

Histología del ciclo reproductor de hembras del pejelagarto *Atractosteus tropicus* (Lepisosteiformes: Lepisosteidae) en Tabasco, México

Otilio Méndez-Marin¹, Arlette Amalia Hernández Franyutti¹, Carlos Alfonso Álvarez-González¹, Wilfrido Miguel Contreras-Sánchez¹ & Mari Carmen Uribe Aranzábal²

1. Laboratorio de Acuicultura, División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, carretera Villahermosa-Cardenas, Km 0.5 S/N, C.P 86150, Villahermosa, Tabasco, México; omm_17@hotmail.com, alvarez_alfonso@hotmail.com, arhefr@hotmail.com, contrerw@hotmail.com
2. Laboratorio de Biología de la reproducción Animal, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Cd, Universitaria, Coyoacán, C.P 04510 México, D.F; mcua@fcienca.unam.mx

Recibido 27-IX-2011. Corregido 05-V-2012. Aceptado 02-V-2012.

Abstract: Histology of reproductive cycle of tropical gar *Atractosteus tropicus* females (Lepisosteiformes: Lepisosteidae) in Tabasco, Mexico. In Southeast Mexico, *A. tropicus* is a species with great ecological, economic, cultural and aquaculture value, however wild populations have diminished due to diverse anthropological causes. The objective of this study was to characterize the reproductive cycle of *A. tropicus*, with a description of complete gonad structure and the changes in germinal and somatic elements during oogenesis, for better management and use of this species. Six sexually mature females (N=72) were captured monthly with drag nets during one year cycle (October 2003-October 2004) in wild populations of Pomposu lagoon, municipality of Jalpa de Mendez, Tabasco, Mexico. Females were sacrificed by decapitation and the ovaries were processed by standard histological methods; the diameter of 10-20 oocytes taken at random was determined in different stages of development. Gonadosomatic index (GSI), gonadal volume (gV) and follicle diameter (fD) were determined monthly. Among results we could determine eight oogenesis developmental stages: I: chromatin nucleolus stage, II: early perinucleolus stage, III: mid perinucleolus stage, IV: advanced perinucleolus stage, V: early vitellogenesis stage, VI: mid vitellogenesis stage, VII) advanced vitellogenesis stage and VIII: final maturation stage. The reproductive cycle could be divided in four phases: I: proliferative phase, II: initial maturation phase, III: late maturation phase, IV: regressing phase. Analysis of the data obtained from the IGS, gV and fD values, oogenesis stages and reproductive phases, indicate that in December previtellogenesis phase restarts, from March through July yolk deposition (vitellogenesis) occurs, and from August to November the maximum reproductive activity takes place. Contrasting this pattern with local environmental factors such as temperature and precipitation, we suggested that these may serve as an environmental activator in the development of oogenesis and spawning of this species. Rev. Biol. Trop. 60 (4): 1857-1871. Epub 2012 December 01.

Key words: *Atractosteus tropicus*, reproduction, ovary, previtellogenesis, vitellogenesis, follicle.

Una de las pesquerías artesanales de gran importancia en el Estado de Tabasco, México, es la del pejelagarto *A. tropicus*, sin embargo, sus volúmenes de captura han disminuido y están sostenidos por los municipios de Macuspana, Centla y Jonuta (Márquez *et al.* 2003). Las causas de esta disminución son variadas, como pueden ser, la desaparición de las zonas de desoves, los cambios en los volúmenes de agua y dirección de los ríos, la contaminación

generada por las ciudades y por la industria, así como la pesca indiscriminada y la falta de una temporada reglamentada de captura y veda. Diversos investigadores han generado información sobre la especie (Páramo 1982, Reséndez & Salvadores 1983, Alemán & Contreras-Sánchez 1987, Contreras-Sánchez & Alemán 1987, Gómez 1987, Chávez *et al.* 1989, Gómez 1989, Contreras-Sánchez 1990, Maldonado & Ponce 1991, Pineda 1991, Márquez *et al.* 1994, Mora

et al. 1997, Márquez 1998, Arias et al. 2009), que señalan aspectos de gran importancia ecológica, biológica, genética, de acuicultura y reproductivos, sin embargo, los estudios sobre fisiología reproductiva son escasos. Uno de los estudios es el de Pérez (1995) que llevó a cabo la inducción de la maduración en machos con gonadotropina coriónica humana (CGH), para promover la maduración con la dosis empleada (2500 UI y 3500 UI), pero sin inducir la espermiación; asimismo, Pérez & Páramo (1998) señalan que esta especie presenta un desarrollo ovárico sincrónico en una escala de cinco estadios en ambos sexos y el índice gonadosomático en machos no es un indicador de la madurez gonádica a nivel macroscópico, no siendo así en el caso de las hembras.

Por su parte, Márquez et al. (2003) a fin de determinar el grado de madurez de las gónadas del pejelagarto en la reserva de la biosfera Pantanos de Centla, realizaron un estudio histológico del ovario y testículo, y señalaron que en abril la mayoría de las hembras se encontraban en proceso de previtelogénesis, seguido por el desarrollo ovárico en los dos meses siguientes y se notó un mayor número de hembras en fases de madurez gonádica en el mes de julio.

Los estudios anteriormente mencionados han generado descripciones importantes sobre la reproducción de la especie, basados en el ciclo de la ovogénesis. Sin embargo, Grier & Taylor (1998), consideran que es necesario generar una mejor interpretación del ciclo reproductor y caracterizar los cambios que ocurren en el epitelio germinal. Con el afán de alcanzar lo anterior, es necesario hacer uso y entendimiento de las estructuras que presentan las gónadas, para poder acercarse a una mejor interpretación de los aspectos reproductivos de la especie. Por tales razones, esta investigación tiene como finalidad conocer el estado de madurez, proceso y cambios estructurales de los órganos reproductores de hembras adultas de *A. tropicus* y sugerir su temporada reproductora. Con esta base, se apoyará un efectivo y adecuado manejo de la especie, así como del desarrollo de investigaciones futuras con fines acuícolas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Captura y procesamiento de muestras:

Entre octubre 2003-septiembre 2004, de poblaciones silvestres de *A. tropicus* se capturaron mensualmente, seis hembras sexualmente maduras (N=72). La recolecta fue realizada con redes de arrastres de 3cm de luz, con longitud de 50m y altura de 2.5m, con tres repeticiones al azar a lo largo de La laguna de Pomposú municipio de Jalpa de Méndez (18°19'59" N - 93°01'12" W), Tabasco, México.

Los organismos fueron eviscerados, se ubicaron las gónadas y fueron extraídas, el sexo fue identificado a partir de las características macroscópicas y microscópicas de la gónada. Se tomaron los siguientes datos morfométricos: longitud patrón (L_p), diámetro/eje mayor de gónada (a), diámetro/eje menor gónada (b) (± 0.1 cm), peso total (P_T) y peso de gónada (W) (± 0.005 kg). Fragmentos de la gónada se deshidrataron en alcohol etílico 50°, 70°, 80°, 96° y 100°, se aclararon en alcohol 100°-xilol (50:50 vol/vol), xilol y se incluyeron en parafina (56-58°C). Se realizaron cortes de 7 μ m de espesor y se tiñeron con hematoxilina-eosina, tricrómica de Masson y ácido peryódico de Schiff (Humason 1979, Hinton 1990, Aguilar 1996).

Análisis del tejido gonadal: Se identificaron los estadios de desarrollo basados en Selman & Wallace (1981) y Wallace & Selman (1989), para lo cual se midieron a lo largo de cada gónada (sección anterior, media y posterior) una muestra aleatoria de ovocitos entre 10 y 20 por corte al mes, en los diferentes estadios de desarrollo, incluyendo las mediciones de los folículos ováricos más grandes; esto último con la finalidad de encontrar un patrón evidente del crecimiento de los ovocitos, que nos permitiera establecer el ciclo reproductor y su temporada de desove (Grier & Taylor, 1998). Para determinar la madurez gonádica a nivel macroscópico, se utilizó el índice gonadosomático $IGS = PG/P_T(100)$, y el volumen de la gónada $gV = 4/3\pi a^2b$ (Hernández 2003).

Análisis estadístico: Para los análisis de los datos se aplicó el análisis de varianza de una vía a los valores mensuales de IGS, gV y fD, así como, la prueba a posteriori de Tukey para encontrar las diferencias entre meses usando los software estadísticos Statistica 8 y SigmaPlot 8.02 para Windows, dichas pruebas se realizaron con un valor de significancia de 0.05. Así mismo, se realizaron análisis de correlación entre Lp vs IGS, gV vs IGS, y se determinaron sus coeficientes de correlación.

RESULTADOS

Estructuras del ovario: Se obtuvieron un total de 72 hembras a lo largo de todo el muestreo, con L_p media=50.28cm (Cuadro 1). Los ovarios se localizaron a ambos lados de la cavidad abdominal, se encuentran sostenidos por el mesovario, tienen forma oval y elongada, el derecho más cefálico y el izquierdo más caudal, con un corto gonoducto que termina en el poro genital. Los ovarios son de tipo sacular, presentan un epitelio germinal permanente constituido por células germinales y prefoliculares con diferentes arreglos, en la superficie

apical se observaron células somáticas cúbicas o cilíndricas, que pueden ser ciliadas o secretoras (caliciformes). El ovario está cubierto por una cápsula limitada por un epitelio plano simple que descansa sobre una delgada capa de tejido conjuntivo de la cual parten finos septos de fibras colágenas que comunican los vasos sanguíneos con el estroma ovárico, este último constituido por tejido adiposo. Debido al crecimiento de células germinales se forman lamelas ováricas hacia el lumen ovárico (Fig. 1A-D).

Estadios de la ovogénesis: Con base en el análisis histológico y las mediciones morfológicas de los cambios en las células germinales y somáticas, se dividió la ovogénesis en ocho estadios (Cuadro 2): Estadio I Cromatina Nucleólo ($63.567\pm 28.542\mu\text{m}$): ovocito con núcleo redondo, excéntrico, con un nucléolo evidente y ovoplasma ligeramente basófilo. Pueden encontrarse aislados o en pequeños grupos (nidos) que se invaginan desde el epitelio germinal. Células foliculares planas comienzan a rodear a los ovocitos (Fig. 2A). Estadio II Perinucleólo Temprano ($106.910\pm 41.62\mu\text{m}$):

CUADRO 1

Valores medios de Lp, Pt, IGS, gV y fD, de hembras de *A. tropicus*, de octubre 2003-septiembre

TABLA 1

Mean values of Lp, Pt, IGS, gV and fD, of *A. tropicus* females, October 2003-September 2004

Meses	n	Promedio Lp (cm)*	Promedio PT (gr) *	Promedio IGS*	Promedio gV (m3)*	Promedio fD (μc)*
Octubre	6	46 7273 \pm 1.8338	881 455 \pm 7.0679	1 0164 \pm 0.4018	19 042.7 \pm 120	689 \pm 35
Noviembre	6	56 0714 \pm 0.7299	1 570.86 \pm 6.3944	0.8144 \pm 0.5639	28 358.5 \pm 102	389 \pm 65
Diciembre	6	45 9375 \pm 0.6603	834.75 \pm 6.3944	3.2279 \pm 0.5102	16 981.3 \pm 590	635 \pm 55
Enero	6	44 675 \pm 0.6603	735.5 \pm 9.0968	2.0709 \pm 0.5102	26 310.7 \pm 92	710 \pm 46
Febrero	6	40.8 \pm 0.9394	569.6 \pm 9.0968	4.5294 \pm 0.7258	26 615.6 \pm 131	805 \pm 39
Marzo	6	66.3 \pm 0.9394	2956 \pm 10.754	9.4011 \pm 0.7258	374 650 \pm 131	1 750 \pm 65
Abril	6	40 875 \pm 1.1105	555.5 \pm 13.3437	4.0214 \pm 0.8581	56 729.1 \pm 154	878 \pm 23
Mayo	6	67.4 \pm 1.3779	3 107 \pm 18.086	11.2354 \pm 1.0647	555 479 \pm 192	1 420 \pm 55
Junio	6	43.4 \pm 1.8676	697 \pm 8.6915	6.803 \pm 1.4431	96 181 \pm 260	1 289 \pm 49
Julio	6	52.48 \pm 0.8975	2 108.5 \pm 7.0679	12.7805 \pm 0.6935	375 965 \pm 125	1 589 \pm 65
Agosto	6	52 9286 \pm 0.7299	1 413 \pm 9.0968	6.2652 \pm 0.5639	99 077.97 \pm 110	789 \pm 45
Septiembre	6	45.82 \pm 0.9394	822.8 \pm 413.758	0.3645 \pm 0.7258	5 016.48 \pm 138	150 \pm 23
Total	72					

n=número de ejemplares, *=desviación estándar, Lp=longitud patrón, PT=peso total, IGS=índice gonadosomático.

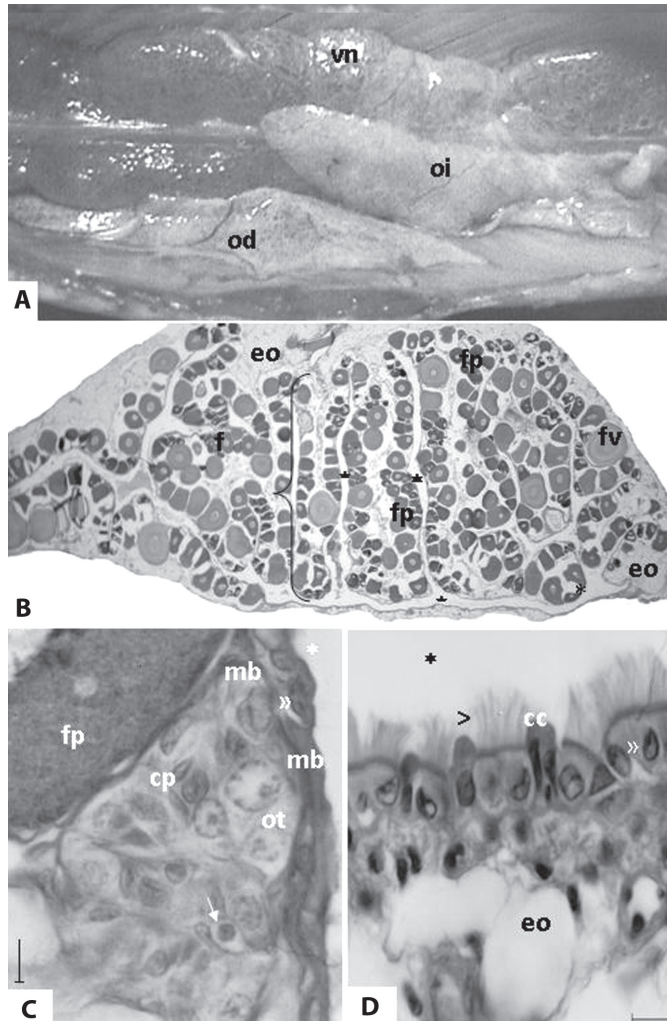


Fig. 1. A) ovarios de *A. tropicus* desovados, **B)** ovario sacular, **C)** nido germinal, Barra=20µm, **D)** epitelio germinal, Barra=20µm: ovário derecho (od), ovario izquierdo (oi), vejiga natatoria (vn), lumen ovárico (*), estroma ovárico (eo), folículos previtelogénicos (fp), folículos vitelogénicos (fv), lamelas ováricas (l), cilios (>), células epiteliales cúbicas (»), células secretoras (cc), ovogonias (→), membrana basal (mb), ovocitos tempranos (ot) y células prefolliculares (cp).

Fig. 1. A) Post-spawning ovary the *A. tropicus*, **B)** sacular ovary, **C)** germ cell nest, Bar=20µm, **D)** germ epithelium, Bar=20µm: right ovary (od), left ovary (oi), swim bladder (vn), lumen (*), stroma (eo), previtellogenesis follicular (fp), vitellogenesis follicles (fv), ovarian lamella (l), cilios (>), cubic epithelial cells (»), secretory cells (cc), oogonia (→), basement membrane (mb), immature oocyte (ot) and prethecal cells (cp).

ovocitos de mayor tamaño que migran hacia el estroma ovárico, evidentes cromosomas plumosos y numerosos nucléolos se distribuyen en el nucleoplasma. Ovoplasma finamente granular, fuertemente basófilo y presenta acúmulos de material citoplásmico adyacentes al núcleo (Nuage). Una capa sencilla de células

folliculares planas rodean por completo al ovocito (Fig. 2B). Estadio III Perinucleólo Avanzado ($238.840 \pm 22.28 \mu\text{m}$): aumenta el número de nucléolos y se disponen en la periferia de la membrana nuclear. El ovoplasma finamente granular, disminuye su basofilia. No presenta Nuage. Las células folliculares (granulosa) son

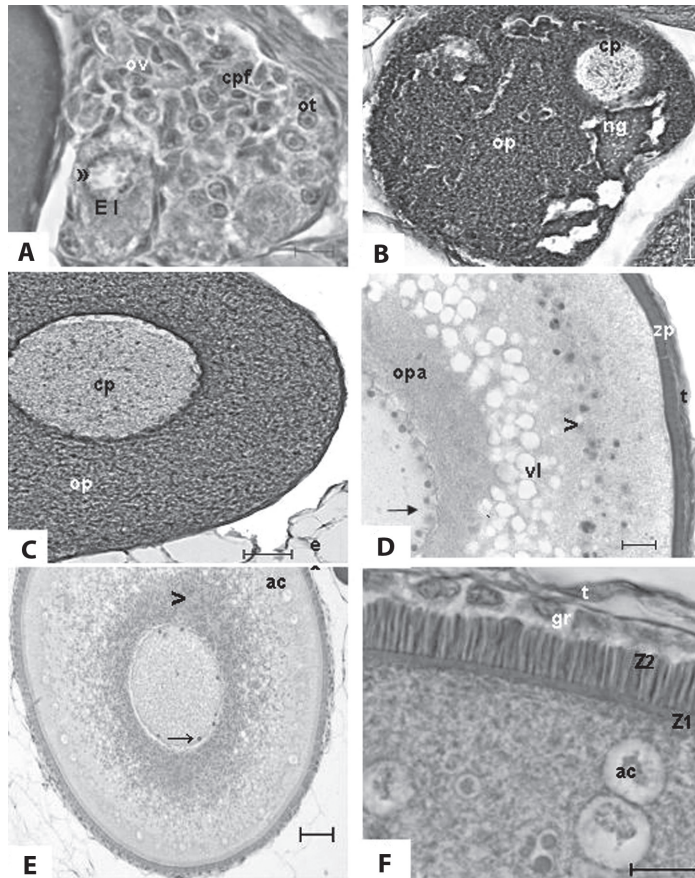


Fig. 2. Estadios de la ovogénesis de *A. tropicus*. **A)** nido germinal con ovocito E-I (cromatina nucléolo), Barra=20µm, **B)** ovocito E-II (perinucleolo temprano), Barra=20µm, **C)** ovocito E-III (perinucleolo avanzado) Barra=20µm, **D)** ovocito E-IV (alveolos corticales), Barra=20µm, **E)** ovocito E- V (vitelogénesis temprana) Barra=100 µm, **F)** detalles del ovocito E-V (vitelogénesis temprana) Barra=10µm: (núcleo (»)), células prefolliculares (cpf), ovogonias (ov), ovocitos temprano (ot), cromosomas plumosos (cp), ovoplasma (op), nuage (ng), células foliculares (cf), ovoplasma granular (opa), estroma (eo), teca (t), nucléolos (→), vacuolas lipídicas (vl), gránulos de vitelo pequeños (>), alveolos corticales (ac), granulosa (gr), zona pelúcida interna (Z1), zona pelúcida externa (Z2).

Fig. 2. Oocyte developmental stages the *A. tropicus*. **A)** germ cell nest, with oocyte E-I (chromatin nucleolus), Bar=20µm, **B)** oocyte E-II (early perinucleolus), Bar=20µm, **C)** oocyte E-III (late perinucleolus) Bar=20µm, **D)** oocyte E-IV (cortical alveolus), Bar=20µm, **E)** oocyte E-V (primary vitellogenesis) Bar=100µm, **F)** detail of the oocyte E-V (primary vitellogenesis) Bar=10 µm: nucleus (»), prefollicular cells (cpf), oogonia (ov), primary oocyte (ot), chromosomes lampbrush (cp), ooplasm (op), nuage (ng), follicles cells (cf), oolema yolk platelet (opa), stroma (eo), theca (t), nucleoli (→), vacuoles lipidic (vl), plaquet yolk (>), cortical alveolus (ac), granulose cells (gr), pellucid inner zone (Z1), pellucid outer zone (Z2).

planas y se define la teca (Fig. 2C). Estadio IV Alveolos Corticales ($317.580 \pm 67.88 \mu\text{m}$): la envoltura nuclear ligeramente plegada y numerosos nucléolos grandes se observan adyacentes a esta. El ovoplasma finamente granular, con abundantes vacuolas lipídicas, alvéolos corticales se forman y rodean al núcleo. La

zona pelúcida bien definida homogénea y acidófila. La granulosa está formada por una capa de células cúbicas y la teca más definida (Fig. 2D). Estadio V Vitelogenesis Temprana ($487.365 \pm 46.82 \mu\text{m}$): el núcleo es grande y central. Ovoplasma con abundantes gotas lipídicas y gránulos de vitelo pequeños y esféricos, los

CUADRO 2
Diámetro promedio de ovocitos de hembras de
A. tropicus, octubre 2003-septiembre 2004

TABLA 2
Average diameter of oocytes of *A. tropicus* females,
October 2003-September 2004

Estadios	n	Diámetro promedio de ovocitos (μm)*
I	20	63.567 \pm 28.54
II	20	106.91 \pm 41.62
III	20	238.84 \pm 22.28
IV	20	317.58 \pm 67.88
V	20	487.365 \pm 46.82
VI	20	684.392 \pm 119.09
VII	20	1 206.99 \pm 201.63
VIII	20	2 427.589 \pm 302.02

n=número de ejemplares, *=Desviación estándar.

cuales se dirigen de la membrana plasmática hacia la periferia del núcleo. La zona pelúcida se diferencia en dos zonas, una interna "Z₁" y una externa "Z₂". La teca se observa muy delgada (Fig. 2E y F). Estadio VI. Vitelogénesis Intermedia (684.392 \pm 119.09 μm): el ovocito aumenta su tamaño debido al vitelo acumulado, en la periferia presenta gránulos vitelinos pequeños, en la región media son redondos a ovales y en la región perinuclear son pequeños. La vesícula germinal está en posición central con pocos nucléolos. La zona pelúcida incrementa su grosor, se define la zona interna "Z₁" y la externa "Z₂". La granulosa es delgada y cúbica, la teca está claramente definida (Fig. 3A y B). Estadio VII Vitelogénesis Avanzada (1206.990 \pm 201.63 μm): debido al número y tamaño de las plaquetas vitelinas incrementa el diámetro del ovocito. El núcleo se desplaza ligeramente hacia el extremo de la célula. Cerca de la membrana plasmática se observan alvéolos corticales. La "Z₁", muestra estriaciones, la "Z₂", se observa como un empaquetamiento de gránulos en disposición columnar. La granulosa formada por células planas y la teca con vasos sanguíneos (Fig. 3C y D). Estadio VIII Maduración (2427.589 \pm 302.02 μm): los ovocitos alcanzan su tamaño máximo. El núcleo se

desplaza hacia la periferia. El vitelo que rodea al núcleo es de apariencia más compacta y los gránulos vitelinos son pequeños y finos. Alvéolos corticales, en la membrana plasmática son claramente definidos. La capa interna "Z₁" engrosada, la capa externa "Z₂" presenta sólo un ligero incremento. La granulosa constituida por capa de células planas. En el polo animal, se observa una invaginación de la zona radiada y las células foliculares, forman el micrópilo (Fig. 3E y F).

Folículos post-ovulatorios: Ovocitos en estadio VIII, presentan ruptura del folículo para ser liberados hacia la cavidad ovárica (ovulación) y dejan una cicatriz en el espacio ocupado, que presenta cambios morfológicos, clasificados en Estadio 1. Folículos post-ovulatorios tempranos: células de la teca proliferan y engrosan con apariencia fibrilar, la cavidad central irregular llena de secreciones, la granulosa invade la luz, como pequeñas vacuolas y la teca se distribuye en pequeños vasos sanguíneos (Fig. 4A). Estadio 2. Folículos postovulatorio avanzados: la cavidad folicular se reduce significativamente, la teca se engrosa y presenta células hipertrofiadas con núcleos pequeños basófilos, picnóticos y vasos sanguíneos con apariencia vacuolar, como de estroma ovárico (Fig. 4B).

Folículos atrésicos: La atresia folicular se observa en ovarios en previtelogénesis, vitelogénesis y son evidentes en ovarios con folículos post-ovulatorios. Se clasifican en Estadio α : células foliculares se vacuolizan y proliferan de manera irregular. La zona pelúcida se disocia y fragmenta, el ovoplasma con signos de vacuolización, células foliculares invaden el ovoplasma (Fig. 4C). Estadio β : células foliculares se hipertrofian, la zona pelúcida con mayor disociación, el folículo pierde su forma esférica y reduce su tamaño. La teca vascularizada forma pliegues o invaginaciones, hacia el interior del ovocito. El ovoplasma se observa reducido invadido por células foliculares y numerosas vacuolas (Fig. 4D).

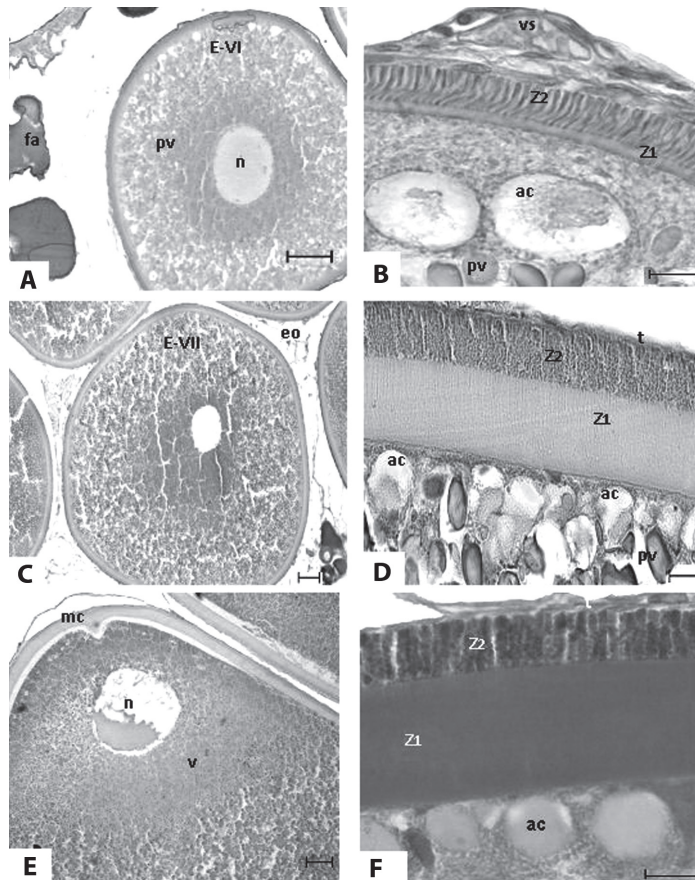


Fig. 3. Estadios de la ovogénesis de *A. tropicus*. **A)** ovocito E-VI (Vitelogénesis intermedia), Barra=100 μ m, **B)** ovocito E-VI (Vitelogénesis intermedia), Barra=10 μ m, **C)** ovocito E-VII (vitellogénesis avanzada), Barra=100 μ m, **D)** ovocito E-VII (vitellogénesis avanzada), Barra=20 μ m, **E)** ovocito E-VIII (maduro), Barra=100 μ m, **F)** ovocito E-VIII (maduro) Barra=20 μ m: núcleo (n), plaquetas vitelinas (pv), folículo atresico (fa), zona interna (Z1), zona externa (Z2), alvéolos corticales (ac), vaso sanguíneo (vs), estroma ovárico (eo), teca (t), gránulos de vitelo (v) y micrópilo (mc).

Fig. 3. Oocyte developmental stages the *A. tropicus*. **A)** oocyte E-VI (intermediate vitellogenesis), Bar=100 μ m, **B)** oocyte E-VI (intermediate vitellogenesis), Bar=10 μ m, **C)** oocyte E-VII (late vitellogenesis), Bar=100 μ m, **D)** oocyte E-VII (late vitellogenesis), Bar=20 μ m, **E)** oocyte E-VIII (mature), Bar=100 μ m, **F)** oocyte E-VIII (mature) Bar=20 μ m, nucleus (n), plaquet yolk (pv), atretic follicles (fa), pellucid inner zone (Z1), pellucid outer zone (Z2), cortical alveoli (ac), blood vessel (vs), stroma (eo), theca (t), yolk granules (v) and micropyle (mc).

Clases reproductivas en hembras: De acuerdo con las características y cambios observados en el epitelio germinal se identificaron cuatro clases reproductivas: Clase I Proliferativa avanzada (Fig. 5A): posterior a la reproducción el epitelio germinal se regenera, se observa continuo y delgado, debido a la multiplicación de nidos germinales y crecimiento de ovocitos previtelogénicos, distribuidos a

todo lo largo. Los nidos germinales constituidos por ovogonias, ovocitos tempranos y células prefolliculares; conforme se desarrollan los ovocitos se invaginan hacia el estroma ovárico y se separan del nido rodeado por células foliculares (Fig. 2A y B), el epitelio germinal presenta un leve plegamiento. Clase II Maduración inicial (Fig. 1B y 5B): epitelio germinal continuo con un engrosamiento, constituido

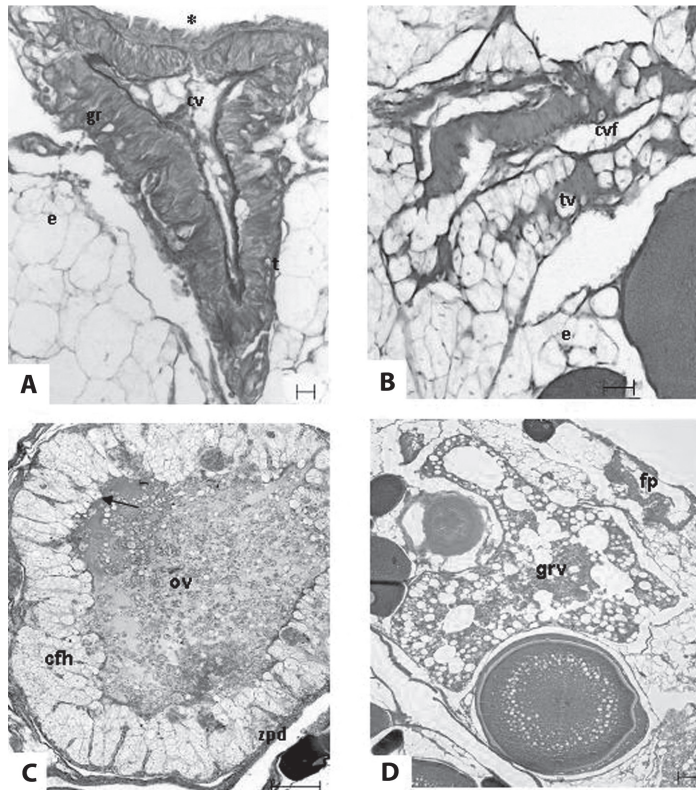


Fig. 4. A) folículos postovulatorio temprano, Barra=20 μ m, B) folículos postovulatorio avanzado, Barra=20 μ m, C) folículos atrésicos, estadio α Barra=100 μ m, D) folículos atrésico, estadio β , Barra=100 μ m: zona pelúcida disociada (zpd), células foliculares con hipertrofia (cfh) y la granulosa se vacuoliza (\rightarrow), vacuolas (ov), la granulosa (grv), lumen (*), cavidad folicular (cv), teca (t), teca de apariencia vacuolada (tv), estroma (e), granulosa heterogénea (gr) y estructuras residuales (cvf).

Fig. 4. A) follicles postovulated primary, Bar=20 μ m, B) follicles postovulated late, Bar=20 μ m, C) Atretic follicles " α ", Bar=100 μ m, D) Atretic follicles " β ", Bar=100 μ m: dissociate zona pellucida (zpd), follicles cells hypertrophy (cfh), granulosa cells vacuolized (\rightarrow) vacuoles (ov), granulosa (gr), lumen (*), center of the postovulated follicles(cv), theca (t), vacuolized theca (tv), stroma (e), compact heterogeneous granulosa (grc) and residual structures (cvf).

por abundantes nidos germinales (primarios) con ovogonias, y ovocitos en estadios I, II, III y IV, debido a esto el epitelio se pliega hacia la cavidad ovárica, formando lamelas ováricas, se pueden observar folículos en atresia y reducción del estroma. Clase III Maduración tardía (Fig. 5C): incremento de la altura del epitelio germinal y número de lamelas, lo que reduce el lumen de la cavidad ovárica. La disminución de la mitosis, indicado por escasos nidos primarios y secundarios a lo largo de todo el epitelio la caracterizan como un epitelio discontinuo y permanente. Se observan ovocitos en estadios V, VI, VII y VIII. Clase

IV Regresión-Proliferativa temprana (Fig. 5D): epitelio germinal discontinuo y delgado, no presenta lamelas ováricas, constituido por folículos postovulatorios en desarrollo, son evidentes folículos en atresia. Se observan nidos germinales tempranos distribuidos discontinuamente en el epitelio, lo que sugiere inicio temprano de la mitosis. El estroma ovárico es grueso constituido por abundantes adipositos, presentan vasos sanguíneos.

Desarrollo ovárico: El desarrollo ovárico en *A. tropicus* es del tipo sincrónico, ya que durante la temporada de desove, presenta una

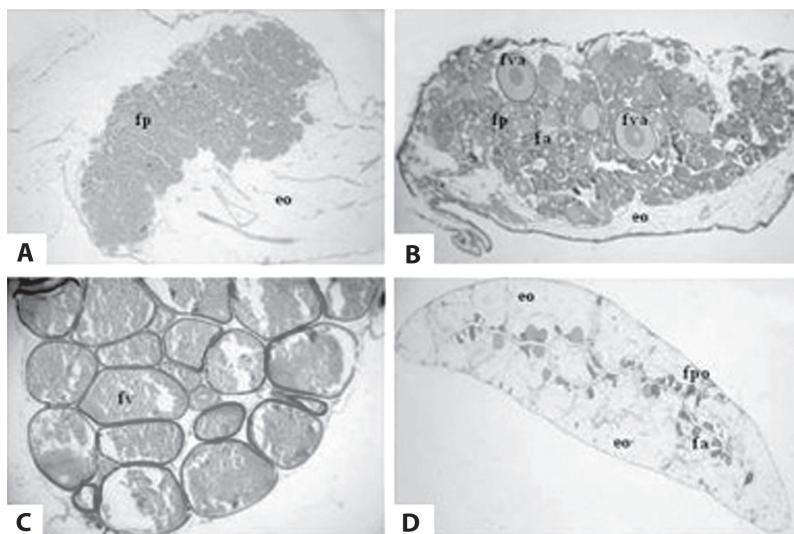


Fig. 5. Clases reproductivas en hembras de *A. tropicus*. **A**) ovario en clase I (epitelio germinal en regeneración), **B**) ovario en clase II (epitelio continuo), **C**) ovario en clase III (epitelio discontinuo), **D**) ovario en clase IV (epitelio discontinuo y delgado), estroma ovárico (eo), folículos previtelogénicos (fp), folículos vitelogénicos (fv), folículos vitelogénicos en atresia (fva), folículo atrésico (fa) y folículos postovulatorios (fpo).

Fig. 5. Reproductive classes of *A. tropicus* female. **A**) class I (regeneration germinal epithelium), **B**) class II (continuous epithelium), **C**) class III (discontinuous epithelium), **D**) class IV (discontinuous epithelium extends), stroma (eo), previtellogenesis follicular (fp), vitellogenesis follicles (fv), atretic previtellogenesis follicles (fva), atretic follicles (fa) and postovulated follicles (fpo).

sola población abundante de ovocitos en vitelogenésis “VIII” (Fig 5C), los cuales serán todos ovulados en un solo desove; posterior a este el epitelio germinal se regenera, se observa abundantes nidos germinales de ovocitos en crecimiento (Fig. 5D y A), no obstante, antes de la temporada reproductiva (agosto-noviembre) se pueden observar ovocitos previtelogénicos y vitelogénicos, lo que puede dar una apreciación errónea de un desarrollo asincrónico (Fig. 5B), sin embargo, los ovocitos vitelogénicos se encuentran en atresia, lo que sugiere que son residuos del desove anterior y serán todos reabsorbidos, posterior a esto el ovario se observa con desarrollo unimodal, condición que continuara hasta el desove.

Ciclo reproductor: Las clases reproductivas y los valores de IGS, gV y fD, señalan que *A. tropicus* tiene un ciclo estacional anual, donde la previtelogenésis inicia en diciembre

(Fig. 6), indicada por un ligero incremento en el IGS y gV, debido a los primeros gránulos de vitelo (Fig. 7A y B). De marzo a julio se desarrolla la vitelogenésis, incrementa la captación y almacenamiento del vitelo exógeno y ocasionando el aumento en el IGS, gV y fD (Fig. 7A y B). Se observan variaciones de estos valores debido a que a nivel de población no todas las hembras presentan el mismo periodo de desarrollo. La máxima actividad reproductiva se presenta de agosto a noviembre, indicado por la disminución del IGS, Vg y la presencia de folículos postovulatorios (Fig. 7A y B).

El análisis de relación lineal para Lp vs IGS señala la siguiente ecuación $LP=46.1424+0.9193*IGS$ ($p<0.005$) y para la relación del gV con respecto al IGS, indica la ecuación $gV=6189.98+53928.6*IGS$ ($p<0.005$), estos resultados muestran que existe una relación significativa entre estas variables, por lo que un aumento en la Lp con lleva a un

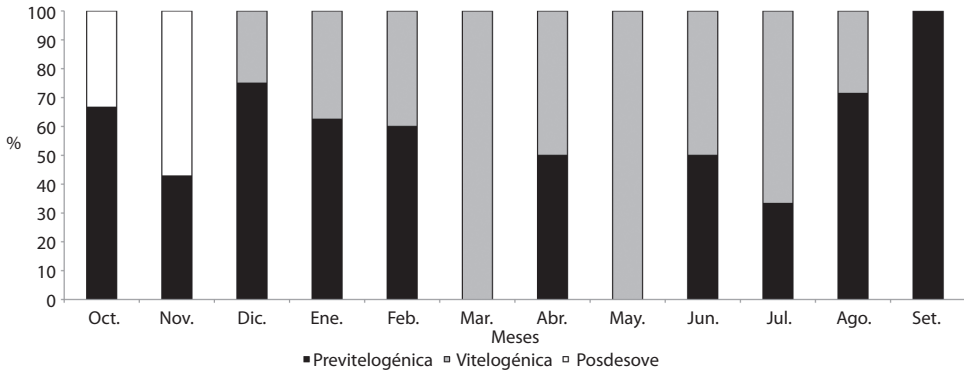


Fig. 6. Frecuencia de los periodos del ciclo reproductor de hembras de *A. tropicus*, octubre 2003-septiembre 2004.
Fig. 6. Frequency periods of the reproductive cycle of *A. tropicus* females, October 2003-September 2004.

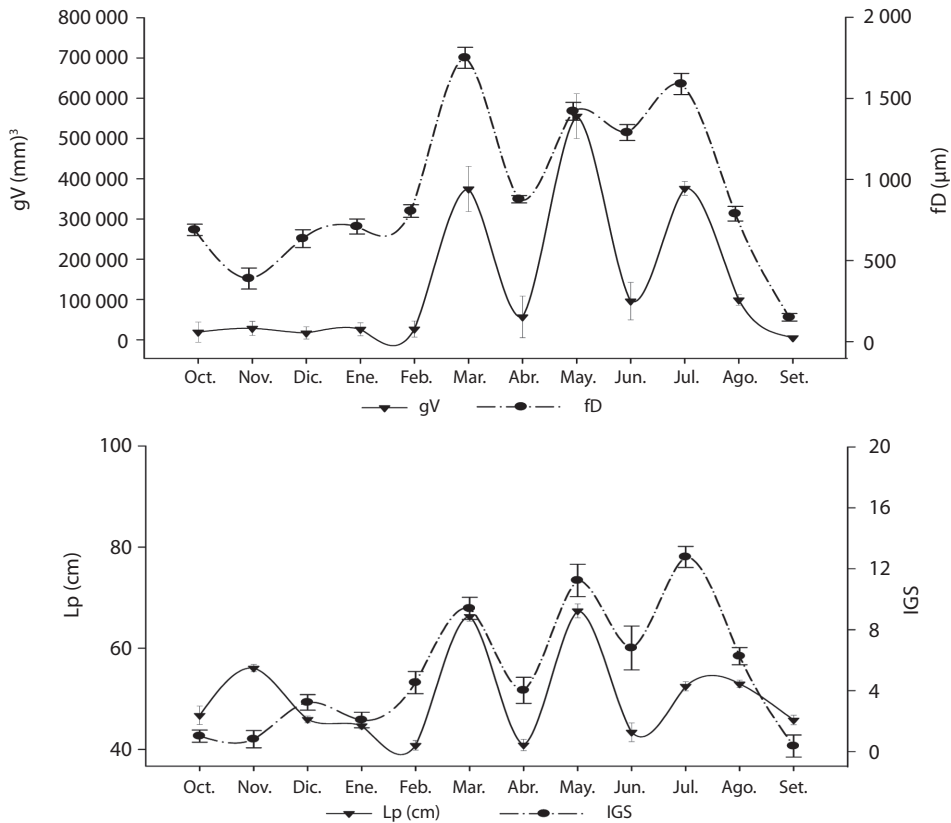


Fig. 7. Variación mensual de los valores de volumen de los ovarios “gV”, diámetro de los folículos “fD”, índice gonadosomático “IGS” y longitud patrón “Lp” de *A. tropicus*, octubre 2003-septiembre 2004. **A)** gV y fD, **B)** IGS y Lp.
Fig. 7. Monthly variation in the ovarian volume “gV”, diameter of follicles “fD”, gonadosomatic index “IGS”, standard length “Lp”, of *A. tropicus*, October 2003-September 2004. **A)** gV y fD, **B)** IGS y Lp.

aumento en IGS y un incremento en el gV (Fig. 8 A y B).

DISCUSIÓN

El análisis de la estructura del ovario de *A. tropicus* nos permite sugerir la siguiente hipótesis: la morfología y fisiológica del ovario de *A. tropicus* presenta características que favorecen señalarle como un eslabón entre los peces más evolucionados y menos evolucionados, lo antes dicho se sustenta al comparar las características de los ovarios de otros peces

primitivos, como los salmones y esturiones que presentan ovarios compactos (gimnovarios), con los ovarios de *A. tropicus* que son del tipo cistovárico, dado que presentan una cavidad ovárica central, características señaladas para Actinopterygii más evolucionados; sin embargo, una condición contrastante a ésta, es la presencia de tejido adiposo en el estroma ovárico, lo que es una particularidad observada en organismos menos evolucionados como el esturión (*Acipenser oxyrinchus*), de la misma manera características anatómicas externas e internas, permiten remarcar a la especie como

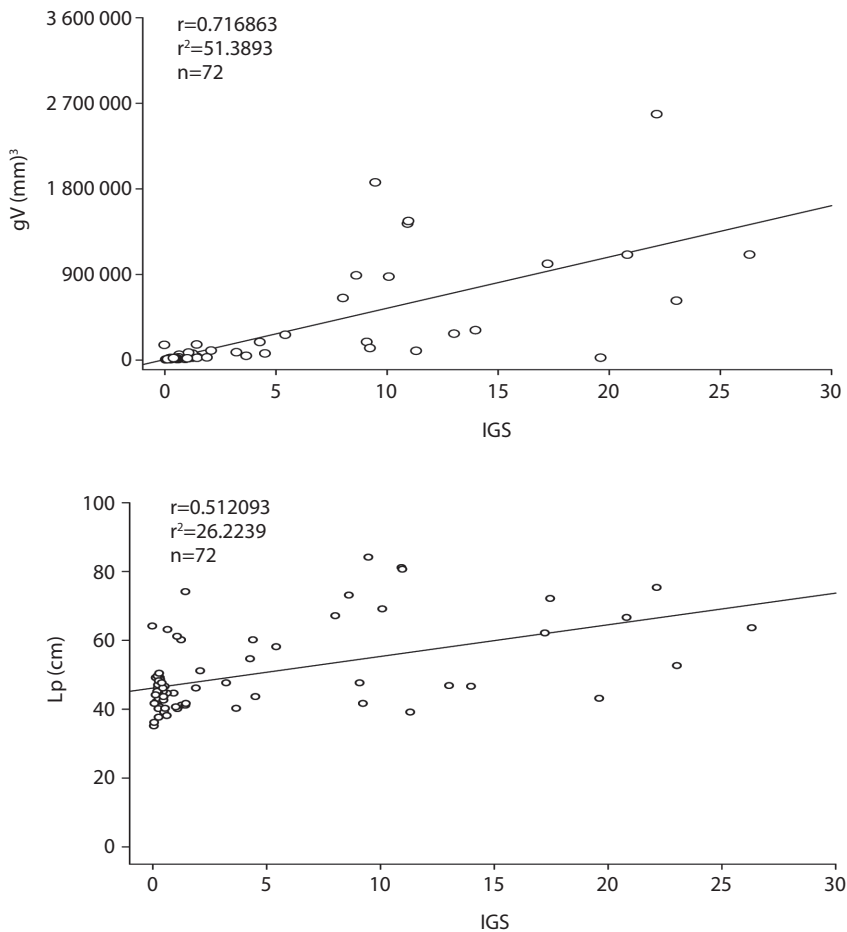


Fig. 8. A) relación volumen de gonáda (gV) vs. índice gonadosomático (IGS), **B)** relación longitud patrón (Lp) vs. índice gonadosomático (IGS) en *A. tropicus*, octubre 2003-septiembre 2004.

Fig. 8. A) Relationship between gonadal volume vs. gonadosomatic index (IGS), **B)** relationship between standard length (Lp) vs. gonadosomatic index (IGS) of *A. tropicus*, October 2003-September 2004.

un pez primitivo, por sus aletas heterocerca, tipo de escama y la vejiga natatoria altamente vascularizada (Páramo 1982, Jamieson 1988, Takashima & Hibiya 1995, Eenennaam *et al.* 1998, Grier & Neidig 2000, Ravaglia & Maggese 2002).

Una característica que no había sido descrita para la familia de Lepisosteidae es la de presentar un epitelio germinal ciliado, con células secretoras dispersas. En este sentido, la presencia de estos cilios sugieren una función motriz en el desplazamiento de los ovocitos maduros de la cavidad ovárica hacia el gonoducto, dado que la gónada no presenta tejido muscular que sugiera contracciones peristálticas que ayuden al desplazamiento de los ovocitos, como ha sido observado en *Synbranchus marmoratus* (Grier 2000, Ravaglia & Maggese 2002). Por otra parte, la presencia de células secretoras en el epitelio germinal sugiere que durante la ovulación los ovocitos entran en contacto con estas células, las cuales los cubren con una sustancia mucilaginosa que ayuda a los huevos a adherirse a un sustrato una vez ovulado.

Es así que la ovogénesis es un proceso dinámico y cíclico en el ovario de *A. tropicus*, durante su desarrollo se pueden clasificar en ocho estadios (Grier 2000), donde se presentan características similares a otras especies, pero con algunas variantes, como en *Centropomus undecimalis*, *Piaractus mesopotamicus* y *Gasterosteus aculeatus* (Bayuelo & Sanz 2003, Camargo & Cruz-Landim 2003, Nejedli *et al.* 2004, Sokolowska & Kulczykowska 2006, Tuset *et al.* 2006), las cuales se observan en el arreglo de las estructuras que presentan en el ovocito (Nuage, alvéolos corticales, gotas lipídicas y células foliculares) y en los diferentes estadios en que se observan. En *A. tropicus* conforme maduran los ovocitos se muestra el desarrollo de las cubiertas que constituyen el folículo (folículo genesis). En los estadios (I, II y III) estas zonas son delgadas; conforme se desarrollan los ovocitos (estadios IV, V, VI, VII y VIII) incrementa la longitud de estas capas debido al arreglo de numerosas láminas verticales, que las clasifican en zona radiada

externa, zona radiada interna 1 y zona radiada interna 2, además se notan los canales que la atraviesan y que contienen microfilamentos que están en contacto con la superficie del ovocito, estas zonas se asocian con el transporte de nutrientes e intercambio metabólico entre el folículo y el ovocito, se evidencia la formación de estas zonas al inicio de la vitelogénesis, como en *Synbranchus marmoratus*; *A. tropicus* en el estadio IV presenta estas capas bien definidas, sin embargo, no se observa la presencia de gránulos de vitelo, esta condición puede deberse a que no está completamente desarrollada o a la falta de algún estímulo fisiológico, cabe señalar que los primeros gránulos de vitelo se observaron en el estadio V (Guraya 1986, Selman *et al.* 1993, Huaquín *et al.* 2002, Ravaglia & Maggese 2002).

La identificación de un epitelio germinal en *A. tropicus*, se ajusta a los señalado por Grier & Taylor (1998) para *C. undecimalis*, donde proponen la hipótesis que el epitelio germinal en los peces es permanente, tal señalamiento es relevante ya que nos permite junto con la información de los estadios de la ovogénesis realizar un mejor entendimiento del ciclo reproductor, basada no sólo en los cambios en la células germinales (meiosis, mitosis y vitelogénesis), sino que también señalan la condición y estructura de la gónada cuando se dan estos cambios. Es importante remarcar que la identificación de cada estadio de la ovogénesis define la maduración de cada gameto y las clases describen eventos que ocurren durante el desarrollo reproductor en toda la gónada (Grier & Taylor 1998). Integrar la información las características de los estadios de la ovogénesis y del epitelio germinal, nos permite sugerir una mejor interpretación del patrón reproductivo de la especie.

Otro aspecto a resaltar es que *A. tropicus* presenta un patrón de temporada reproductiva parecido al de *C. undecimalis* y *G. aculeatus* (Grier & Taylor 1998, Sokolowska & Kulczykowska 2006) pero con algunas diferencias; por ejemplo, de marzo a julio *A. tropicus* muestra el mayor porcentaje de la clase Vitelogenica y de valores de gV e IGS, los cuales

disminuyen de agosto a noviembre, además de la presencia de folículos postovulatorios, lo que indica la reproducción a nivel de población que coincide con los niveles plasmáticos de vitelogenina reportado por Martínez (2007). Al contrastar los resultados obtenidos por Reséndez & Salvadores (1983), Gómez (1987), Chávez (1989), Mora *et al.* (1997) y Pérez & Páramo (1998) sugieren que el intervalo de meses donde se observan hembras maduras es más amplio que lo señalado en este estudio, por lo que el potencial de reproducción es permanente a través de varios desoves parciales; sin embargo, estos señalamientos no se realizaron por medio de descripciones histológicas, por lo que son contradictorios a lo demostrado en este estudio donde se detecta que el ovario es sincrónico, por lo que los desoves son totales y una sola vez al año.

Jamieson (1988), Pudney (1995), Sokolowska & Kulczykowska (2006), señalan que factores ambientales como: temperatura, fotoperiodo y precipitación, pueden influir en la determinación y desarrollo del ciclo reproductor de las especies, las cuales, en el trópico muestran una marcada variación estacional, como son las épocas de secas y las inundaciones. Los resultados presentados en esta investigación sugieren que la temperatura y la precipitación, parece influir en el desarrollo de la ovogénesis, dado que en los meses donde se presentan bajas temperaturas, se observan valores bajos del IGS, fD y gV, y durante los meses con valores altos de temperatura ambiental, estos valores se incrementan, así también permiten proponer que las lluvias durante la temporada de inundación funciona como un gatillo ambiental, ya que el desove coincide con la temporada de inundación en la región, esto último es similar a lo señalado por Mora *et al.* (1997) para *A. tropicus* en Costa Rica, donde la reproducción y desove se presenta en la temporada lluviosa con el alza en el nivel del agua de las lagunas, pero en diferentes meses del año. Por lo que el desove durante esta temporada es una estrategia reproductiva, una ventana de oportunidad para la especie, ya que en las zonas de inundación se concentra

una gran productividad de biomasa que garantiza un suministro adecuado de alimento a las larvas y juveniles de otros peces que nacerán en este periodo, que formaran parte importante de la dieta de los juveniles de *A. tropicus* en condiciones silvestres.

AGRADECIMIENTOS

A SAGARPA y CONACYT por proveer los fondos para esta investigación y al laboratorio de Acuicultura de Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, por el uso de sus instalaciones.

RESUMEN

En el sureste de México *A. tropicus* es una especie de gran importancia ecológica, económica, cultural y para acuicultura, sin embargo, sus poblaciones silvestres han disminuido a causa de diversas actividades antropogénicas, por lo que se caracterizó el ciclo reproductor de *A. tropicus*, a partir de los cambios en los elementos germinales y somáticos durante la ovogénesis y la estructura de toda la gónada, información valiosa para el mejor manejo y aprovechamiento de la especie. Mensualmente se capturaron con redes de arrastres, seis hembras sexualmente maduras (N=72), durante un ciclo anual (octubre 2003-septiembre 2004), en poblaciones silvestres de la laguna de Pomposu del municipio de Jalpa de Méndez; Tabasco, México. Las hembras fueron sacrificadas por decapitación y los ovarios se procesaron por métodos histológicos convencionales, se determinó el diámetro entre 10-20 ovocitos en los diferentes estadios de desarrollo al azar. Se determinó mensualmente el índice gonadosomático (IGS), volumen gonadal (gV) y el diámetro del folículo (fD). Además, se identificaron ocho estadios de desarrollo de la ovogénesis: I: cromatina nucléolo, II: perinucleolo temprano, III: perinucleolo avanzado, IV: alvéolos corticales, V: vitelogénesis temprana, VI: vitelogénesis media, VII: vitelogénesis avanzada, VIII: maduración final. El ciclo reproductor la constituye cuatro clases: I.-Proliferativa, II.-Maduración inicial, III.-Maduración tardía, IV.-Regresión-proliferación. El análisis de la información obtenida de los valores encontrados del IGS, gV, fD, estadios de la ovogénesis y clases reproductivas, indican que en diciembre se reinicia el crecimiento de los folículos (previtelogenesis), de marzo-julio se presenta la captación del vitelo (vitelogenesis) y en agosto-noviembre se presenta la máxima actividad reproductora, al contrastar este patrón con los factores ambientales (temperatura, precipitación) se sugiere que estos pueden funcionar como un gatillo ambiental, en el desarrollo de la ovogénesis y el desove.

Palabras clave: *Atractosteus tropicus*, reproducción, ovario, previtelogénesis, vitelogénesis, folículo.

REFERENCIAS

- Aguilar, M.M.E. 1996. Manual general de técnicas histológicas y citoquímicas. Las prensas de ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. D.F., México.
- Alemán, L. & W.M. Contreras-Sánchez. 1987. Algunas consideraciones ecológicas sobre el pejelagarto *Lepisosteus tropicus* (Gill) y descripción de sus hábitos alimenticios. IX Congreso Nacional de Zoología. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco y Sociedad Mexicana de Zoología, A. C. Programa y Resúmenes. Villahermosa, Tabasco, México.
- Arias-Rodríguez, L., S. Páramo-Delgadillo, W.M. Contreras-Sánchez & C.A. Álvarez-González. 2009. Cariotipo del pejelagarto tropical *Atractosteus tropicus* (*Lepisosteiformes: Lepisosteidae*) y variación cromosómica en sus larvas y adultos. Rev. Biol. Trop. 57: 529-539.
- Bayuelo, E.V & O.A. Sanz. 2003. Morfología externa y ciclo ovárico del pez pacora (*Plagioscion magdalenae*) en el embalse del Guajaro. Rev. Biol. Trop. 17: 26-30.
- Camargo, A.F & D.A. Cruz-Landim. 2003. Some histological and ultrastructural aspects of oogenesis in *Piaractus mesopotamicus* Holmberg, 1887 (TELEOSTEI). Braz. J. Morphol. Sci. 20: 3-10.
- Chavez, M.O., A. Mattheuws & M.H. Pérez. 1989. Biología de los peces del río San Pedro en vista para determinar su potencial para la piscicultura. FUCID, INIREB, Xalapa, Veracruz, México.
- Contreras-Sánchez, W.M. & L. Alemán. 1987. Aspectos reproductivos y desarrollo embrionario del pejelagarto *Lepisosteus tropicus*, (Gill), en el estado de Tabasco. IX Congreso Nacional de Zoología. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco y Sociedad Mexicana de Zoología, A. C. Programa y Resúmenes. Villahermosa, Tabasco, México.
- Contreras-Sánchez, W.M. 1990. Monitoré de las poblaciones de pejelagarto *Atractosteus tropicus* en el estado de Tabasco, México. Informe técnico. SEDUE. Villahermosa, Tabasco, México.
- Eenennaam, V.J.P. & S.L. Doroshov. 1998. Effects of age and body size on gonadal development of atlantic sturgeon. J. Morphol. 53: 624-637.
- Gómez, M.A. 1987. Observaciones sobre el desarrollo post-embionario del pejelagarto (*Lepisosteus tropicus*) Gill. IX Congreso Nacional de Zoología. Programa y Resúmenes. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Villahermosa, Tabasco, México.
- Gómez, M.A. 1989. Reproducción del pejelagarto en estantería rústica. Primer Seminario sobre Acuacultura PEMEX-UJAT en el estado de Tabasco. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, PEMEX y Gobierno del Estado. Villahermosa, Tabasco, México.
- Grier, J.H. 2000. Ovarian germinal epithelium and folliculogenesis in the common snook, *Centropomus undecimalis* (Teleostei: Centropomidae). J. Morphol. 243: 265-281.
- Grier, J.H. & G.R. Taylor. 1998. Testicular maturation and regression in the common snook. J. Fish. Biol. 53: 521-542.
- Grier, J.H. & C. Neidig. 2000. Gonads and gametes of fishes. Cryopreservation in Aquatic Species, p. 1-12. J. World Aquaculture Soc. Baton Rouge, Louisiana, Estados Unidos.
- Guraya, S.S. 1986. The cell and molecular biology of fish oogenesis, p. 1-233. In H.W. Sauer (ed.). Monographs in Developmental Biology. Nueva York, EEUU.
- Hernández, F.A.A. 2003. Biología reproductiva durante un ciclo anual de la lagartija vivípara *Mabuya brachyypoda* (Reptilia: Scincidae) del estado de Tabasco, México. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. México, México.
- Hinton, D.H. 1990. Methods for Fish Biology, p. 191-211. In C.B. Schreck & M. Pete (eds.). Washington D.C., EEUU.
- Humason, G.L. 1979. Animal Tissue Techniques, p. 661. In W.H. Freeman, San Francisco, EEUU.
- Huaquin, G.L., D. Veliz & G. Arriata. 2002. Estudio comparativo de ovarios y cubiertas ovocitarias en peces siluriformes de aguas continentales de Chile. Guyana 66: 269-274.
- Jamieson, E.W. 1988. Vertebrate Reproduction, p. 525. Wiley-Interscience, Nueva York. EEUU.
- Maldonado, E.J. Ponce. 1991. Aprovechamiento de peces forrajeros en la alimentación del pejelagarto *Atractosteus tropicus* Gill en jaulas flotantes en el Estado de Tabasco, México. Univ. Ci. 8: 77-89.
- Márquez, G., J. Macías & E. Pérez. 1994. Estado del conocimiento sobre el pejelagarto *Atractosteus tropicus* y perspectivas para su estudio. Memorias, II Seminario Sobre Peces Nativos con Uso Potencial en Acuicultura. CONACYT y PEMEX. H. Cárdenas, Tabasco, México.
- Márquez, H. 1998. Efectos de la temperatura en el desarrollo de embriones y el crecimiento de larvas de pejelagarto *Atractosteus tropicus* en condiciones de laboratorio. Tesis de licenciatura, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Tabasco, México.
- Márquez, C.G., S.W. Contreras, F.A. Hernández & V.U. Hernández. 2003. Estudio poblacional y estrategias para el uso sostenible del recurso pejelagarto *Atractosteus tropicus* en la reserva de la biosfera Pantanos de Centla. Fondo FIRBCENTLA-Universidad

- Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa, Tabasco, México.
- Martínez, G.R. 2007. Ciclo anual de la vitelogenina plasmática en el pejelagarto *Atractosteus tropicus*. Tesis de licenciatura, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa, Tabasco, México.
- Mora, M., J. Cabrera & G. Galeano. 1997. Reproducción y alimentación del gaspar *Atractosteus tropicus* (Pisces: Lepisosteidae) en el refugio nacional de vida Silvestre Caño Negro, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 45: 861-866.
- Nejedli, S., Z. Petrines, S. Kuir & E. Srebocan. 2004. Annual oscillation of ovarian morphology in European pilchard (*Sardina pilchardus* Walbaum) in the Northern Adriatic Sea. Vet. Arhiv. 2: 97-106.
- Páramo, S. 1982. Ictiofauna del río González y lagunas adyacentes, Tabasco, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. México, México.
- Pérez, S.E & D.S. Páramo. 1998. Estudio histológico de las gónadas del pejelagarto *Atractosteus tropicus* (Lepisosteidae). Univ. Ci. 14: 69-81.
- Pérez, S.E. 1995. Efecto de la gonadotropina corionica humana (CGH) en la maduración gonádica del pejelagarto (*Atractosteus tropicus*) Gill, 1823 en condiciones de laboratorio. Tesis de Licenciatura, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa, Tabasco, México.
- Pineda, R. del R. 1991. Ciclo de vida de Argulus meehani, argulido ectoparásito del pejelagarto *Lepisosteus tropicus*, en los humedales de tabasco. XI Congreso Nacional de Zoología. Sociedad Mexicana de Zoología, A. C. y Universidad Autónoma de Yucatán. Programa y Resúmenes. Merida, México.
- Pudney, J. 1995. Spermatogenesis in nonmammalian vertebrates. Microscopy R. and Tech. 32: 459-497.
- Ravaglia, A.M. & C.M. Maggese. 2002. Oogenesis in the swamp eel *Synbranchus marmoratus* (Bloch, 1795) (Teleostei; Synbranchidae). Ovarian anatomy, stages of oocyte development and micropyle structure. Biocell 26: 325-337.
- Reséndez, A. & M.L. Salvadores. 1983. Contribución al conocimiento de la biología del pejelagarto *Lepisosteus tropicus* (Gill) y la tenguayaca *Petenia splendida* Günther, del estado de Tabasco. Biótica 8: 413-426.
- Selman, K. & A.R. Wallace. 1981. Cellular aspect of oocyte growth in teleosts. Zool. Sci. 6: 211-231.
- Selman, K., A.R. Wallace, A. Sarka & Q.I. Xiaoping. 1993. Stages of oocyte development in the Zebrafish, *Brachydanio rerio*. J. Morphol. 218: 203-224.
- Sokolowska, E & E. Kulczykowska. 2006. Annual reproductive cycle in two free living populations of three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.): patterns of ovarian and testicular development. Oceanología 48: 103-124.
- Takashima, F. & Y. Hibiya. 1995. An atlas of fish histology. Kodansha Ltd. Tokio: 128-144.
- Tuset, V., J.A. Gonzalez, J.I. Santana, A.M. Lopez & M.G. Diaz. 2006. Reproductive pattern and growth in *Lepidopus caudatus* (Osteichthyes, Trichiuridae) from the Canary islands (Eastern-Central Atlantic). Electron. J. Ichthyol. 1: 26-37.
- Wallace, R.A & K. Selman. 1989. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. Amer. Zool. 21: 325-343.