



universidad  
de león



**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES**

**EFECTO DEL CALENTAMIENTO  
GLOBAL SOBRE LA REPRODUCCIÓN  
DE LOS PECES  
GLOBAL WARMING EFFECT ON FISH  
REPRODUCTION**

**Autor:** Pedro Arratíbel González

**Tutor/es:** Marta Fernández Riesco y Paulino de Paz  
Cabello

**GRADO EN BIOTECNOLOGÍA**

**Julio 2022**

## **TABLA DE CONTENIDO**

<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	4
<b>3. LA RESPUESTA FISIOLÓGICA FRENTE AL ESTRÉS EN LA REPRODUCCIÓN</b> .....	4
<b>4. EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA REPRODUCCIÓN</b> .....	6
4.1. ALTERACIONES SOBRE EL EJE PINEAL-CEREBRO-HIPÓFISIS-GÓNADA (BPG) Y EL EJE ENDOCRINO .....	6
4.2. ALTERACIONES SOBRE LAS HEMBRAS .....	7
4.2.1. FASES INICIALES DE LA OVOGÉNESIS.....	8
4.2.2. MADURACIÓN FINAL DE LOS OVOCITOS (FOM) .....	8
4.2.3. CALIDAD DE LOS OVOCITOS.....	9
4.2.4. EL DESOVE .....	10
4.3. ALTERACIONES SOBRE LOS MACHOS .....	11
4.3.1. ETAPAS INICIALES DE LA ESPERMATOGÉNESIS .....	12
4.3.2. ETAPAS FINALES DE LA ESPERMATOGÉNESIS .....	12
4.3.3. CALIDAD SEMINAL .....	12
4.4. ALTERACIONES SOBRE EL DESARROLLO EMBRIONARIO TEMPRANO Y LOS PRIMEROS ESTADIOS DE VIDA. ....	13
<b>5. DETERMINACIÓN Y DIFERENCIACIÓN DEL SEXO EN LOS PECES</b> .....	14
5.1. MECANISMOS MOLECULARES IMPLICADOS EN LA DIFERENCIACIÓN SEXUAL .....	15
5.2. LOS EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA DIFERENCIACIÓN SEXUAL EN PECES. ....	16
<b>6. MECANISMOS DE ADAPTACIÓN A LOS CAMBIOS AMBIENTALES</b> .....	17
<b>7. GESTIÓN DEL ESTRÉS TÉRMICO EN LA ACUICULTURA</b> .....	19
<b>8. DISCUSIÓN Y PERSPECTIVAS FUTURAS</b> .....	20
<b>9. CONCLUSIONES</b> .....	23
<b>10. REFERENCIAS</b> .....	23

## **RESUMEN**

Hoy en día, la importancia económica y alimentaria de la acuicultura sigue una tendencia creciente. Uno de los principales desafíos a los que se enfrenta esta actividad es el calentamiento global. Las emisiones de dióxido de carbono antropogénico a la atmósfera tienen un grave impacto sobre los medios acuáticos, alterando las propiedades fisicoquímicas del agua y aumentando las temperaturas gradualmente, así como la frecuencia de las olas de calor marinas y terrestres. Los peces, junto con otros habitantes de los medios acuáticos, se verán gravemente afectados por las altas temperaturas, sufriendo alteraciones a nivel fisiológico, etológico, inmunológico y reproductivo. Las temperaturas elevadas, causantes de estrés térmico, comprometen el éxito reproductivo e impactan de forma negativa en diferentes niveles como la gametogénesis, el desarrollo temprano y la diferenciación sexual. A pesar de todos estos perjuicios, los peces poseen diversos mecanismos de naturaleza genética u hormonal que ayudarán a minimizar el estrés térmico y adaptarse a las nuevas condiciones. Finalmente, la acuicultura deberá sumar, a las herramientas disponibles actualmente, nuevas técnicas con el fin de mitigar los daños del cambio climático y evitar las pérdidas económicas y ecológicas que se vislumbran en el futuro.

**Palabras clave:** Acuicultura, adaptación, cambio climático, reproducción.

## **ABSTRACT**

Nowadays, the economic and nutritional importance of aquaculture is constantly increasing. Global warming is one of the main challenges that aquaculture has to face. Anthropogenic carbon dioxide emissions into the atmosphere have a big impact on aquatic environments, changing the physicochemical properties of water and leading to a gradual temperature increase, as well as rising the frequency of marine and inland heat waves. Fish species and other aquatic organisms will be affected by high temperatures, suffering physiological, ethological, immunological and reproductive alterations. High temperatures cause heat stress which compromise reproductive success and negatively impact different stages such as gametogenesis, early development and sexual differentiation. Despite of all these disorders, fishes present different genetic or hormonal mechanisms that will help them to minimize heat stress and to allow them the adaptation to the new conditions. Finally, aquaculture will have to add new techniques to the current tools in order to mitigate the damage from climate change and avoid the economic and ecological losses that are expected in the future.

**Keywords:** Aquaculture, adaptation, climate change, reproduction.

## 1. INTRODUCCIÓN

Uno de los mayores desafíos en los próximos años es lograr alimentar a una población en constante crecimiento y al mismo tiempo, tratar de reducir los daños ambientales que genera la producción de alimentos (industria, ganadería, agricultura y pesca) (Organización de las Naciones Unidas, 2018). En este contexto, la acuicultura adquiere una gran relevancia, ya que el consumo de pescado y marisco puede paliar la necesidad de proteínas en la dieta y garantizar la disponibilidad de alimento para millones de personas (Reverter *et al.*, 2020). Se prevé que el consumo de pescado crezca un 27% hasta 2030 (World Bank Group, 2013) , procedente fundamentalmente de la acuicultura, que para el 2030, también experimentará un crecimiento del 32% con respecto a 2018 (Food and Agriculture Organization, 2020).

En España, la acuicultura también sigue una tendencia al alza y ocupa una posición destacada en la acuicultura mundial. A pesar de ello, el futuro de esta actividad se vislumbra incierto. Entre los desafíos más apremiantes para la acuicultura está el cambio climático, que supone una seria amenaza para la cría de determinadas especies de interés acuícola. De hecho, los impactos más severos derivados del cambio climático afectarán a las poblaciones acuáticas sometidas a circunstancias restrictivas, como son las ubicaciones actuales de la acuicultura, sujetas a continuos cambios en las propiedades fisicoquímicas del agua. Por ello, estos sistemas de cría representan un modelo perfecto para estudiar los efectos del cambio climático.

Concretamente, en España, se distinguen diversos sistemas de cultivo; zonas intermareales donde se crían doradas (*Sparus aurata*) y lubinas (*Dicentrarchus labrax*), bateas en las rías para el cultivo del mejillón (*Mytilidae sp.*), aguas estancadas cercanas a ríos para la producción de trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) y jaulas ubicadas en aguas marinas (Asociación Empresarial de Acuicultura de España, 2021). En muchos casos, los animales se crían en contacto con el medio natural aprovechando las condiciones que ofrece, de forma que las variaciones en parámetros ambientales, como la temperatura, tienen una incidencia directa sobre ellos. Aquellos peces que habitan en medios de agua dulce o salada de menor profundidad pueden ser los más comprometidos, puesto que son espacios que sufrirán con mayor intensidad los efectos del cambio climático. Por ejemplo, la tenca (*Tinca tinca*) es una especie muy apreciada a nivel gastronómico que se cría en charcas o pequeñas lagunas de dehesas, en regiones como Extremadura o Castilla y León. La tenca será un taxón muy afectado por las altas temperaturas, los periodos más frecuentes de sequía y la eutrofización (García y Remiro, 2014). La cría en esteros es otro de los sistemas tradicionales de cultivo que puede verse

gravemente afectado por el calentamiento global. Los esteros son reservorios de agua salada de poca profundidad (10 metros aproximadamente), influenciados por las mareas y empleados para el engorde de diversas especies de peces, así como para la obtención de sal. Destacan los esteros de la costa sur atlántica, ubicados en la bahía de Cádiz y las salinas de la provincia de Huelva, que se emplean para el cultivo de especies como la dorada (*Sparus aurata*), la lubina (*Dicentrarchus labrax*) y el lenguado (*Solea senegalensis*) (Asociación Empresarial de Acuicultura de España, 2020). En los esteros, las altas temperaturas pueden alterar las poblaciones de peces de menor tamaño o invertebrados que se encuentran de forma natural en estos ecosistemas, lo que reduce la disponibilidad de alimento para los peces de acuicultura.

El cambio climático es una realidad que plantea amenazas inmediatas y futuras para la seguridad alimentaria mundial. La Convención Marco sobre el Cambio Climático (CMCC) de las Naciones Unidas define este fenómeno como “el cambio de clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana, que altera la composición de la atmósfera mundial y que se suma a la variabilidad natural del clima observada durante periodos de tiempo comparables” (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático, 2019). Existe un consenso general de que el mayor impacto del cambio climático es el calentamiento global. El ascenso gradual y persistente de las temperaturas con el paso de los años es, sin duda, un peligro serio para las distintas formas de vida del planeta. Además, en las últimas décadas se ha registrado un aumento en la frecuencia e intensidad de las olas de calor marinas y terrestres (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático., 2019). Varios estudios muestran que, en caso de que persistan los altos niveles de emisión de CO<sub>2</sub> actuales, la intensidad media de las olas de calor aumentará de 3,7°C ± 0,1 a 5,4°C ± 0,8 y su duración crecerá de 7,7 ± 0,4 a 95,5 ± 35,5 días (Woolway *et al.*, 2021). En el futuro, el aumento en la incidencia de estos fenómenos extremos (sequías, inundaciones, olas de calor extremo) puede causar pérdidas muy importantes a nivel ecológico y económico.

En los océanos, los principales efectos del cambio climático serán la acidificación debido a la absorción del dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) emitido a la atmósfera (Gattuso *et al.*, 2015), el aumento de la temperatura y la disminución de oxígeno (O<sub>2</sub>) disuelto, ya que el aumento de las temperaturas disminuye su solubilidad en el agua (Plattner *et al.*, 2001). También, tendrá lugar un incremento de la estratificación, que contribuye a la aparición de eventos de hipoxia y eutrofización (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático, 2019). La eutrofización aparece por un exceso de nutrientes inorgánicos en el agua, lo que conduce a un aumento de la materia orgánica y el crecimiento acelerado de algas y cianobacterias. Del mismo

modo, las masas de agua dulce también se verán afectadas por estos fenómenos. El aumento de la temperatura será más acusado en estos medios, puesto que son ambientes de aguas estancadas y con poca profundidad (lagos, lagunas, estanques, desembocaduras o estuarios). La incidencia de la temperatura varía con la profundidad, y es que las aguas superficiales se calientan a una tasa de 0,1°C por década; mientras que las aguas por debajo de los 2000 metros se calientan a una tasa de 0,05°C por década (Pelegri *et al.*, 2019). Como resultado, los lagos de menor tamaño y con aguas estancadas, así como sus habitantes, sufrirán en un menor tiempo y con mayor fuerza las consecuencias directas del calentamiento global.

Los cambios en la temperatura del agua afectarán a la distribución y diversidad de especies, como muestran estudios de seguimiento realizados en peces (Worm y Lotze, 2021). En general, las regiones tropicales experimentarán una mayor pérdida de biodiversidad debido al estrés crónico producido por la subida de las temperaturas. Por el contrario, la diversidad será mayor en las zonas templadas, ya que, la tendencia natural de muchas especies propias de climas cálidos será realizar movimientos hacia los polos colonizando nuevas áreas (Worm y Lotze, 2021). Los fenómenos más dañinos serán los cambios extremos (olas de calor, tormentas, etc.) que provocarán altas tasas de mortalidad y la extinción de muchas especies, incapaces de desarrollar mecanismos de respuesta o adaptación (Ho y Tang, 2020). Los peces, en particular, son organismos ectotermos y poiquilotermos, por lo que su temperatura corporal es equivalente a la temperatura del agua. Por esta razón, son animales muy sensibles a cambios térmicos en el ambiente, que alteran la homeostasis de todo el cuerpo (Hattori *et al.*, 2020) y tendrán un gran impacto sobre la fisiología, el metabolismo y el comportamiento (Alfonso *et al.*, 2020). En los peces, al igual que en la mayoría de los animales, un aumento de la temperatura corporal supone un gran gasto energético, ya que se acelera el metabolismo (Dell *et al.*, 2011) y estimula un mayor crecimiento y movimiento. A nivel celular, el calor puede producir la desnaturalización de proteínas, mutaciones en el ADN, daño oxidativo e incluso muerte celular (Lepock, 2005). El estrés térmico también se asocia con una mayor vulnerabilidad a sufrir infecciones por la aparición de nuevos patógenos o una menor capacidad de respuesta del sistema inmune (Kim *et al.*, 2019). Por último, cabe mencionar que el éxito reproductivo se ve gravemente comprometido por estos factores de estrés (Alfonso *et al.*, 2020).

## **2. OBJETIVOS**

Objetivo general: Evaluar la literatura disponible sobre la influencia del calentamiento global en la reproducción de los peces. Además, se revisarán las estrategias empleadas por estos animales para hacer frente al estrés y aquellas herramientas usadas en las instalaciones de acuicultura para paliar los efectos del cambio climático.

Objetivos específicos:

- Determinar los efectos del cambio climático sobre los medios acuáticos y relacionar estos cambios con el aumento de las olas de calor.
- Caracterizar la respuesta fisiológica de los peces frente al estrés térmico haciendo hincapié en la reproducción.
- Comprender los mecanismos que permiten a los peces adaptarse a las condiciones cambiantes del medio.
- Señalar algunas de las estrategias actuales que se emplean en la acuicultura para hacer frente al cambio climático.
- Presentar las perspectivas futuras de la acuicultura y las técnicas que podrán ser de utilidad para mitigar el cambio climático en la industria acuícola.

## **3. LA RESPUESTA FISIOLÓGICA FRENTE AL ESTRÉS EN LA REPRODUCCIÓN**

El estrés se define como una situación en la cual el equilibrio dinámico de un animal, denominado homeostasis, se ve modificado por la acción de un estímulo intrínseco o extrínseco (Wendelaar Bonga, 1997). En los peces, la respuesta ante los diferentes factores de estrés es semejante a la del resto de vertebrados y en ella participan principalmente catecolaminas, glucocorticoides y hormonas como la prolactina. En estos animales, el cortisol es el principal glucocorticoide circulante y sus principales funciones son la regulación del balance hidromineral y el metabolismo energético (Schreck *et al.*, 2001). En la elaboración de dichas respuestas participan tanto el eje hipotálamo-simpático-cromafín (HSC) como el eje hipotálamo-pituitaria-interrenal (HPI) (Wendelaar Bonga, 1997).

Las respuestas frente al estrés en peces se pueden clasificar en tres fases: primaria, secundaria y terciaria. En un primer momento, se genera una reacción neuroendocrina que consiste en la síntesis y liberación de catecolaminas (adrenalina y noradrenalina) (Alfonso *et al.*, 2020) y

cortisol por parte de las células cromafines e interrenales. Estas hormonas en circulación activan determinadas vías metabólicas (movilización de metabolitos y energía) o fisiológicas (p.ej., incremento de la presión sanguínea) que participan en la respuesta secundaria (Alfonso *et al.*, 2020). Finalmente, tendrá lugar la última fase (respuesta terciaria), en la que los organismos manifiestan cambios sistémicos (Barton, 2002). El cortisol induce principalmente cambios de expresión génica al unirse a receptores del núcleo y las catecolaminas dirigen la movilización de recursos y sustratos energéticos, con el fin de mejorar una respuesta de comportamiento y lograr la adaptación (Alfonso *et al.*, 2020). En los teleósteos, la duración y la magnitud de la respuesta dependerá de la intensidad y el tipo de estrés al que se encuentran sometidos (Aluru y Vijayan, 2009). Por ejemplo, cuando el estrés que afecta a los peces es un aumento de temperatura, las catecolaminas inducen la síntesis de proteínas de choque térmico (*Heat Shock Proteins*, HSP) para reparar el daño por estrés oxidativo (Alfonso *et al.*, 2020) y prevenir la apoptosis o muerte celular (Roberts *et al.*, 2010).

A grandes rasgos, los cambios genéticos asociados a factores de estrés afectan fundamentalmente a tres ramas: la reproducción, el sistema inmunitario y el metabolismo (Aluru y Vijayan, 2009). Uno de los principales fenómenos observados ante situaciones de estrés, tanto en peces como el resto de los vertebrados, es la reducción de la actividad reproductora (Moberg, 1985). La reproducción es un proceso que implica un gasto energético y metabólico muy grande, por lo que una gran mayoría de especies deciden, ante situaciones de estrés, desviar dichos recursos a otros procesos con el fin de garantizar la supervivencia de los individuos (Wendelaar Bonga, 1997).

Una amplia variedad de estudios ha demostrado que el estrés produce cambios moleculares a nivel del eje hipotálamo-pituitaria-gonadal (HPG) en los peces. El incremento de cortisol en el torrente circulatorio produce una caída de los niveles plasmáticos de testosterona y 17 $\beta$ -estradiol (E<sub>2</sub>) (Schreck *et al.*, 2001). En los salmónidos, el cortisol inhibe la vitelogénesis bloqueando la transcripción de los genes de receptores de esteroides (ER) hepáticos y las vitelogeninas (Vg) (Lethimonier *et al.*, 2000). Asimismo, la producción de cortisol en los machos suprime la síntesis de andrógenos, como la 11-ketotestosterona (11-KT) (Consten *et al.*, 2002; Goos y Consten, 2002).

Existen diversas situaciones de estrés que pueden afectar a la reproducción, centrándonos en este caso en los factores de estrés derivados directamente del cambio climático. El aumento de temperatura, la disminución del oxígeno disuelto o la acidificación de las aguas constituyen

importantes factores ambientales de estrés físico. Dichos parámetros provocan grandes cambios fisiológicos en los peces; puesto que afectan a la capacidad metabólica (Schreck y Tort, 2016) o a etapas reproductivas como la maduración, el tiempo de desove o la calidad de los gametos (Schreck *et al.*, 2001).

#### **4. EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA REPRODUCCIÓN.**

##### **4.1. ALTERACIONES SOBRE EL EJE PINEAL-CEREBRO-HIPÓFISIS-GÓNADA (BPG) Y EL EJE ENDOCRINO**

La reproducción en los peces se activa mediante el reconocimiento de una serie de señales ambientales específicas y el traslado de dicha información a través del eje pineal-cerebro-hipófisis-gónada (BPG). Para ello, los individuos poseen sistemas sensoriales que perciben tanto estímulos ambientales (temperatura, pH, fotoperiodo) como sociales (feromonas, presencia de competidores, densidad de población).

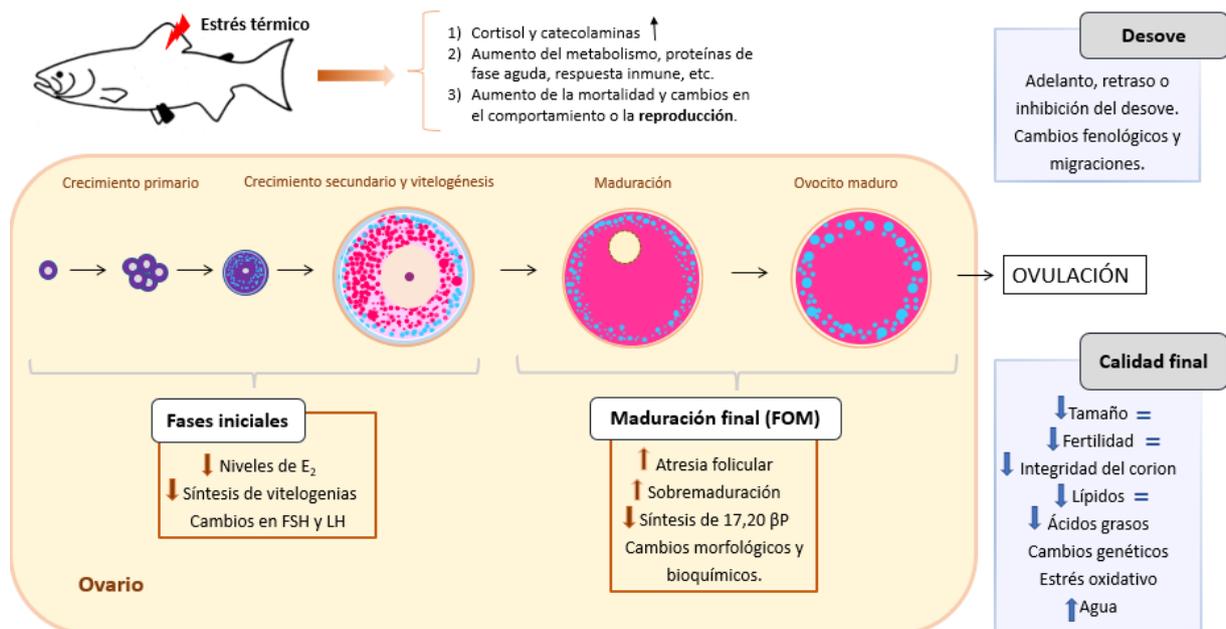
La glándula pineal es una estructura fotorreceptora con función endocrina, ubicada en la línea media y que constituye el centro productor de melatonina (Carrillo Estévez, 2009). Desempeña un rol muy importante en la percepción de la información sobre el fotoperiodo y la temperatura. Los niveles de melatonina sufren variaciones diarias y estacionales, actuando como un reloj y calendario en los teleósteos (Servili *et al.*, 2020). La información captada por el órgano pineal se transmite a los sistemas neuroendocrinos para elaborar una respuesta y controlar la biosíntesis de hormonas. En los teleósteos, el hipotálamo es la principal región del cerebro en el control y regulación de la reproducción. Estas especies carecen de un sistema portal hipotálamo-hipofisiario, característico de tetrápodos. En cambio, la hipófisis se encuentra inervada directamente por axones neuronales del hipotálamo formando el tallo neurohipofisiario (Zohar *et al.*, 2010) que une la hipófisis al hipotálamo.

La hipófisis consta de dos partes, la adenohipófisis y la neurohipófisis, y posee una gran variedad de tipos celulares con función secretora (Ball y Baker, 1969). Las células gonadotropas de la adenohipófisis producen dos gonadotrofinas (GtHs), la hormona foliculoestimulante (FSH) y la hormona luteinizante (LH), responsables del desarrollo de las gónadas. Además, la hipófisis también presenta regiones que secretan la hormona liberadora de gonadotropina (GnRH) (Dufour *et al.*, 2010), que estimula la síntesis de gonadotrofinas (Mousa y Mousa, 2003).

Las altas temperaturas pueden modificar la expresión de genes específicos del eje BPG, dando como resultado alteraciones en el desarrollo gonadal o el desove (Miranda *et al.*, 2013). En el cerebro, por ejemplo, se ha podido constatar que la variante hipofisiotrófica de GnRH se ve afectada por las altas temperaturas. Asimismo, las altas temperaturas han mostrado en diversos estudios que son capaces de reducir o inhibir la expresión de los genes de las subunidades de *FSH-β* y *LH-β* tanto en machos como en hembras (Elisio *et al.*, 2012). Otros estudios han demostrado que la exposición a altas temperaturas en especies como el pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) pueden llegar a alterar los niveles plasmáticos de esteroides gonadales, modificar la síntesis de Vg, esenciales para el crecimiento secundario del ovocito, y variar la expresión de GtHs a nivel cerebral, pituitario y gonadal (Elisio *et al.*, 2012). Todas estas alteraciones pueden, en última instancia, promover la regresión gonadal, lo que afecta a la gametogénesis, la producción de hormonas esteroideas y el desove. Estos puntos serán tratados en profundidad a lo largo de los siguientes apartados.

#### 4.2. ALTERACIONES SOBRE LAS HEMBRAS

La ovogénesis es el proceso que transcurre desde la formación de las células germinales primordiales (PGCs) hasta el desarrollo de un óvulo maduro, listo para ser fecundado (Carrillo Estévez, 2009).



**Figura 1.** Etapas de la ovogénesis y los efectos del estrés térmico sobre ellas.

Los efectos de las altas temperaturas sobre la reproducción en las hembras son muy variables y pueden alterar desde el desarrollo de los gametos hasta procesos finales como el desove y la maduración. Existen ciertas fases de la ovogénesis que resultan más sensibles al calor que otras, y las respuestas variarán en función del tiempo de exposición y la especie (**Figura 1**) (Alix *et al.*, 2020).

#### 4.2.1. FASES INICIALES DE LA OVOGÉNESIS

En las primeras fases, se produce la multiplicación de las ovogonias y su transformación en ovocitos de primer orden. Posteriormente, el ovocito experimenta un crecimiento primario que da lugar al alvéolo cortical y un crecimiento secundario, denominado vitelogénesis, un proceso regulado fundamentalmente por E<sub>2</sub>. En la etapa de vitelogénesis, el ovocito aumenta de tamaño por la acumulación de nutrientes (proteínas de la yema, Vg y lípidos) en gránulos de vitelo, necesarios para el desarrollo del futuro embrión (Sullivan y Yilmaz, 2018). Múltiples estudios muestran que la vitelogénesis se ve afectada por diversos factores de estrés como la temperatura, lo que se traduce, por ejemplo, en una disminución de la síntesis de la proteína Vg, que forma parte del vitelo (Lethimonier *et al.*, 2000).

Los incrementos de temperatura provocan cambios conformacionales en proteínas como las hormonas FSH y LH, así como sus receptores celulares (Pankhurst y Munday, 2011). El aumento de temperatura también hace que las hormonas esteroideas (estrógenos y andrógenos) formen agregados incapaces de atravesar las membranas plasmáticas y de interaccionar con sus receptores intracelulares (Pankhurst y Munday, 2011). Como no penetran en el interior de las células y son solubles en agua, estos complejos se eliminan rápidamente a través de la orina. Por ejemplo, en condiciones de temperaturas elevadas se observa que los niveles plasmáticos de E<sub>2</sub> sufren una fuerte disminución en muchas especies (Miranda *et al.*, 2013).

#### 4.2.2. MADURACIÓN FINAL DE LOS OVOCITOS (FOM)

La maduración es la etapa en la que finaliza la primera división meiótica y es una de las fases más sensibles a los cambios de temperatura. En esta fase, los ovocitos sufren cambios muy importantes, como la condensación de cromosomas, la extrusión del primer corpúsculo polar, la ruptura de la vesícula germinal y la clarificación del citoplasma (Carrillo Estévez, 2009).

Cuando la maduración se desarrolla a altas temperaturas se producen alteraciones morfológicas en los ovocitos y un incremento de la atresia folicular (Alix *et al.*, 2020). La atresia es un programa de degeneración que sufren ciertos ovocitos durante su desarrollo. Se trata de un proceso que ocurre de forma natural como mecanismo de autorregulación, pero se produce con

una frecuencia mayor en poblaciones sometidas a un alto grado de estrés o presión (Valdebenito *et al.*, 2011). Como se comenta anteriormente, la variación de factores como la temperatura o salinidad pueden contribuir a un aumento de la tasa de atresia folicular, lo cual ha sido demostrado en especies como el esturión blanco (*Acipenser transmontanus*) (Linares-Casenave *et al.*, 2002) y el pejerrey (*Odentesthes bonariensis*) (Miranda *et al.*, 2013).

Por otra parte, la sobremaduración es uno de los factores más perjudiciales para la calidad de los ovocitos (Rime *et al.*, 2004). En la mayoría de los peces, los ovocitos en metafase II se liberan durante la ovulación al lumen del ovario, donde permanecen hasta que se dan las condiciones ambientales adecuadas para el desove. Sin embargo, si no se dan los factores ambientales oportunos, los ovocitos no son expulsados al exterior y se acumulan, sufriendo una degradación denominada sobremaduración (Samarin *et al.*, 2015). Las altas temperaturas son uno de los factores desencadenantes de este proceso. En la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*), Davies y Bromage (2002) observaron que, las hembras criadas a temperaturas superiores a las óptimas durante la maduración generaban ovocitos con signos evidentes de sobremaduración (blancos con el centro rojizo). En general, los ovocitos sufren una serie de cambios morfológicos y bioquímicos que se traducen en pérdidas de calidad y viabilidad de los ovocitos que envejecen. Los signos son específicos de cada especie y algunos son: mayor tamaño, forma ovalada, cambio de coloración, aumento del contenido de agua, triploidía, etc. (Samarin *et al.*, 2015; Valdebenito *et al.*, 2015).

#### 4.2.3. CALIDAD DE LOS OVOCITOS

El estrés térmico también tiene un impacto negativo sobre distintos parámetros que dictaminan la calidad de los ovocitos (Alix *et al.*, 2020). Algunos de ellos son: la morfología de los huevos, parámetros fisicoquímicos (fluido ovárico), la integridad de la membrana, la composición bioquímica o el metabolismo energético (Servili *et al.*, 2020). El tamaño de los huevos también puede verse afectado por las altas temperaturas y el resultado varía en función de la fase de la gametogénesis afectada por el choque térmico. Asimismo, estas condiciones ambientales alteran la formación del corión y la membrana externa, lo que causa un importante aumento de la tasa de mortalidad durante el desarrollo embrionario, ya que aumenta la vulnerabilidad a las infecciones (Sandström *et al.*, 1995). Por último, también se detectan cambios bioquímicos y moleculares en el ovocito, ya que aumenta el contenido de agua e iones ( $\text{Fe}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ) y disminuye la presencia de ácidos grasos y lípidos. Estas moléculas son vitales para el desarrollo temprano del embrión, ya que constituyen componentes esenciales de membranas celulares (Samarin *et al.*, 2015). Al mismo tiempo, se observan cambios en los transcritos de mRNA maternos

involucrados en el desarrollo neural (Colson *et al.*, 2019), un aumento de especies reactivas de oxígeno (ROS) y estrés oxidativo (Alix *et al.*, 2020).

#### 4.2.4. EL DESOVE

El desove consiste en la liberación del ovocito en metafase II, acompañada de la ruptura de la capa folicular a través de la acción de enzimas proteolíticas específicas (Lubzens *et al.*, 2010). El embrión se desarrolla prácticamente de forma autosuficiente dependiendo casi en su totalidad de los nutrientes (vitaminas), hormonas o material genético (mRNA materno) incorporados al ovocito durante su desarrollo.

El desove se ve afectado por cambios fenológicos asociados al calentamiento global. Las altas temperaturas pueden adelantar, retrasar o incluso inhibir la liberación de los huevos dependiendo de la especie o el tiempo de exposición (Alix *et al.*, 2020).

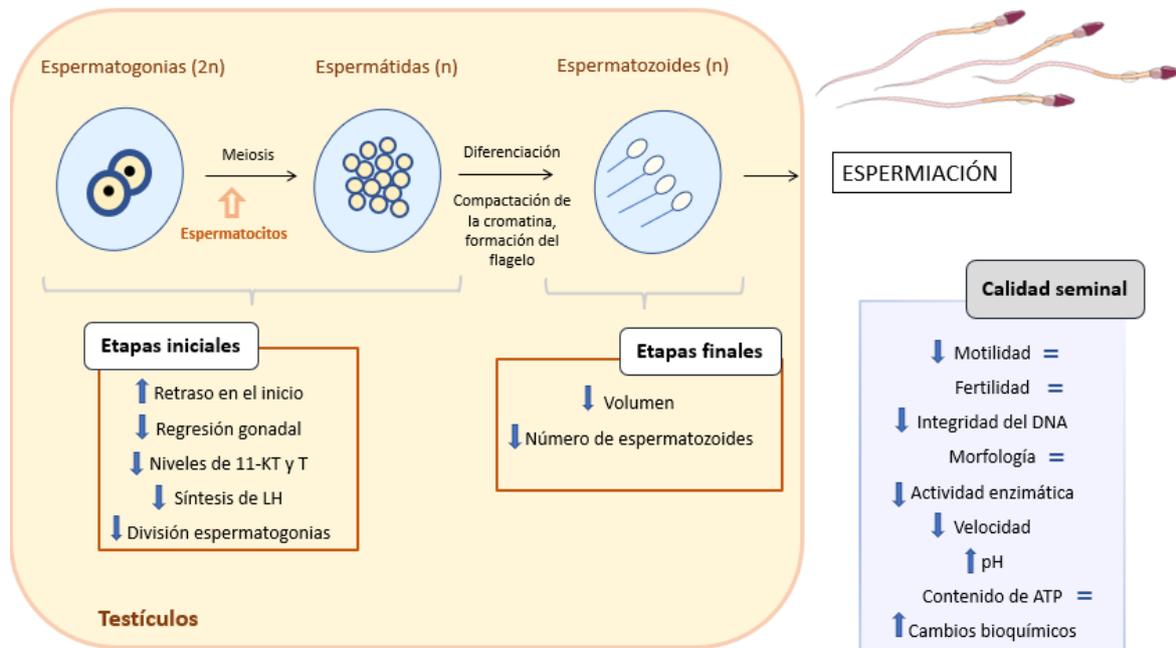
En los peces, la reproducción es de carácter estacional y en ella, influyen esencialmente la temperatura y el fotoperiodo. Estos dos parámetros controlan el momento de desove, asegurando que las condiciones ambientales en el exterior son indicadas para la fecundación y desarrollo embrionario. De esta forma, las especies hacen coincidir el desarrollo de los alevines con la mejor época para su supervivencia (Bromage *et al.*, 2001).

El cambio climático no afecta directamente al fotoperiodo, pero sí genera movimientos de migración o dispersión en las poblaciones. Aquellas especies que se adaptan con mayor facilidad a las altas temperaturas realizan movimientos de expansión. Como consecuencia, una gran variedad de especies se ha desplazado hacia los polos (Vergés *et al.*, 2019). En estas zonas, sí que existen grandes diferencias en el fotoperiodo y los peces puede sufrir retrasos en la maduración y el desove, lo que conlleva una disminución del éxito reproductivo.

En las especies que desovan en otoño, la exposición a calor en las fases iniciales retrasa el momento de desove. Lo contrario sucede en especies que desovan en primavera, que adelantan la época de freza. Ambos procesos están directamente relacionados con los niveles de estrógenos (E<sub>2</sub>) (Servili *et al.*, 2020). Las altas temperaturas suprimen la síntesis de 17,20β-dihidroxi-4-pregnen-3-ona (17,20 βP), el esteroide inductor de la maduración producido en respuesta a la LH (Gillet *et al.*, 2011). Como resultado, se produce un retraso en la maduración, ovulación y desove.

### 4.3. ALTERACIONES SOBRE LOS MACHOS

La espermatogénesis es el proceso de desarrollo de las células germinales masculinas, desde las células madre espermatogoniales hasta los espermatozoides maduros (Weltzien *et al.*, 2004). Se puede dividir en tres fases: la fase de espermatogonias, la fase meiótica y la espermiogénesis que finaliza con la producción de espermatozoides (**Figura 2**) (Weltzien *et al.*, 2004).



**Figura 2.** Etapas de la espermatogénesis y los efectos del estrés térmico sobre ellas.

En los teleósteos, los testículos están formados por el compartimento lobular e intersticial y son de color blanquecino, alargados y rodeados por tejido conjuntivo (túnica albugínea). En el compartimento lobular, se encuentran las espermatogonias rodeadas por las células somáticas de Sertoli, organizadas en espermatocistes (Dadras *et al.*, 2019). Las células de Sertoli se encargan del mantenimiento de las células germinales, constituyen la barrera hematotesticular y permiten el desarrollo de los espermatozoides. Por otra parte, el tejido intersticial contiene células somáticas de Leydig, tejido conectivo, vasos sanguíneos y linfáticos, fibroblastos y fibras nerviosas (Carrillo Estévez, 2009; Islam *et al.*, 2022). Las células de Leydig participan en la síntesis de andrógenos, siendo los más importantes aquellos que poseen átomos de oxígeno asociados al carbono 11, como la 11-ketotestosterona (11-KT) (Piferrer *et al.*, 1993).

#### 4.3.1. ETAPAS INICIALES DE LA ESPERMATOGÉNESIS

En la primera fase, las espermatogonias ( $2n$ ) se encuentran en división activa y algunas entran en meiosis. A continuación, aparecen los espermatoцитos de primer orden ( $2n$ ) que, tras la primera división meiótica, se convierten en espermatoцитos de segundo orden ( $n$ ).

Los primeros estadios de la espermatogénesis son muy sensibles a las altas temperaturas, como muestran los estudios realizados en carpa (*Cyprinus carpio*) (Consten *et al.*, 2002). Cuando los peces se topan con factores estresantes, los niveles de cortisol en sangre aumentan rápidamente. En muchos casos, el aumento de cortisol puede causar el retraso del inicio de la espermatogénesis, la regresión gonadal total o parcial y la disminución de los niveles plasmáticos de 11-KT y testosterona (Consten *et al.*, 2001). La 11-KT regula la proliferación y diferenciación de las espermatogonias en salmónidos y otros grupos (Carrillo Estévez, 2009), por lo que una caída de sus niveles reduce la división de espermatogonias (Servili *et al.*, 2020). En los testículos, el cortisol actúa de forma directa sobre la esteroidogénesis y de forma no indirecta disminuyendo la secreción de LH, tal como muestran los trabajos de Consten *et al.*

#### 4.3.2. ETAPAS FINALES DE LA ESPERMATOGÉNESIS

En la última fase de la espermatogénesis se producen espermátidas haploides ( $n$ ) que sufren un proceso de diferenciación muy intenso para dar lugar a los espermatozoides ( $n$ ). Cuando finaliza la maduración, los espermatoцитos expulsan los espermatozoides a la luz de los túbulos. Tras recorrer los conductos espermáticos, se liberan al medio acuático a través del poro urogenital. Este proceso se encuentra condicionado por los parámetros fisicoquímicos del agua.

La exposición a temperaturas elevadas de forma prolongada durante las etapas finales puede reducir el número de espermatozoides y el volumen del semen. El descenso de espermatozoides maduros y viables puede estar relacionado con procesos de apoptosis como indican los estudios realizados en lota (*Lota lota*) (Ashton *et al.*, 2019). Además, tal y como se observa en las hembras, el momento de la liberación del fluido seminal puede verse alterado y en el caso de que la liberación de los gametos en machos y hembras no está sincronizada, no se producirá la fecundación (Alix *et al.*, 2020).

#### 4.3.3. CALIDAD SEMINAL

La calidad del semen puede afectar a la viabilidad de los embriones. Hay ciertos parámetros macroscópicos que pueden usarse como indicadores de la calidad seminal, como la motilidad de los espermatozoides, la densidad o la composición seminal (Valdebenito *et al.*, 2015). Algunos factores que afectan a la composición y calidad seminal son la alimentación, el estrés,

la genética o las condiciones ambientales como la temperatura. En ejemplares de trucha (*Salmo trutta*) se observó cómo las altas temperaturas reducían la actividad de las peroxidasa y lisozimas del fluido seminal (Lahnsteiner y Leitner, 2013), enzimas con actividad antioxidante y antimicrobiana respectivamente. Además, otros estudios reflejan que la calidad del semen puede ser mayor en individuos criados a baja temperatura, al aumentar la motilidad espermática y disminuir la osmolaridad (Robles *et al.*, 2003).

La motilidad espermática es un factor determinante para que tenga lugar la fecundación de los ovocitos. Se usan varios parámetros para evaluar esta actividad como la denominada “duración de motilidad” o el porcentaje de espermatozoides motiles que se visualizan en una muestra de semen, empleando para ello programas de análisis informático (Dreanno *et al.*, 1998). La velocidad y la trayectoria del movimiento (linear, no linear o circular) son dos de las cualidades más importantes para el éxito del proceso reproductivo (Alavi y Cosson, 2005). Como en los peces la fecundación es externa, las características del medio son cruciales para la correcta motilidad de los espermatozoides. Algunas de las propiedades más influyentes son la presión osmótica, el pH, la concentración de iones y la temperatura. Las consecuencias del cambio climático, como la acidificación del medio acuático o el aumento de la temperatura ambiental, tendrán un gran impacto sobre la motilidad espermática (Alavi y Cosson, 2005).

#### 4.4. ALTERACIONES SOBRE EL DESARROLLO EMBRIONARIO TEMPRANO Y LOS PRIMEROS ESTADIOS DE VIDA.

La temperatura también influye sobre el tamaño de las larvas eclosionadas, la tasa de desarrollo y su supervivencia. Generalmente, las larvas de los peces son muy sensibles a las fluctuaciones ambientales y por tanto, serán muy vulnerables a los fenómenos asociados al cambio climático (Pankhurst y Munday, 2011). La temperatura tiene un efecto significativo sobre la tasa de desarrollo embrionario. En muchas especies, las tasas de desarrollo aumentan con la temperatura, lo que significa que disminuye el tiempo de incubación. El principal problema es que la eclosión puede producirse en un momento inadecuado (Pankhurst y Munday, 2011).

Igualmente, la temperatura afecta al metabolismo, crecimiento y duración del estado larvario en los peces (Benoît *et al.*, 2011). Frecuentemente, se observa un aumento de la tasa metabólica (mayor consumo de O<sub>2</sub>), mientras que la duración de la fase larvaria disminuye (Blaxter, 1991). La mortalidad en los alevines es muy alta en condiciones normales, por la abundancia de depredadores y la baja disponibilidad de alimento. Sin embargo, un aumento moderado de las

temperaturas podría resultar beneficioso para su supervivencia, puesto que al disminuir la duración de la fase larvaria, la exposición a múltiples peligros será menor (O'Connor *et al.*, 2007). Por último, también es importante destacar que las larvas son más sensibles que los adultos a la acidificación del agua (Pankhurst y Munday, 2011), que produce alteraciones sobre el sistema sensorial, olfativo y el comportamiento de los peces (Dixson *et al.*, 2010).

## **5. DETERMINACIÓN Y DIFERENCIACIÓN DEL SEXO EN LOS PECES**

La determinación sexual es el proceso que define el destino de las gónadas y establece el sexo del individuo (Hattori *et al.*, 2020), mientras que la diferenciación sexual se define como la transformación de una gónada indiferenciada en un ovario o testículo, dando lugar al denominado sexo fenotípico. Generalmente, la determinación sexual es genética (GSD), basada en la información contenida en los cromosomas sexuales X e Y (factores sexuales principales) y en otros factores de menor relevancia presentes en los autosomas. En los peces, se ha identificado el gen *dmrt1* (*Doublesex and mab-3 related transcription factor 1*), equivalente al gen *SRY* (*Sex-Determining Region Y*) de mamíferos, que participa en la diferenciación sexual testicular y se encuentra conservado en muchos otros vertebrados (Marchand *et al.*, 2000).

Sin embargo, hay ciertos grupos de vertebrados (reptiles y peces) que poseen una determinación sexual ambiental (ESD), influenciada por cambios en ciertas variables ambientales como la temperatura (TSD). En este caso, el sexo se define transcurrido un periodo de tiempo tras la fecundación y no hay diferencias genéticas consistentes entre los dos sexos (Ospina-Álvarez y Piferrer, 2008). En los peces, la TSD un fenómeno poco común y en cambio, es mucho más frecuente encontrar especies con una determinación sexual genotípica afectada por la temperatura (interacción genotipo-ambiente) o GSD+TE (Ospina-Álvarez y Piferrer, 2008).

La combinación de los procesos de determinación y diferenciación sexual, establece la proporción de sexos en las poblaciones (Carrillo Estévez, 2009). El “sex-ratio” es un parámetro básico en ecología y suele ser cercano al 1:1 (50% machos y 50% hembras) en la mayor parte de las especies. La proporción de sexos influye en la estructura y la dinámica de las poblaciones, determina su potencial reproductivo y, por ende, la supervivencia de una especie (Hardy, 2002).

El estudio del efecto del calentamiento global sobre la determinación y diferenciación sexual en los peces se centra fundamentalmente en la ESD. Los parámetros ambientales se dividen en

factores bióticos (densidad de población) o factores abióticos; entre los que destacan la temperatura, el pH o el O<sub>2</sub> disuelto (Hattori *et al.*, 2020).

### 5.1. MECANISMOS MOLECULARES IMPLICADOS EN LA DIFERENCIACIÓN SEXUAL

La información disponible sugiere que la temperatura, junto con otros factores ambientales, afecta fundamentalmente al proceso de diferenciación sexual (Baroiller y D’cotta, 2001). En los peces, los niveles endógenos de esteroides sexuales establecen la dirección hacia un sexo u otro (Baroiller y D’cotta, 2001). Diversos estudios han comprobado que el tratamiento con esteroides sexuales exógenos durante las etapas iniciales del desarrollo larvario puede anular la diferenciación sexual determinada genéticamente (Patil y Gunasekera, 2008).

A pesar de la gran variedad de procesos que intervienen en la determinación y diferenciación sexual en teleósteos, existe un factor altamente conservado que cataliza la síntesis de estrógenos, estrona (E<sub>1</sub>) y E<sub>2</sub>, y desempeña un papel clave en la diferenciación ovárica. Se trata de una enzima gonadal denominada aromatasa, codificada por el gen *cyp19a*, localizada en el retículo endoplasmático liso de las células esteroideogénicas (Guiguen *et al.*, 2010). El gen que codifica para esta enzima se encuentra duplicado (dos isoformas) y se distinguen la aromatasa ovárica (gen *cyp19ala*) y la aromatasa cerebral, que no presenta una actividad decisiva en la diferenciación gonadal temprana (Patil y Gunasekera, 2008).

La aromatasa P450 lleva a cabo la transformación de testosterona en estrógenos, de forma que, si se inhibe su actividad, los peces con un genotipo de hembra se convierten en individuos con un fenotipo de macho; como muestran múltiples estudios efectuados con salmón real (*Oncorhynchus tshawytscha*) (Piferrer *et al.*, 1994) o platija (*Paralichthys olivaceus*) (Kitano *et al.*, 2000), entre otros. Por tanto, el gen *cyp19ala* desempeña un papel crucial en la diferenciación ovárica y guía la inversión sexual inducida por temperatura (Shen y Wang, 2014). La transcripción de este gen se encuentra regulada por el receptor de la hormona FSH (*fshr*) y el factor transcripcional *foxl2* (Yamaguchi *et al.*, 2007), necesario para la diferenciación de las células de la capa granulosa y el mantenimiento de los ovarios (Schmidt *et al.*, 2004). La expresión de *foxl2* es proporcional a la del gen *cyp19a* (Shen y Wang, 2014) y su función es activar la expresión del gen de la aromatasa gonadal en el núcleo, y la consiguiente síntesis de E<sub>2</sub> y E<sub>1</sub> a partir de testosterona y androstenediona respectivamente (Carrillo Estévez, 2009).

## 5.2. LOS EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA DIFERENCIACIÓN SEXUAL EN PECES.

La mayoría de los estudios apuntan en la misma dirección e indican que el incremento irreversible de la temperatura se traducirá en una “masculinización” de las poblaciones de peces, lo que conlleva importantes cambios en la dinámica y viabilidad poblacional. Se calcula que un incremento de 1,5°C a 4°C en la temperatura del agua va a modificar el *sex ratio* a 3:1 (machos: hembras) en determinadas poblaciones (Ospina-Álvarez y Piferrer, 2008).

En los vertebrados no mamíferos, los estrógenos son esenciales para la diferenciación ovárica. Por tanto, la supresión del gen *cyp19ala* conduce a la masculinización de hembras genotípicas (Díaz y Piferrer, 2017). La enzima aromatasa es muy sensible a las variaciones térmicas y su regulación génica está fuertemente influenciada por los cambios ambientales. Por ejemplo, en la lubina europea (*Dicentrarchus labrax*), una especie con GSD y ESD, se ha observado un aumento de la población masculina cuando las temperaturas sobrepasan los 17°C (Navarro-Martín *et al.*, 2009), puesto que se produce la metilación de los nucleótidos CG en el promotor del gen *cyp19ala*, reprimiendo la síntesis de E<sub>2</sub> y la capacidad de *foxl2* de activar la transcripción (Navarro-Martín *et al.*, 2011). Estos resultados muestran la evidencia de que la epigenética participa en la regulación de la determinación del sexo y la gonadogénesis (Piferrer, 2013). Los patrones de metilación son distintos en machos y en hembras, de forma que, su modificación por culpa de la temperatura, puede variar el fenotipo y promover el cambio de sexo (Shen y Wang, 2014). Algunos autores postulan que la epigenética podría funcionar como un nexo entre la genética, el medio ambiente y las hormonas (Zhang y Ho, 2011) a través de procesos como la metilación, modificación de histonas o remodelación de la cromatina, entre otros (Hattori *et al.*, 2020). Además, hay estudios que demuestran que estos mecanismos se transmiten de generación en generación.

Como respuesta frente al estrés térmico, aumentan los niveles de cortisol en sangre, lo que induce la inversión sexual de hembra hacia macho. El aumento de la concentración de cortisol bloquea la proliferación de PGCs, inhibe la expresión del gen *fshr* (regulador transcripcional del gen *cyp19ala*) y produce la sobreexpresión del gen de la hormona antimülleriana (gen *amh*), propio de individuos macho. A su vez, induce un aumento en los niveles de 11-KT y testosterona (Hattori *et al.*, 2009). En resumen, varios estudios muestran que el cortisol ejerce

un papel importante en la diferenciación testicular principalmente en especies con TSD, como el pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) (Hattori *et al.*, 2009).

Además de la temperatura, existen estudios que muestran cómo la hipoxia puede alterar la diferenciación sexual. La hipoxia es capaz de incrementar la proporción de machos en una población e interrumpir la migración de las PGCs como se ha observado en embriones de pez cebra (*Danio rerio*) (Shen y Wang, 2014). Otro factor abiótico que puede alterar el *sex ratio* en especies de cíclidos (Reddon y Hurd, 2013) es el pH. Los pH ácidos conducen a una mayor proporción de machos; mientras que los pH básicos inducen la diferenciación ovárica (Hattori *et al.*, 2020).

## **6. MECANISMOS DE ADAPTACIÓN A LOS CAMBIOS AMBIENTALES**

La evolución, junto con la selección natural, tratan de lograr la adaptación del organismo al entorno en un proceso que transcurre durante muchas generaciones (Hattori *et al.*, 2020). En los peces se distinguen dos formas de lograr un mayor desempeño en el nuevo entorno, la aclimatación y la adaptación. La aclimatación se define como un proceso que permite al individuo adaptarse a los cambios ambientales gracias a su plasticidad fisiológica, fenotípica o de comportamiento (Munday, 2014). Por otro lado, la adaptación supone la selección de aquellas variantes genéticas que pueden responder con mayor éxito ante los desafíos del entorno. Generalmente, la aclimatación ocurre en periodos de tiempo breve y en contra, la adaptación se produce a través de varias generaciones (Somero, 2005). En el contexto del cambio climático, se espera que la mayoría de especies no sean capaces de adaptarse lo suficientemente rápido a los cambios ambientales como para poder amortiguar sus efectos (Whitehead *et al.*, 2017).

El potencial de adaptación al cambio climático depende de una amplia diversidad de factores que incluyen: la variación genética, el tamaño de las poblaciones, el tiempo de generación y la conexión entre poblaciones, que determina la posibilidad de que los genotipos que mayor tolerancia ofrezcan se puedan propagar y perdurar en una especie (Munday *et al.*, 2008).

Hay evidencia de que los peces generan respuestas adaptativas frente a las condiciones ambientales. Por ejemplo, el estudio de diferentes poblaciones de timalo (*Thymallus thymallus*), especie perteneciente a la familia *Salmonidae* propia de aguas dulces, mostró que las poblaciones presentes en lagos más fríos habían desarrollado mecanismos para combatir las

bajas temperaturas durante el desarrollo temprano (Kavanagh *et al.*, 2010). Los peces desarrollan mecanismos adaptativos de base genética, como ciertos polimorfismos de un solo nucleótido (SNP) o diferencias en la expresión de determinados genes, asociados a cambios en la temperatura (Crozier y Hutchings, 2014). Estas pequeñas modificaciones genéticas dan lugar a la aparición de genotipos resistentes que se establecen dentro de una población (Petitjean *et al.*, 2019). Uno de los casos más llamativos es el de la especie *Fundulus heteroclitus*, que habita en estuarios con un alto índice de contaminación (Reid *et al.*, 2016). Los estudios a nivel transcriptómico mostraron que las poblaciones capaces de sobrevivir a niveles letales de toxicidad poseían modificaciones en determinados genes como el receptor de hidrocarburos arilos (AHR), lo que les proporcionaba la capacidad de tolerar situaciones tan extremas (Oziolor *et al.*, 2014; Reid *et al.*, 2016).

Algunas de las respuestas adaptativas frente al cambio climático afectan a la fenología, la edad de maduración sexual o el crecimiento. Por ejemplo, los salmones han adaptado su migración a la temperatura del agua (Crozier y Hutchings, 2014). Se ha observado que cuando realizan migraciones más tempranas se produce una mayor mortalidad de juveniles debido a un desajuste entre las temperaturas del río y del océano (Russell *et al.*, 2012) por lo que se ha producido un retraso en el inicio de la migración.

Un proceso muy estudiado en los últimos años es la aclimatación transgeneracional, que permite a los peces adaptarse de forma parcial o total a los efectos del cambio climático (Munday, 2014). La plasticidad transgeneracional hace referencia a los cambios fenotípicos que se producen en la descendencia como resultado del entorno o ambiente experimentado por los progenitores. Varios estudios muestran cómo los peces son capaces de aclimatarse a los cambios térmicos por medio de la plasticidad transgeneracional.

La aclimatación transgeneracional constituye una forma de herencia no genética (Bonduriansky y Day, 2008) y ocurre por una mejor nutrición de la descendencia, a través de la transmisión de proteínas u hormonas beneficiosas y mediante marcas epigenéticas que se heredan e influyen en la regulación de determinados genes (Munday, 2014). La epigenética y los transposones son mecanismos moleculares sensibles a variaciones en el medio ambiente. En respuesta al estrés, las interacciones entre estos elementos genéticos dan lugar a nuevos genotipos y fenotipos a tiempo real para poder combatir los factores estresantes (Rey *et al.*, 2016). La epigenética produce nuevos fenotipos mediante el silenciamiento o la activación de determinados genes sin modificar la secuencia de ADN (Richards *et al.*, 2012). Además, las marcas epigenéticas se

pueden transmitir de generación en generación conformando un proceso evolutivo. Por otra parte, los transposones son secuencias de ADN que pueden moverse de unas zonas del genoma a otras de forma autónoma. Las señales ambientales son capaces de estimular su movilización y al insertarse en regiones distintas del genoma producen nuevos genotipos, creando una respuesta adaptativa (Rey *et al.*, 2016).

## **7. GESTIÓN DEL ESTRÉS TÉRMICO EN LA ACUICULTURA**

La acuicultura dispone de diversas herramientas para combatir los efectos del cambio climático. En el futuro, será muy importante el empleo de especies robustas y genotipos poco sensibles a cambios ambientales. Se definen como robustos aquellos peces que son menos vulnerables a sufrir infecciones parasitarias y otras enfermedades, y que al mismo tiempo, pueden desarrollarse y persistir en un rango amplio de condiciones (Sae-Lim *et al.*, 2017).

Una de las herramientas más utilizadas es la selección y conservación de líneas genéticas con mayor tolerancia térmica. Como indica el apartado anterior, existen varios estudios que muestran la capacidad que tienen algunas poblaciones de generar genotipos resistentes a las altas temperaturas (Klerks *et al.*, 2019). La selección y el cultivo de estos genotipos podría reducir las pérdidas económicas asociadas al cambio climático. También, se han identificado diversos marcadores moleculares asociados a la tolerancia térmica como los niveles de lactato en sangre, la actividad de la enzima catalasa o la respuesta antioxidante, que pueden ser muy útiles en la selección y la cría en la acuicultura (Lu *et al.*, 2016).

También, se lleva a cabo la suplementación de la dieta con diversos nutrientes como vitaminas, utilizados como herramienta para mitigar condiciones adversas en la acuicultura. La dieta desempeña un papel muy importante en el proceso reproductivo, ya que; por ejemplo, determina los nutrientes presentes en el ovocito (Lavens *et al.*, 1999), y también, controla el desarrollo y crecimiento de los individuos. Entre todos los nutrientes esenciales, destacan los ácidos grasos poliinsaturados y las vitaminas E, A y C, cruciales para la fecundación, el crecimiento y el desarrollo embrionario (Palace y Werner, 2006). Existen varios estudios que indican que los juveniles de peces que reciben dietas suplementadas con ácido ascórbico (vitamina C) responden mejor ante eventos de hipoxia (Henrique *et al.*, 1998) y estrés térmico (Chen *et al.*, 2003). Por otra parte, uno de los principales desafíos a los que se enfrenta la acuicultura es la reducción del uso de harinas y aceites de pescado para la dieta, con el fin de lograr una

producción más sostenible. Una alternativa a estos compuestos es la combinación de aceites vegetales de palma y colza, que ha resultado ser una buena opción para el crecimiento de juveniles de dorada sometidos a estrés térmico (Riera-Heredia *et al.*, 2020).

Asimismo, se ha probado a suplementar la dieta con probióticos, microorganismos vivos, pertenecientes a géneros como *Lactobacillus* o *Bacillus*, que confieren un beneficio a la salud de los individuos (Mohapatra *et al.*, 2013). El tratamiento con probióticos aumenta la colonización bacteriana en el intestino (Rollo *et al.*, 2006), estimula la actividad del sistema inmune y mejora el crecimiento de los peces (Carbone y Faggio, 2016). Por tanto, el uso de probióticos supone una estrategia muy importante para ayudar a los peces a luchar frente a estreses de distinta naturaleza. También, se pueden utilizar prebióticos para combatir infecciones y enfermedades. Los prebióticos son fibras no digeribles fermentadas por enzimas intestinales y bacterias comensales. Estos compuestos son importantes inmunoestimulantes y actúan a diversos niveles de la respuesta inmune innata, puesto que estimulan la fagocitosis y la actividad de las lisozimas, entre otros (Carbone y Faggio, 2016).

De la misma forma, se han adoptado otras estrategias para disminuir el impacto del estrés térmico sobre la reproducción, como el uso de instalaciones que permiten controlar la temperatura durante los periodos más sensibles del ciclo reproductivo (Pankhurst y King, 2010). A pesar de que ofrecen una gran seguridad, se requiere de una inversión muy elevada y es una opción difícil de escalar y poco viable. También, se han utilizado tratamientos con hormonas exógenas, como la GnRH, para compensar los efectos inhibitorios de la temperatura sobre el eje endocrino (Anderson *et al.*, 2017). Algunas alternativas estudiadas incluyen el uso de la hormona liberadora de LH (LHRH) capaz de anular el efecto inhibitorio de las altas temperaturas sobre la maduración de los ovocitos (Vikingstad *et al.*, 2008) o el empleo de agonistas de la hormona GnRH para estimular la FOM y reducir la atresia folicular (Corriero *et al.*, 2007).

## **8. DISCUSIÓN Y PERSPECTIVAS FUTURAS**

Está demostrado que la temperatura puede inhibir la reproducción en una amplia variedad de taxones. La principal diferencia entre las distintas especies es la temperatura absoluta a la que se observan los efectos supresores. De forma general, en las especies que habitan en aguas frías, los efectos inhibitorios aparecen a temperaturas de entre 11°C y 12°C. Por otro lado, en el caso

de especies que viven en aguas templadas las temperaturas deben ser cercanas a 24°C (Pankhurst y Munday, 2011). Por último, las especies tropicales, que pueden ser las más afectadas puesto que conviven con temperaturas extremas, sufren alteraciones en la reproducción cuando las temperaturas son superiores a 30°C (Donelson *et al.*, 2010).

A la hora de realizar modelos para predecir los efectos del cambio climático, hay que tener en cuenta la capacidad de adaptación de los peces (Hattori *et al.*, 2020). Los resultados actuales muestran que el estrés térmico durante las primeras etapas de la vida puede afectar negativamente a la reproducción (Pankhurst y Munday, 2011). Sin embargo, se observa que, en condiciones de alta temperatura, el rendimiento de la descendencia de adultos sometidos a estrés térmico es mayor. En este caso, a través mecanismos moleculares como modificaciones epigenéticas (metilación, modificación de histonas, ARN no codificante), los peces son capaces de responder a las variaciones ambientales y hacer frente al calentamiento global (Butzge *et al.*, 2021). Un estudio reciente, que emplea la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) como modelo experimental, muestra que la descendencia F1 de individuos sometidos a altas temperaturas durante su etapa juvenil posee unas tasas de crecimiento y supervivencia mayores en comparación con un grupo control, cuando ambos se desarrollan a altas temperaturas. La principal explicación es que las altas temperaturas promueven la selección de los genotipos que poseen una mayor tolerancia térmica (Butzge *et al.*, 2021). Además, los individuos de la descendencia se generan a partir de las espermatogonias más tolerantes, que surgen por diferencias en el microambiente testicular y adquieren marcas epigenéticas (Best *et al.*, 2018). Estos resultados tienen importancia en las especies de acuicultura, ya que, esta estrategia podría emplearse para mejorar la tolerancia a las altas temperaturas en un periodo de tiempo reducido y desarrollar poblaciones con características mejoradas (Butzge *et al.*, 2021).

En los modelos sobre el cambio climático será necesario estudiar los efectos conjuntos de varios factores estresantes, puesto que suponen predicciones más reales y fiables (Petitjean *et al.*, 2019). En muchos experimentos se ignora la interacción sinérgica de la temperatura con otras variables físicas y bióticas (presencia de depredadores, densidad de individuos) (Pankhurst y Munday, 2011). Por ejemplo, existen estudios acerca de la interacción dieta-temperatura en un pez de aguas tropicales que muestran cómo la temperatura puede afectar de distinta forma en función del estado nutricional de cada individuo (Donelson *et al.*, 2010). Los resultados muestran que existe una estrecha relación entre el estado nutricional y el rendimiento reproductivo (Pankhurst y Munday, 2011), y que un estado nutricional alto confiere cierta protección frente a las temperaturas elevadas (Donelson *et al.*, 2010).

La aparición de las ómicas (proteómica, transcriptómica, genómica, metabolómica, etc.) y las posibilidades que ofrecen estas ciencias permiten mejorar áreas de la acuicultura como la seguridad alimentaria, la calidad y la trazabilidad (Nissa *et al.*, 2021). La transcriptómica, junto con la genómica, han contribuido al análisis de las adaptaciones evolutivas a través de estudios sobre epigenética y regulación génica (Munday, 2014). La proteómica de expresión diferencial, ayudada por herramientas como la espectrometría de masas y el análisis bioinformático, permite estudiar el conjunto de proteínas de los peces para realizar análisis de calidad, detectar patógenos y alérgenos o identificar marcadores moleculares de estrés térmico (Nissa *et al.*, 2021). Además, la proteómica también se emplea para estudios relacionados con aspectos reproductivos, como el análisis de la calidad de los gametos (huevas de interés comercial como el caviar) empleando biomarcadores proteicos (Keyvanshokoo y Vaziri, 2008).

Para obtener datos más fiables de la TSD será necesario realizar estudios integradores que usen una combinación de factores ambientales para aclarar la acción sinérgica, inhibidora o antagónica de varios estresores en la determinación del sexo gonadal. Además, es importante destacar que la TSD se da en un número reducido de familias y es, por tanto, una excepción en la determinación sexual (Ospina-Álvarez y Piferrer, 2008). Sin embargo, es frecuente encontrar especies con GSD, pero influenciada significativamente por la temperatura (GSD + TE), fenómeno que aparece en especies de gran interés comercial como la lubina.

En ocasiones, la inversión sexual promueve la aparición de individuos intersexo, que se caracterizan por tener gónadas con tejido ovárico y testicular. Además, tienen un potencial reproductivo menor, lo que constituye un grave problema para la acuicultura. Estos individuos pueden aparecer por la presencia de disruptores endocrinos en el medio o por la masculinización de hembras genotípicas debido a la alta temperatura del agua empleada en las *hatcheries* (criaderos) (Piferrer, 2001). Por otro lado, se está estudiando la posibilidad de usar las altas temperaturas para la producción de lotes monosexo. Esta aplicación será interesante para generar poblaciones de hembras en el esturión, puesto que son las productoras de caviar y en los salmónidos, ya que las hembras crecen a una velocidad mayor que los machos (Food and Agriculture Organization, 2003).

En la actualidad, se emplean una gran variedad de herramientas para combatir el estrés térmico. El uso de probióticos, suplementos alimenticios como vitaminas o la selección de líneas genéticas con mayor tolerancia al calor constituyen alternativas con un gran potencial (Palace y Werner, 2006; Hai, 2015), todas ellas descritas en apartados anteriores. En el futuro, se espera

que aparezcan nuevas estrategias, siendo la transgénesis una alternativa muy interesante. A día de hoy, ya se han realizado investigaciones para aumentar la resistencia al frío en especies como el salmón atlántico (*Salmo salar*) introduciendo genes de peces que habitan en aguas polares (Ewart *et al.*, 1999). Basándose en estos estudios, podría emplearse un procedimiento similar para llevar a cabo la transferencia de genes de especies tropicales a otras de interés comercial.

## **9. CONCLUSIONES**

- El ascenso gradual de las temperaturas tiene un impacto negativo en la fisiología de los peces y concretamente, en múltiples aspectos del proceso reproductivo, ya que, genera alteraciones en el eje HPG y el eje endocrino, los procesos de gametogénesis (ovogénesis y espermatogénesis), el desove de los gametos maduros, el desarrollo temprano de los alevines y la diferenciación sexual.
- Los peces son capaces de adaptarse a los cambios ambientales por medio de diferentes mecanismos como modificaciones epigenéticas. Por ello, podrán hacer frente al aumento gradual y sostenido de las temperaturas.
- En relación con los fenómenos asociados al cambio climático, se espera que las olas de calor sean devastadoras, puesto que los organismos no se encuentran preparados y no son capaces de adaptarse. Como resultado, estos episodios de calor extremo producirán altas tasas de mortalidad, afectando a procesos como la reproducción, lo que dará lugar a una disminución de la productividad de actividades como la pesca y la acuicultura.
- En la actualidad, el uso de probióticos y vitaminas, la selección de variantes resistentes al estrés térmico, los tratamientos con hormonas exógenas y la manipulación de las propiedades del medio son las herramientas empleadas en la acuicultura para luchar contra el cambio climático.
- Además de las técnicas anteriores, serán necesarias nuevas estrategias, como la transgénesis animal, para poder combatir el calentamiento global.

## **10. REFERENCIAS**

Alavi, S. M. H. y Cosson, J. (2005) "Sperm motility in fishes. I. Effects of temperature and pH: A review", *Cell Biology International*, 29(2), pp. 101–110.

Alfonso, S., Gesto, M. y Sadoul, B. (2020) "Temperature increase and its effects on fish stress physiology in the context of global warming", *Journal of Fish Biology*, 98(6), pp. 1496-1508.

- Alix, M., Kjesbu, O. S. y Anderson, K. C. (2020) "From gametogenesis to spawning: How climate-driven warming affects teleost reproductive biology", *Journal of Fish Biology*, 97(3), pp. 607–632.
- Aluru, N. y Vijayan, M. M. (2009) "Stress transcriptomics in fish: A role for genomic cortisol signaling", *General and Comparative Endocrinology*, 164(2-3), pp. 142–150.
- Anderson, K., Pankhurst, N., King, H. y Elizur, A. (2017) "Effects of GnRHa treatment during vitellogenesis on the reproductive physiology of thermally challenged female Atlantic salmon (*Salmo salar*)", *PeerJ Journals*, 5:3898.
- Ashton, N. K., Jensen, N. R., Ross, T. J., Young, S. P. *et al.* (2019) "Temperature and maternal age effects on burbot reproduction", *North American Journal of Fisheries Management*, 39(6), pp. 1192–1206.
- Asociación Empresarial de Acuicultura de España (2020) *La acuicultura en España*. Disponible en: <https://apromar.es/informes/> (Accedido: 15 de mayo de 2022).
- Asociación Empresarial de Acuicultura de España (2021) *Memoria de sostenibilidad 2021*. Disponible en: <https://apromar.es/memorias/> (Accedido: 15 de mayo de 2022).
- Ball, J. N. y Baker, B. I. (1969) "The pituitary gland: anatomy and histophysiology", *Fish Physiology*, 2, pp. 1-10.
- Baroiller, J. F. y D'cotta, H. (2001) "Environment and sex determination in farmed fish", *Comparative Biochemistry and Physiology*, 130(4), pp. 399-409.
- Barton, B. (2002) "Stress in fishes: A diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids", *Integrative and Comparative Biology*, 42(3), pp. 517-525.
- Benoît, H. P., Pepin, P. y Brown, J. A. (2011) "Patterns of metamorphic age and length in marine fishes, from individuals to taxa", *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(4), pp. 856–869.
- Best, C., Ikert, H., Kostyniuk, D. J., Craig, P. M. *et al.* (2018) "Epigenetics in teleost fish: From molecular mechanisms to physiological phenotypes", *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 224, pp. 210–244.
- Blaxter, J. (1991) "The effect of temperature on larval fishes", *Netherlands Journal of Zoology*, 42(2-3), pp. 336-357.
- Bonduriansky, R. y Day, T. (2008) "Nongenetic inheritance and its evolutionary implications", *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40(1), pp. 103–125.
- Bromage, N., Porter, M. y Randall, C. (2001) "The environmental regulation of maturation in farmed finfish with special reference to the role of photoperiod and melatonin", *Aquaculture*, 197(1), pp. 63-98.
- Butzge, A. J., Yoshinaga, T. T., Acosta, O. D. M., Fernandino, J. I. *et al.* (2021) "Early warming stress on rainbow trout juveniles impairs male reproduction but contrastingly elicits intergenerational thermotolerance", *Scientific Reports*, 11(1): 17053.
- Carbone, D. y Faggio, C. (2016) "Importance of probiotics in aquaculture as immunostimulants. Effects on immune system of *Sparus aurata* and *Dicentrarchus labrax*", *Fish & Shellfish Immunology*, 54(1), pp. 172–178.
- Carrillo Estévez, M. (2009) *La Reproducción de los peces aspectos básicos y sus aplicaciones en acuicultura*. España: Observatorio Español de Acuicultura, Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico.
- Chen, R., Lochmann, R., Goodwin, A., Praveen, K. *et al.* (2003) "Nutrient requirements alternative complement activity and resistance to heat stress in golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*) are increased by dietary vitamin C levels in excess of requirements for prevention of deficiency signs", *Journal of Nutrition*, 133(7), pp. 2281-2286.
- Colson, V., Cousture, M., Damasceno, D., Valotaire, C. *et al.* (2019) "Maternal temperature exposure impairs emotional and cognitive responses and triggers dysregulation of neurodevelopment genes in fish", *PeerJ*, 7:6338.
- Consten, D., Bogerd, J., Komen, J., Lambert, J. *et al.* (2001) "Long-term cortisol treatment inhibits pubertal development in male common carp, *Cyprinus Carpio*", *Biology of Reproduction*, 64(4), pp. 1063-1071.
- Consten, D., Lambert, J. G., Komen, H. y Goos, H. J. Th. (2002) "Corticosteroids affect the testicular androgen production in male common carp (*Cyprinus Carpio*)", *Biology of Reproduction*, 66(1), pp. 106-111.

- Corriero, A., Medina, A., Mylonas, C. C., Abascal, F. J. *et al.* (2007) "Histological study of the effects of treatment with gonadotropin-releasing hormone agonist (GnRHa) on the reproductive maturation of captive-reared Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus L.*)", *Aquaculture*, 272(1-4), pp. 675-686.
- Crozier, L. G. y Hutchings, J. A. (2014) "Plastic and evolutionary responses to climate change in fish", *Evolutionary Applications*, 7(1), pp. 68-87.
- Dadras, H., Golpour, A., Dzyuba, B., Kristan, J. *et al.* (2019) "Ultrastructural feature of spermatogenic cells and spermatozoon in cultured burbot *Lota lota*", *Tissue and Cell*, 61(1), pp. 1-7.
- Davies, B. y Bromage, N. R. (2002) "The effect of fluctuating seasonal and constant water temperatures on the photoperiodic advancement of reproduction in female rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*", *Aquaculture*, 205(1), pp. 183-200.
- Dell, A. I., Pawar, S. y Savage, V. M. (2011) "Systematic variation in the temperature dependence of physiological and ecological traits", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(26), pp. 10591-10596.
- Díaz, N. y Piferrer, F. (2017) "Estrogen exposure overrides the masculinizing effect of elevated temperature by a downregulation of the key genes implicated in sexual differentiation in a fish with mixed genetic and environmental sex determination", *BMC Genomics*, 18: 973.
- Dixon, D. L., Munday, P. L. y Jones, G. P. (2010) "Ocean acidification disrupts the innate ability of fish to detect predator olfactory cues", *Ecology Letters*, 13(1), pp. 68-75.
- Donelson, J. M., Munday, P. L., McCormick, M. I., Pankhurst, N. W. *et al.* (2010) "Effects of elevated water temperature and food availability on the reproductive performance of a coral reef fish", *Marine Ecology Progress Series*, 401, pp. 233-243.
- Dreanno, C., Suquet, M., Desbruyeres, E., Cosson, J. *et al.* (1998) "Effect of urine on semen quality in turbot *Psetta maxima*", *Aquaculture*, 169(3-4), pp. 247-262.
- Dufour, S., Sebert, M. E., Weltzien, F. A., Rousseau, K. *et al.* (2010) "Neuroendocrine control by dopamine of teleost reproduction", *Journal of Fish Biology*, 76(1), pp. 129-160.
- Elisio, M., Soria, F. N., Fernandino, J. I., Strüssmann, C. A. *et al.* (2012) "Extrahypophyseal expression of gonadotropin subunits in pejerrey *Odontesthes bonariensis* and effects of high water temperatures on their expression", *General and Comparative Endocrinology*, 175(2), pp. 329-336.
- Ewart, K. V., Lin, Q. y Hew, C. L. (1999) "Structure, function and evolution of antifreeze proteins", *Cellular and Molecular Life Sciences*, 55(2), pp. 271-283.
- Food and Agriculture Organization (2003) *Revisión del estado mundial de la acuicultura*. Roma: FAO.
- Food and Agriculture Organization (2020) *El estado mundial de la pesca y la acuicultura*. Sofía: FAO.
- García, C. y Remiro, J. (2014) *Impactos del cambio climático sobre la acuicultura en España*. Madrid: Oficina Española de Cambio Climático, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.
- Gattuso, J. P., Magnan, A., Billé, R., Cheung, W. W. L. *et al.* (2015) "Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO<sub>2</sub> emissions scenarios", *Science*, 349: 6243.
- Gillet, C., Breton, B., Mikolajczyk, T., Bodinier, P. *et al.* (2011) "Disruption of the secretion and action of 17,20 $\beta$ -dihydroxy-4-pregnen-3-one in response to a rise in temperature in the Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. Consequences on oocyte maturation and ovulation", *General and Comparative Endocrinology*, 172(3), pp. 392-399.
- Goos, H. J. Th. y Consten, D. (2002) "Stress adaptation, cortisol and pubertal development in the male common carp, *Cyprinus carpio*", *Molecular and Cellular Endocrinology*, 197(1-2), pp. 105-116.
- Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (2019) "Resumen para responsables de políticas" en Pörtner, H. O., Roberts, D. C., Masson-Delmotte, V., Zhai, P. *et al.* (eds.) *El océano y la criosfera en un clima cambiante del IPCC*. Mónaco: IPCC.
- Guiguen, Y., Fostier, A., Piferrer, F. y Chang, C. F. (2010) "Ovarian aromatase and estrogens: A pivotal role for gonadal sex differentiation and sex change in fish", *General and Comparative Endocrinology*, 165(3), pp. 352-366.

- Hai, N. V. (2015) "The use of probiotics in aquaculture", *Journal of Applied Microbiology*, 119(4), pp. 917–935.
- Hardy, I. C. W. (2002) *Sex ratios: Concepts and Research Methods*. 1.<sup>a</sup> ed. Cambridge University Press.
- Hattori, R. S., Castañeda-Cortés, D. C., Arias Padilla, L. F., Strobl-Mazzulla, P. H. *et al.* (2020) "Activation of stress response axis as a key process in environment-induced sex plasticity in fish", *Cellular and Molecular Life Sciences*, 77, pp. 4223–4236.
- Hattori, R. S., Fernandino, J. I., Kishil, A., Kimura, H. *et al.* (2009) "Cortisol-induced masculinization: Does thermal stress affect gonadal fate in pejerrey, a teleost fish with temperature-dependent sex determination?", *PLoS One*, 4(8): 6548.
- Henrique, M. M. F., Gomes, E. F., Gouillou-Coustans, M. F., Oliva-Teles, A. *et al.* (1998) "Influence of supplementation of practical diets with vitamin C on growth and response to hypoxic stress of seabream, *Sparus aurata*", *Aquaculture*, 161, pp. 415-426.
- Ho, K. y Tang, D. (2020) "Implications of climate change on marine biodiversity", *Global Journal of Agriculture and Soil Science*, 1(1), pp. 1-6.
- Islam, M. J., Kunzmann, A. y Slater, M. J. (2022) "Responses of aquaculture fish to climate change-induced extreme temperatures: A review", *Journal of the World Aquaculture Society*, 53(2), pp. 314–366.
- Kavanagh, K. D., Haugen, T. O., Gregersen, F., Jernvall, J. *et al.* (2010) "Contemporary temperature-driven divergence in a Nordic freshwater fish under conditions commonly thought to hinder adaptation", *BMC Evolutionary Biology*, 10(1), pp. 1–12.
- Keyvanshokoh, S. y Vaziri, B. (2008) "Proteome analysis of Persian sturgeon (*Acipenser persicus*) ova", *Animal Reproduction Science*, 109(1–4), pp. 287–297.
- Kim, J. H., Kim, S. K. y Hur, Y. B. (2019) "Temperature-mediated changes in stress responses, acetylcholinesterase, and immune responses of juvenile olive flounder *Paralichthys olivaceus* in a bio-floc environment", *Aquaculture*, 506, pp. 453–458.
- Kitano, T., Takamune, K., Nagahama, Y. y Abe, S. (2000) "Aromatase inhibitor and 17-methyltestosterone cause sex-reversal from genetical females to phenotypic males and suppression of *P450* aromatase gene expression in Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*)", *Molecular Reproduction Development*, 56(1), pp. 1-5.
- Klerks, P. L., Athrey, G. N. y Leberg, P. L. (2019) "Response to selection for increased heat tolerance in a small fish species, with the response decreased by a population bottleneck", *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7: 270.
- Lahnsteiner, F. y Leitner, S. (2013) "Effect of temperature on gametogenesis and gamete quality in brown trout, *Salmo trutta*", *Journal of Experimental Zoology Part A*, 319(3), pp. 138–148.
- Lavens, P., Lebegue, E., Jaunet, H., Brunel, A. *et al.* (1999) "Effect of dietary essential fatty acids and vitamins on egg quality in turbot broodstocks", *Aquaculture International*, 7(4), pp. 225–240.
- Lepock, J. R. (2005) "How do cells respond to their thermal environment?", *International Journal of Hyperthermia*, 21(8), pp. 681–687.
- Lethimonier, C., Flouriot, G., Valotaire, Y., Kah, O. *et al.* (2000) "Transcriptional interference between glucocorticoid receptor and estradiol receptor mediates the inhibitory effect of cortisol on fish vitellogenesis", *Biology of Reproduction*, 62(6), pp. 1763-1771.
- Linares-Casenave, J., Van Eenennaam, J. P. y Doroshov, S. I. (2002) "Ultrastructural and histological observations on temperature-induced follicular ovarian atresia in the white sturgeon", *Journal of Applied Ichthyology*, 18(4–6), pp. 382–390.
- Lu, Y., Wu, Z., Song, Z., Xiao, P. *et al.* (2016) "Insight into the heat resistance of fish via blood: Effects of heat stress on metabolism, oxidative stress and antioxidant response of olive flounder *Paralichthys olivaceus* and turbot *Scophthalmus maximus*", *Fish & Shellfish Immunology*, 58, pp. 125–135.
- Lubzens, E., Young, G., Bobe, J. y Cerdà, J. (2010) "Oogenesis in teleosts: How fish eggs are formed", *General and Comparative Endocrinology*, 165(3), pp. 367–389.
- Marchand, O., Govoroun, M., D'Cotta, H., McMeel, O. *et al.* (2000) "*DMRT1* expression during gonadal differentiation and spermatogenesis in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*", *Biochimica et Biophysica Acta*,

1493(1-2), pp. 180-187.

Miranda, L. A., Chalde, T., Elisio, M. y Strüssmann, C. A. (2013) "Effects of global warming on fish reproductive endocrine axis, with special emphasis in pejerrey *Odontesthes bonariensis*", *General and Comparative Endocrinology*, 192, pp. 45–54.

Moberg, G. P. (1985) "Influence of stress on reproduction: measure of well-being", en Moberg, G. P. (ed.) *Animal Stress*. 1.ª ed. New York: Springer, pp. 245-467.

Mohapatra, S., Chakraborty, T., Kumar, V., Deboeck, G. *et al.* (2013) "Aquaculture and stress management: a review of probiotic intervention", *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 97(3), pp. 405–430.

Mousa, M. A. y Mousa, S. A. (2003) "Immunohistochemical localization of gonadotropin releasing hormones in the brain and pituitary gland of the Nile perch, *Lates niloticus* (Teleostei, Centropomidae)", *General and Comparative Endocrinology*, 130(3), pp. 245–255.

Munday, P. L. (2014) "Transgenerational acclimation of fishes to climate change and ocean acidification", *F1000Prime Reports*, 6:99.

Munday, P. L., Jones, G. P., Pratchett, M. S. y Williams, A. J. (2008) "Climate change and the future for coral reef fishes", *Fish and Fisheries*, 9(3), pp. 261–285.

Navarro-Martín, L., Blázquez, M., Viñas, J., Joly, S. *et al.* (2009) "Balancing the effects of rearing at low temperature during early development on sex ratios, growth and maturation in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*): Limitations and opportunities for the production of highly female-biased stocks", *Aquaculture*, 296(3–4), pp. 347–358.

Navarro-Martín, L., Viñas, J., Ribas, L., Díaz, F. *et al.* (2011) "DNA methylation of the gonadal aromatase (*cyp19a*) promoter is involved in temperature-dependent sex ratio shifts in the European sea bass", *PLoS Genetics*, 7(12): 1002447.

Nissa, M. U., Pinto, N., Parkar, H., Goswami, M. *et al.* (2021) "Proteomics in fisheries and aquaculture: An approach for food security", *Food Control*, 127:108125.

O'Connor, M. I., Bruno, J. F., Gaines, S. D., Halpern, B. S. *et al.* (2007) "Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(4), pp. 1266–1271.

Organización de las Naciones Unidas (2018) *Informe de los objetivos de desarrollo sostenible 2018*. Disponible en: <https://unstats.un.org/unsd/publications/> (Accedido: 25 de mayo de 2022)

Ospina-Álvarez, N. y Piferrer, F. (2008) "Temperature-dependent sex determination in fish revisited: Prevalence, a single sex ratio response pattern, and possible effects of climate change", 3(7).

Oziolor, E. M., Bigorgne, E., Aguilar, L., Usenko, S. *et al.* (2014) "Evolved resistance to PCB- and PAH-induced cardiac teratogenesis, and reduced *CYP1A* activity in gulf killifish (*Fundulus grandis*) populations from the Houston Ship Channel, Texas", *Aquatic Toxicology*, 150, pp. 210–219.

Palace, V. P. y Werner, J. (2006) "Vitamins A and E in the maternal diet influence egg quality and early life stage development in fish: a review", *Scientia Marina*, 70(2), pp. 41–57.

Pankhurst, N. W. y King, H. R. (2010) "Temperature and salmonid reproduction: Implications for aquaculture", *Journal of Fish Biology*, 76(1), pp. 69–85.

Pankhurst, N. W. y Munday, P. L. (2011) "Effects of climate change on fish reproduction and early life history stages", *Marine and Freshwater Research*, 62(9), pp. 1015–1026.

Patil, J. G. y Gunasekera, R. M. (2008) "Tissue and sexually dimorphic expression of ovarian and brain aromatase mRNA in the Japanese medaka (*Oryzias latipes*): Implications for their preferential roles in ovarian and neural differentiation and development", *General and Comparative Endocrinology*, 158(1), pp. 131–137.

Pelegri, J. L., Marotta, H., Navarrete, S. A. y Pascual, A. (2019) "El papel regulador de los océanos en el sistema terrestre", en Marquet, P. A., Valladares, F., Magro, S., Gaxiola, A. y Enrich-Prast, A. (eds.) *Cambio global. Una mirada desde Iberoamérica*. Asociación Cultural y Científica Iberoamericana, pp. 129-149.

Petitjean, Q., Jean, S., Gandar, A., Côte, J. *et al.* (2019) "Stress responses in fish: From molecular to evolutionary

- processes", *Science of the Total Environment*, 684, pp. 371–380.
- Piferrer, F. (2001) "Endocrine sex control strategies for the feminization of teleost fish", *Aquaculture*, 197(1–4), pp. 229–281.
- Piferrer, F. (2013) "Epigenetics of sex determination and gonadogenesis", *Developmental Dynamics*, 242(4), pp. 360–370.
- Piferrer, F., Baker, I. J. y Donaldson, E. M. (1993) "Effects of natural, synthetic, aromatizable, and nonaromatizable androgens in inducing male sex differentiation in genotypic female chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*)", *General and comparative endocrinology*, 91(1), pp. 59–65.
- Piferrer, F., Zanuy, S., Carrillo, M., Solar, I. I. *et al.* (1994) "Brief treatment with an aromatase inhibitor during sex differentiation causes chromosomally female salmon to develop as normal, functional males", *The Journal of Experimental Zoology*, 270(3), pp. 255–262.
- Plattner, G. K., Joos, F., Stocker, T. F. y Marchal, O. (2001) "Feedback mechanisms and sensitivities of ocean carbon uptake under global warming", *Tellus Series B: Chemical and Physical Meteorology*, 53(5), pp. 564–592.
- Reddon, A. R. y Hurd, P. L. (2013) "Water pH during early development influences sex ratio and male morph in a West African cichlid fish, *Pelvicachromis pulcher*", *Zoology*, 116(3), pp. 139–143.
- Reid, N. M., Proestou, D. A., Clark, B. W., Warren, W. C. *et al.* (2016) "The genomic landscape of rapid repeated evolutionary adaptation to toxic pollution in wild fish", *Science*, 354(6317), pp. 1305–1308.
- Reverter, M., Sarter, S., Caruso, D., Avarre, J. C. *et al.* (2020) "Aquaculture at the crossroads of global warming and antimicrobial resistance", *Nature Communications*, 11(1), pp. 1–8.
- Rey, O., Danchin, E., Mirouze, M., Loot, C. *et al.* (2016) "Adaptation to global change: a transposable element-epigenetics perspective", *Trends in Ecology and Evolution*, 31(7), pp. 514–526.
- Richards, C. L., Verhoeven, K. J. F. y Bossdorf, O. (2012) "Evolutionary significance of epigenetic variation", en Wendel, J., Greilhuber, J., Dolezel, J. y Leich, I. (eds.) *Plant Genome Diversity Volume 1*, Vienna: Springer, pp. 257–274.
- Riera-Heredia, N., Sánchez-Moya, A., Balbuena-Pecino, S., Fontanillas *et al.* (2020) "The combination of palm and rapeseed oils emerges as a good dietary alternative for optimal growth and balanced lipid accumulation in juvenile gilthead sea bream reared at an elevated temperature", *Aquaculture*, 526: 735396.
- Rime, H., Guitton, N., Pineau, C., Bonnet, E. *et al.* (2004) "Post-ovulatory ageing and egg quality: A proteomic analysis of rainbow trout coelomic fluid", *Reproductive Biology and Endocrinology*, 2(26).
- Roberts, R. J., Agius, C., Saliba, C., Bossier, P. *et al.* (2010) "Heat shock proteins (chaperones) in fish and shellfish and their potential role in relation to fish health: a review", *Journal of Fish Diseases*, 33(10), pp. 789–801.
- Robles, V., Cabrita, E., Cuñado, S. y Herráez, M. P. (2003) "Sperm cryopreservation of sex-reversed rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): Parameters that affect its ability for freezing", *Aquaculture*, 224(1–4), pp. 203–212.
- Rollo, A., Sulpizio, R., Nardi, M., Silvi, S. *et al.* (2006) "Live microbial feed supplement in aquaculture for improvement of stress tolerance", *Fish Physiology and Biochemistry*, 32(2), pp. 167–177.
- Russell, I. C., Aprahamian, M. W., Barry, J., Davidson, I. C. *et al.* (2012) "The influence of the freshwater environment and the biological characteristics of Atlantic salmon smolts on their subsequent marine survival", *ICES Journal of Marine Science*, 69(9), pp. 1563–1573.
- Sae-Lim, P., Kause, A., Mulder, H. A. y Olesen, I. (2017) "Breeding and genetics symposium: Climate change and selective breeding in aquaculture", *Journal of Animal Science*, 95(4), pp. 1801–1812.
- Samarin, A. M., Policar, T. y Lahnsteiner, F. (2015) "Fish oocyte ageing and its effect on egg quality", *Reviews in Fisheries Science and Aquaculture*, 23(3), pp. 302–314.
- Sandström, O., Neuman, E. y Thoresson, G. (1995) "Effects of temperature on life history variables in perch", *Journal of Fish Biology*, 47(4), pp. 652–670.
- Schmidt, D., Ovitt, C. E., Anlag, K., Fehsenfeld, S. *et al.* (2004) "The murine winged-helix transcription factor *Foxl2* is required for granulosa cell differentiation and ovary maintenance", *Development*, 131(4), pp. 933–942.

- Schreck, C. B., Contreras-Sanchez, W. y Fitzpatrick, M. S. (2001) "Effects of stress on fish reproduction, gamete quality and progenie", en Lee, C. S. y Donaldson, E. M. (eds.) *Reproductive Biotechnology in Finfish Aquaculture*. USA: Elsevier Science, pp. 3-24.
- Schreck, C. B. y Tort, L. (2016) "The Concept of Stress in Fish", en Schreck, C. B., Tort, L., Farrell, A. P. y Brauner, C. J. (eds.) *Biology of Stress in Fish: Fish Physiology*. Academic Press, pp. 1–34.
- Servili, A., Canario, A. V. M., Mouchel, O. y Muñoz-Cueto, J. A. (2020) "Climate change impacts on fish reproduction are mediated at multiple levels of the brain-pituitary-gonad axis", *General and Comparative Endocrinology*, 291:113439.
- Shen, Z. G. y Wang, H. P. (2014) "Molecular players involved in temperature-dependent sex determination and sex differentiation in teleost fish", *Genetics Selection Evolution*, 46(1), pp. 1–21.
- Somero, G. N. (2005) "Linking biogeography to physiology: Evolutionary and acclimatory adjustments of thermal limits", *Frontiers in Zoology*, 2(1), pp. 1–9.
- Sullivan, C. V. y Yilmaz, O. (2018) "Vitellogenesis and yolk proteins, fish" en Skinner, M. (ed.) *Encyclopedia of Reproduction*. 2.<sup>a</sup> ed. USA: Elsevier, pp. 266–277.
- Valdebenito, I., Gallegos, P. C. y Effer, B. R. (2015) "Gamete quality in fish: Evaluation parameters and determining factors", *Zygote*, 23(2), pp. 177–197.
- Valdebenito, I., Paiva, L. y Berland, M. (2011) "Atresia folicular en peces teleósteos: una revisión", *Archivos de Medicina Veterinaria*, 43(1), pp. 11-25.
- Vergés, A., McCosker, E., Mayer-Pinto, M., Coleman, M. A. *et al.* (2019) "Tropicalisation of temperate reefs: Implications for ecosystem functions and management actions", *Functional Ecology*, 33(6), pp. 1000–1013.
- Vikingstad, E., Andersson, E., Norberg, B., Mayer, I. *et al.* (2008) "The combined effects of temperature and GnRHa treatment on the final stages of sexual maturation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) females", *Fish Physiology and Biochemistry*, 34(3), pp. 289–298.
- Weltzien, F. A., Andersson, E., Andersen, Ø., Shalchian-Tabrizi, K. *et al.* (2004) "The brain-pituitary-gonad axis in male teleosts, with special emphasis on flatfish (Pleuronectiformes)", *Comparative Biochemistry and Physiology*, 137(3), pp. 447–477.
- Wendelaar Bonga, S. E. (1997) "The Stress Response in Fish", *Physiological Reviews*, 77(3), pp. 591–625.
- Whitehead, A., Clark, B. W., Reid, N. M., Hahn, M. E. *et al.* (2017) "When evolution is the solution to pollution: Key principles, and lessons from rapid repeated adaptation of killifish (*Fundulus heteroclitus*) populations", *Evolutionary Applications*, 10(8), pp. 762-783.
- Woolway, R. I., Jennings, E., Shatwell, T., Golub, M. *et al.* (2021) "Lake heatwaves under climate change", *Nature*, 589, pp. 402-407.
- World Bank Group (2013) *Fish to 2030: Prospects for fisheries and aquaculture*. Disponible en: <https://openknowledge.worldbank.org/handle/10986/17579> (Accedido: 27 de mayo de 2022)
- Worm, B. y Lotze, H. K. (2021) "Marine biodiversity and climate change", en Letcher, T. M. (ed.) *Climate Change: Observed Impacts on Planet Earth*. 3<sup>a</sup>. ed. Canada: Elsevier, pp. 445–464.
- Yamaguchi, T., Yamaguchi, S., Hirai, T. y Kitano, T. (2007) "Follicle-stimulating hormone signaling and *Foxl2* are involved in transcriptional regulation of aromatase gene during gonadal sex differentiation in Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*", *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 359(4), pp. 935–940.
- Zhang, X. y Ho, S. M. (2011) "Epigenetics meets endocrinology", *Journal of molecular endocrinology*, 46(1), pp. 11-32.
- Zohar, Y., Muñoz-Cueto, J. A., Elizur, A. y Kah, O. (2010) "Neuroendocrinology of reproduction in teleost fish", *General and Comparative Endocrinology*, 165(3), pp. 438–455.