

Dinámica ovárica anual, época de desove, madurez y fecundidad parcial de *Helcogrammoides cunninghami* (Pisces: Blenniiformes, Tripterygiidae) en Bahía Tongoy, Chile

Annual ovarian dynamics, spawning season, maturity and partial fecundity of *Helcogrammoides cunninghami* (Pisces: Blenniiformes, Tripterygiidae) in Tongoy Bay, Chile

Jorge Avilés^{1*}, Sebastián Hernández^{1,2}, Alejandro Aron[†] y Héctor Flores^{1,3,4,5}

¹Sala de Colecciones Biológicas, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Larrondo 1281, Coquimbo, Chile

²Laboratorio de Biología Molecular (BIOMOL), Centro de Programas Internacionales y Estudios de Sostenibilidad (CPIES), San José, Costa Rica

³Departamento de Acuicultura, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Larrondo 1281, Coquimbo, Chile

⁴Centro AquaPacifico, Larrondo 1281, Coquimbo, Chile

⁵Red Iberoamericana Larva Plus, Programa Iberoamericano CYTED, Institut de Recerca i Tecnologia Alimentaries (IRTA), España

†Compañía Minera San Gerónimo, Avenida Talca 101, Barrio Industrial Alto Peñuelas, Coquimbo, Chile

*Autor correspondiente: javiles2006@hotmail.com

Abstract.- The reproductive biology of female *Helcogrammoides cunninghami* was analyzed using histological sections of the ovary to describe the stages of oocyte development. The spawning season was determined based on the frequencies of each maturity stage, the gonadosomatic index (GSI), the gonadal index (GI), and the condition factor (K). The size at first maturity was estimated by considering the relative increase in GSI as a function of size, while partial fecundity was calculated using the gravimetric approach. According to these analyses, the main spawning period occurs during the austral autumn, followed by a secondary, less intense period in the austral spring. The size at maturity was estimated at 48 mm total length (TL), and partial fecundity ranged from 230 to 570 oocytes per female, depending on TL and total weight (TW). These results indicate that *H. cunninghami* is an asynchronous ovulator and a partial spawner, with a bimodal reproductive cycle featuring peaks in the austral autumn and spring.

Key words: Reproduction, spawning, oocyte, intertidal fishes, Chile

Resumen.- Se analizó la biología reproductiva de hembras de *Helcogrammoides cunninghami* mediante secciones histológicas del ovario, con el fin de describir las etapas de desarrollo ovocitario. La época de desove se determinó a partir de las frecuencias de cada estado de madurez, el índice gonadosomático (IGS), el índice gonadal (IG) y el factor de condición (K). La talla de primera madurez se estimó considerando el incremento relativo del IGS en función de la talla, mientras que la fecundidad parcial se calculó mediante el enfoque gravimétrico. De acuerdo con estos análisis, el período principal de desove ocurre durante el otoño austral, seguido de un período secundario menos intenso en la primavera austral. La talla de madurez se estimó en 48 mm de longitud total (LT), y la fecundidad parcial varió entre 230 y 570 ovocitos por hembra, dependiendo de la LT y del peso total (PT). Estos resultados indican que *H. cunninghami* es un ovulador asincrónico y un reproductor parcial, con un ciclo reproductivo bimodal que presenta picos en el otoño y la primavera austral.

Palabras clave: Reproducción, desove, ovocito, peces intermareales, Chile

Información del artículo

Recibido: 9/01/2024

Aceptado: 20/04/2025

Editor responsable: Pilar Muñoz Muga

La revisión por pares es responsabilidad del equipo editorial

RBMO-UV y en modalidad doble ciego

Como citar en estilo RBMO

Avilés J, S Hernández, A Aron & H Flores. 2025. Dinámica ovárica anual, época de desove, madurez y fecundidad parcial de *Helcogrammoides cunninghami* (Pisces: Blenniiformes, Tripterygiidae) en Bahía Tongoy, Chile. Revista de Biología Marina y Oceanografía 60(1): 14-23. <<https://doi.org/10.22370/rbmo.2025.60.1.5443>>

INTRODUCCIÓN

La reproducción es uno de los procesos biológicos involucrados en la perpetuación de las especies y renovación poblacional. En combinación con los cambios genéticos, la reproducción sexual permite la aparición de características que dan lugar a nuevas especies (Lagler *et al.* 1977, Avise *et al.* 2002). Los ciclos reproductivos están estrechamente ligados a las fluctuaciones ambientales, provocando variaciones entre especies. Hay veces en que el proceso reproductivo tiene lugar una vez en la vida (especies semélparas), como el congrio (*Conger orbignianus*) (Figueroa 1999) o cíclicamente, a partir del inicio de la etapa adulta (especies iteróparas), como la anchoveta (*Engraulis anchoita*) (Christiansen & Cousseau 1985, Pájaro *et al.* 1997, Cousseau *et al.* 2010). En los



peces teleósteos, por ejemplo, es común la variabilidad en el potencial reproductivo, dependiendo del tamaño, madurez, fecundidad y frecuencia de desove (Cortés 1998, Cortés & Aron 2011, Domeier 2012, Wootton & Smith 2015). Estas características anteriormente nombradas sugieren que los peces utilizan una amplia variedad de estrategias de historia de vida para garantizar que el máximo número de crías alcance la madurez sexual y se pueda reproducir (Avise *et al.* 2002, Domeier 2012). Tal diversidad de estrategias dificulta hacer generalizaciones sobre su reproducción y sugiere que cada especie utiliza una estrategia reproductiva con diferentes adaptaciones etológicas, anatómicas, fisiológicas y energéticas adecuadas para este fin (Johannes 1978, Oliva *et al.* 1986, Balon 1990, Cousseau *et al.* 2010, Domeier 2012, Wootton & Smith 2015).

Un ejemplo se encuentra en los peces intermareales, que producen huevos bentónicos o demersales (Balbontín & Pérez 1979, Pérez 1981, Landaeta *et al.* 2008). En entornos muy variables, como las zonas intermareales, la supervivencia de los ovocitos es fundamental y depende del cuidado de sus progenitores (Patzner *et al.* 2009). Diferentes especies han adaptado sus hábitos reproductivos utilizando la fecundación interna como estrategia reproductiva, además de desovar en lugares específicos como cuevas y grietas para proteger los huevos de los cambios de marea y de posibles depredadores (Patzner *et al.* 2009). En estos casos, los ovocitos pueden variar en el contenido de vitelo o grado de desarrollo de la zona coriónica (Horn & Gibson 1988). Por lo tanto, al estudiar y caracterizar la biología reproductiva de las especies intermareales, es importante considerar el hábitat donde se desarrollará el huevo, y analizar los criterios de clasificación de los distintos estadios de madurez ovárica (Cortés 1998, Cortés & Aron 2011).

Una herramienta importante para el estudio de los ciclos sexuales en peces es la histología gonadal, donde las etapas de desarrollo de los ovocitos y la proporción de estas etapas en el órgano reproductor establecen una estimación confiable de los procesos de reposo, desarrollo, maduración, desove y post-desove (Oliva *et al.* 1986, Wootton & Smith 2015). Por ello, varios autores han caracterizado estos procesos para clasificar distintas etapas de desarrollo en los ciclos reproductivos de los peces (Ramos 1983, Claramunt *et al.* 1994, Herrera *et al.* 1994, Chong & González 1995, Arellano-Martínez *et al.* 2001, Flores & Smith 2010).

Entre los peces que habitan la costa rocosa del norte de Chile se encuentra *Helcogrammoides cunninghami* (Smitt, 1898), conocido localmente como trombollito de tres aletas. Especie reconocida en un principio en la familia Clinidae y género *Tripterygion* (Fowler 1945, Mann 1954, de Buen 1960). Sin embargo, a partir de estudios merísticos y morfométricos de su línea lateral, aleta dorsal y anal, fue incluida en la familia Tripterygiidae y en el

género *Helcogrammoides* (Rosenblatt 1959, Gon 1990, Castillo & Pequeño 1998, Williams & Springer 2001). En el océano Pacífico, *H. cunninghami* se distribuye latitudinalmente desde Perú en Lima (12°S) hasta el sur de Chile en Chiloé (47°S) (Williams & Springer 2001), mientras que en el océano Atlántico se encuentra en Puerto Madryn, Argentina (42°S) (Castillo & Pequeño 1998). Batimétricamente, se distribuye desde el nivel del mar hasta los 35 m de profundidad, siempre sobre fondos rocosos y cuevas (Pérez-Matus *et al.* 2016). Su cuerpo es generalmente un poco alargado en la zona posterior y deprimido dorso-ventralmente en la zona anterior, de tonalidad anaranjada, tiene tres líneas transversales en el pedúnculo caudal, el centro es de color negro y el lateral blanco. Posee tres aletas dorsales, las dos primeras con espinas en su parte anterior y la tercera con radios blandos (Castillo & Pequeño 1998). La dentición consiste en una fila de dientes posteriores cónicos y curvos y placas dentales que indican una dieta carnívora, depredando principalmente de anfípodos, cangrejos (decápodos), mejillones (bivalvos) y gusanos (poliquetos) (Varas & Ojeda 1990). Las larvas son planctónicas y miden entre 3 y 16 mm de longitud total (LT), en Chile es frecuente encontrarlas entre invierno-primavera en la zona central (33°03'S) y primavera-verano en la zona sur (46°58'S) (Castillo *et al.* 1991, Montecinos & Balbontín 1993, Hernández-Miranda *et al.* 2003, Balbontín 2006, Bustos *et al.* 2008, Landaeta *et al.* 2008).

El conocimiento actual sobre la biología reproductiva de *Homalaspis cunninghami* es limitado. En este estudio se analizó la biología reproductiva de las hembras con el fin de aportar información sobre los principales aspectos del ciclo reproductivo. Dado que los antecedentes sobre la periodicidad del desove, el modo de reproducción, la madurez sexual y la fecundidad de *H. cunninghami* son escasos, el objetivo de la investigación fue determinar las variaciones estacionales en la maduración de los ovocitos y caracterizar las etapas de desarrollo ovárico en las hembras de esta especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se recolectaron muestras mensuales de *H. cunninghami* a partir de las linternas de cultivo de ostión del norte (*Argopecten purpuratus*). Las capturas se realizaron entre junio 2004 y mayo 2005 en la bahía Tongoy (30°17'S; 71°36'O), Región de Coquimbo, Chile (Fig. 1). En total, se recolectaron 262 ejemplares, a los cuales se les midió la longitud total (LT, mm) y el peso total (PT, g). Posteriormente, se determinó el sexo de cada individuo.

Solo las hembras fueron consideradas para el análisis, y su estado de madurez sexual macroscópica se determinó de acuerdo con Oliva *et al.* (1986). Las gónadas se pesaron en fresco y se fijaron en formalina al 10% para su posterior análisis histológico.

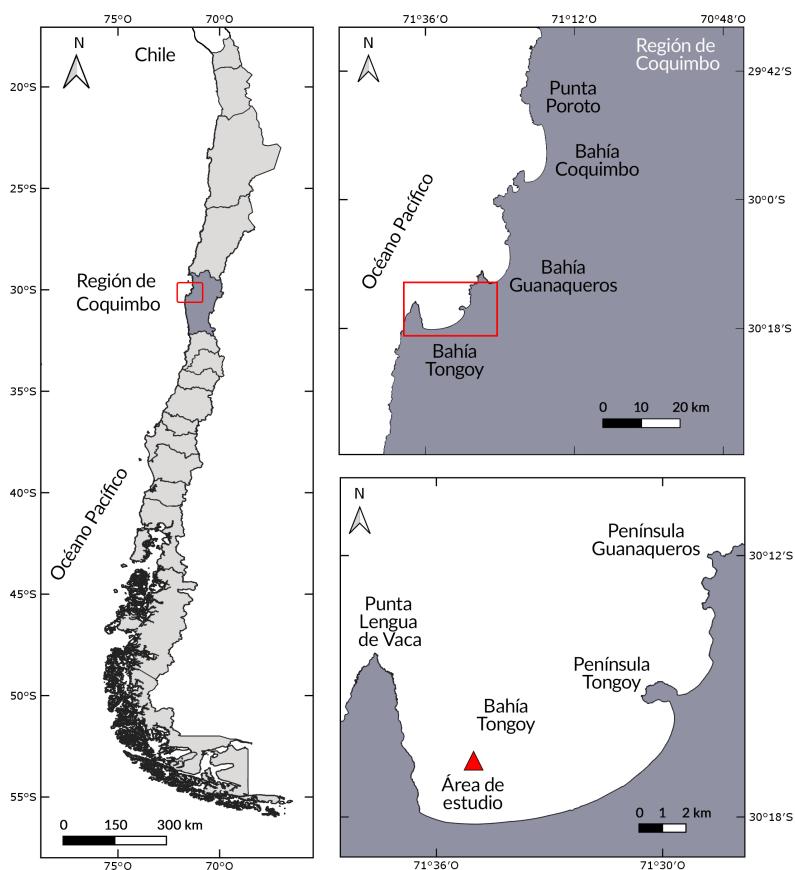


Figura 1. Área de estudio y estación de muestreo (triángulo) donde fueron recolectadas las hembras de *H. cunninghami* en la bahía de Tongoy, Región de Coquimbo, Chile / Study area and sampling station (triangle) where *H. cunninghami* female were collected in Tongoy Bay, Coquimbo Region, Chile

Para el análisis histológico se utilizó la técnica descrita por Oliva *et al.* (1986). Una vez realizados los cortes histológicos (7 µm), se fotografiaron con una cámara Canon® Eos Rebel T3i y digitalizaron para su análisis en el programa informático IMAGE-PRO v4.1 (Media Cybernetics Rockville, Maryland, EE.UU.) (Osorio-Hernández & Peniche-Ruiz 2001).

Para caracterizar y describir los estados ovocitarios según sus características histológicas, se adoptaron los criterios propuestos por Wallace & Selman (1981), West (1990), Tyler & Sumpter (1996) y McMillan (2007).

El ciclo reproductivo y la época de desove se determinaron mediante métodos directos e indirectos.

Entre los métodos directos, se empleó el estudio histológico de las muestras a lo largo de un año de estudio (Goldberg 1982, Oliva *et al.* 1986). Como método indirecto (Oliva *et al.* 1986), se calculó el índice gonadal (IG), índice gonadosomático (IGS), y el factor de condición (K), utilizando las siguientes ecuaciones:

$$IG = \frac{PG}{LT^3} \times 100$$

$$IGS = \frac{PG}{PT - PG} \times 100$$

$$K = \frac{PT - PG}{LT^3} \times 100$$

Donde, PG= peso gonadal

Para determinar la talla de primera madurez se utilizó el incremento relativo del índice gonadosomático (IR.IGS) (Arancibia *et al.* 1994), donde la talla de primera madurez sexual corresponde al mayor incremento en el IGS entre grupos de tamaño correlativo y dada por la expresión:

$$IR.IGS = \frac{(IGS_{j+1} - IGS_j)}{IGS_j} \times 100$$

Donde,

IGS_{j+1} = IGS promedio de la clase de tamaño j+1

IGS_j = IGS promedio de la clase de tamaño j

Se calculó la fecundidad en 10 hembras maduras (EIV), por el método gravimétrico (Oliva *et al.* 1986), a partir del recuento de ovocitos maduros (Claramunt *et al.* 1990, 1994). De cada ovario derecho se obtuvieron tres submuestras de aproximadamente 0,3 g. Cada submuestra fue preservada en solución de Gilson para la liberación y aclaramiento de los ovocitos (Brown-Petersen *et al.* 1988), lo que permitió su mejor visualización. Posteriormente, los ovocitos fueron separados según su tamaño mediante un tamiz con aperturas entre 100 y 500 µm de diámetro.

El conteo de ovocitos en cada submuestra se efectuó considerando únicamente aquellos con diámetros superiores a 500 µm (OoV), los cuales se asumieron como representativos del grupo de desove.

En la determinación de la fecundidad se utilizó la expresión de Oliva *et al.* (1986):

$$F = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left(\frac{H_i}{WS_i} \right) \times W_o$$

Donde, H_i = número de ovocitos en la submuestra i; WS_i = peso de la submuestra i (g); W_o = peso del ovario (g); n= número de submuestras por ovario.

RESULTADOS

Del total de ejemplares de *H. cunninghami* (n= 262), se analizaron 171 hembras (65%) con longitudes totales (LT) entre 43 y 67 mm (promedio: 52 mm) y pesos totales (PT) entre 2,3 y 3,7 g (promedio: 1,8 g).

DESARROLLO DE OVOCITOS

Las etapas de desarrollo de ovocitos para los ovarios de *H. cunninghami* se describen en 6 etapas, las que se detallan a continuación:

Ovogonias: tienen forma ovoide, miden entre 5 y 6 µm de diámetro, situadas en el epitelio germinal de la base de los pliegues ováricos. Las ovogonias se pueden encontrar aisladas e incluidas en pliegues ováricos o bien reunidas formando cistos, los cuales presentan una distribución variable a lo largo del ovario. El núcleo es esférico y tiene posición central rodeada por escaso citoplasma acidófilo. No se observa límite celular, ni estructuras foliculares rodeando las ovogonias (Fig. 2a).

Ovocito I (OoI): se forman a partir de las ovogonias situadas en el epitelio germinal. Cuando las ovogonias entran en meiosis y llegan a la profase, estas reciben el nombre de ovocito. El ovocito tiene forma esférica a ovoide y mide entre 25 y 57 µm de diámetro. El citoplasma adquiere una basofilia permanente característica de este estado. El núcleo es oval a esférico, de posición central con límites bien definidos, mide entre 8 y 18 µm de diámetro. Contiene entre 1 y 2 nucléolos en su periferia (Fig. 2b).

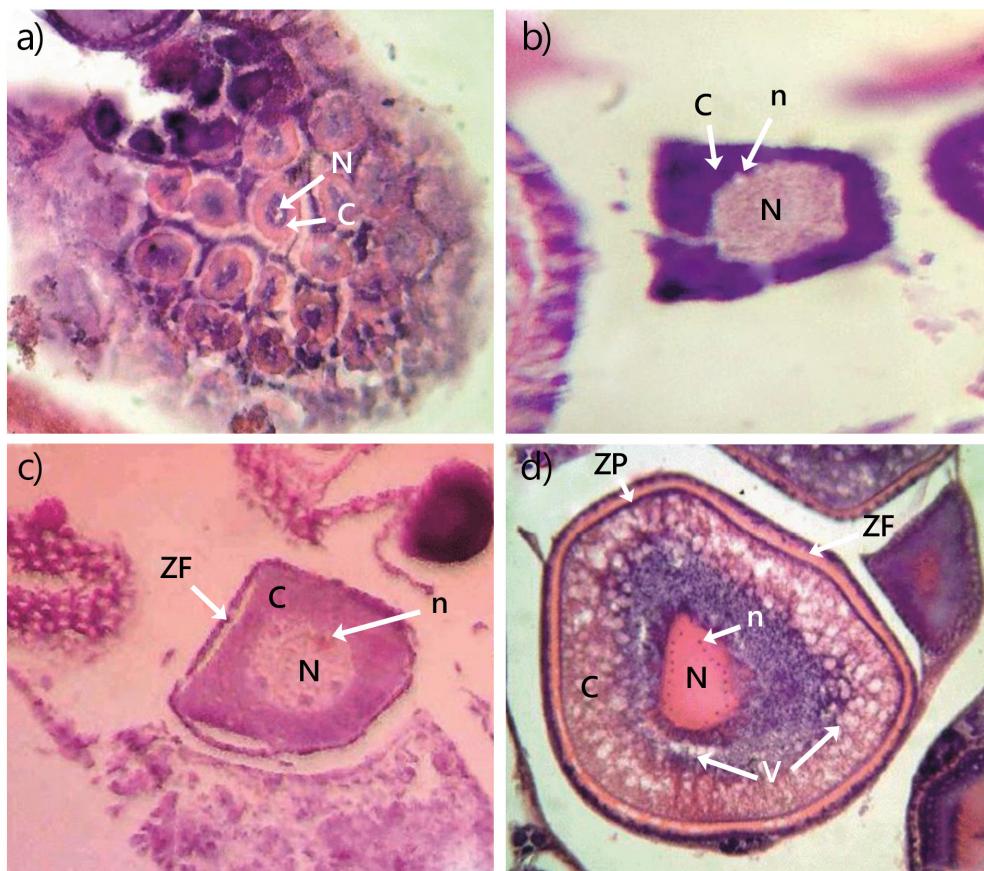


Figura 2. Secciones transversales de ovocitos en cada etapa de desarrollo de hembras de *H. cunninghami*: a) ovario con ovogonios que presentan núcleo esférico (N) y citoplasma (C) (200x), b) ovario en la etapa de ovocito I con un nucléolo (n) a lo largo de la periferia del núcleo (200x), c) ovario en el estadio de ovocito II con la envoltura del ovocito compuesta por la zona folicular (ZF) (100x), d) ovario en el ovocito III con la ZF por encima de la zona pelúcida (ZP). Las vacuolas (V) se distribuyen entre el N y el C (160x) / Transverse sections of oocytes at each stage of development in *H. cunninghami* female: a) ovary with oogonia with spherical nucleus (N) and cytoplasm (C) (200x), b) ovary at oocyte I stage with a nucleolus (n) along the periphery of the nucleus (200x); c) ovary at oocyte II stage with the oocyte envelope composed of follicular zone (ZF) (100x), d) ovary at oocyte III stage with the ZF above the ZP. Vacuoles (V) are distributed between the N and C (160x)

Ovocito II (OoII): tienen forma ovoide y miden entre 67 y 91 μm de diámetro. El citoplasma es homogéneo en coloración y menos basófilo que el estado anterior. Núcleo se encuentra en posición central, y mide entre 25 y 38 μm de diámetro, contiene entre 5 y 10 nucléolos en su periferia (Fig. 2c).

Ovocito III (OoIII): miden entre 118 y 152 μm de diámetro. El citoplasma eosinófilo se restringe a una zona comprendida entre el núcleo y las vacuolas, las que ahora han aumentado en tamaño y cantidad, ocupando más de la mitad del volumen total del citoplasma. El núcleo de posición central, alcanza un tamaño entre los 42 y 61 μm de diámetro. Contiene entre 12 y 15 nucléolos en posición periférica, lo cual hace que el núcleo presente límites muy irregulares. En este estado aparecen las primeras envolturas ovocitarias, formada por la zona folicular, la cual está constituida de células granulosas planas levemente eosinófilas y bajo esta primera capa se encuentra la zona coriónica caracterizada por una delgada envoltura celular, afín con eosina (Fig. 2d).

Ovocito IV (OoIV): son ovoides y su tamaño fluctúa entre 177 y 304 μm de diámetro. Mayor cantidad y tamaño de vacuolas rodeando la membrana nuclear, la presencia de gránulos de vitelo es mayor en la periferia del ovocito. El núcleo esferoidal y céntrico con límites irregulares,

tiene un tamaño que varía de 70 y 92 μm de diámetro. El material nuclear se ha vuelto eosinófilo y homogéneo, con gran cantidad de nucléolos esféricos y periféricos que varía entre 16 y 20. La zona pelúcida es más evidente que en el estado anterior, la cual se engruesa, midiendo 2,5 a 5,0 μm de espesor. Lo mismo ocurre con la zona folicular, en el cual las células granulosas adquieren una forma cuboidal muy próximas entre sí (Fig. 3a).

Ovocito V (OoV): forma esférica a ovoide que miden entre 406 y 558 μm de diámetro. La cantidad de gránulos de vitelo depositado es bastante mayor que en el estado anterior, por lo que el ovocito se presenta altamente acidófilo. El núcleo es evidente en solo algunos ovocitos o secciones, presentando bordes muy irregulares con aspecto dendriforme de 85 y 118 μm de diámetro, generalmente está ausente, pues en muchos ovocitos ha comenzado la ruptura de su membrana nuclear. Los nucléolos son difíciles de apreciar. En las envolturas foliculares están las células granulosas que tienen una forma ovoide. La zona coriónica se engrosa alcanzando un tamaño aproximado de 7 a 11 μm , adquiriendo claramente una estructura bipartita, distinguiéndose una zona pelúcida externa de coloración basófila y una interna más gruesa de tonalidad acidófila (Fig. 3b)

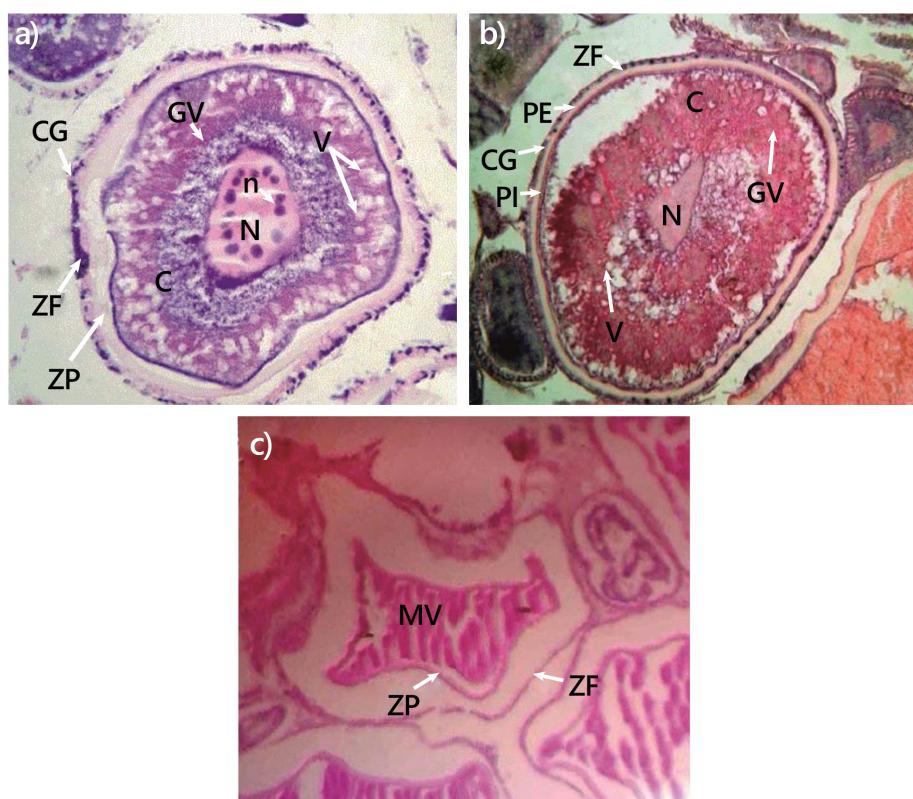


Figura 3. Secciones transversales de ovocitos en cada etapa de desarrollo de hembras de *H. cunninghami*: a) ovario en el estado ovocito IV presenta un amplio citoplasma (C) con gránulos de vitelo (GV) y células granulares (CG) se distinguen en la zona folicular (ZF) (100x), b) ovario en el estado ovocito V se caracteriza por el grosor de la zona pelúcida (ZP) distinguendo una zona pelúcida externa (PE) y una zona pelúcida interna (PI) (120x), c) ovario en el estado ovocito VI está ocupado internamente por una masa vitelina (MV) / Transverse sections of oocytes at each stage developmental in *H. cunninghami* females: a) ovary in oocyte IV stage shows a large cytoplasm (C) with yolk granules (GV) and granular cells (CG) are distinguished in the follicular zone (ZF) (100x), b) ovary at oocyte V stage is characterized by the thickness of the zone pellucida (ZP) distinguished an external zone pellucid (PE) and internal zone pellucid (PI) (120x), c) ovary at oocyte VI stage is internally occupied by a vitelline mass (MV) (120x)

Ovocito VI (OoVI): presentan tamaños superiores a los 660 µm de diámetro. Al ser procesados histológicamente sufren un colapso, por lo que las envolturas foliculares se separan del ovocito, adquiriendo formas ameboides muy irregulares. No presentan núcleo y el interior del ovocito se encuentra totalmente ocupado por una gran masa vitelina, debido a la progresiva hidratación y unión de los gránulos de vitelo. Es posible evidenciar sólo la zona pelúcida muy delgada y frágil (Fig. 3c).

ESTADOS DE MADUREZ OVÁRICA

Las hembras capturadas en estado inactivo (EI) aparecieron en mayor proporción en julio, agosto y enero, período en el que disminuyó la actividad ovárica. El estado previtelogénico (EII) presentó valores elevados en los mismos meses que el estado anterior, iniciando la actividad ovárica. Los estados vitelogénicos (EIII) predominaron en julio-agosto y enero-febrero. Las hembras maduras (EIV) estuvieron presentes durante todo el año (excepto julio) y los ovarios hidratados (EV) solo se registraron en mayo-junio y noviembre-diciembre (Tabla 1).

Los estados EIV y EV presentaron simultáneamente ovocitos en diferentes estados de madurez (Tabla 2).

CICLO REPRODUCTIVO Y ÉPOCA DE DESOVE

El análisis del IG e IGS indicó que la época reproductiva en las hembras de esta especie presenta un período reproductivo limitado a dos desoves durante el año, el principal desove ocurre durante los meses de otoño (junio-julio) y el segundo menos intenso en los meses de primavera (noviembre-diciembre). El factor de condición fisiológica K mostró una disminución para los meses de primavera (septiembre-octubre), como consecuencia del proceso fisiológico que ocurre en la gónada, como es la vitelogenésis (Fig. 4).

Tabla 1. Estados de madurez sexual (EMS) en especímenes de *H. cunninghami* entre junio de 2004 y mayo de 2005 en la Bahía de Tongoy / Sexual maturity states (SMS) in *H. cunninghami* specimens of between June 2004 and May 2005 in Tongoy Bay

Meses	Nº especímenes	Estados de madurez ovárica				
		Inactivo (Estado I)	Previtelogénico (Estado II)	Vitelogénico (Estado III)	Maduro (Estado IV)	Hidratado (Estado V)
2004						
Junio	15	0	0	5	83	12
Julio	10	40	17	43	0	0
Agosto	12	4	8	38	50	0
Septiembre	14	0	0	34	66	0
Octubre	15	0	0	33	68	0
Noviembre	20	0	0	16	72	10
Diciembre	15	0	3	17	70	10
2005						
Enero	15	5	0	35	60	0
Febrero	15	0	0	34	66	0
Marzo	15	0	0	25	75	0
Abril	15	0	0	22	78	0
Mayo	10	0	0	14	81	5
Total	171	49	28	316	769	37

Tabla 2. Frecuencia porcentual promedio de los estados de ovocitos encontrados en cada etapa de madurez ovárica de *H. cunninghami* / Average percentage frequency of oocyte states found at each stage of *H. cunninghami* ovarian maturity

Estados ovocitarios	Estados de madurez ovárica				
	Inactivo (EI)	Previtelogénico (EII)	Vitelogénico (EIII)	Maduro (EIV)	Hidratado (EV)
Ovogonia	5	0	0	5	5
Perinuclear temprano (OoI)	95	25	12	5	13
Perinuclear tardío (OoII)	0	70	10	5	5
Vitelogénico temprano (OoIII)	0	5	42	10	10
Vitelogénico tardío (OoIV)	0	0	36	15	12
Maduro (OoV)	0	0	0	60	32
Hidratado (OoVI)	0	0	0	0	23

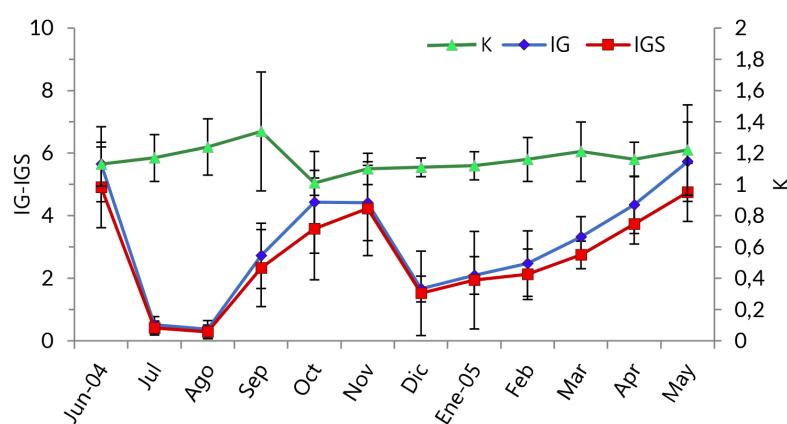


Figura 4. Promedio mensual y desviación estándar del índice gonadal (IG), índice gonadosomático (IGS) y factor de condición corregido (K) para hembras de *H. cunninghami* / Monthly average and standard deviation of gonadal index (IG), gonadosomatic index (IGS) and corrected condition factor (K) for *H. cunninghami* females

La talla de madurez de las hembras de *H. cunninghami* estimada por el método IR.IGS fue de 48 mm (Fig. 5).

La fecundidad parcial del número total de ovocitos (OoV) en hembras maduras (EIV) con una longitud total entre 55 y 64 mm (LT) varió de 230 a 570 ovocitos maduros por hembra. El modelo que mejor relaciona los parámetros de fecundidad parcial con la longitud total fue una relación lineal y potencial con el peso total de *H. cunninghami*, ya que el número de ovocitos muestra una relación similar con la longitud total ($r=0,68$; $P<0,001$) y peso total ($r=$

0,92; $P<0,01$) (Fig. 6). Las ecuaciones que expresan la fecundidad parcial de estas hembras quedan expresadas como: $F=15,2015 \times LT - 598,41$ en función de la longitud total (LT, Fig. 6a), y $F=35,995 \times PT^{1,9554}$ en función del peso total (PT, Fig. 6b).

DISCUSIÓN

El análisis de la biología reproductiva de la hembra *H. cunninghami*, muestra que las etapas de desarrollo de los ovocitos de *H. cunninghami* son similares a las descritas para la mayoría de los otros representantes de peces teleósteos del orden Blenniiformes (Patzner *et al.* 2009, Nelson *et al.* 2010).

El análisis mensual de las etapas de madurez ovárica y los valores medios mensuales más altos de IG e IGS para las hembras de *H. cunninghami* concuerdan con la ocurrencia de dos períodos de desoves durante el año. El principal ocurrió entre finales de otoño y principios de invierno (mayo-junio), seguido de un desove secundario en primavera (noviembre-diciembre). La presencia de ovarios hidratados (EV) durante estos meses (mayo-junio) y (noviembre-diciembre) confirma la ocurrencia de estos desoves. Resultados similares se pueden ver en otros teleósteos con ciclos reproductivos similares. Ejemplo de ello es *Stromateus stellatus* (Stromateidae), que tiene dos períodos de desoves al año, uno principal en noviembre y febrero y uno secundario en diciembre (Carocca & Chong

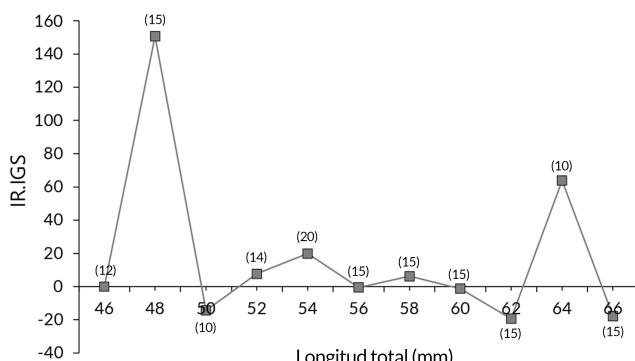


Figura 5. Talla de madurez sexual determinado por el incremento relativo en el índice gonadosomático (IR.IGS) en hembras de *H. cunninghami*. Número de individuos por talla se indica entre paréntesis / Sexual maturity size determined by the relative increase in the gonadosomatic index (IR.IGS) of *H. cunninghami* females. Number of individuals per size is indicated in parentheses

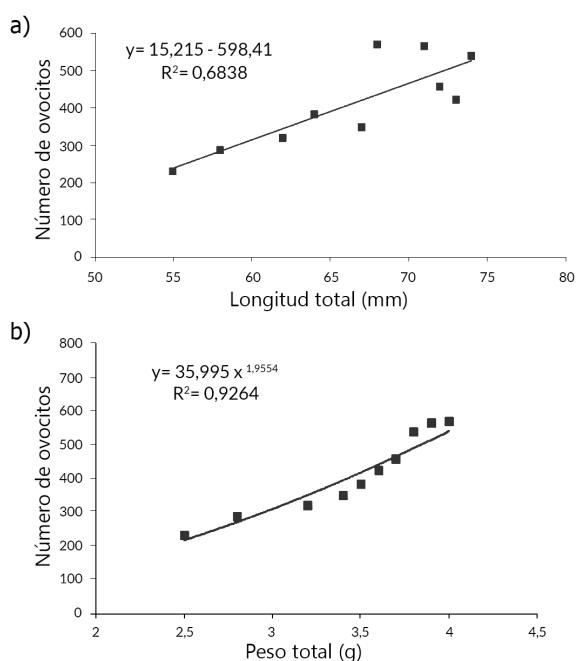


Figura 6. Fecundidad parcial de *H. cunninghami*. a) Relación entre la longitud total (LT) y la fecundidad parcial, b) relación del peso total (PT) y fecundidad parcial. La fecundidad parcial se estimó como el número total de ovocitos (OoV) en hembras maduras (EIV) / Partial fecundity of *H. cunninghami*. a) Relationship between total length (LT) and partial fecundity, b) relationship between total weight (PT) and partial fecundity. Partial fecundity was estimated as the total number of oocytes (OoV) in mature females (EIV)

2010). Otros ejemplos serían *Graus nigra* (Kyphosidae), que desova entre septiembre y octubre (Flores & Smith 2010), e *Isacia conceptionis* (Haemulidae) que presenta un desove principal, más largo en primavera-verano y otro secundario, menos intenso, en primavera-verano (Cortés & Aron 2011).

La presencia de ovocitos en diferentes etapas de vitelogénesis en las góndadas maduras (EV) indica que *H. cunninghami* es un ovulador asincrónico y un desovador parcial. En general, las especies de peces distribuidas en latitudes altas, donde la estación estival es corta, presentan períodos de desove cortos, definidos y caracterizados por un desove total (Cushing 1975, Blaxter & Hunter 1982, Vila-Gispert *et al.* 2002, Yamamoto & Shiah 2012, Ohta & Ebisawa 2015). Hacia latitudes más bajas (zonas tropicales y subtropicales), la temporada de desove es más extendida, se puede limitar a un período más amplio con desove parcial o puede durar todo el año (Cushing 1975, Johannes 1978). *H. cunninghami* muestra un ciclo reproductivo típico de especies subtropicales con un período marcado de actividad reproductiva y desovadores parciales.

Los valores del factor de condición fisiológica K mostraron que los períodos de mayor actividad reproductiva, fueron los meses de otoño (mayo-junio) y primavera (noviembre-diciembre), las hembras presentaron valores de K que sugieren la disponibilidad de alimento destinada a soportar el mayor gasto energético en su ciclo reproductivo (Aguilera *et al.* 1986). León (1982) señaló que algunos de los factores que determinan la condición de los peces pueden ser su genética, calidad del alimento, hábitos alimentarios, estado de salud, períodos de desove y tamaño por edad. Al respecto, Vazzoler (1996) y Woottton & Smith (2015) señalan que el factor de condición K está íntimamente ligado al ciclo reproductivo de los peces, siendo sus variaciones explicadas por la intensa actividad gonadal.

En cuanto al tamaño de madurez, varios factores intervienen para que los peces adquieran primero la capacidad de reproducirse, como la edad, el tamaño y fisiología del animal. En general, las especies cuya longitud total máxima es corta (67 mm en el caso de *H. cunninghami*) muestran una talla de madurez del orden de los 48 mm (71,64% de la LT), al igual que especies como *Gambusia affinis* (Poeciliidae) que alcanza longitudes inferiores a los 25 mm. (Lagler *et al.* 1977). En el lado opuesto, encontramos esturiones (*Acipenser*, *Acipenseridae*) que alcanzan aproximadamente 1 m de LT (Breder & Rosen 1966).

En el grupo de los peces teleósteos existe una gran variabilidad en los valores de fecundidad entre individuos de una población (Oda *et al.* 1993, Ruiz *et al.* 1999, Marin & Dodson 2000). En este estudio se encontró que la fecundidad parcial fue variable entre los peces analizados (230 a 570 ovocitos maduros por hembra). Esta variabilidad parece depender del tamaño (peso y longitud) de la hembra. Esta relación ha sido reportada para diversas especies (Oda *et al.* 1993, Ruiz *et al.* 1999, Torres

et al. 1999, Marin & Dodson 2000) y ha sido descrita por muchos modelos matemáticos (Hempel 1979). Por otro lado, el mejor ajuste de la relación de PT o LT con FP se obtuvo con el modelo potencial, por lo que se puede suponer que la fecundidad parcial de *H. cunninghami* aumenta potencialmente con el tamaño tanto en peso como en longitud. Otro factor que puede explicar el reducido número de ovocitos maduros es el cuidado parental, que puede aumentar la supervivencia y requerir una menor fecundidad (Balon 1990, Castillo & Pequeño 1998). Sin embargo, son necesarios más estudios en la estimación de la fecundidad, ya que se han detectado variaciones en este parámetro a lo largo del tiempo en otras especies, como *Merluccius gayi* (Balbontín & Fischer 1981).

DECLARACIONES

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Sr. Helmo Aguilera por ayudarnos a recolectar las muestras y a la Dra. Karin Lohrmann por colaborar en el análisis histológico.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existen conflictos de intereses.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Jorge Avilés concibió y diseñó el estudio. La recolección de muestras fue realizada por Jorge Avilés y Sebastián Hernández. La recolección y el análisis de datos fueron realizados por Jorge Avilés y Alejandro Aron. El manuscrito fue redactado por Jorge Avilés con la colaboración de todos los autores, Sebastián Hernández, Alejandro Aron y Héctor Flores.

FINANCIAMIENTO

Este estudio fue financiado por la Facultad de Ciencias del Mar de la Universidad Católica del Norte.

DISPONIBILIDAD DE DATOS

Todos los datos analizados en este estudio se proporcionan en el artículo principal o se puede contactar al autor correspondiente.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existen conflictos de intereses.

APROBACIÓN ÉTICA

En este estudio no se realizaron pruebas con animales.

USO DE HERRAMIENTA DE IA

No se utilizó herramienta de inteligencia artificial en este estudio.

LITERATURA CITADA

- Aguilera EA, C Oyarzún & J Chong.** 1986. Ciclo reproductivo de la sardina española, *Sardinops sagax musica* en el área pesquera de Talcahuano, Chile (1983-1984). Biología Pesquera 15: 45-53.
- Arancibia H, L Cubillos, J Remmaggi & R Alarcón.** 1994. Determinación de la talla de madurez sexual y fecundidad parcial en la sardina común, *Strongomera bentincki* (Norman, 1936), del área de Talcahuano, Chile. Biología Pesquera 22: 11-17.
- Arellano-Martínez A, A Rojas-Herrera, F García-Domínguez, B Ceballos-Vásquez & M Villarejo-Fuente.** 2001. Ciclo reproductivo del pargo lunarejo *Lutjanus guttatus* (Steindachner, 1869) en las costas de Guerrero, México. Revista de Biología Marina y Oceanografía 36(1): 1-8.
- Avise J, A Jones, D Walker & J Dewoody.** 2002. Genetic mating systems and reproductive natural histories of fishes: lessons for ecology and evolution. Annual Review of Genetics 36: 19-45.
- Balon E.** 1990. Epigenesis of an epigeneticist: the development of some alternative concept son the early ontogeny and evolution of fishes. Guelph Ichthyology Reviews 1: 1-42.
- Balbontín F.** 2006. Ictioplancton de los canales y fiordos australes. En: Silva N & S Palma (eds). Avances en el conocimiento oceanográfico de las aguas interiores chilenas, Puerto Montt a Cabo de Hornos, pp. 115-120. Comité Oceanográfico Nacional - Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso.
- Balbontín F & R Pérez.** 1979. Modalidad de postura, huevos y estados larvales de *Hypsoblennius sordidus* (Bennett, 1828) en la Bahía de Valparaíso (Blenniidae: Perciformes). Revista de Biología Marina 16(3): 311-318.
- Balbontín F & W Fischer.** 1981. Ciclo sexual y fecundidad de la merluza, *Merluccius gayi gayi*, en la costa de Chile. Revista de Biología Marina 17(3): 285-334.
- Blaxter JH & JR Hunter.** 1982. The biology of the clupeoid fishes. Advances in Marine Biology 20: 1-223.
- Breder CM & DE Rosen.** 1966. Modes of reproduction in fishes, 265 pp. Natural History Press, New York.
- Brown-Peterson N, P Thomas & C Arnold.** 1988. Reproductive biology of the spotted seatrout, *Cynoscion nebulosus*, in south Texas. Fishery Bulletin 86(2): 75-91.
- Bustos CA, MF Landaeta & F Balbontín.** 2008. Efectos ambientales sobre la variabilidad espacial del ictioplancton de Chile austral durante noviembre de 2005. Revista Chilena de Historia Natural 81(2): 205-219.
- Carocca C & J Chong.** 2010. Actividad ovárica del pampanito, *Stromateus stellatus* en el litoral de la Región del Biobío, Chile. Revista de Biología Marina y Oceanografía 45(Supl. 1): 331-334.
- Castillo G, H Muñoz, H González & P Bernal.** 1991. Daily analysis of abundance and size variability of fish larvae in relation to oceanic water intrusions in coastal areas. Biología Pesquera 20: 21-35.
- Castillo M & G Pequeño.** 1998. Sinopsis de Tripterygiidae de Chile (Osteichthyes: Perciformes). Gayana 62(2): 109-133.
- Chong J & P González.** 1995. Ciclo reproductivo del lenguado de ojos chicos, *Paralichthys microps* (Günther, 1881) (Pleuronectiformes: Paralichthyidae) frente al litoral de Concepción, Chile. Biología Pesquera 24: 39-50.
- Christiansen HE & Coussesu.** 1985. Aportes a la determinación de la frecuencia reproductiva de la anchoita (*Engraulis anchoita*). Physis, Sección A 43(104): 7-17.
- Claramunt G, G Herrera, I Palape & E Zagals.** 1990. Duración e intensidad del período de desove de 1990 de *Sardinops sagax* en la zona norte. Informe final. Programa IMPESCON 1990. Universidad Arturo Prat. Departamento de Ciencias del Mar, Iquique, Chile. Documentos Técnicos 44(1): 1-27.
- Claramunt G, G Herrera & P Pizarro.** 1994. Producción potencial anual de huevos por tallas en *Sardinops sagax* del norte de Chile. Revista de Biología Marina y Oceanografía 29(2): 211-233.
- Cortés N.** 1998. Dinámica ovárica, época de desove y fecundidad parcial de la "cabinza" *Isacia conceptionis* (Perciformes: Haemulidae), en bahía La Herradura, IV Región, Coquimbo. Tesis de Biología Marina, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, 75 pp.
- Cortés N & A Aron.** 2011. Ciclo reproductivo y fecundidad parcial de *Isacia conceptionis* (Perciformes: Haemulidae) en La Herradura, Coquimbo, Chile. Revista de Biología Marina y Oceanografía 46(1): 101-104.
- Cousseau MB, JM Díaz de Astarloa, MD Ehrlich, NN Fabré & DE Figueroa.** 2010. Ictiología: aspectos fundamentales; la vida de los peces sudamericanos, 670 pp. Editorial de la Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata.
- Cushing DH.** 1975. Ecología marina y pesquerías, 252 pp. Editorial Acribia, Zaragoza.
- de Buen F.** 1960. Los peje-sapos (Familia Gobiesocidae) en Chile. Revista de Biología Marina 10(1-3): 69-82.
- Domeier ML.** 2012. Revisiting spawning aggregations: definitions and challenges. In: Sadovy de Mitcheson Y & PL Colin (eds). Reef fish spawning aggregations: biology, research and management. Fish and Fisheries Series 35: 1-20. Springer, New York.
- Figueroa DM.** 1999. Estudio sobre la anatomía y algunos aspectos de la biología de los congrios que habitan el Mar Argentino y adyacencia. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, 108 pp.
- Flores H & A Smith.** 2010. Biología reproductiva de *Graus nigra* (Perciformes: Kyphosidae) en las costas del norte de Chile. Revista de Biología Marina y Oceanografía 45(Supl. 1): 659-670.
- Fowler HW.** 1945. Fishes of Chile, sistematic catalog reprint. Revista Chilena de Historia Natural, Part I and II, 36 + 171 pp, Santiago.
- Goldberg SR.** 1982. Seasonal spawning cycles of two California flatfishes, *Pleuronichthys verticalis* (Pleuronectidae) and *Hippoglossina stomata* (Bothidae). Bulletin of Marine Science 32(1): 347-350.
- Gon O.** 1990. Tripterygiidae. In: Gon O & PC Heemstra (eds). Fishes of the Southern Ocean, pp. 400-401. James Leonard Brierley Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown.
- Hempel G.** 1979. Early life history of marine fish. The egg stage, 70 pp. Washington Sea Grant, Washington.

- Hernández-Miranda E, AT Palma & FP Ojeda.** 2003. Larval fish assemblages in nearshore coastal waters off central Chile: temporal and spatial patterns. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 56(5-6): 1075-1092.
- Herrera G, G Claramunt & P Pizarro.** 1994. Dinámica ovárica de la sardina española (*Sardinops sagax*) del norte de Chile, período abril 1992-marzo 1993. Análisis por estrato de talla. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 29(2): 147-166.
- Horn MH & RN Gibson.** 1988. Peces intermareales. *Investigación y Ciencia* 138: 50-57.
- Johannes RE.** 1978. Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. *Environmental Biology of Fishes* 3(1): 65-84.
- Lagler KF, JE Bardach, RR Millar & DR Passino.** 1977. *Ichthyology*, 490 pp. John Wiley & Son, New York.
- Landaeta MF, R Veas, J Letelier & LR Castro.** 2008. Larval fish assemblages off central Chile upwelling ecosystem. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 43(3): 569-584.
- León R.** 1982. Introducción al análisis bioestadístico. Tomos I y II. Trabajo de Ascenso, 465 pp. Departamento de Biología, Universidad de Oriente, Cumaná.
- Mann G.** 1954. Vida de los peces de aguas chilenas, 342 pp. Instituto de Investigaciones Veterinarias, Facultad de Filosofía y Educación, Universidad de Chile, Santiago.
- Marín BJ & JJ Dodson.** 2000. Age, growth and fecundity of the silver mullet, *Mugil curema* (Pisces: Mugilidae), in costal areas of northeastern Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 48(2-3): 389-398.
- McMillan DB.** 2007. Fish histology female reproductive systems, 603 pp. Springer, Dordrecht.
- Montecinos A & F Balbontín.** 1993. Índices de surgencia y circulación superficial del mar: Implicancias biológicas en un área de desove de peces entre Los Vilos y Valparaíso, Chile. *Revista de Biología Marina* 28(1): 133-150.
- Nelson JS, HP Schultz & MVH Wilson.** 2010. Origin and phylogenetic interrelationships of teleosts, 480 pp. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Oda LD, RJ Lavenberg & JM Rounds.** 1993. Reproductive biology of three California species of *Paralabrax* (Pisces: Serranidae). *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports* 34: 122-132.
- Ohta I & A Ebisawa.** 2015. Reproductive biology and spawning aggregation fishing of the white-streaked grouper, *Epinephelus ongus*, associated with seasonal and lunar cycles. *Environmental Biology of Fishes* 98(6): 1555-1570.
- Oliva J, W Carvajal & A Tresierra.** 1986. Biología reproductiva e histología de gónadas de peces, 151 pp. Editorial Biocene, Trujillo.
- Osorio-Hernández A & L Peniche-Ruiz.** 2001. Análisis del crecimiento de ovocitos de peces mediante el procesamiento digital de imágenes. *Revista ELECTRO* 23: 135-140.
- Pájaro M, GJ Macchi & RP Sánchez.** 1997. Fecundidad y frecuencia reproductiva de las poblaciones bonaerense y patagónica de la anchoita argentina (*Engraulis anchoita*). *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 11: 19-38.
- Patzner RA, EJ Goncalves, PA Hastings & BG Kapoor.** 2009. The biology of blennies, 473 pp. Science Publishers, Enfield.
- Pérez R.** 1981. Desarrollo embrionario y larval de los pejesapos *Syngnathus sanguineus* y *Gobiesox marmoratus* en la Bahía de Valparaíso, Chile, con notas sobre su reproducción (Gobiesocidae: Pisces). *Investigaciones Marinas* 9(1-2): 1-23.
- Pérez-Matus A, F Sanchez, JC González-But & RW Lamb.** 2016. Understory algae associations and predation risk influence broad-scale kelp hábitat use in a temperate reef fish. *Marine Ecology Progress Series* 559: 147-158.
- Ramos J.** 1983. Contribución a la oogénesis en el “lenguado”, *Solea solea* (Linneo, 1758) (Pisces, Soleidae). *Investigación Pesquera* 47(2): 241-251.
- Rosenblatt RH.** 1959. A revisionary study of the blennioid fish family Tripterygiidae. Ph. D. Thesis, University of California, Los Angeles, 376 pp.
- Ruiz LJ, RM Figueroa & AA Prieto.** 1999. Ciclo reproductivo de *Lactophrys quadricornis* (Pisces: Ostraciidae) de la costa nororiental de Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 47: 561-570.
- Torres CL, A Santos-Martínez & AP Acero.** 1999. Reproducción de *Bairdiella ronchus* (Pisces: Sciaenidae) en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe Colombiano. *Revista de Biología Tropical* 47: 553-560.
- Tyler CR & JP Sumpter.** 1996. Oocyte growth and development in teleosts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 6: 287-318.
- Varas E & FP Ojeda.** 1990. Intertidal fish assemblages of the central Chilean coast: diversity, abundance and trophic patterns. *Revista de Biología Marina* 25(2): 59-70.
- Vazzoler AEAM.** 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática, 169 pp. Editora da Universidade Estadual de Maringá, Maringá.
- Vila-Gispert A, R Moreno-Amich & E García-Berthou.** 2002. Gradients of life-history variation: an intercontinental comparison of fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12(4): 417-427.
- Wallace R & K Selman.** 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. *American Zoologist* 21: 325-343.
- West G.** 1990. Methods of assessing ovarian development in the fishes: A review. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 41: 199-222.
- Williams JT & VG Springer.** 2001. Review of the South American-Antarctic triplefin fish genus *Helcogrammoides* (Perciformes: Tripterygiidae). *Revista de Biología Tropical* 49(Supl. 1): 117-123.
- Wootton R & C Smith.** 2015. Reproductive biology of teleost fishes, 496 pp. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Yamamoto Y & F Shih.** 2012. Spatial variation in the spawning season of bluegill *Lepomis macrochirus* in Lake Biwa, Japan. *Zoological Studies* 51(8): 1446-1453.