

MICROESTRUCTURA DEL OVARIO Y OVOGENESIS EN *GALAXIAS MACULATUS* (JENYNS, 1842) (TELEOSTEI: GALAXIIDAE)

OVARY MICROSTRUCTURE AND OOGENESIS IN *GALAXIAS MACULATUS* (JENYNS, 1842)

Santiago Peredo y Cristián Sobarzo

RESUMEN

Se hace una descripción histológica de ovarios de especímenes adultos de *Galaxias maculatus* capturados estacionalmente en el río Cautín, en el período junio 1987-mayo 1988. Se describe la organización microanatómica de los ovarios y se proponen ocho estadios de maduración para los ovocitos, de acuerdo a su forma, tamaño, características estructurales y afinidad tintorial. Se describen además, estructuras post-desove. Los resultados muestran que los ovarios son órganos alargados y pares ubicados a ambos lados del tracto digestivo, envueltos por una delgada albugínea. Se distinguen delgados pliegues conectivos que envuelven a los ovocitos en desarrollo en el antro ovárico. No existen oviductos, correspondiendo el ovario al tipo denominado gimnoario. La maduración es asincrónica y los ovarios sufren cambios estacionales en tamaño y coloración.

Palabras claves: reproducción, peces, histología, gametogénesis

ABSTRACT

A histological description of ovaries from adult *Galaxias maculatus* captured seasonally in the Cautin river is made. The microanatomy of ovaries is described and eight maturity stages for oocytes are determined according to their histological features. Post-spawning structures are also described. Results show that ovaries are elongated and paired organs located at both sides of the digestive tract and covered with a thin albuginea. Thin connective tissue folds penetrate the ovaries and cover the oocytes at different maturity stages. There are no oviducts, thus ovaries are of the gymnoarian type. Maturation is asynchronous, spawning fractioned and the ovaries undergo seasonal changes in size and coloration.

Key words: Reproduction, fishes, histology, gametogenesis.

INTRODUCCION

Galaxias maculatus (Jenyns, 1842) es un pez nativo de aguas continentales y estuarinas del sur de Chile (Campos, 1970). De distribución circumpolar (Campos, 1978), además de encontrarse en Sudamérica, está presente en Nueva Zelanda, Australia y Sudáfrica. En Chile se extiende por el norte desde la Zona Central (32° Lat. Sur) y por el sur hasta la región patagónica de Tierra del Fuego (53° Lat. Sur) (Campos, 1970). Habita en todos aquellos tipos de ríos de biotopo Potamon, zona caracterizada por aguas

quietas o de corrientes lentas y laminar profundas con sustratos de arena y lodo (Campos, 1985).

El estudio de la biología reproductiva en *G. maculatus* ha sido escaso sobre todo en Sudamérica y particularmente en Chile. Muchos trabajos están referidos a la sistemática y origen de *G. maculatus* (Campos, 1970, 1979, 1984). En Chile, Campos en el año 1970 trabajó en *G. maculatus* describiendo aspectos acerca de su biología reproductiva en condiciones de laboratorio.

Esta especie ha sido objeto de diversos estu-

dios por tratarse de un recurso que en su estado juvenil (puye cristalino) es explotado comercialmente (Campos, 1970, 1979, 1984, 1985), lo que ha provocado una alarmante disminución de sus poblaciones y un rápido descenso en las capturas de este recurso (Campos, 1970, 1973).

Sin embargo, no se ha descrito histológicamente el ovario de *G. maculatus* a fin de conocer con precisión las características del proceso de maduración gonadal.

El objetivo del presente estudio fue caracterizar los tipos celulares durante el proceso de maduración ovocitaria y de las estructuras post-desove. Estos antecedentes serán de utilidad para el conocimiento de la biología reproductiva de esta especie, aspecto de fundamental importancia para su manejo con fines de repoblamiento o cultivo.

MATERIALES Y METODOS

Se realizaron colectas estacionales, considerando las temporadas de otoño, invierno, primavera y verano, desde junio de 1987 a mayo de 1988, en el río Cautín (38° S; 72° W), frente al lugar denominado Balneario Los Pinos. Los especímenes fueron capturados utilizando una red artesanal de 4x1 m y 2 mm de apertura de malla, operada manualmente. Una vez capturados fueron trasladados vivos hasta el laboratorio en donde se procedió a obtener la longitud total (L.T.) y longitud standard (L.S.) de cada individuo con el objeto de seleccionar posteriormente las tallas correspondientes a individuos adultos y extraerles la gónada. Junto a la determinación de estas medidas se obtuvo de cada individuo la masa total (P.T.) expresada en gramos y masa de la gónada (P.G.) registradas en una balanza eléctrica Sartorius de 0,001 g de precisión.

Todas las gónadas extraídas fueron fijadas individualmente en Bouin acuoso; en los casos en que fue imposible extraerlas debido a su escaso desarrollo, el pez fue fijado completo. Posteriormente, las gónadas de un total de 168 individuos fueron sometidas a técnicas histológicas de rutina para su posterior análisis de microscopía óptica, utilizando inclusión en parafina.

Los ovarios conteniendo ovocitos en estados tempranos de desarrollo fueron seccionados

a 7 μ m de espesor, mientras que aquellos conteniendo ovocitos en estados avanzados fueron seccionados a grosores entre 10 y 15 μ m, utilizando en ambos casos un micrótopo rotatorio Leitz 1512. Los cortes fueron teñidos con hematoxilina y eosina. El diámetro de los ovocitos se determinó con un ocular micrométrico de Wolf. Para este efecto, fueron hechas mediciones del diámetro ovocitario mayor y menor y se obtuvo luego un promedio en todos aquellos ovocitos en los cuales el corte pasó a través del núcleo, con excepción de los estados avanzados de maduración. El mismo procedimiento fue realizado para las mediciones del grosor de la capa granulosa y la zona radiada.

RESULTADOS

El ovario de especímenes adultos de *G. maculatus* es un órgano pareado, tubular. Los extremos anteriores son romos, los posteriores fusiformes y convergen hacia el poro genital. En general tienen igual tamaño y se ubican a los costados del intestino, en posición ventral con respecto a la vejiga natatoria.

Su tamaño, textura y color varían según el estado de madurez sexual del pez. Cuando inmaduros, se observan filamentosos, sin coloración y transparentes; los ovocitos no son visibles al ojo desnudo. Cuando maduros, su textura se hace más irregular y son muy susceptibles respecto a perder su forma, al romperse su envoltura en su manipulación.

Cada ovario está revestido por el peritoneo visceral que lo sujeta individualmente, el mesovario, fijándolo a lo largo de la superficie dorsal de la cavidad abdominal y sirve como soporte a la vascularización de la gónada. No se observa prolongación del peritoneo más allá de los ovarios para constituir oviductos que conecten a los primeros con el poro genital.

Microestructura

En corte se observa que el ovario está envuelto por una delgada túnica albugínea de tejido conectivo laxo, que presenta engrosamientos donde existen vasos sanguíneos que irrigan la gónada (Fig. 1). En el interior del ovario se

observan laminillas ovígeras que se desprenden de la albugínea proyectándose hacia el lumen del órgano (Fig.1); el cuerpo de la laminilla está formado por tejido conectivo y escasas fibras musculares lisas, recubiertas por el epitelio germinal ovárico.

Para reconocer cada estadio de desarrollo ovocitario, de acuerdo a las características citológicas, se adoptó y modificó el criterio empleado por Pollard (1972), Cerisola (1984) y Mayer *et al.* (1988), considerando los siguientes aspectos:

- a. Forma y tamaño del ovocito y su núcleo
- b. Disposición y cantidad de nucléolos
- c. Afinidad por colorantes
- d. Características morfológicas de la zona radiada y células foliculares.

Se establecieron ocho estados de maduración para los ovocitos de *Galaxias maculatus*:

- **Estado de Cromatina Nucleolar (1):** Estos ovocitos presentan un diámetro promedio de 22 μm con valores extremos de 14 y 29 μm ; de forma generalmente esferoidal comprimida, presenta el citoplasma altamente basófilo; un gran núcleo esférico y central, levemente acidófilo con un solo nucléolo de posición central fuertemente basófilo. Su observación en el presente estudio fue poco frecuente (Fig. 2).

Estado Perinucleolar

- **Estado perinucleolar temprano (2a):** Presenta un diámetro promedio de 53 μm con valores que oscilan entre 29 y 76 μm , con formas que varían desde esferoidales a poliédricas. La basofilia citoplasmática es intensa al principio, pero decrece en intensidad al final de este estado. El núcleo presenta gran cantidad de nucléolos esféricos altamente basófilos que se ordenan en su periferia (Fig. 3).

- **Estado perinucleolar tardío (2b):** El diámetro promedio de estos ovocitos es de 108 μm con valores extremos de 86 y 133 μm , con formas regulares esféricas. El citoplasma es homogéneo en coloración y levemente basófilo; el núcleo de forma menos regular que en el estado

anterior, contiene un mayor número de nucléolos en su periferia. La capa granulosa se observa como un epitelio simple, con un grosor promedio de 3,1 μm , con células cúbicas y un núcleo de posición central. Al final de este estado, se evidencia la aparición en la periferia del citoplasma, de una o dos bandas de vesículas lipídicas o vitelinas, hecho que señala el comienzo del proceso de vitelogenénesis (endógena) y el siguiente estado ovocitario (Figs. 4 y 5).

- **Estado de Vesícula Vitelina I (3):** Los ovocitos miden en promedio 169 μm de diámetro con valores que fluctúan entre 154 y 209 μm . El citoplasma eosinófilo se restringe a una zona comprendida entre el núcleo y las vesículas vitelinas, las que ahora han aumentado en cantidad y tamaño, ocupando más de la mitad del volumen total del citoplasma. El núcleo ahora eosinófilo de posición central, es esferoidal con bordes irregulares (Fig. 5). La capa granulosa presenta un grosor promedio de 4,0 μm , con células de formas aplanadas a cuboidales. Se evidencia una delgada envoltura (menos de 1 μm en promedio) acelular, afín con la eosina, inmediatamente bajo la granulosa: la zona radiada. Por fuera de la granulosa se distingue una delgada teca de células planas levemente eosinófilas con núcleo central (Fig. 6).

- **Estado de Vesícula Vitelina II (4):** El diámetro del ovocito es de 246 μm con valores extremos de 212 y 283 μm ; hay vesículas vitelinas en mayor cantidad y tamaño, ocupando la totalidad del citoplasma. El núcleo esferoidal, se torna fuertemente eosinófilo, con una gran cantidad de nucléolos y bordes muy irregulares (Figs. 5 y 7). La zona radiada es más evidente que en el estado anterior (2,1 μm de promedio en grosor); lo mismo ocurre con la granulosa, cuyo grosor alcanza a 6,5 μm (4,5 - 8,8 μm), conformada ahora por células cuboidales muy próximas entre sí que presentan un núcleo basófilo (Fig. 6).

Al final de este estado aparecen entre las vesículas vitelinas y en el citoplasma que rodea al núcleo, algunos gránulos de vitelo fuertemente acidófilos, que en los próximos estados aumentarán progresivamente en número y tamaño (Fig. 5).

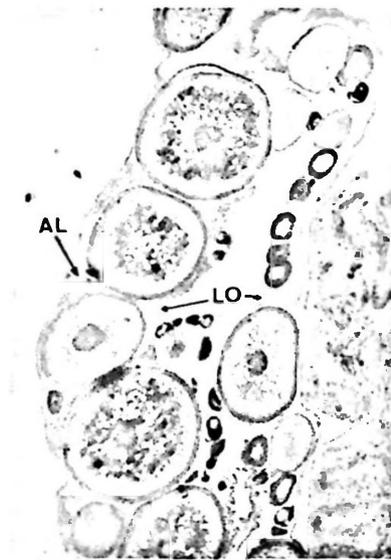


FIG. 1

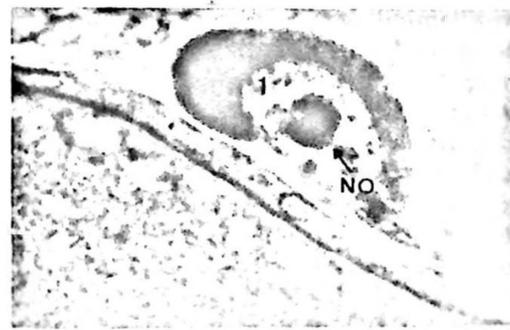


FIG. 2

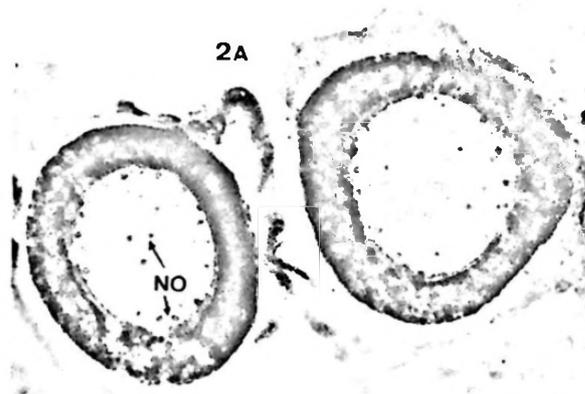


FIG. 3

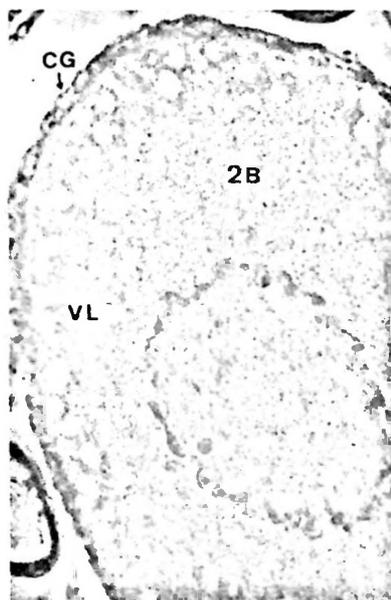


FIG. 4

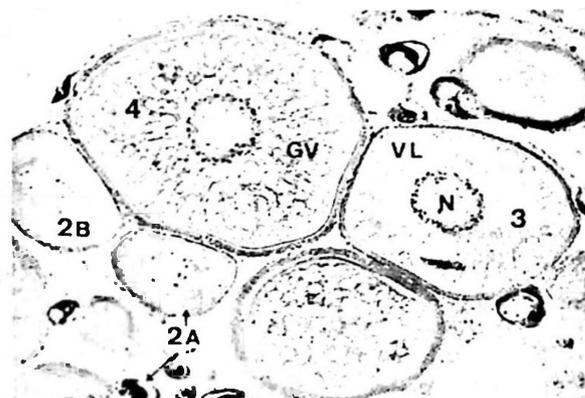


FIG. 5

Figura 1: Vista panorámica de ovario de *G. maculatus* seccionado longitudinalmente. Se observan la albugínea (AL) y las prolongaciones hacia el interior del ovario formando las laminillas ovigeras (LO). 20 X. Figura 2: Ovocito de *G. maculatus* en estado de cromatina nucleolar (1). Se observa su forma lenticular-esferoidal, con un citoplasma basófilo, núcleo levemente acidófilo y un gran nucléolo (NO) de posición central. 500 X. Figura 3: Ovocitos de *G. maculatus* en estado perinucleolar temprano (2A), cuyas formas van desde las poliédricas a las ovoides. El núcleo aparece ahora con gran cantidad de nucléolos (NO) en su periferia. El citoplasma altamente basófilo, al principio, decrece en intensidad al término de este estado. 200 X. Figura 4: Ovocito de *G. maculatus* en estado perinucleolar tardío (2B). En el citoplasma se acumulan vesículas lipídicas (VL) que señalan el comienzo de vitelogénesis endógena y el siguiente estado ovocitario. El núcleo acidófilo de posición central, mantiene los nucléolos en su periferia. Se aprecia además la capa granulosa (CG) constituida por un epitelio cúbico simple. 200 X. Figura 5: Corte de ovario de *G. maculatus* en el que se observan diferentes estados ovocitarios. Estados perinucleolar temprano (2A) y tardío (2B); estado de vesícula vitelina I (3), cuyo aumento de tamaño es evidente en relación al estado anterior. En el citoplasma hay abundantes vesículas lipídicas (VL) y el núcleo (N) acidófilo con notorios nucléolos en su periferia. Estado de vesícula vitelina II (4) en cuyo citoplasma hay abundantes vesículas lipídicas y gránulos de vitelo (GV). 50 X.

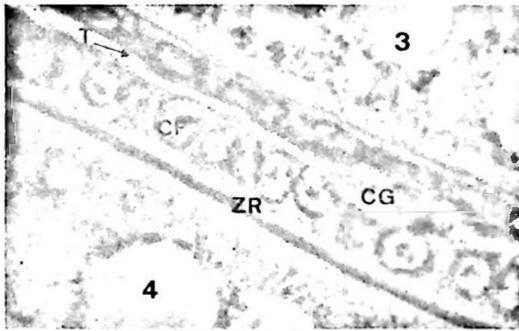


FIG. 6



FIG. 7

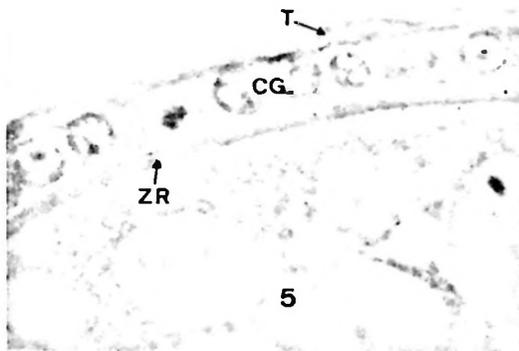


FIG. 8



FIG. 9

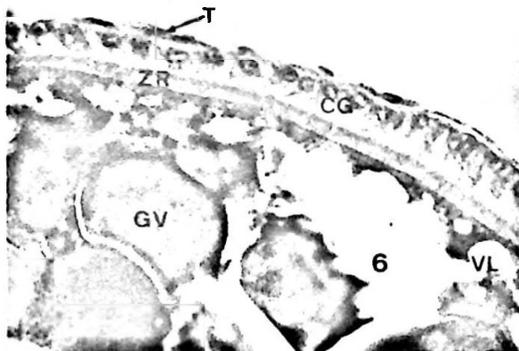


FIG. 10

Figura 6: Detalle de las envolturas de ovocitos de *G. maculatus* en vesícula vitelina I (3) y II (4); capa granulosa (CG), con células foliculares (CF); teca (T) y zona radiada (ZR). Se observa el gran desarrollo que alcanza la capa granulosa y zona radiada en el estado de vesícula vitelina II. 500 X. Figura 7: Ovocito de *G. maculatus* en estado de vitelo primario (5). El citoplasma se observa con abundantes vesículas lipídicas (VL) y gránulos vitelinos (GV), los cuales le confieren una alta afinidad por la eosina. El núcleo irregular (N), con nucléolos en su periferia. Junto a él aparece un ovocito en vesícula vitelina II (4). 50 X. Figura 8: Detalle de las envolturas de un ovocito de *G. maculatus* en vitelo primario (5). La capa granulosa (CG) constituida por un epitelio columnar. Zona radiada (ZR) muy evidente, afín a la eosina; teca (T) como una envoltura conectiva con células aplanadas. 500 X. Figura 9: Ovocito de *G. maculatus* en estado de vitelo secundario (6). Se observa el progresivo aumento en tamaño y abundancia de los gránulos vitelinos (GV). Capa granulosa (CG) y zona radiada (ZR). 50 X. Figura 10: Detalle de la capa granulosa (CG), zona radiada (ZR) y teca (T) de un ovocito de *G. maculatus* en vitelo secundario (6). Se observa el gran desarrollo alcanzado por la zona radiada, con gran abundancia de gránulos vitelinos (GV); vesículas lipídicas (VL). 200 X.

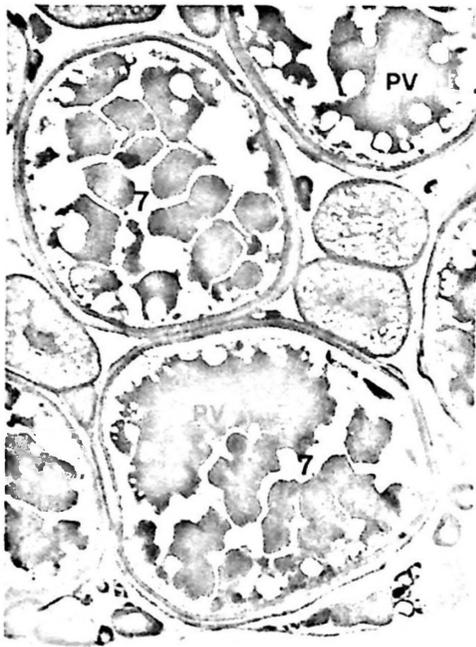


FIG. 11

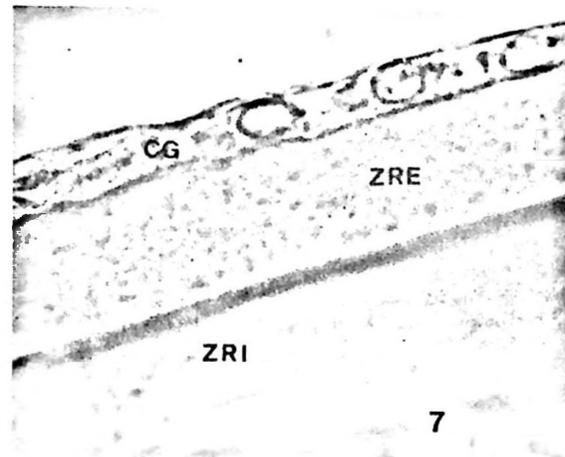


FIG. 12

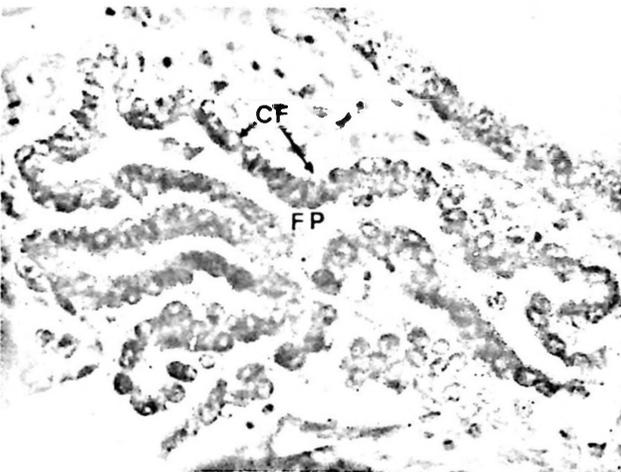


FIG. 13

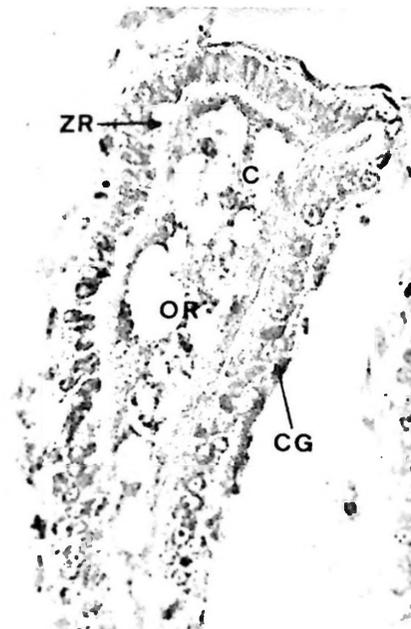


FIG. 14

Figura 11: Ovocito de *G. maculatus* en vitelo terciario (7). El citoplasma acidófilo con plaquetas vitelinas (PV) formadas por la coalescencia que sufren los gránulos vitelinos. 20 X. Figura 12: Detalle de la estructura bipartita de la zona radiada en un ovocito de *G. maculatus* en vitelo terciario (7). Se diferencia la zona radiada externa (ZRE) y zona radiada interna (ZRI), producto de la diferente afinidad de éstas por la eosina. Capa granulosa (CG). 500 X. Figura 13: Folículo post-ovulatorio (FP) en ovario de *G. maculatus* correspondiente al período de desove. Se evidencia su forma irregular con plegamientos, constituido por células foliculares columnares (CF). 200 X. Figura 14: Detalle de ovocito residual (OR) en ovario de *G. maculatus* de post-desove. Se observa la desorganización que sufren el citoplasma (C) y las envolturas, capa granulosa (CG) y zona radiada (ZR). 200 X.

- **Estado de Vitelo Primario (5):** El ovocito aumenta significativamente de tamaño, alcanzando un diámetro de 307 μm , fluctuando entre 271 y 370 μm . El citoplasma aparece como una banda clara de vesículas vitelinas, mientras que hacia el interior de éste su apariencia es eosinófila debido a aumento y deposición progresiva de los gránulos de vitelo. El núcleo de contornos bastante irregulares se mantiene fuertemente eosinófilo, con gran número de nucléolos dispuestos en su periferia (Fig. 7).

La zona radiada experimenta cambios en su coloración, textura y grosor; con un espesor promedio de 2,9 μm , se hace más acidófila que en el estado anterior presentando un aspecto estriado (Fig. 8). La granulosa experimenta una leve disminución en su grosor con respecto al estado anterior, con 6,3 μm promedio de grosor. Sus células dispuestas en monocapa presentan forma aproximadamente cúbica, con núcleos de formas variadas, basófilos y escaso citoplasma en relación al núcleo. Las células tecales se disponen en una monocapa de formas aplanadas y alargadas (Fig. 8).

- **Estado de Vitelo Secundario (6):** La cantidad de vitelo depositado es bastante mayor que en el estado anterior, por lo que el ovocito se presenta fuertemente eosinófilo y su diámetro es de 517 μm , fluctuando entre 443 y 577 μm . El núcleo es sólo evidente en algunas secciones, presentando bordes muy irregulares; generalmente está ausente, pues en muchos ovocitos ha comenzado la ruptura del núcleo (Fig. 9).

La zona radiada experimenta significativos cambios alcanzando ahora un grosor promedio de 4,8 μm , aumentando su afinidad por la eosina (Fig. 10). La capa granulosa continúa disminuyendo su grosor, teniendo en promedio 4,2 μm , así como su conformación alrededor del ovocito (Fig. 10). Los gránulos de vitelo esféricos se reparten por todo el citoplasma, mientras que las vesículas vitelinas aún presentes, se ubican en la región perinuclear (las de mayor volumen) y hacia la región cortical del citoplasma las de menor tamaño (Fig. 9).

- **Estado de Vitelo Terciario (7):** El ovocito alcanza un diámetro promedio, de 651 μm con valores que oscilan entre 614 y 724 μm ; es posi-

ble distinguir el citoplasma con gránulos y plaquetas vitelinas de gran tamaño, formando una masa de vitelo eosinófilo. El núcleo en avanzado proceso de ruptura no se observa en la mayoría de los ovocitos seccionados (Fig. 11).

La zona radiada adquiere ahora definitivamente una estructura bipartita, distinguiéndose una zona radiada externa cuyo grosor en promedio es de 12 μm y se observa menos acidófila que la zona radiada interna; esta última con un espesor promedio de 8,6 μm . La capa granulosa basófila pierde consistencia y grosor con un promedio de 8,6 μm y células de forma ovoide. La teca se ha reducido, observándose fibroblastos sobre la granulosa.

- **Ovocitos maduros (8):** Estos ovocitos ovulados se observan con tamaños entre los 800 y 1.000 μm de diámetro. No presentan núcleo y el interior del ovocito se encuentra totalmente ocupado por una gran masa vitelina, debido a la progresiva coalescencia de los gránulos y plaquetas vitelinas. Es posible evidenciar sólo la zona radiada, mientras que la granulosa y la teca han desaparecido.

Estructuras Post-Desove

Folículos post-ovulatorios: Se observan como estructuras de forma irregular, con plegamientos y constituidos por células foliculares columnares pálidas que delimitan un lumen irregular (Fig. 13).

Ovocitos residuales: Se evidencian en algunas secciones de ovarios, como estructuras que sufren alteraciones a nivel de su citoplasma y núcleo, los cuales se desorganizan y desintegran gradualmente, acompañados por plegamientos de la capa granulosa y zona radiada, adquiriendo estos ovocitos formas irregulares (Fig. 14).

DISCUSION

Los resultados de la presente investigación han permitido conocer la estructura ovárica y los diferentes estados de maduración de la línea germinal femenina de una población lacustre de *G. maculatus* presente en la IX Región de Chile.

La anatomía e histología de los ovarios de *G. maculatus* no presentan grandes diferencias con lo descrito para una población de esta especie del lago Modewarre en Australia por Pollard (1972) así como para otros teleósteos (Goldberg *vide* Oliva y Carvajal, 1982); Srivastava & Srivastava, 1984; Mayer *et al.*, 1988; Herrera *et al.*, 1988; Amin *et al.*, 1989; Cerisola, 1984; Cerisola *et al.*, 1978).

La ausencia de oviductos observada en el presente estudio coincide con lo descrito por Pollard (1972) para *G. maculatus* en Australia, característica común para los Galáxidos y peces salmónidos en general, los que presentan el ovario de tipo gimnoario (Hoar, 1969). En estos grupos, los ovocitos ovulados pasan a la cavidad peritoneal desde la región posterior del ovario para ser expulsados por el poro genital que se abre por detrás del ano.

En relación al ritmo de maduración de los ovocitos, Wallace y Selman (1981) estiman que la clasificación propuesta por Marza (Marza *vide* Wallace y Selman, 1981) para ovarios de teleósteos es la de más utilidad, distinguiéndose tres categorías: sincrónico total, sincrónico parcial y asincrónico. El ovario de *G. maculatus* corresponde, de acuerdo a las observaciones, a una maduración asincrónica; así lo indican la presencia de diferentes estados de desarrollo y crecimiento de ovocitos en gónadas maduras, las cuales siempre mantienen dos poblaciones de ovocitos: una predominantemente homogénea de ovocitos grandes (vesícula vitelina II, vitelo primario, secundario y terciario) y otra pequeña heterogénea (ovocitos previtelogénicos). La ovulación ocurre aproximadamente durante un mes (fines de agosto hasta fines de septiembre), lo que indica un período de desove de larga duración al igual que otros teleósteos: *Engraulis mordax* (Hunter & Goldberg, 1980); *Sicyases sanguineus* (Cerisola, 1984); *Basilichtys australis* (Cerisola *et al.*, 1978); *Trichomycterus areolatus* (Manríquez *et al.*, 1988) y *Sebastes capensis* (Alveal & Quintana, 1985) entre otros.

En cuanto a los criterios para definir los diferentes estados de maduración de los ovocitos, éstos son muy variados. Algunos autores consideran las características nucleares, citoplasmáticas y del vitelo (Braekevelt & McMillan, 1967; Combs, 1969; Guraya *et al.*, 1975; Wourms, 1976; Cerisola *et al.*, 1978; Cerisola, 1984). Otros los describen por sus tamaños (Hurley & Fisher, 1966, entre otros *vide*

Cerisola, 1984) o por características generales que aparecen durante el crecimiento del ovocito (Wallace & Selman, 1981). En el presente estudio se consideraron los principales cambios citomorfológicos que experimenta el ovocito y las capas del folículo ovárico, criterios adoptados y modificados para *G. maculatus*, de aquellos empleados por Pollard (1972), Cerisola *et al.* (1979), Cerisola (1984) y Mayer *et al.* (1988).

La descripción histológica de los ovarios del "puye", permitió caracterizar ocho estados de desarrollo ovocitario, que concuerda en gran medida con aquella descrita por Pollard (1972), aun cuando existen diferencias en el número de estados identificados (distinguió nueve), tamaño de los ovocitos y algunas características de las envolturas ovocitarias.

Durante los primeros estados ovocitarios, como cromatina nucleolar, perinucleolar temprano y tardío, los tamaños promedio son similares a la población de Australia (entre 20 a 100 μm), pero a partir de estados de vesícula vitelina y los siguientes, se puede apreciar menores tamaños en los ovocitos del puye del río Cautín. A pesar de ello los ovocitos maduros y desovados poseen tamaños semejantes que fluctúan entre los 800 y 1.000 μm de diámetro promedio.

Con respecto a las envolturas del ovocito y de las capas celulares del folículo ovárico no existe un criterio uniforme en los diferentes autores en relación a su denominación. La terminología usada en el presente estudio corresponde en general a las nomenclaturas utilizadas por Mayer *et al.* (1988); Cerisola *et al.* (1978); Cerisola (1984); Srivastava y Srivastava (1984) y Amin *et al.* (1989).

Se ha denominado zona radiada a la envoltura por fuera de la membrana plasmática y que representa una estriación regular debido a la presencia de finos canalículos que la atraviesan (Cerisola, 1984). Pollard (1972), distinguió en *G. maculatus*, dos zonas de características diferentes que se encontraban inmediatamente por fuera de la membrana citoplasmática: una zona interna, que denominó zona radiada y otra más externa que llamó zona pelúcida. Durante la observación de ovocitos de la población en estudio, tales envolturas fueron evidenciadas. Sin embargo, ambas corresponden a una única zona radiada, como lo muestra Mayer *et al.* (1988) en el róbalo *Dicentrarchus labrax*, la cual experi-

menta un desarrollo significativo durante los últimos estados de maduración ovocitaria, exhibiendo una estructura bipartita: la zona radiada interna y la zona radiada externa, fácilmente identificables por su diferencia en coloración y grosor, apoyadas por estudios histoquímicos que revelan ciertas diferencias químicas entre ellas.

En los estados descritos de ovocitos, sólo a partir de vesícula vitelina I fue posible observar y distinguir la zona radiada, como una estructura acelular afín con la eosina, mientras que a partir del vitelo secundario se comienza a evidenciar levemente su conformación bipartita, que aumenta de grosor progresivamente hacia los estados finales de maduración, especialmente la zona radiada externa. Estas observaciones concuerdan en general con las encontradas por Pollard (1972).

Sin embargo, en los casos de *Merluccius gayi gayi*, *Basilichtys australis*, *Dicentrarchus labrax* y *Channa striatus*, aún cuando se distingue claramente esta zona, no experimenta un desarrollo tan marcado y gradual como el que ocurre en *G. maculatus*. Cerisola (1984) señala que en *Sicyases sanguineus* el engrosamiento de la zona radiada es gradual, hasta estados avanzados, debido al crecimiento de las microvellosidades incluidas en los canalículos de dicha zona, para cumplir sus funciones a nivel del espacio interveloso. Pero a diferencia de lo que ocurre en el pejesapo, las secciones de ovarios analizadas en el presente estudio, no evidenciaron la presencia de una capa vellosa que permita la adhesión del huevo una vez fecundado en el medio acuático, a un sustrato determinado. La presencia en *G. maculatus* de esta gruesa zona radiada en ovocitos maduros ovulados, indicaría que ella puede estar asociada con la naturaleza adhesiva que mantienen los huevos una vez desovados, cumpliendo funciones semejantes, en ausencia de una capa vellosa.

En relación a las células foliculares, éstas se evidenciaron a partir del estado perinucleolar tardío, como un epitelio plano simple, para luego tomar un aspecto de epitelio monoestratificado, formado de células cúbicas, en estado más avanzado de maduración. Su máximo desarrollo lo alcanzan hacia finales del estado de vesícula vitelina II (grosor promedio de 6,5 μm), comenzando luego de este estado, una leve disminución en su grosor.

Junto a la maduración del ovocito, al interior de éste ocurre la migración del núcleo y su posterior ruptura. En *G. maculatus*, este último hecho ocurre aproximadamente en el estado de vitelo secundario, en el que la presencia incompleta de la envoltura nuclear en varios sectores estaría indicando la ruptura del núcleo y la posterior mezcla de su contenido con el citoplasma. La gran cantidad de nucléolos presentes durante los estados previtelogénicos y su acercamiento a la envoltura nuclear, está indicando su importante función en una síntesis incrementada de material ribosomal durante este período (Cerisola, 1984).

Según lo señalado por Amin *et al.* (1989) para *Merluccius gayi gayi*, las estructuras del post-desove sufren distintas transformaciones que las llevan finalmente a la reabsorción y desaparición. Plantean tres procesos característicos modificados a partir de los descritos por Christiansen (1971): 1) desintegración del folículo post-ovulatorio; 2) formaciones "epitelioides" y 3) desintegración ovocitaria.

En *G. maculatus*, no se observaron los dos primeros procesos, aun cuando fue posible establecer la presencia de folículos post-ovulatorios, los que por las características observadas en el presente estudio, corresponderían a folículos de tipo día 0 de acuerdo a Hunter y Goldberg (1980), indicando esto un desove ocurrido en un lapso anterior menor de 24 hrs. En cuanto a la desintegración ovocitaria, sí se observó en algunas secciones de ovarios. Este tipo de atresia, manifestado por alteraciones en el citoplasma y núcleo del ovocito, los que se desorganizan y desintegran, concuerda con lo observado por Pollard (1972) para la población lacustre de *G. maculatus* en Australia. Este hecho se acompaña de retracción y fragmentación de la zona radiada y desintegración y fragmentación del citoplasma el que se aprecia granuloso al igual que el núcleo. Esta situación ha sido descrita en *Basilichtys australis* (Cerisola *et al.*, 1978), *Sicyases sanguineus* (Cerisola, 1984), *Merluccius gayi gayi* (Amin *et al.*, 1989; Herrera *et al.*, 1988), *Dicentrarchus labrax* (Mayer *et al.*, 1988) y *Chaetodon multicinctus* (Tricas & Hiramoto, 1989). Al igual que en *Merluccius gayi gayi*, este proceso no sólo afecta a ovocitos de estados avanzados de maduración, sino también a estados tempranos (perinucleolar, vesícula vitelina).

Las características observadas en el presente estudio permiten establecer que *G. maculatus* presenta ovogénesis asincrónica con desove

fraccionado, antecedentes que podrán ser complementados en futuros estudios sobre la biología reproductiva de esta especie.

LITERATURA CITADA

- ALVEAL, E. & R. QUINTANA. 1985. Ciclo reproductivo estacional de *Sebastes capensis* Gmelin, 1829 (Pisces, Scorpaenidae) de Bahía de San Vicente, Chile. Boletín Sociedad de Biología de Concepción, Chile, 56:213-223.
- AMIN, M., R. ROMAN, O. MARIN & M. DELPIN. 1989. Histología de los ovarios de *Merluccius gayi gayi* (Guichenot, 1848) respecto al desove. Boletín Sociedad de Biología de Concepción, Chile, 60: 25-34.
- BRAEKEVELT, C.R. & D.B. McMILLAND. 1967. Cyclic changes in ovary of the brook stickleback *Eucalia inconstans* (Kirtland). Journal of Morphology, 123: 373-396.
- CAMPOS, H. 1970. *Galaxias maculatus* (Jenyns) en Chile, con especial referencia a su reproducción. Boletín Museo Nacional de Historia Natural, 31: 5-20.
- CAMPOS, H. 1973. Migration of *Galaxias maculatus* (Jenyns) (Galaxiidae, Pisces) in Valdivia estuary, Chile. Hidrobiología, 43 (3-4): 301-312.
- CAMPOS, H. 1979. Avances en el estudio sistemático de la familia Galaxiidae (Osteichthys: Salmoniformes). Archivos de Biología y Medicina Experimental, 12: 107-117.
- CAMPOS, H. 1984. Gondwana and neotropical galaxoid fish biogeography. Evolutionary ecology of neotropical freshwater fishes. T.M. Zaret (ed.). W. Junk Publishers, The Hague, pp. 113-125.
- CAMPOS, H. 1985. Distribution of the fishes in the Andean rivers in the South of Chile. Archives de Hydrobiologie, 12: 169-191.
- CERISOLA, H., F. GRISOLIA & E. MÉNDEZ. 1978. Aspectos estructurales y ultraestructurales del ovario del pejerrey de agua dulce *Basilichthys australis* Eingenmann. Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso, 11: 175-190.
- CERISOLA, H. 1984. Cambios estructurales del folículo ovárico durante su maduración en el pejesapo *Sicyases sanguineus*, Muller y Troschel 1843 (Gobiesocidae: Teleostei). Revista de Biología Marina, Valparaíso, 20(1): 1-21.
- CHRISTIANSEN, H. 1971. La reproducción de la merluza en el mar argentino (Merluccidae, *Merluccius hubbsi*). Descripción histológica del ciclo del ovario de merluza. Boletín del Instituto de Biología Marina, Mar del Plata, Argentina, 20: 5-42.
- COMBS, R.M. 1969. Embryogenesis, histology and organology of the ovary of *Brevortia patronus* Gulf Research Reports. Ocean Springs, Mississippi, 2 (4): 333-436.
- GOLDBERG, S.R. 1981. Seasonal spawning cycle of the black croaker *Cheilotrema saturnum* (Scianidae). Fishery Bulletin, 79 N° 3.
- GURAYA, S.S., R. KAPUR & P.K. SAXENA. 1975. Morphology of ovarian changes during the reproductive cycle of the fish *Mystus tengara* (Ham). Acta Anatomica, 91: 222-260.
- HERRERA, G., E. BUSTOS-OBREGÓN & F. BALBONTIN. 1988. Morphological aspects of gonadal maturation in the hake, *Merluccius gayi gayi*. Revista de Biología Marina, Valparaíso, 24 (1): 55-71.
- HOAR, W.S. 1969. Reproduction. In Hoar, W.S. and D.J. Randall (Eds.) "Fish Physiology", vol. 3, pp. 1-71. Academic Press, New York.
- HUNTER, J.R. & R. GOLDBERG. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in Northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fishery Bulletin, 77 (3): 641-652.
- HURLEY, D.A. & K.C. FISHER. 1966. The structure and development of the external membrane in young eggs of the brook trout *Salvelinus fontinalis* (Mitchell). Canadian Journal of Zoology, 44: 173-189.
- MANRIQUEZ, A., L. HUAQUIN, M. ARELLANO & G. ARRATIA. 1988. Aspectos reproductivos de *Trichomycterus arcolatus* Valenciennes, 1846 (Pisces: Teleostei: Siluriformes) en río Angostura, Chile. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 23: 89-102.
- MAYER, I., S.E. SHACKLEY & J.S. RYLAND. 1988. Aspects of the reproductive biology of the bass, *Dicentrarchus labrax* L.I. An histological and histochemical study of oocyte development. Journal of Fish Biology, 33: 609-622.
- OLIVA, J., W. CARVAJAL & A. TRESIERRA. 1982. Reproducción e Histología de Gónadas en Peces. Universidad Nacional de Trujillo, Depto. de Ciencias Biológicas, Sección de Recursos Acuáticos. Trujillo. Perú. 93 pp.
- POLLARD, D.A. 1972. The biology of a landlocked form of the normally catadromous salmoniform fish *Galaxias maculatus* (Jennyns). III Structure of the Gonads. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, 23: 17-38.
- SRIVASTAVA, S. & A.K. SRIVASTAVA. 1984. Oogenesis in a freshwater large murrel *Channa striatus* (Bloch). Bol. Zool. Univ. Sao Paulo, 8: 155-163.
- TRICAS, T. & T. HIRAMOTO. 1989. Sexual differentiation, gonad development, and spawning seasonality of the Hawaiian butterflyfish, *Chaetodon multicinctus*. Environmental Biology of Fishes, 25 (1-3): 111-124.
- WALLACE, R.A. & K. SELMAN. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. American Zoologist, 21: 325-343.
- WOURMS, J.P. 1976. Annual fish oogenesis. I. Differentiation of the mature oocyte and formation of the primary envelope. Developmental Biology, 50: 338-354.