la metamorfosis con notable antelación (≈ a los 52 días a 19°C y a 82 días a T^a ambiente). Las diferencias en la tasa de desarrollo por efecto de la T^a son acompañadas de diferencias en la contribución relativa de la hipertrofia e hiperplasia al engrosamiento de la sección transversal del miotomo (Ayala *et al.* 2001 a, 2003). Así, en larvas de lubina atlántica cultivadas a 19°C el número de fibras (blancas y rojas) a la escamación fue mayor que en larvas mantenidas a menor T^a, mientras que en este último lote la hipertrofia fibrilar fue mayor (Ayala *et al.* 2003) (Figs 1,3 c,d). Por otra parte, al final de la metamorfosis ambos lotes mostraron valores similares del área transversal del miotomo ($3419589 \pm 214048,858 \mu\text{m}^2$ a T^a ambiente y $2741598 \pm 602196,747 \mu\text{m}^2$ a 19°C, $p=0,32$). De igual forma, al final de la fase larvaria, la longitud alcanzada en esta especie fue similar en todos los lotes estudiados (≈ 2-3 cm.), sin observarse influencia de la T^a sobre este parámetro (Ayala *et al.* 2000, 2001 a). Estos resultados muestran que la constitución fibrilar (tamaño y n° de fibras) es muy sensible a la T^a durante el desarrollo larvario, pero el tamaño alcanzado por las larvas al final de la metamorfosis no siempre se influye con la misma intensidad. De hecho, cuando la T^a acelera mucho el desarrollo puede determinar un menor tamaño corporal y del grosor del miotomo (Atkinson 1996; Ayala *et al.* 2001 a).

Otro aspecto a destacar es la variabilidad intraespecífica encontrada en las diferentes poblaciones de lubina estudiadas. Así, dos poblaciones de lubina (atlántica y mediterránea) mostraron diferente respuesta a la T^a en la contribución relativa de la hipertrofia e hiperplasia fibrilares hacia el final de la metamorfosis larvaria (Ayala *et al.* 2001 a). Esto puede estar

relacionado con las diferencias genéticas entre ambas poblaciones, tal y como ha sido descrito en otras especies (arenque, Johnston *et al.* 1996; salmón, Johnston y Mclay 1997). La variación en la constitución fibrilar asociada a factores genéticos y medioambientales revela que la hipertrofia e hiperplasia fibrilares poseen una notable plasticidad frente a factores endógenos y exógenos (Nathanailides *et al.* 1996; Johnston *et al.* 1998; Johnston 1999). Tales mecanismos son aún poco conocidos, y puede ser de gran interés profundizar en ellos para mejorar la producción piscícola (Johnston 1999).

Por otra parte, los estudios realizados en lubina muestran que la T^a aplicada en los estadios iniciales de desarrollo (fase vitelina) influyen en el crecimiento muscular futuro de las larvas y postlarvas. Así, el empleo de altas T^as de incubación en un lote de lubina mediterránea provocó un incremento de la hipertrofia e hiperplasia fibrilares en larvas de 50 días cultivadas a T^a ambiente desde la eclosión (Ayala *et al.* 2000). De igual forma, en dos poblaciones de lubina (atlántica y mediterránea) se observó que el empleo de altas T^as de incubación aumentaba el área total del miotomo y la hipertrofia fibrilar al final de la metamorfosis (17°C) (Ayala *et al.* 2001 a). Estudios similares muestran también que tal efecto permanece incluso en estadios postlarvarios (López-Albors *et al.* 2003). Así, postlarvas (≈ 120 días) que fueron calentadas únicamente durante la fase vitelina mostraban un incremento de la hipertrofia fibrilar frente a los mantenidos siempre a T^a ambiente (valores de $31 \pm 0,3 \mu\text{m}$ de diámetro fibrilar a T^a ambiente frente a $34 \pm 0,4 \mu\text{m}$ en postlarvas precalentadas) (López-Albors *et al.* 2003). Asimismo, postlarvas de 120 días precalentadas mostraban un adelanto en la madurez histoquímica del músculo frente a los mantenidos a T^a ambiente; y a los 154 días el porcentaje de fibras con alta actividad mATPasa era mayor en el tanque precalentado (Fig. 4). Tales resultados muestran un efecto gradual y tardío de las T^as de incubación y prelarvaria

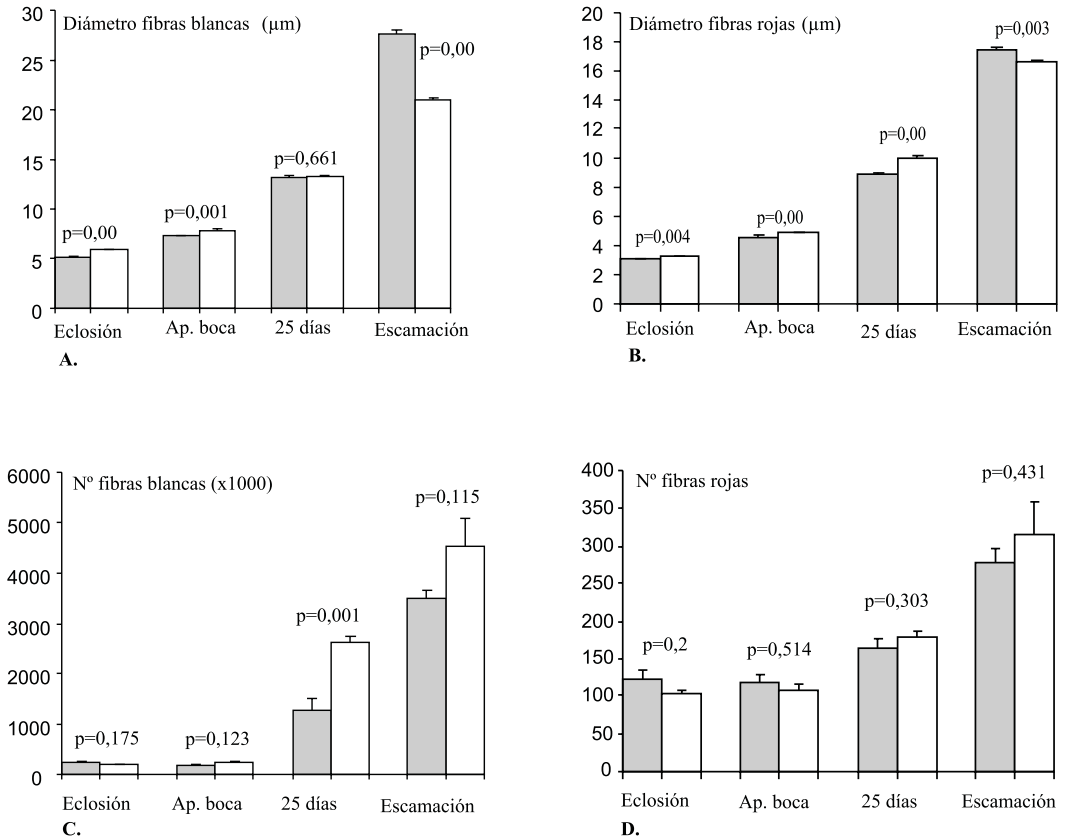


Figura 1. Diámetro de las fibras musculares blancas (A) y rojas (B); y número de fibras blancas (C) y rojas (D) a la eclosión, apertura (Ap.) de la boca, 25 días y fin de la metamorfosis larvaria (Escamación) (Ayala *et al.* 2003). Las barras grises representan el tanque mantenido a T^a ambiente; las barras blancas se corresponden con el tanque cultivado a 19°C.

sobre la dinámica de crecimiento muscular en estadios posteriores larvarios y postlarvarios de la lubina. De igual forma, arenques mantenidos a 5, 8 y 12°C hasta el comienzo de la alimentación y transferidos posteriormente a una T^a común, mostraban un incremento de la hipertrofia e hiperplasia en postlarvas previamente mantenidas a mayor T^a (Johnston *et al.* 1998). Asimismo, en una población de salmón, Johnston *et al.* (2000 a,b) encontraron que la T^a inicial influyó sobre la hipertrofia e hiperplasia fibrilares en estadios avanzados de su ciclo vital. Según estos resultados, los autores indicaron que la T^a de

incubación puede influir en el número de células satélites y con ello, en la contribución relativa de la generación de nuevas fibras y de la hipertrofia fibrilar al crecimiento muscular en estadios posteriores.

FASE POSTLARVARIA

No son muchos los estudios realizados en postlarvas sobre la influencia de la temperatura en el crecimiento muscular de los teleósteos. Destacamos los llevados a cabo con diferentes poblaciones de salmón atlántico (Johnston *et al.*

2000 a,b; 2003 a), y también los realizados en la lubina, aunque parte de los resultados en esta especie todavía no han sido publicados.

Una de las características más llamativas de crecimiento muscular en postlarvas es que, en función de la edad y el estadio biológico, la formación de nuevas fibras musculares presenta a lo largo del año una regulación estacional (Johnston *et al.* 2003 b). En dicha regulación, tanto la temperatura como el fotoperiodo ejercen un papel fundamental. Estos hechos han sido demostrados en el salmón atlántico, donde la hiperplasia muscular decrece mucho con la disminución de la temperatura y el acortamiento de los días del invierno (Johnston *et al.* 2000 c, 2002), mientras que, con la llegada del verano ocurre lo contrario. En la lubina, la situación parece semejante. A continuación, se resumen algunos resultados que apuntan en este sentido.

— Periodo alevín (primer verano):

En un estudio aún sin publicar, se comparó el crecimiento muscular de alevines de lubina que habían sido cultivados durante su fase larvaria en dos regímenes distintos de temperatura: un tan-

que a temperatura ambiental (tanque AA, 15,5°C en el momento de la incubación y comienzo de la fase larvaria) y otro mantenido a 19°C a lo largo de toda la fase larvaria (tanque CC) (Fig. 5). Durante el periodo larvario, las larvas del tanque CC acumularon más grados día que las del tanque AA, lo cual explica que tanto el tamaño como el número de fibras fuera mayor en los peces del tanque CC a los 25 días de la eclosión (Ayala *et al.* 2003) (Fig. 1). Sin embargo, los alevines de 15g de ambos tanques, muestreados durante los meses de verano (tanque CC, a mitad del mes de julio, y tanque AA, a comienzos de septiembre), ya no presentaron diferencias significativas en el tamaño y número de las fibras musculares. Estos resultados ponen de manifiesto que, durante el periodo estival, cuando las condiciones medioambientales fueron favorables para el crecimiento, los alevines de lubina del tanque AA presentaron un crecimiento muscular compensatorio de su menor crecimiento muscular durante gran parte del periodo larvario.

Por el contrario, el mantenimiento de alevines de 1,32g durante 6 semanas en un régimen térmico bajo y constante de 13°C al comienzo del verano, determinó una disminución del tamaño

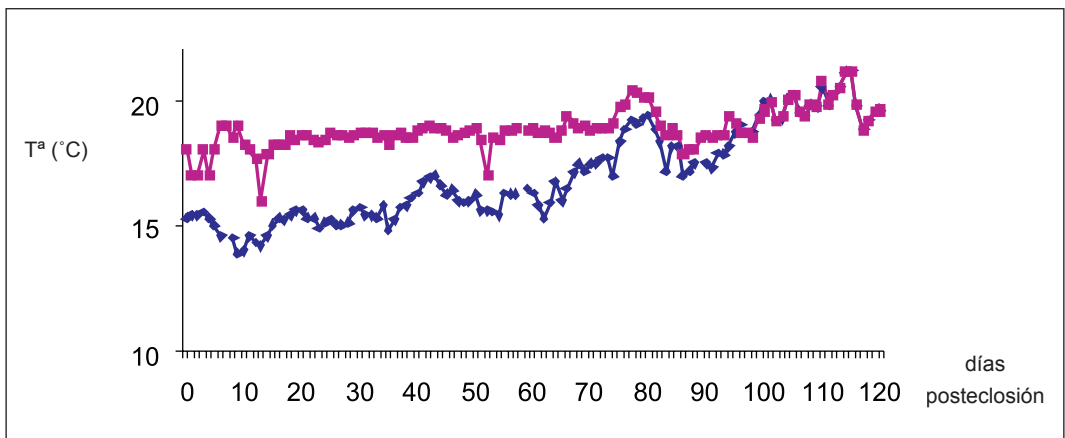


Figura 2. La gráfica muestra la aplicación de 2 regímenes de Tª durante la fase larvaria. La línea azul representa la Tª ambiente; la línea rosa corresponde con el incremento de Tª aplicado en el tanque caliente.

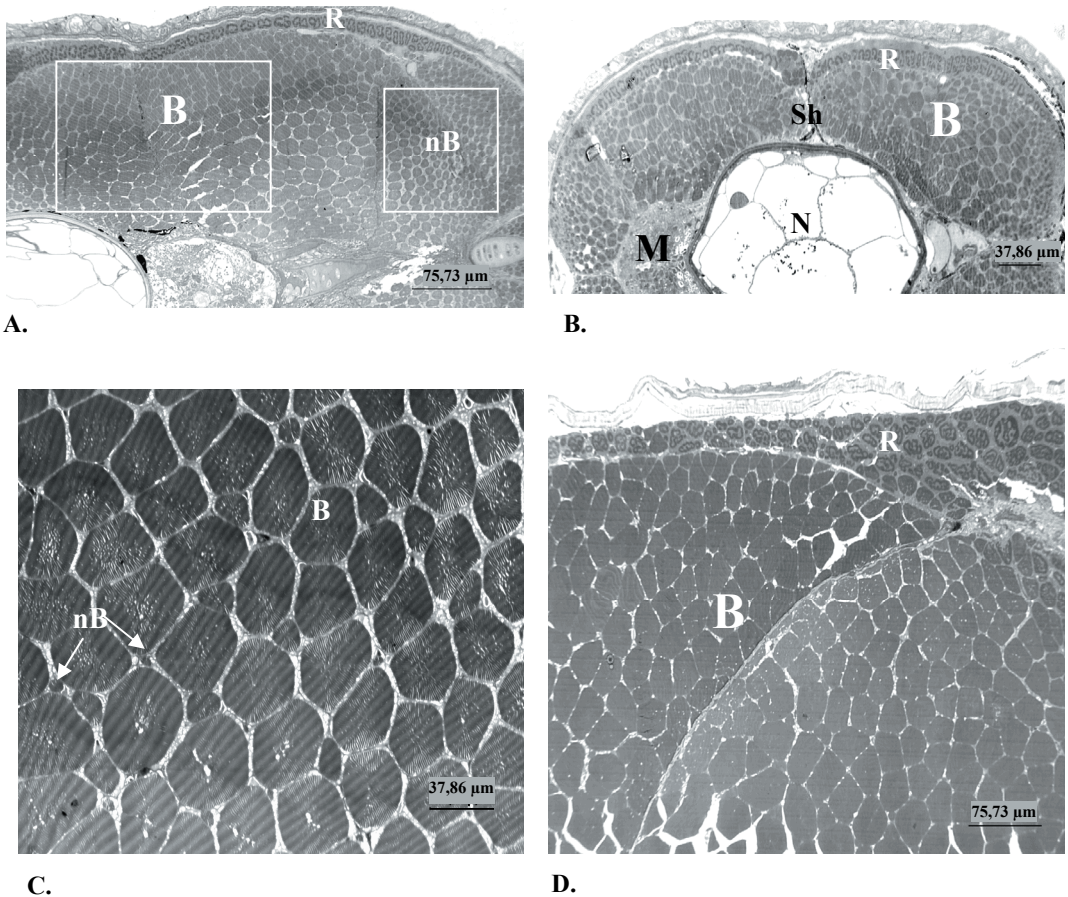


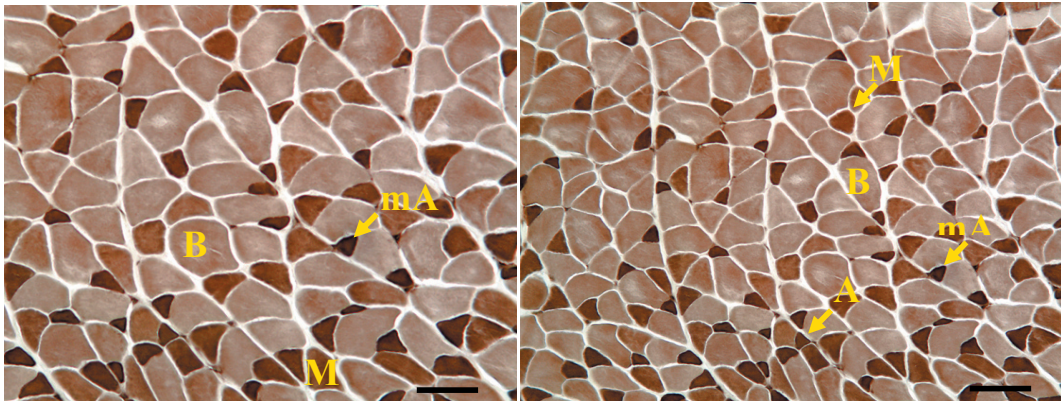
Figura 3. Sección transversal de la musculatura lateral de larvas de lubina. Técnica Ontell (1974). (a) y (b) corresponden con larvas de 25 días cultivadas a 19°C y T^a ambiente, respectivamente. (c) y (d) corresponden con el final de la metamorfosis larvaria a 19°C y T^a ambiente. B: músculo blanco; R: músculo rojo; N: notocorda; Me: médula espinal; Sh: septo horizontal; nB: nuevas fibras blancas (Ayala *et al.* 2003).

fibrilar medio y de la tasa hiperplásica (Nathanailides *et al.* 1996). No obstante, el número de núcleos por fibra muscular fue semejante en los peces de este tanque y en los del tanque control mantenido a temperatura ambiental (16-20°C). Este hecho hace pensar que la baja temperatura no fue capaz de inhibir inmediatamente la proliferación celular; de hecho, parece ser que la hiperplasia muscular sólo se inhibió de forma

significativa a partir de la 4 semana de cultivo a 13°C.

— Periodo invernal:

Es un hecho relevante, que durante el invierno, el crecimiento corporal de la lubina es muy escaso, o incluso negativo (Akbulut y Sahin 1999). Así lo hemos comprobado en una expe-



a.

b.

Figura 4. Sección transversal del músculo blanco de lubina de 154 días, cultivada a T^a ambiente (a) y precalentada (b). Barras = 58,4 μ m (a) y 76,41 μ m (b). Tinción mATPasa, pH 4,6 15 seg. B: fibras blancas con baja actividad mATPasa; M: fibras blancas con moderada actividad mATPasa; A: fibras blancas con alta actividad mATPasa; mA: fibras blancas con actividad mATPasa muy alta (López Albors *et al.* 2003).

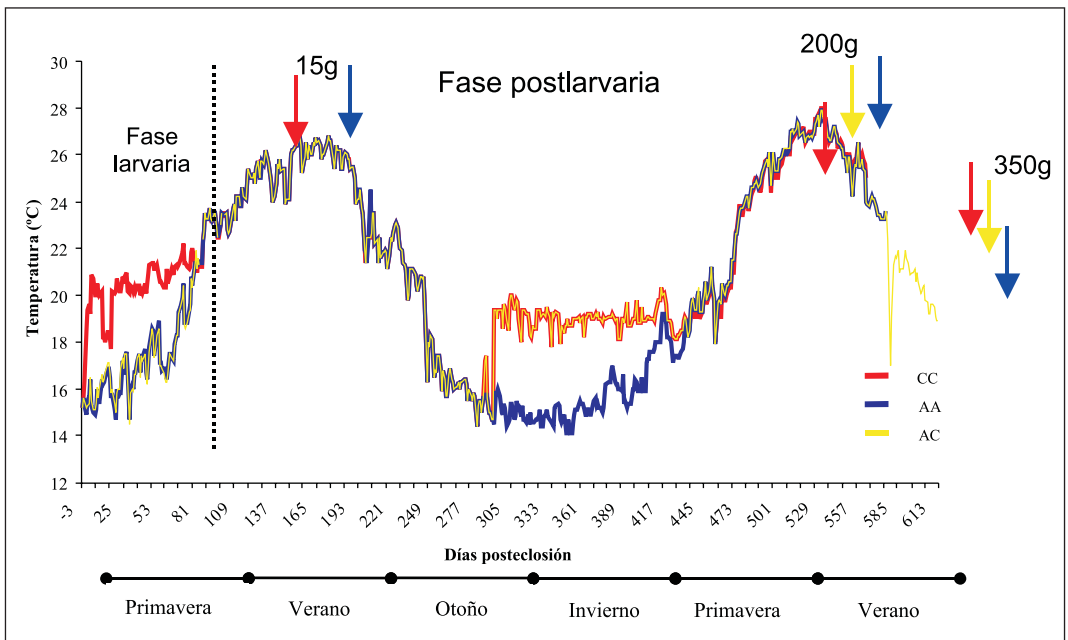


Figura 5. Regímenes de temperatura aplicados y tomas de muestras (flechas) a los 15g, 200g y 350g (Abdel 2004). La constitución fibrilar del miotomo en ejemplares de 15g, apenas mostró ya diferencias significativas entre los peces de los tanques caliente y ambiente.

riencia reciente en la que dos lotes de juveniles de lubina fueron mantenidos a 15 y 20°C respectivamente, durante el invierno y primavera siguiente (Abdel *et al.* 2004). El incremento del peso medio de los ejemplares en ese periodo fue de aproximadamente 30 g en ambos lotes (Fig. 6), lo que demuestra que, durante los meses de invierno, el crecimiento de la lubina es escaso y poco sensible a la temperatura. Sin embargo, a partir de febrero la situación cambió sustancialmente, midiéndose desde marzo a mayo una ganancia media de peso mucho mayor en los peces mantenidos en agua caliente (Fig. 6). El final del invierno —21 de marzo— es el momento en el que se invierte la tendencia decreciente del fotoperiodo natural. Además, con el inicio de la primavera, también se invierte la pauta natural de alimentación de la lubina, que pasa de ser preferentemente nocturna a diurna (Aranda *et al.* 1999). Según esto, parece ser que, como hemos comentado anteriormente, además de la temperatura, otros factores medioambientales como el fotoperiodo y la pauta de alimentación influyen de forma decisiva en la dinámica de crecimiento de esta especie.

En este sentido, a continuación se resaltan los resultados más relevantes hallados por Abdel

(2004) comparando el crecimiento muscular de juveniles de lubina mantenidos en tres regímenes térmicos distintos durante el periodo invernal (Fig. 5): uno a temperatura ambiental (AA), otro con agua calentada desde la incubación del huevo hasta el final de la fase larvaria, y también durante el invierno (CC) y, finalmente, otro con agua sólo calentada durante el periodo invernal (AC). Los resultados demuestran un aumento de la capacidad hiperplásica de la musculatura en los juveniles de 200gr. de los tanques donde se calentó el agua durante el invierno (tanques CC y AC) (Figs. 5,7). Además, el incremento del número de fibras musculares fue significativamente mayor en el tanque sólo calentado durante el invierno (AC), que en el calentado tanto al principio del desarrollo como durante el invierno (CC). Este último aspecto demuestra que la respuesta hiperplásica de la musculatura axial ante un calentamiento del agua en el invierno está en parte condicionada por la experiencia térmica previa.

— Fase de engorde (segundo verano):

Se trata de un periodo de intenso crecimiento corporal durante el cual, una gran parte de los

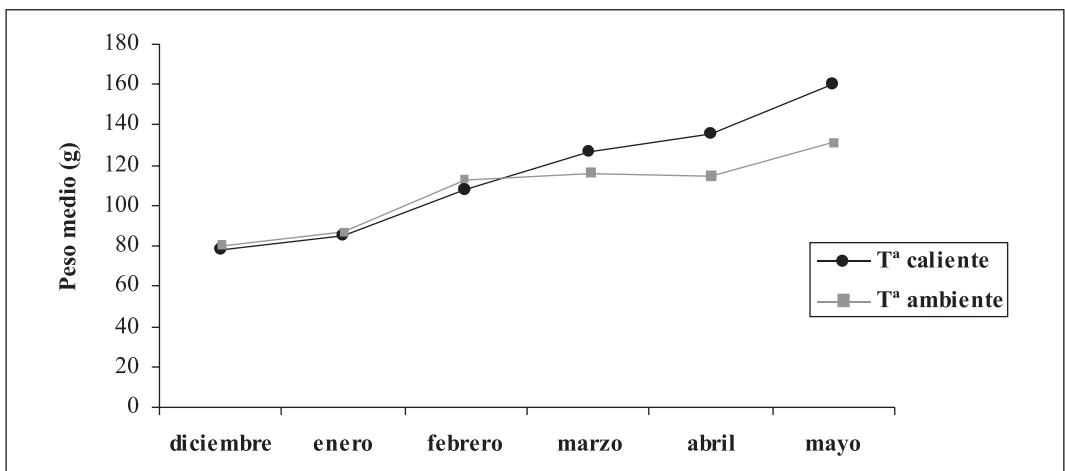


Figura 6. Efecto de la aplicación de diferentes temperaturas durante el periodo invernal y primavera sobre el crecimiento de la lubina (Abdel *et al.* 2004).

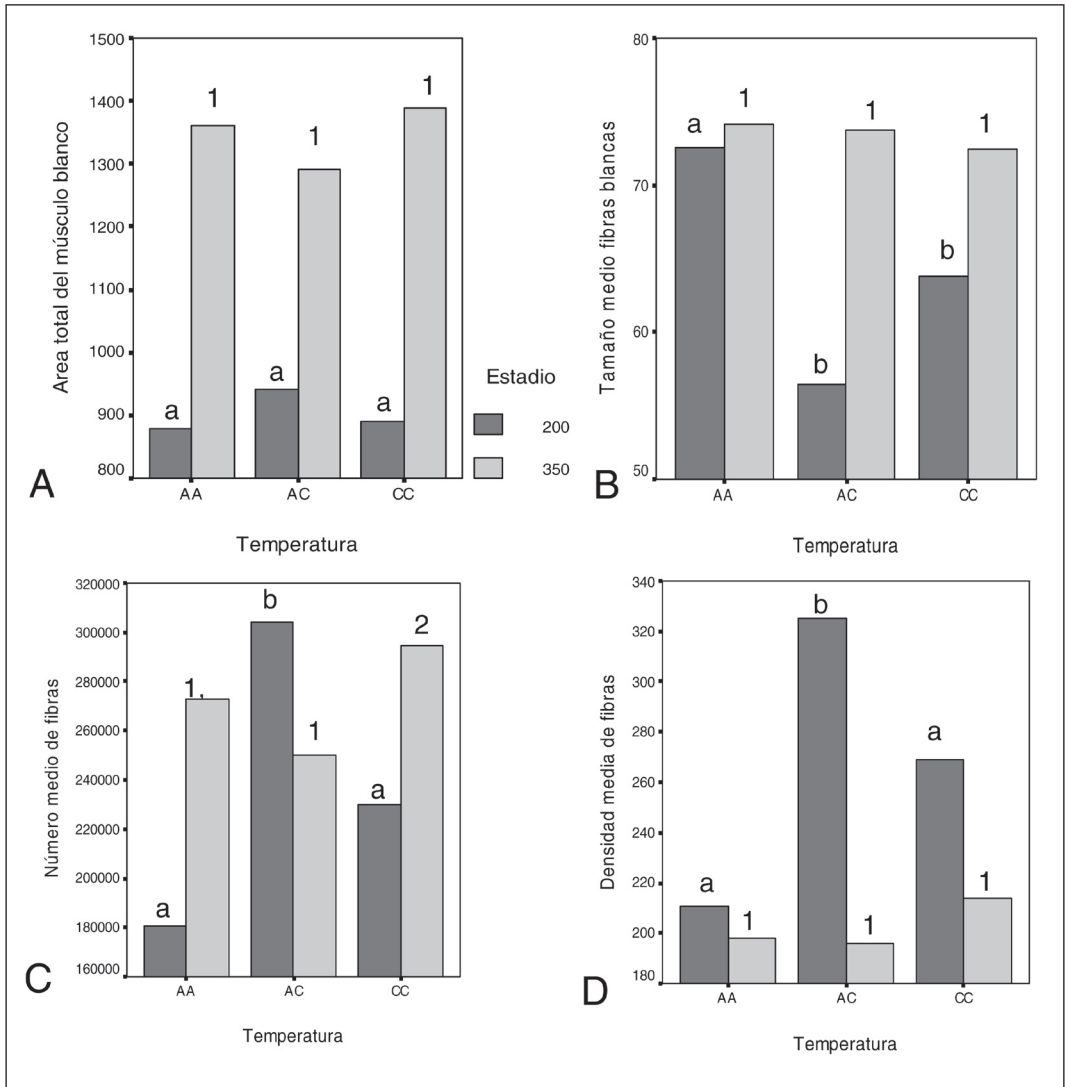


Figura 7. Parámetros musculares de lubinas de 200g y 350g cultivadas en diferentes regímenes térmicos según Abdel (2004) (véase Fig. 5). a) Área total del músculo blanco (μm^2); b) Tamaño medio de las fibras blancas (diámetro, μm); c) Número medio de fibras; y d) Densidad media de fibras (número/ mm^2). Letras diferentes en los valores correspondientes a 200g, y números diferentes en los valores a los 350g indican diferencias estadísticamente significativas (p Test de Tukey < 0.05).

juveniles de lubina duplican su peso en algunos meses. En latitudes mediterráneas, esta fase acontece desde comienzos del segundo verano hasta mediados de otoño. En los trabajos ya re-

feridos de Abdel (2004), los peces de los tanques experimentales AA, CC y AC presentaron diferentes estrategias de crecimiento muscular durante la fase de engorde (Fig. 7). Es de desta-

car que, a pesar de las marcadas diferencias en la celularidad muscular de los ejemplares de 200g, al final de la fase de engorde (350g), los peces de todos los tanques (AA, CC y AC), presentaron una misma densidad y tamaño fibrilar en el músculo blanco. Curiosamente, los peces mantenidos a temperatura ambiente (tanque AA) son los que mostraron los mayores valores de crecimiento muscular hiperplásico durante la fase de engorde. De esto se deduce, que los aumentos de temperatura de cultivo en los tanques CC y AC, básicamente lo que provocaron fue un ligero adelanto del momento en que se inicia (200g) y termina la fase de engorde (350g), pero no un efecto neto significativo sobre el crecimiento muscular (Figs. 5,7). Al igual que ocurrió durante el primer verano, en este segundo periodo estival se puso de manifiesto que, cuando las condiciones medioambientales son óptimas, el crecimiento muscular de la lubina cultivada a temperatura ambiental alcanza su máxima expresión, siendo durante ese periodo mayor que el de los peces cultivados previamente en agua calentada.

En el salmón Atlántico, el empleo de aumentos de la temperatura en etapas previas al engorde final tampoco fue capaz de inducir una mayor hiperplasia muscular en ejemplares de tamaño comercial (≈ 4 Kg), que habían sido mantenidos en agua calentada durante la mitad inicial de su ciclo productivo (≈ 450 días) (Johnston *et al.* 2003 a). Teniendo en cuenta estos resultados y los previamente descritos en la lubina, se puede concluir que la respuesta específica del crecimiento muscular postlarvario ante cambios de la temperatura de cultivo depende no sólo de cuál es el régimen de temperatura que se emplea, de su duración, de si es constante o fluctuante, etc., sino también de la experiencia térmica inicial y de otros factores medioambientales como el fotoperiodo propio de cada estación del año. Además, la influencia de otros factores como la pauta de alimentación, la jerarquía social dentro del grupo, el sexo, etc., también debería ser tenida en cuenta.

BIBLIOGRAFÍA

- Abdel I. 2004. Estructura muscular, composición y conformación en lubina *Dicentrarchus labrax* L., salvaje y cultivada a diferentes temperaturas. Tesis doctoral. Universidad de Murcia.
- Abdel, I., López-Albors, O., Abellán, E., García Alcázar, A. 2004. The effect of the temperature regimes on feed response and growth performance during winter months in sea bass (*Dicentrarchus labrax*, L.). In: Biotechnologies for Quality. Ed: European Aquaculture Society, Special Publication n° 34.
- Akbulut, B., Sahin, T. 1999. effect of weight loss occurring in winter season on growth of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) reared in the Black Sea. Turk. J. Mar. Sci. 5(1):39-46.
- Aranda, A., Sánchez-Vázquez, F.J., Madrid, J.A. 1999 b. Influence of temperature on demand-feeding rhythms in sea bass. Journal of Fish Biology 55:1029-1039.
- Atkinson, D., 1996. Ectotherm life-history responses to development temperature. In: (ed. I.A. Johnston and A.F. Bennett) Phenotypic and Evolutionary Adaptation of Organisms to Temperature. Society for Experimental Biology Seminar Series. Cambridge University Press. pp 183-204.
- Ayala, M.D., López-Albors, O., Gil, F., Latorre, R., Vázquez, J.M., García-Alcázar, A., Abellán, E., Ramírez, G., Moreno, F. 2000. Temperature effects on muscle growth of the axial musculature of the sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). Anat. Histol. Embryol., 29: 235-241.
- Ayala, M.D., López-Albors, O., Gil, F., García-Alcázar, A., Abellán, E., Alarcón, J.M., Álvarez, M.C., Ramírez-Zarzosa, G., Moreno, F. 2001 a. Temperature effects on muscle growth in two populations (Atlantic and Mediterranean) of sea bass, *Dicentrarchus labrax* L. Aquaculture. 202: 359-370.
- Ayala, M.D., García-Alcázar, A., Gil, F. 2001 b. Crecimiento muscular en larvas de lubina

- atlántica, *Dicentrarchus labrax* L., cultivadas a diferentes temperaturas. *Anales de Veterinaria (Murcia)*. 17:81-98.
- Ayala, M.D., López-Albors, O., García Alcázar, A., Abellán, E., Latorre, R., Vázquez, J.M^a, Ramírez Zarzosa, G., Martínez, F., Gil, R. 2003. Effect of two thermal regimes on the muscle growth dynamics of sea bass larvae, *Dicentrarchus labrax* L. *Anat. Histol. Embryol.*, 32: 271-275.
- Blaxter, J.H.S., 1988. Pattern and variety in development. In: *Fish Physiology*, Vol. XI Part A (W.S. Hoard, and D.J. Randall, eds). London: Academic Press, p.1-48
- Blaxter, J.H.S., Hempel, G. 1963. The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus*, L.). *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 28: 211-240.
- Brooks, S., Johnston, I.A. 1993: Influence of development and rearing temperature on the distribution, ultrastructure and myosin subunit composition of myotomal muscle fibre types in the plaice *Pleuronectes platessa*. *Mar. Biol.*, 117: 501-513.
- Galloway, T.F., Kjorsvik, E., Kryvi, H. 1999. Muscle growth and development in atlantic cod larvae (*Gadus morhua* L.) related to different somatic growth rates. *J. Exp. Biol.*, 202: 2111-2120
- Gibson, S., Johnston, I.A. 1995. Temperature and development in larvae of the turbot *Scophthalmus maximus*. *Mar. Biol.*, 124: 17-25.
- Hall, T.E., Johnston, I.A. 2003. Temperature and development plasticity during embryogenesis in the Atlantic cod *Gadus morhua* L.
- Herzig, A., Winkler, H. 1986. The influence of temperature on the embryonic development of three cyprinid fishes. *Aramis brama*, *Chalcalburnus chalcoides mento* and *Vimba vimba*. *J. Fish Biol.* 28: 171-181.
- Johnston, I.A. 1993: Temperature influences muscle differentiation and the relative timing of organogenesis in herring (*Clupea harengus*) larvae. *Mar. Biol.*, 116: 363-379.
- Johnston, I.A. 1999. Muscle development and growth: potential implications for flesh quality in fish. *Aquaculture*, 177: 99-115.
- Johnston, I.A., Vieira, V.L.A., Abercromby, M. 1995. Temperature and myogenesis in embryos of the Atlantic herring *Clupea harengus*. *J. Exp. Biol.* 198:1389-1403
- Johnston, I.A., Vieira, V.L.A., Hill, J. 1996. Temperature and ontogeny in ectotherms: muscle phenotype in fish. In: (Ed. I.A. Johnston and A.F. Bennett) *Phenotypic and Evolutionary Adaptation of Organisms to Temperature*. Soc. Exp. Biol. Sem. Ser: Cambridge University Press. pp. 153-181
- Johnston, I.A., Cole, N.J., Vieira, V.L.A., Davidson, I. 1997. Temperature and developmental plasticity of muscle phenotype in herring larvae. *J. Exp. Biol.*, 200: 849-868.
- Johnston, I.A., Mclay, H.A. 1997. Temperature and family effects on muscle cellularity at hatch and first feeding in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Can. J. Zool.*, 75: 64-74.
- Johnston, I.A., Cole, N.J., Abercromby, M., Vieira, V.L. 1998. Embryonic temperature modulates muscle growth characteristics in larval and juvenile herring. *J. Exp. Biol.*, 201: 623-646.
- Johnston, I.A., Anne Mclay, H., Abercromby, M., Robbins, D. 2000 a. Early thermal experience has different effects on growth and muscle fibre recruitment in spring- and autumn-running Atlantic salmon populations. *J. Exp. Biol.*, 203:2553-2564.
- Johnston, I.A., Anne Mclay, H., Abercromby, M., Robbins, D. 2000 b. Phenotypic plasticity of early myogenesis and satellite cell numbers in Atlantic salmon spawning in upland and lowland tributaries of a river system. *J. Exp. Biol.* 203: 2539-2552.
- Johnston, I.A., Manthri, S., Robertson, B., Campbell, P., Mitchell, D., Alderson, R. 2000 c. Family and population differences in muscle fibre recruitment in farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Basic Applied Myol.* 10(6): 291-296.

- Johnston, I.A., Manthri, S., Alderson, R., Campbell, P., Mitchell, D., Whyte, D., Dingwall, A., Nickell, D., Selkirk, C., Robertson, B. 2002. Effects of dietary protein level on muscle cellularity and flesh quality in Atlantic salmon with particular reference to gaping. *Aquaculture* 210: 259-283.
- Johnston, I.A., Manthri, S., Alderson, R., Smart, A., Campbell, P., Nickell, D., Robertson, B., Paxton, C.G.M., Burt, M.L. 2003 a. Freshwater environment affects growth rate and muscle fibre recruitment in seawater stages of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Exp. Biol.* 206: 1337-1351
- Johnston, I.A., Manthri, S., Smart, A., Campbell, P., Nickell, D., Alderson, R. 2003 ab. Plasticity of muscle fibre number in seawater stages of Atlantic salmon in response to photoperiod manipulation. *J. Exp. Biol.* 206: 3425-3435.
- López Albors, O., Gil, F., Ramírez Zarzosa, G., Vázquez, J.M., Latorre, R., García Alcázar, A., Arencibia, A., Moreno, F. 1998. Muscle development in Gilthead Sea Bream (*Sparus aurata*, L.) and sea bass (*Dicentrarchus labrax*, L.): further histochemical and ultrastructural aspects. *Anat. Histol Embryol.*, 27: 223-229.
- López-Albors, O., Ayala, M.D., Gil, F., García-Alcázar, A., Abellán, E., Latorre, R., Ramírez-Zarzosa, G., Vázquez, J.M^o. 2003. Early temperature effects on muscle growth dynamics and histochemical profile of muscle fibres of sea bass *Dicentrarchus labrax* L., during larval and juvenile stages. *Aquaculture*, 220: 385-406.
- Nathanailides, C., López Albors, O., Stickland, N.C. 1995. Influence of prehatch temperature on the development of muscle cellularity in posthatch Atlantic-Salmon (*Salmo salar*; L.) *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 52 (4): 675-680.
- Nathanailides, C., López Albors, O., Abellán, E., Vázquez, J.M., Tyler, D.D., Rowleron, A., Stickland, N.C. 1996. Muscle cellularity in relation to somatic growth in the European sea bass *Dicentrarchus labrax*, (L.) *Aquaculture Res.*, 27: 885-889.
- Ontel, M. 1974. Muscle satellite cell: a validated technique for Light microscopic identification and a quantitative study of changes in their population following denervation. *Anat. Rec.*, 178: 211-228.
- Ramírez Zarzosa, G., Gil, F., Latorre, R., Ortega, A., García Alcázar, A., Abellán, E., Vázquez, J.M., López Albors, O., Arencibia, A., Moreno, F. 1995. The larval development of lateral musculature in gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) and sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Cell Tissue Res.*, 280: 217-224.
- Ramírez Zarzosa, G., Gil, F., Vázquez, J.M., Arencibia, A., Latorre, R., López Albors, O., Ortega, A., Moreno, F. 1998. The post-larval development of lateral musculature in gilt-head sea bream *Sparus aurata* (L.) and sea bass *Dicentrarchus labrax* (L.) *Anat. Histol. Embryol.*, 27: 21-29.
- Scapolo, P.A., Veggetti, A. Mascarello, F., Romanello, M.G. 1988. Developmental transitions of myosin isoforms and organisation of the lateral muscle in the teleost *Dicentrarchus labrax* (L.). *Anat. Embryol.*, 178: 287-295.
- Stickland, N.C., White, R.N., Mescall, P.E., Crook, A.R., Thorpe, J.E. 1988. The effect of temperature on myogenesis in embryonic development of the Atlantic salmon (*Salmo salar*; L.). *Anat. Embryol.*, 178: 253-257.
- Usher, M.L., Stickland, N.C., Thorpe, J.E. 1994: Muscle development in Atlantic salmon (*Salmo salar*) embryos and the effect of temperature on muscle cellularity. *J. Fish Biol.*, 44: 953-964.
- Veggetti, A., Mascarello, F., Scapolo, P.A., Rowleron, A. 1990. Hyperplastic and hypertrophic growth of lateral muscle in *Dicentrarchus labrax* (L.): An ultrastructural and morfometric study. *Anat. Embryol.*, 182: 1-10.

Vieira, V.L.A., Johnston, I.A. 1992. Influence of temperature on muscle-fibre development in larvae of the herring *Clupea harengus*. Mar. Biol., 112: 333-341.